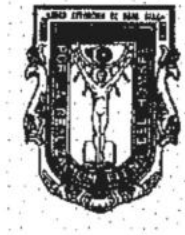


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



**Sistemática de las Tortugas Marinas Fósiles de la
Mesa La Misión, Baja California, México.**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA
PRESENTA: SUSY JACKELINE SÁNCHEZ GUTIÉRREZ

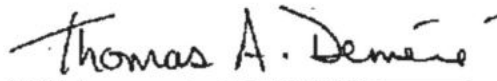
ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO
SEPTIEMBRE DEL 2003

**Sistemática de las Tortugas Marinas Fósiles de la
Mesa La Misión, Baja California, México.**

TESIS QUE PRESENTA:

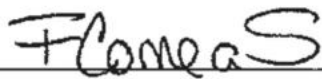
SUSY JACKELINE SÁNCHEZ GUTIÉRREZ

APROBADA POR:

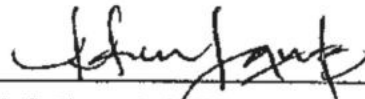


THOMAS A. DEMÉRÉ, PH. D.

DIRECTOR



DR. FRANCISCO CORREA SANDOVAL
SINODAL



M.C. LUIS M. ENRIQUEZ PAREDES
SINODAL

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Marinas
y sus profesores e investigadores que me han permitido desarrollar mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la Beca Crédito 138294.

A la Universidad Autónoma de Baja California
por otorgarme la Beca Parcial como estudiante y tesista de posgrado.

A la National Geographic Society por el financiamiento al proyecto NGS-5848-97,
Middle Miocene Cetacea of La Misión, Baja California, México,
en el que se colectó gran parte del material aquí reportado.

Especialmente al Dr. Francisco Javier Aranda Manteca por permitirme desarrollar mi investigación con los materiales de tortugas marinas fósiles de la Colección Paleontológica de Referencia del Estado de Baja California, en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados Marinos y el Proyecto Fósiles de Baja California. Gracias mil, por que sin tu apoyo incondicional durante mi investigación, me habría sido imposible desarrollar y terminar mis estudios de maestría.

Un agradecimiento especial a los investigadores que desinteresadamente apoyaron mi investigación con valiosas contribuciones de reimpresos y material bibliográfico:
Francisco Aranda, Thomas Deméré, Eugene Gaffney, Ren Hirayama,
James Parham, J.D. Stewart, Timothy Rowe, Lawrence G. Barnes,
Kenneth Dodd Jr., Robert D. Aldridge y Leonard Brand.

Gracias a Thomas Deméré
por donar el software con que se realizaron los análisis de este trabajo.

A Thomas Deméré, Francisco Correa y Luis Enriquez
por las revisiones y sugerencias a mi trabajo de tesis, así como por su disposición por ayudarme en el proceso de la obtención del grado de maestría.

A Ramón Cajal, Eduardo Santamaría y Angélica Arce
por su acertada intervención administrativa durante mis estudios de maestría.

A Angélica, Lorena, Mary, Nelly, Rosario, Yoly, Marthita y Jasmín,
por su siempre buena disposición por ayudar y compartir.

A Doña Tere, quien ha sido una figura maternal muy importante para mí;
siempre presente, atenta y dispuesta a ayudar.

Al Ing. Antonio G. Paz Félix por su patrocinio constante y desinteresado, el cual ha sido
fundamental en mi desarrollo profesional.

A mi esposo Pancho, mis hijos Maya y Francisco, Aura, Claudia, mi Mamá,
y mis sobrinos Rodrigo e Ingham, por que son la ilusión en mi vida.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo al Ing. Antonio G. Paz Félix como un agradecimiento por su gran generosidad y su siempre buena disposición.

La ayuda que de usted he recibido, ha sido invaluable por que ha sido clave en mi desarrollo profesional. Invaluable es también el comentario siempre oportuno, el consejo espontáneo y el cariño que de usted ha recibido mi familia.

Con mucho afecto, admiración y respeto,
¡Gracias!

También dedico este trabajo al Dr. Francisco Javier Aranda Manteca, quien dejando de lado los nombramientos académicos, antepuso siempre su ética profesional, impulsando y orientando en todo momento el desarrollo del conocimiento sobre los fósiles de Baja California.

Te agradezco particularmente que a pesar de los prejuicios impuestos sobre nuestro trabajo, hayas continuado con la dirección interna de esta tesis.

Gracias Pancho, espero que este trabajo sobrepase tus expectativas.

En memoria del Sr. Antonio Suárez

RESUMEN

El presente trabajo desarrolla una hipótesis filogenética para las tortugas marinas integrando los especímenes de la asociación fosilífera del Mioceno Medio de la Mesa la Misión, Baja California, México. Dicha hipótesis se propone en nivel genérico con base en el método de análisis filogenético de caracteres morfológicos compartidos por taxa fósiles y recientes de tortugas marinas. Los taxa utilizados son géneros de tortugas marinas cuyas descripciones y registro de estados de caracteres morfológicos han sido publicadas. La polaridad de los caracteres fue revisada con base en filogenias aceptadas para Eucryptodira. Las series de transformación del conjunto de taxa involucrados, se han estudiado en el contexto del análisis filogenético asistido por el paquete computacional PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods). El resultado del análisis filogenético se muestra gráficamente en forma de cladograma, en el cual se expresan las relaciones genealógicas hipotéticas de las tortugas marinas, incluyendo los quelonioideos fósiles de la Mesa la Misión. Con base en esta hipótesis filogenética, se realiza la definición de un nuevo género y especie de tortuga marina de la Familia Cheloniidae de la Mesa La Misión, y se asignan posibles afinidades con los géneros *Syllomus* sp., *Psephophorus* sp. y tortugas marinas con semejanzas a aquellas de la Tribu Carettini, para especímenes que no pudieron integrarse en el análisis debido a que se representan por escasos elementos óseos.

La revisión de la filogenia de las tortugas marinas de la Familia Cheloniidae con la inclusión de este nuevo género fósil de la Mesa La Misión, resulta de gran relevancia, ya que con base en ella, se ha desarrollado una nueva propuesta sobre las relaciones evolutivas de las tortugas marinas actuales de la Familia Cheloniidae también algunas formas fósiles del Neógeno, que resulta en una nueva hipótesis filogenética para la Subfamilia Cheloniinae.

Se propone la definición filogenética y diagnosis para cada agrupación taxonómica resultante del análisis filogenético de las tortugas marinas de la Familia Cheloniidae, hipótesis que se sustenta estadísticamente con valores de proporciones de bootstrap.

Con base en las relaciones filogenéticas y la distribución geográfica reportada para los taxa que conforman la Subfamilia Cheloniinae, se hace una propuesta de algunos aspectos biogeográficos relativos al grupo.

ABSTRACT

The phylogeny of chelonioid sea turtles is revisited, including a new fossil genus of a Middle Miocene cheloniid from Mesa La Mision, Baja California, Mexico. As a result, a new phylogenetic hypothesis is proposed in a generic level based on phylogenetic analysis of morphologic characters shared by fossil and extant taxa, which descriptions and character states have been published. Polarity statements of characters were revisited based on accepted phylogenies for Eucryptodira. Transformation series for all involved taxa have been studied in the context of a computer assisted phylogenetic analysis with PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods) software. Results of phylogenetic analysis are shown in a graphic representation as cladograms, on which hypothetical genealogic relationships among marine turtles are expressed, including fossil chelonioids from Mesa La Mision. Based on this phylogenetic hypothesis, definition of a new cheloniid genus from the Middle Miocene of Mesa La Mision is developed and possible affinities are designated as *Syllomus* sp., *Psephophorus* sp., and caretini type cheloniid for specimens, which was impossible to include in the phylogenetic analysis due to its representation by isolated elements.

Revisiting cheloniid marine turtle phylogeny with the inclusion of this new fossil genus from Mesa La Mision, results highly relevant because represents a new proposal about evolutive relationships of extant and Neogene cheloniids, which results in a new phylogenetic hypothesis for the Subfamily Cheloniinae.

Phylogenetic definition and diagnoses for each taxon of cheloniid sea turtles is proposed, and statistical assessment is designated to each clade as bootstrap proportions.

Based on phylogenetic relationships and known geographic distribution for Cheloniinae taxa, some biogeographical aspects for the group are discussed.

ÍNDICE

Agradecimientos	i
Dedicatoria	ii
Resumen	iii
Abstract	iv
Índice	v
Lista de Tablas	viii
Lista de Figuras	x
Introducción	1
Antecedentes	4
Sistemática del Orden Testudines	4
El Enfoque de la Biología Molecular en la Búsqueda de Filogenias para Testudines	16
Sistemática del Microorden Cheloniodea	19
Hipótesis	37
Objetivos	40
Área de colecta	41
Materiales	46
Colección de quelónidos de la Fauna La Misión, Baja California	
Localidad 101	46
Localidad 102	47
Localidad 103	49
Tafonomía descriptiva	56
Localidad 104	66
Localidad 109	66
Interpretación del ambiente de depósito	67
La asociación fosilífera	68

Metodología	69
Términos y convenciones del Análisis Filogenético	69
Estimación de la Polaridad de los caracteres para el Microorden Cheloniodea	72
Análisis Filogenético	76
Resultados	81
Hipótesis de polaridad	81
Caracteres morfológicos	83
Cráneo	83
Mandíbula	113
Vértebras	122
Esqueleto apendicular	125
Caparazón	148
Resultados y Discusiones	165
Revisión de la Filogenia de la Familia Cheloniidae, incluyendo al nuevo género del Mioceno de La Misión	164
Definición filogenética de los grupos taxonómicos de la Familia Cheloniidae	173
Sinapomorfías correspondientes a cada grupo taxonómico de la Familia Cheloniidae	175
Sistemática de otros quelonioideos de la Mesa La Misión	192
Algunos aspectos sobre la biogeografía de las Tortugas marinas de la Familia Cheloniidae	195
Conclusiones	200
Literatura Citada	214

Anexo I. Catálogo de Quelonioideos de la C.P.R.E.B.C y otros especímenes utilizados para comparación.	- 1 - A
Anexo II. Series de transformación de caracteres morfológicos.	- 52 - A
Tabla IV. Series de transformación utilizadas por Gaffney (1996).	- 53 - A
Tabla V. Series de transformación utilizadas por Hirayama (1998a).	- 57 - A
Tabla VI. Series de transformación propuestas por Hirayama (1994).	- 67 - A
Anexo III. Análisis de polaridad de los caracteres morfológicos para el Microorden chelonioidea.	- 74 - A
Tabla VII. Comparación extra-grupo para los caracteres e hipótesis de polaridad de Gaffney (1996).	- 75 - A
Tabla VIII. Comparación extra-grupo para los caracteres y la hipótesis de polaridad de Hirayama (1988).	- 77 - A
Anexo IV. Matriz taxa vs. caracter utilizada en el análisis filogenético de las tortugas marinas, incluyendo al nuevo género y especie de quelónido de la Mesa La Misión, B. C.	- 81 - A
Tabla IX. Series de Transformación de caracteres morfológicos para el Microorden Chelonioidea propuestos por Hirayama (1994), con las correcciones propuestas por diversos autores y las adiciones del Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión.	- 82 - A
Anexo V. Caracteres relativos a los análisis de Weems (1988), Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988) y Parham y Fastovsky (1997).	- 86 - A
Anexo VI. Análisis filogenético asistido por ordenador. Archivos de entrada y salida para el programa Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods (PAUP*).	- 94 - A

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Registro de la colecta del 31 de Marzo de 1994 y el 25 de Junio de 1996 en la localidad 103-G de la Mesa La Misión, Baja California, México.

Tabla II. Registro de la colecta del 25 de Junio de 1996 en la localidad 103-G de la Mesa La Misión, Baja California, México.

Tabla III. Abundancia relativa de preservación de los taxa representados en todas las localidades de colecta de la Mesa La Misión, B. C. (Aranda Manteca, com. pers.).

Tabla IV. Series de transformación o matriz de distribución de los estados de caracter, utilizadas por Gaffney (1996) en su análisis filogenético del Megaorden Cryptodira Gaffney y Meylan, 1988. (Anexo II).

Tabla V. Matriz de distribución de estados de caracter en los taxa de Eucryptodira analizados por Hirayama (1998a). Codificación de caracteres multiestado: a = {01}, b = {12}, c = {02}, d = {012}, e = {123}. (Anexo II).

Tabla VI. Series de transformación para los caracteres morfológicos del Microorden Chelonioidea, propuestas por Hirayama (1994). (Anexo II).

Tabla VII. Comparación extra-grupo según el algoritmo para caracteres multiestado desordenados de Maddison et al. (1988), para los caracteres e hipótesis de polaridad de Gaffney (1996), (Anexo II, tabla IV y fig. 6, respectivamente). La figura 40, muestra el mecanismo con el que se siguió el algoritmo. El vector del nodo 8, contiene los estados de caracter que se consideran plesiomórficos para el Microorden Chelonioidea. (Anexo III).

Tabla VIII. Comparación extra-grupo según el algoritmo para caracteres multiestado desordenados de Maddison et al. (1988), para los caracteres y la hipótesis de polaridad de Hirayama (1988) (Anexo II, tabla V y fig. 14, respectivamente). El vector del nodo 4 contiene los estados de carácter que se consideran plesiomórficos para el Microorden Chelonioidea. (Anexo III).

Tabla IX. Series de Transformación de caracteres morfológicos para el Microorden Chelonioidea propuestos por Hirayama (1994), con las correcciones propuestas por diversos autores y las adiciones del Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión.

Tabla X. Agrupaciones principales de los géneros de tortugas marinas considerados en el análisis filogenético del Microorden Chelonioidea. Los números entre paréntesis indican dichas agrupaciones en los cladogramas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. La clasificación jerárquica más antigua para tortugas propuesta por Dumeril (1806) y su interpretación en la forma de cladograma por Gaffney (1984). Tomado de Gaffney (1984).

Figura 2. Clasificación de Fitzinger (1862), la cual representa el diagrama ramificado más antiguo en la sistemática de las tortugas. Tomado de Gaffney (1984).

Figura 3. Diagrama filogenético de principios del S. XX propuesto por Hay (1908). Tomado de Gaffney (1984).

Figura 4. Diagrama filogenético publicado por Pritchard (1967), reflejando las ideas de las clasificaciones de Williams (1950) y Romer (1956). Tomado de Gaffney (1984).

Figura 5. Cladograma de las categorías principales de tortugas y sus relativos cercanos. Las letras indican los taxa terminales para los cuales se presentan cladogramas extensivos (e.g. D se refiere al cladograma del Microorden Chelonioidea; fig. 10). Tomado de Gaffney y Meylan (1988).

Figura 6. Cladograma para Testudines de 73 pasos con $CI=0.58$ y $RI=0.80$, correspondiente a la hipótesis filogenética para testudines propuesta por Gaffney (1996). Tomado de Gaffney (1996).

Figura 7. Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de las categorías principales de Criptodiros. Tomado de Bickham y Carr (1983).

Figura 8. Cladograma que expresa la filogenia de las tortugas actuales, mostrado como un filograma basado en la combinación de datos moleculares (citocromo *b* y 12S rDNA) y morfológicos. 2793 pasos, $CI = 0.407$, CI de caracteres informativos 0.367, $RI = 0.418$. Los números en negritas se refieren a los taxa y los números sobre las ramas a las proporciones de bootstrap con base en 1000 réplicas. Tomado de Shaffer et al. (1997).

Figura 9. Cladograma que muestra las relaciones de las tortugas marinas con base en sus caracteres derivados. Tomado de Weems (1988). Ver los estados de caracter correspondientes a los pasos del cladograma en el anexo n.

Figura 10. Relaciones hipotéticas entre los taxa de la Superfamilia Chelonioidea según Gaffney y Meylan (1988). Tomado de Gaffney y Meylan (1988).

Figura 11. Cladograma resultante del análisis de caracteres para los cinco géneros recientes de queloninos *Natator* (N), *Lepidochelys* (L), *Caretta* (C), *Eretmochelys* (E) y *Chelonia* (Ch). Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988).

Figura 12. Relaciones hipotéticas entre los taxa de la Superfamilia Chelonioidea según Hirayama, R. (1994). Tomado de Hirayama (1994).

Figura 13. Árbol de consenso que expresa las relaciones filogenéticas de 13 géneros de quelónidos con base en 24 caracteres. Cladograma de 49 pasos y CI = 0.75. Tomado de Parham y Fastovsky (1997).

Figura 14. Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de los eucriptodiros, haciendo hincapié en los quelonioideos. Arbol de 208 pasos y CI = 0.567. Tomado de Hirayama (1998a).

Figura 15. Área de colecta: Mesa La Misión, Baja California, México. A. Mapa Topográfico. B. Mapa Geológico y localidades fosilíferas. Modificado de Ashby (1989); Aranda-Manteca (2001).

Figura 16. Sección columnar de la Formación Rosarito Beach, Cuenca Rosarito Beach, Subcuenca La Misión. (Ashby, 1989, en Aranda-Manteca, 1990).

Figura 17. Localización de las secciones estratigráficas para el Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Figura 18. Columna estratigráfica compuesta de los sedimentos marinos de la Mesa La Misión, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda Manteca (2001).

Figura 19. Distribución espacial de las unidades estratigráficas de la Mesa La Misión, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda Manteca (2001).

Figura 20. Húmero derecho de tortuga marina probablemente de tipo dermoquelídeo, de la localidad 101, unidad C-D. Número de Catálogo UABC-FCM-2611. a, Vista dorsal; b, vista ventral; escala 20 mm. Fotografías Francisco Aranda.

Figura 21. De izquierda a derecha, fragmento de plastron (UABC-FCM-2450) y placas óseas del caparazón (UABC-FCM-2509, 2508) de tortugas tipo dermoquelídeo colectados en la Localidad 102, unidad C. Escala, 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 22. Izquierda, cóndilo escapular (UABC-FCM-2438) y derecha, cóndilo proximal de húmero derecho en vista ventral (UABC-FCM-2428) de tortugas tipo quelonioideo, gen et sp nov. (?), colectados en la Localidad 102, unidad C. Escala 8.5 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 23. Placas marginales del caparazón de tortugas marinas de tipo quelonioideo, gen et sp nov (?), colectados en la Localidad 102, unidad C. De izquierda a derecha, 11ª p.m.derecha, vista ventral (UABC-FCM-2502), 11ª p.m.izquierda, vista ventral y 4ª p.m. izquierda, vista interna (ambas, UABC-FCM-2590). Fotografía Francisco Aranda.

Figura 24. Izquierda, séptima placa marginal izquierda, vista dorsal, UABC-FCM-2476; derecha, 11ª p.m. derecha, vista ventral, UABC-FCM-2475; placas del caparazón de tortugas marinas de tipo quelonioideo. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 25. Placas costales del caparazón de tortugas marinas de individuos juveniles de tipo quelónido, que muestran los surcos de los escudos dérmicos. Número de Catálogo UABC-FCM-2543. Escala 8 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 26. Restos fósiles de caparazón de tortuga marina de la Familia Cheloniidae. Espécimen UABC - FCM - 2525. Fotografía Susy Sánchez.

Figura 27. Plaquetas articuladas del caparazón de *Psephohorus* sp. (Dermochelyidae), número de catálogo LACM 122224/LGB 3261, del Barstoviano de la Formación Round Mountain Silt, localidad LACM 4867/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 28. Placa ósea del caparazón de una tortuga marina de tipo dermoquelídeo colectada en la localidad 103, capa E, UABC-FCM-2506. Escala 45 mm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 29. Fragmentos proximales de placas costales de *Syllomus* sp. indet. (?) vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, colectados en la localidad 103-G, UABC-FCM-2544 y 2574 respectivamente. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 30. De izquierda a derecha: fragmentos de placa costal vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, UABC-FCM-2575; placa neural vista dorsal, porción anterior hacia arriba, UABC-FCM-2572; placa nual, vista ventral, porción anterior hacia arriba UABC-FCM-2566;. Colectados en la localidad 103-G. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 31. Excavación en la Localidad 103/G, de la Mesa La Misión, Baja California. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 32. Esquema de la excavación del 31 de Marzo de 1994 en la localidad 103/G. Tomado de las notas de campo de Sánchez - Gutiérrez (1994), esquematizado por Ramón. Los ejes del cuadrante son de 1 m; los elementos óseos no guardan escala proporcional.

Figura 25. Placas costales del caparazón de tortugas marinas de individuos juveniles de tipo quelónido, que muestran los surcos de los escudos dérmicos. Número de Catálogo UABC-FCM-2543. Escala 8 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 26. Restos fósiles de caparazón de tortuga marina de la Familia Cheloniidae. Espécimen UABC - FCM - 2525. Fotografía Susy Sánchez.

Figura 27. Plaquetas articuladas del caparazón de *Psephohorus* sp. (Dermochelyidae), número de catálogo LACM 122224/LGB 3261, del Barstoviano de la Formación Round Mountain Silt, localidad LACM 4867/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 28. Placa ósea del caparazón de una tortuga marina de tipo dermoquelídeo colectada en la localidad 103, capa E, UABC-FCM-2506. Escala 45 mm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 29. Fragmentos proximales de placas costales de *Syllomus* sp. indet. (?) vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, colectados en la localidad 103-G, UABC-FCM-2544 y 2574 respectivamente. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 30. De izquierda a derecha: fragmentos de placa costal vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, UABC-FCM-2575; placa neural vista dorsal, porción anterior hacia arriba, UABC-FCM-2572; placa nual, vista ventral, porción anterior hacia arriba UABC-FCM-2566;. Colectados en la localidad 103-G. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 31. Excavación en la Localidad 103/G, de la Mesa La Misión, Baja California. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 32. Esquema de la excavación del 31 de Marzo de 1994 en la localidad 103/G. Tomado de las notas de campo de Sánchez - Gutiérrez (1994), esquematizado por Ramón. Los ejes del cuadrante son de 1 m; los elementos óseos no guardan escala proporcional.

Figura 33. Esquema de la excavación del 25 de Junio de 1996 en la localidad 103/G. Tomado de las notas de campo de Sánchez - Gutiérrez (1996), esquematizado por Ramón. Los ejes del cuadrante son de 1 m; los elementos óseos no guardan escala proporcional.

Figura 34. Marcas de predación por tiburones en el caparazón del topotipo *Cheloniidae* gen et sp nov. UABC-FCM-1620. Escala: placa neural 47 mm. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Figura 35. Marcas de epibiontes y ramoneadores sobre el caparazón del topotipo *Cheloniidae* gen et sp nov. UABC-FCM-1620. Escala: hendidura circular 2 mm. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Figura 36. Patrón tafonómico de un caparazón de *Eretmochelys imbricata* enterrado en posición convexa en la zona intermareal baja en la Isla La Digue (Islas Seychelles). Tomado de Meyer (1991).

Figura 37. Húmero derecho de dermoquelioideo carente de la porción proximal, lado izquierdo en vista ventral, lado derecho en vista dorsal. Colectado en la localidad 104-E. Escala total 10 cm, aprox. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 38. Fragmentos del plastron en vista ventral, de una tortuga marina de tipo quelónido, colectados en la localidad 109-E. UABC-FCM-2447. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 39. Términos generales de un cladograma (Modificado de Maddison, et al. 1984 y Wiley, et al. 1991). El triángulo indica un grupo interno cuyas relaciones no se han resuelto.

Figura 40. Cladograma que indica el proceso de comparación extra-grupo, según el algoritmo de grupo externo para caracteres multiestado desordenados (Maddison, et al. 1984); con base en el cladograma de hipótesis filogenética de Gaffney (1996). Los números

sobre las ramas son los caracteres de la serie de transformación del carácter 25 de Gaffney (1996) (Anexo II, tabla IV) y los números contiguos a los nodos son la asignación del estado del carácter. Cladograma simplificado, modificado de Gaffney (1996).

Figura 41. Cráneos de quelonioideos en vista dorsal. Las líneas punteadas muestran los surcos de escudos dermales en los elementos craneales. a *Toxochelys*, b *Ctenochelys*, c *Allopleuron*, d *Osteopygis*, e *Chelonia*, f *Santanachelys*, g *Rhinochelys*, h *Desmatochelys*, i *Protostega*, j *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

Fig. 42. Cráneos de quelonioideos en vista lateral izquierda. a *Toxochelys*, b *Allopleuron*, c *Osteopygis*, d *Chelonia*, e *Santanachelys*, f *Rhinochelys*, g *Desmatochelys*, h *Protostega*, i *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

Figura 43. Cráneos de quelonioideos con los elementos óseos dermales removidos, mostrando así la morfología del basicranium. a *Toxochelys*, b *Ctenochelys*, c *Osteopygis*, d *Chelonia*, e *Desamtochelys*, f *Dermochelys*. (Tomado de Hirayama, 1994).

Figura 44. Cráneos de quelonioideos en vista ventral. a *Toxochelys*, b *Ctenochelys*, c *Allopleuron*, d *Osteopygis*, e *Chelonia*, f *Sanctanachelys*, g *Rhinochelys*, h *Desmatochelys*, i *Protostega*, j *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

Figura 45. Cuadrato izquierdo del Cheloniidae nov gen et sp. de la Mesa La Misión, número de catálogo UABC-FCM-2545, colectado en la localidad 103-G. Escala 4 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 46. Mandíbulas en vista dorsal. a *Toxhochelys*, b *Ctenochelys*, c *Osteopygis*, d *Syllomus*, e *Eretmochelys*, f *Chelonia*, g *Lepidochelys*, h *Caretta*, i *Natator*. a, b y c, Tomado de Zangerl (1953); d tomado de Weems (1980); e, f, g y h, tomado de Carr (1952), no a escala; i, tomado de Zangerl, et al. (1988).

Figura 47. Mandíbula del espécimen UABC - FCM - 1620, vista dorsal. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 48. Mandíbulas de quelonioideos en vista lateral izquierda. a *Toxochelys*, b *Erquelinnesia*, c *Allopleuron*, d *Eochelone*, e *Puppigerus*, f *Syllomus*, g *Natator*, h *Lepidochelys*, i *Desmatochelys*, j *Protostega*, k *Mesodermochelys*, l *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994), no a escala.

Figura 49. Mandíbula del espécimen UABC-FCM-1620. Vista lateral derecha. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 50. Mandíbula de *Syllomus aegyptiacus* en vista interna del maxilar derecho, para el cual la terminación anterior se encuentra a la izquierda (A) y en vista externa lateral derecha con la porción anterior del lato derecho (B). Tomado de Weems (1980).

Figura 51. Adaptación de las extremidades anteriores de patas palmeadas (*Trionyx*) a aletas en forma de remos (*Chelonia*); *Santanachelys* representa la morfología intermedia. a *Trionyx*, b *Santanachelys*, c *Chelonia*. Tomado de Piveteau (1955), Hirayama (1998) y Zangerl (1980) respectivamente; a no presenta escala.

Figura 52. Comparación de la morfología del húmero de Testudines y Chelonioides. Vista dorsal. a quelónido, b *Testudo*. Tomado de Mlynarsky, M. (1976).

Figura 53. Elementos óseos de *manus* del espécimen UABC - FCM - 1621. Metacarpal (izquierda) y falange terminal (derecha). Fotografía Francisco Aranda. Escala: 40 mm.

Figura 54. Reconstrucción de esqueletos de quelónidos en vista ventral. a *Toxochelys*, b *Ctenochelys*, c *Osteopygis*, d *Erquelinnesia*, e *Allopleuron*, f *Puppigerus*, g *Eochelone*, h *Syllomus*, i *Natator*, j *Chelonia*, k *Lepidochelys*, l *Desmatochelys*, m *Protostega*, n *Archelon*, o *Mesodermochelys*, p *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

Figura 55. Escápulas del espécimen UABC-FCM-1620 Izquierda y derecha, respectivamente, vista anterior. Fotografía Tomás Castelas.

Figura 56. Comparación de la morfología humeral de: a *Chelydra*, b *Lepidochelys*, c toxoquelídeo. Tomado de Zangerl, R. (1953).

Figura 57. Humeri derechos de quelonioideos. Renglón superior en vista dorsal, renglón intermedio en vista ventral y renglón inferior en vista anterior. De izquierda a derecha: a *Osteopygis*, b *Allopleuron*, c *Eochelone*, d *Caretta*, e *Desmatochelys*, f cf. *Chelosphargis*, g *Archelon*, h *Mesodermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

Figura 58. Humeri de quelonioideos de La Misión. A UABC - FCM - 1621, a derecho, b izquierdo en vista dorsal. Fotografía Tomás Castelaso.

Figura 59. Ulna o cúbito derecho del espécimen UABC - FCM - 1621. Escala 3.5 cm. Fotografía Susy Sánchez.

Figura 60. Femora derechos de: a *Chelydra*, b *Toxochelys*, c *Lepidochelys*. Tomado de Zangerl (1953).

Figura 61. Femora de quelonioideos. a *Puppigerus* (fémur izquierdo, X 1½ Moody, 1974), b *Syllomus* (Femur derecho, vista anterior, caput a la izq., trocante menor a la derecha y mayor hacia atrás, escala X 0.66. Weems, 1974), c *Natator* (Fémur derecho en vista anterior, escala 50 mm. Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988), d espécimen UABC - FCM - 1621. (Fotografía Francisco Aranda), e *Chelonia* (especimen UABC - FCM - AC - 03; Escala 50 mm; Fotografía Susy Sánchez), f *Protostega* (fémur derecho, no a escala, Zangerl, 1953).

Figura 62. Femur izquierdo del espécimen UABC-FCM-1621. a, vista ventral, b vista lateral. Fotografías Susy Sánchez.

Figura 63. Tibiae de quelónidos, mostrando la cicatriz de agarre de los tendones de los músculos flexortibialis internus y pubotibialis. a, *Eochelone*; b, *Oligochelone* (a y b Tomados de Zangerl, 1980, no a escala); c, *Chelonia* (Especimen UABC-FCM-AC-003; fotografía Francisco Aranda; escala 30 mm.); d *Cheloniidae* nov gen et sp. (UABC - FCM - 2562;

fotografía Francisco Aranda; escala 30 mm.); e, *Natator* (Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988; escala 20 mm).

Figura 64. Reconstrucción del caparazón del Cheloniidae gen et sp nov. espécimen UABC-FCM-1621, colectado en la localidad 103-G. Escala 10 cm. Fotografía Susy Sánchez.

Figura 65. Porción anterior del caparazón de espécimen UABC - FCM - 1621. Fotografía Susy Sánchez.

Figura 66. Vista ventral de la placa nugal del espécimen UABC-FCM-1620. Escala 93 mm. Obsérvese la protuberancia. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 67. Formas de osificación de los elementos pleurales del caparazón. a *Osteopygis*, b *Chelonia*, c *Desmatochelys*, d *Protostega*, e *Dermochelys*. Tomado de Zangerl (1953), Zangerl y Turnbull (1955), Zangerl y Sloan (1960), Zangerl (1953) y Mlynarsky (1976), respectivamente. Figuras no a escala.

Figura 68. Caparazones en vista dorsal, mostrando el patrón de escudos córneos; *Eretmochelys* muestra la condición plesiomórfica del patrón de escudos córneos. a *Eretmochelys*, b *Lepidochelys*, c *Caretta*. Tomado de Márquez (1990).

Figura 69. Peto del espécimen UABC-FCM-1620. Vista ventral. Fotografía Francisco Aranda.

Figura 70. Hipótesis filogenética para el Microorden Cheloniodea, según datos de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994, 1998) y con la inclusión de un nuevo género de quelónido miocénico. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres, 64 informativos. El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 180 pasos, CI = 0.5111, RI = 0.7507. Los nodos presentan las proporciones de bootstrap (BPs) asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones de la Tabla X.

Figura 71. Hipótesis filogenética para el Microorden Chelonioidea, incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres, 63 informativos. El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 163 pasos, CI = 0.5419, RI = 0.7887. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones de la Tabla X.

Figura 72. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres (28 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 66 pasos, CI = 0.7879, RI = 0.8272. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

Figura 73. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, en la que se reduce un estado de carácter a la serie de transformación 12 de la tabla IX (anexo IV). Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres (28 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 66 pasos, CI = 0.7879, RI = 0.8293. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

Figura 74. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, considerando las propuestas de Parham y Fastovsky (1988), incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 73 caracteres (30 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 86 pasos, CI = 0.6977, RI = 0.7414. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

Figura 75. Húmero de *Syllomus aegyptiacus*. A, vista dorsal, USNM24878, 83 mm; b, vista ventral, USNM357168, 103 mm. Tomado de Hirayama (1992).

Figura 76. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de los quelonines con una escala de referencia en el tiempo geológico.

Figura 77. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Temprano (Aquitaniense-Burdigaliense, 23.7-16.6 millones de años), mostrando la distribución geográfica de los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Calvert) y *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Rudies y Fm. Calvert). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).

Figura 78. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Medio (Langhiano-Serravaliano, 16.6-11.2 millones de años), mostrando la distribución geográfica de los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Round Mountain Silt, Rosarito Beach, Calvert, Yorktown), *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Calvert, Sogi, Nagura e Hirachi) y *Mesocheloni misionica* (verde, Fm. Rosarito Beach). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).

Figura 79. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Temprano (Tortoniano-Messiniano, 11.2-6.3 millones de años), mostrando la distribución geográfica de los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Berchem) y *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Senhata). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).

Figura 80. Mapa de la paleolínea de costa durante el Plioceno (Zancleano, 5 millones de años), mostrando la distribución geográfica de los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Bone valley), *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Yorktown) y euquelonines (naranja, Fm. Bone valley). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).

INTRODUCCIÓN

Un fósil por sí solo, puede en algunos casos tener un valor estético, sin embargo, su verdadero valor es científico y radica en la información que del fósil se puede extraer en el contexto de la historia de la vida en nuestro planeta.

La sistemática biológica, como una disciplina de la biología comparativa, integra las metodologías a través de las cuales el científico busca el orden de la vida en la naturaleza, y lo expresa al definir entidades objetivas caracterizadas por un patrón de rasgos interrelacionados y que pueden ser expresadas en un arreglo jerárquico que refleje el orden de la naturaleza. Así pues, se define al taxon como una entidad objetiva, caracterizada por un grupo de caracteres variables, ya sean morfológicos o moleculares, con base en los cuales puede definirse categorías taxonómicas como un arreglo jerárquico en la forma de filogenias, buscando así expresar el orden de la naturaleza.

Al descubrimiento de nuevos taxa, particularmente taxa fósiles, se asocia una gran cantidad de información de los rasgos que los caracterizan. Esta información, al estudiarse en el contexto de la sistemática filogenética, representa una contribución para el conocimiento de la historia natural del grupo al que pertenecen, esclareciendo paulatinamente las relaciones genealógicas de los taxa más cercanamente asociados y permitiendo el mejor entendimiento de la evolución, radiación y dispersión del grupo correspondiente.

En el presente trabajo se pretende determinar la posición filogenética que corresponde a los especímenes de tortugas marinas fósiles encontradas en los sedimentos marinos del Mioceno Medio de la Mesa La Misión, Baja California, México, así como demostrar la presencia de al menos un nuevo género de tortuga marina de la Familia Cheloniidae. Paralelamente, se asignarán las afinidades

genéricas que correspondan a elementos óseos aislados que presenten características particulares, ya sea sinapomorfías o autapomorfías, con base en las cuales puedan relacionarse con géneros de tortugas marinas que a la fecha se hayan descrito o al menos con un grupo definido para esta herpetofauna.

Para lograr lo anterior se realizará un análisis filogenético para las tortugas marinas, en nivel genérico, considerando los taxa propuestos por Hirayama (1994) y la distribución de estados de caracteres morfológicos propuestas de diversos autores, entre las que destacan las de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994), Parham y Fastovsky (1997) e Hirayama (1998).

Primeramente, será necesario, postular una hipótesis de polaridad de los caracteres morfológicos utilizados en el estudio de la filogenia de tortugas marinas. Dicha hipótesis de polaridad permitirá definir los estados primitivos o derivados correspondientes a cada caracter. Para lograr lo anterior, es necesario estudiar la distribución del caracter en un grupo externo definido, el cual corresponde en este caso a los Eucryptodios; grupo que se compone por los cryptodios vivientes y sus relativos cercanos, tales como los Plesiochelyidae, Meiolaniidae y Chelydridae. Una vez establecida la hipótesis de polaridad, será posible identificar y describir los estados de caracter que corresponden a los elementos óseos de los especímenes de tortugas marinas de la Mesa La Misión, y con ello, será posible integrar a los taxa de la Mesa La Misión en una matriz de series de transformación taxon-caracter que integre las diversas propuestas realizadas a la fecha y que será evaluada en el contexto del análisis filogenético.

Con base en lo anterior, se realizará un análisis filogenético de caracteres morfológicos; específicamente osteológicos, distribuidos en 27 géneros de tortugas marinas de las familias Cheloniidae, Protostegidae y Dermochelyidae.

Los especímenes representados por escasos elementos óseos, serán omitidos del análisis computacional y se añadirán posteriormente a la filogenia de forma manual, utilizando las sinapomorfias observadas en el material; en tal caso de no poderse integrar a la filogenia, se asignarán posibles afinidades en el nivel taxonómico que pueda alcanzarse.

Los resultados del análisis filogenético se expresarán gráficamente en la forma de cladogramas, mismos que representan una propuesta sobre los grupos naturales o clados que han conformado el Microorden Chelonioidea a través de su historia natural.

El presente trabajo representa un aporte sustancial al estudio de la filogenia de las tortugas marinas, ya que desarrolla explícitamente el análisis de polaridad de los caracteres, su morfología y distribución taxonómica entre las tortugas marinas. Así mismo, este trabajo corresponde al primer estudio en donde se asigna un valor estadístico que representa un estimado del error para cada clado de la filogenia propuesta, en la forma de valores de proporciones de bootstrap.

El estudio de los especímenes de tortugas marinas fósiles de la Mesa La Misión en el contexto de la filogenia del grupo, representa una aportación para el mejor entendimiento de la diversidad morfológica de los quelonioideos durante el Mioceno y es el fundamento científico a partir del cual podrán inferirse algunos aspectos sobre la biogeografía de las tortugas marinas, particularmente, de las tortugas del Pacífico de Norte América durante el Neógeno y su relación con el establecimiento de los representantes actuales del grupo.

ANTECEDENTES

Sistemática del Orden Testudines

El trabajo científico en torno a la sistemática de las tortugas inicia con la hipótesis sistemática de Linnaeus (1766), en la que propone al género, *Testudo*, como un grupo natural compuesto por 15 especies.

Brongniart (1805) utilizó características relativas al hábitat para subdividir a las tortugas, proponiendo los géneros *Chelonia* (marinas); *Emys* (agua dulce) y *Testudo* (terrestres), propuesta a la que Cuvier (1817), añadió los géneros *Chelys* (de "hocico") y *Trionyx* (tortugas blandas), utilizando características físicas para definirlos. Wagler (1830) subdividió en 21 géneros los taxa principales propuestos por Brongniart en función de la morfología de las extremidades, la cual consideraba una consecuencia del hábitat.

Dumeril (1806) publicó lo que puede considerarse el cladograma más antiguo de la sistemática de las tortugas (Fig. 1), en el cual, según la interpretación de Gaffney (1984), considera al pleurodiro *Chelus* como el grupo hermano del resto de las tortugas, reconociendo así intuitivamente a los aún no nombrados pleurodiros y criptodiros como grupos que conforman un solo grupo natural.

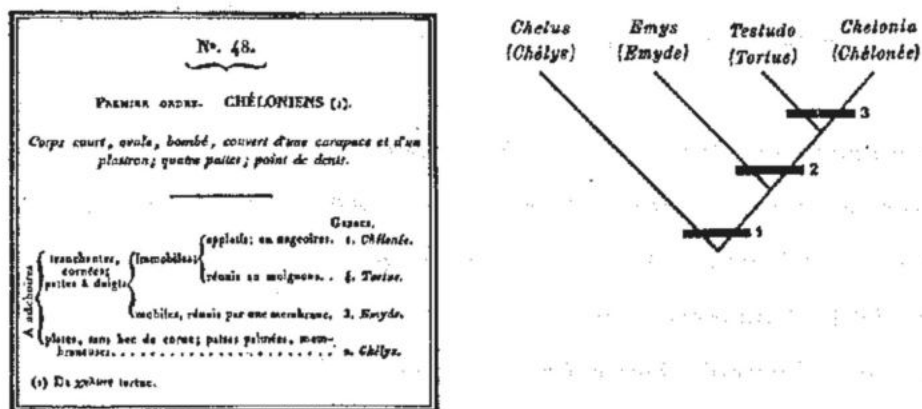


Figura 1. Clasificación jerárquica más antigua para tortugas propuesta por Dumeril (1806) y su interpretación como cladograma por Gaffney (1984). Tomado de Gaffney (1984).

Fitzinger (1826) propone una clasificación con cinco taxa principales jerárquicamente equivalentes:

1. Carettoidea (*Caretta*); 2. Testudinoidea (*Testudo*); 3. Emydoidea (*Terrapene*, *Emys*, *Chelodina*, *Chelydra*); 4. Chelydoidea (*Chelys*) y 5. Trionychoidea (*Trionyx*).

En esta clasificación no agrupa a los pleurodiros considerados y presenta lo que según Gaffney (1984), corresponde al diagrama ramificado más antiguo, en el cual se relacionan una serie de géneros de tortugas en una configuración específica (Fig. 2). Sin embargo, en este diagrama, Fitzinger relaciona ciertos géneros de mamíferos y aves con las tortugas, en lo que considera Gaffney (1984) como asociaciones relativas a especializaciones anatómicas que aparentan similitudes.

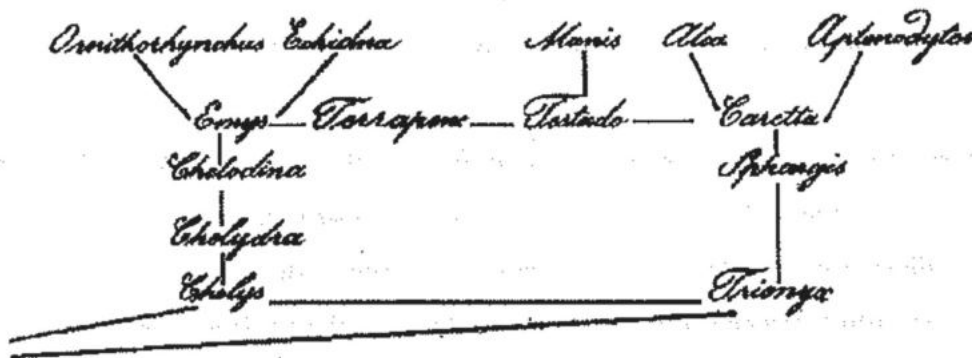


Figura 2. Clasificación de Fitzinger (1826), la cual representa el diagrama ramificado más antiguo en la sistemática de las tortugas. Tomado de Gaffney (1984).

Gray (1831), propone una clasificación que representa la primera propuesta en considerar a los pleurodiros como un grupo natural. Gray (1825) ya había considerado criterios como la retracción del cuello o la fusión de pelvis/concha para su clasificación y con su propuesta de (1831), demuestra la utilización de rasgos menos superficiales en sus análisis. No obstante, fueron Dumeril y Bibron (1835) quienes acuñaron los términos Cryptodiro y Pleurodiro como referencia a la forma de retracción del cuello, aún que caracterizaron a los taxa principales de su clasificación con base en rasgos ecológicos, sin desarrollar las ideas expresadas por Dumeril (1806) relativas a la morfología de las extremidades (Fig. 1).

Agassiz (1857) reconoce a las tortugas marinas de tipo quelónido + *Dermochelys* (entonces Sphargididae), como un grupo natural al que denomina Chelonii, mismo que presenta como el taxon hermano del resto de las tortugas, a las que clasifica dentro del grupo Amydae, rompiendo con su propio criterio de especificidad ya que los géneros considerados en este grupo no presentaban caracteres específicos en común que no se encontraran en otros grupos, sino que eran simplemente "no Chelonii".

Cope (1871) unió a casi todos los grupos correspondientes a Cryptodira, con base en la característica común de la retracción vertical del cuello y los reconoció como taxa principales equivalentes con los pleurodiros, dentro del denominado grupo Tecophora. Y como un reflejo de sus tendencias evolucionistas, propuso a *Dermochelys* como el grupo hermano del resto de las tortugas, conformando el llamado grupo Athecae, "sin concha", interpretando la morfología de la concha del dermoquelídeo como la condición ancestral de la concha de las tortugas. El trabajo morfológico detallado de Nick (1912) demostró que *Dermochelys* y las otras tortugas marinas forman un grupo natural, sin embargo, la influencia de Cope llegó hasta Carr (1952), quien usa Athecae y Thecophora como la subdivisión principal para las tortugas marinas.

Lydekker (1889b), reconoce a las familias Dermochelyidae (hasta entonces manejada como Sphargidae) y Protostegidae, y las propone como subgrupos de Athecae, siguiendo con la influencia de Cope.

Las características innovadoras de la clasificación de Cope (1871), hacen que Gaffney (1984), la considere como el inicio del desarrollo de clasificaciones evolucionistas. A partir de entonces, las ideas evolucionistas se volvieron más populares y los taxa extintos cobraron énfasis, tomando el lugar que Cope tratara de darle a *Dermochelys* e iniciando así la búsqueda de los ancestros como una pieza clave en la definición de grupos naturales.

A partir de entonces, casi todas las clasificaciones que incluían especies extintas tenían un supuesto grupo ancestral, usualmente anfiquelídea, grupo que se volvió el depositario de taxa extintos pobremente conocidos, tornándose un taxa definido principalmente por la ausencia de caracteres diagnósticos.

En 1923, Nopsca sintetizó las ideas filogenéticas contemporáneas y agrupó todas las tortugas vivientes en Pleurodira y Cryptodira, hipotetizando la naturalidad de estos grupos de tortugas vivientes de modo tal que finalmente estableció los taxa actualmente en uso para las formas vivientes. En esta clasificación, Trionychidae y Dermochelyidae son considerados como criptodiros y Amphichelydia es el tercer taxa principal, mismo que se presenta como el ancestro de las tortugas vivientes. Así mismo, Nopsca ignora los antes propuestos Athecae y Tecophora.

Las propuestas de árboles filogenéticos cobraron fuerza para principios del S. XX, siendo el de Hay (1908) el que es considerado por Gaffney (1984) como el árbol filogenético de tortugas más incluyente e influenciable de este periodo (Fig. 3). Este árbol resumía las contribuciones de los evolucionistas de entonces, manteniendo la división Athecae y Tecophora y entonces considerando a *Dermochelys* como la tortuga más primitiva, sin relacionarla con el resto de las tortugas marinas, las cuales se consideran como criptodiros diversificados en las familias Cheloniidae, Toxochelyidae, Protostegidae y Desmatochelyidae. Hay (1908) considera a Amphichelydia como el ancestro de pleurodiros y criptodiros y le asigna otros taxa extintos, a pesar de haber considerado cráneos y conchas de este grupo como "esencialmente Cryptodira" (Hay, 1908).

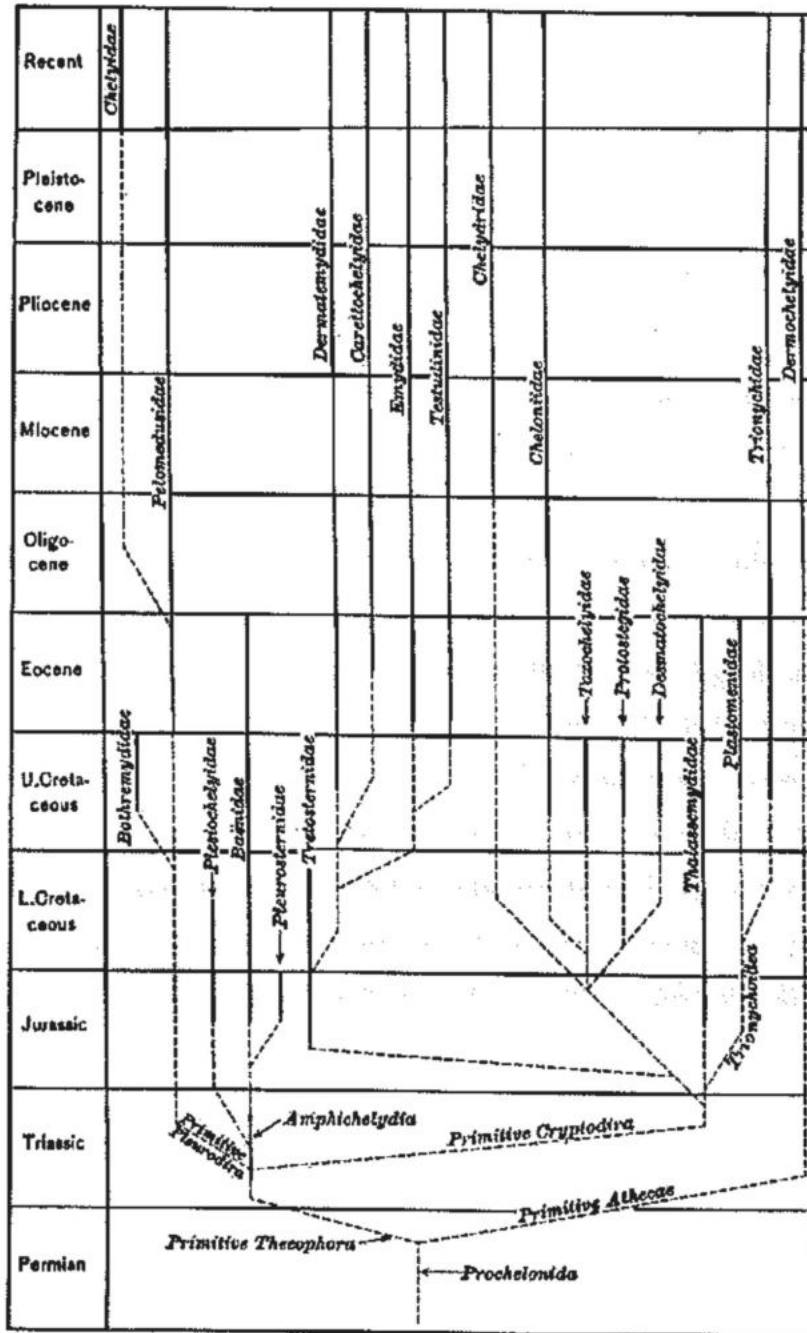


Figura 3. Diagrama filogenético de principios del S. XX propuesto por Hay (1908). Tomado de Gaffney (1984).

El desarrollo de la teoría sintética del evolucionismo en los 1930's y 40's legitimizó y promovió el reconocimiento de grupos abiertamente no naturales, los cuales no podían diagnosticarse por basarse en diferenciaciones morfológicas producto de procesos de adaptación. Simpson (1938), al describir al meiolanido *Crossochelys* admitió: "El Suborden *Amphichelydia*, al cual se refieren generalmente *Pleurosternidae*, *Baenidae* y otras formas extintas, es esencialmente una división horizontal de un grupo divergente de *phyla* iniciales, mayormente mesozoicos, los cuales son diferenciables por formas posteriores y unidos entre sí por caracteres primitivos. Una clasificación filética estricta, si esta fuera posible, llevaría al rechazo de este suborden tal como ha sido definido, pero, como sucede regularmente en la taxonomía práctica, es ahora más conveniente, -si no innecesario-, reconocerlo".

Williams fue autoridad durante la segunda mitad del S. XX. En 1950 propuso una clasificación de tortugas vivientes y extintas con agrupaciones jerárquicas extensivas que se basaron en la morfología cervical. Esta propuesta fue modificada por Romer (1966) con la adición de *Proganochelydia* entre los taxa principales (*Amphichelydia*, *Cryptodira* y *Pleurodira*); en estas clasificaciones ya se consideraba a *Dermochelys* como una superfamilia relacionada con el resto de las tortugas marinas. La expresión gráfica de estas clasificaciones fue un árbol filogenético publicado por Pritchard (1967) (Fig. 4). Este diagrama muestra un nudo de taxa extintos que no tienen relación con las formas recientes, a partir del cual surge la base de las ramificaciones de *Pleurodira* y *Cryptodira*.

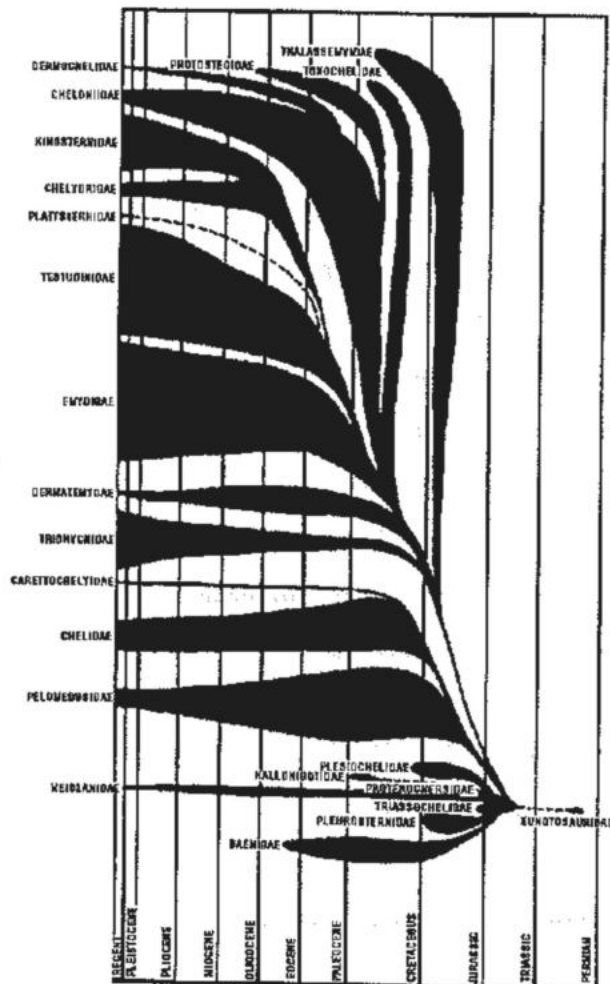


Figura 4. Diagrama filogenético publicado por Pritchard (1967), reflejando las ideas de las clasificaciones de Williams (1950) y Romer (1956). Tomado de Gaffney (1984).

Zangerl (1969), propone una clasificación abiertamente no filogenética basada en "niveles de organización" de la morfología de la concha que deriva en taxa que, según Gaffney (1984), no pueden ser diagnosticables usando distribuciones únicas de caracteres.

Henning (1966) desarrolla el método del cladismo, en el cual se tiene énfasis en los grupos naturales definidos por la presencia de caracteres específicos y según Nelson y Platnick, (1981) y Gaffney (1984), puede ser interpretado como un método objetivo para el reconocimiento de grupos naturales.

El primer efecto del cladismo o sistemática filogenética en la clasificación de las tortugas se observa en el trabajo de Gaffney (1972) en donde revisa a los baenidos como parte de los anfiquelídeos.

Gaffney (1975a) hace suyo el reto de Simpson (1938) y argumentó que los baenidos poseen los caracteres únicos (o derivados) de cryptodira, por lo que descarta el Suborden Amphichelydia en favor de una clasificación que reflejara más cercanamente las ideas de grupos monofiléticos, retomando el Proganochelyidia de Romer (1966). Gaffney (1975a), propone a Proganochelyidia como grupo hermano del resto de las tortugas, a quienes clasifica como el suborden Casichelydia. Conformando Casichelydia, incluye a Pleurodiros y Cryptodiros, considerando a los baenidos como los criptodiros más primitivos, grupo hermano del Parvoorden Eucryptodira.

Entre otros grupos considerados como parte de Eucryptodira, Gaffney (1975a) incluyó a la Superfamilia Chelonioidea conformada por las familias Plesiochelyidae, Protostegidae, Toxochelyidae, Dermochelyidae y Cheloniidae.

Gaffney (1984), propone una nueva clasificación en la que resuelve la tricotomía de los taxa principales de Eucryptodira (Chelonioidea, Testudinoidea y Trionichoidea) e incorpora la hipótesis concerniente a los extintos Pleurosternidae (=glyptopsidos), baenidos (Gaffney, 1975a) y meiolánidos (Gaffney, 1983) como parte de Cryptodira. En esta clasificación, Gaffney considera a los Plesiochelyidae como una familia del Microorden Chelonioidea.

Gaffney (1984), pone de manifiesto la inminente discordancia entre el sistema de nomenclatura biológica Linneana y aquel derivado por el sistema filogenético, basado en el concepto de ancestro común, con la siguiente frase: *"La clasificación es una traducción redundante del cladograma sin ninguna convención. Las nuevas categorías son insertadas con el fin de mantener los niveles categóricos tradicionales de taxa previamente nombrados"*

El trabajo más importante que representa una síntesis de los avances en la sistemática de tortugas a finales del S. XX es el de Gaffney y Meylan (1988), quienes presentan una hipótesis filogenética explícita en nivel genérico para las tortugas (Fig. 5), haciendo contribuciones importantes a las propuestas de Gaffney (1975a, 1984), entre las que resaltan:

- a) Las tortugas son el grupo hermano de Diapsida, por lo que se consideran Sauropsida (Goodrich 1916).
- b) Remueven la Familia Plesiochelyidae de Chelonioida y la primera es considerada como el grupo hermano del resto de los eucryptodiros, a los que define como Centrocryptodira.
- c) Las propuestas sobre Chelonioida se discuten en los antecedentes del grupo.
- d) Retoman la Familia Adocidae propuesta por Cope para los géneros *Adocus* y *Basilemys* y se considera como el grupo hermano de Carettochelyidae y Trionychidae.
- e) La Familia Dermatemydidae se restringe a los generos *Dermatemys* y *Baptemys*.
- f) La Familia Emydidae es el grupo hermano de el parafilético Bataguridae y el monofilético Testudinidae.

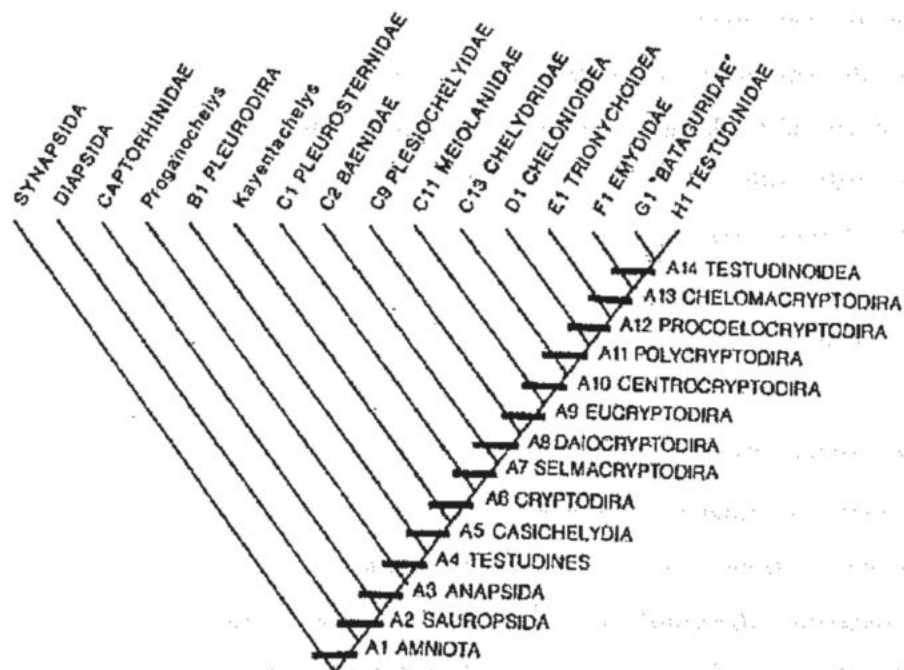


Figura 5. Cladograma de las categorías principales de tortugas y sus relativos cercanos. Tomado de Gaffney y Meylan (1988).

Con respecto a los Plesiochelyidae, Gaffney (1975b), publica una revisión taxonómica de *Portlandemys* y *Plesiochelys*, en la cual concluye que ambos géneros forman el grupo hermano de los quelonioideos y en (1976) describe su morfología craneal. Rieppel (1980) describió el género *Thalassemis*, situándolo en la familia Thalassemidae con base en los criterios de Bräm (1965), concluyendo que era un quelonioideo cercanamente relacionado con Plesiochelyidae. Gaffney (1975b), hipotetizó la inclusión de los plesioquelídeos en quelonioidea con base en caracteres como la posesión de un *dorsum sellae* alto y separado del *sella turcica* y del *foramen anterius canalis carotici interni*, por una superficie ósea prominente, así como por la presencia de la parte posterior del *sella turcica* no oculta por el *dorsum sellae*, caracteres que se presentan bien desarrollados en *Portlandemys*, poco desarrollados en *Plesiochelys* y ausentes en *Thalassemys*. Gaffney y Meylan (1988) establecen la Familia Plesiochelyidae conformada por los géneros *Plesiochelys*, *Talassemis* y *Portlandemys* e interpretan la presencia de estos caracteres en quelonioideos como homoplasias ya que la condición de *Thalassemis* se presenta también en el eucriptodiro primitivo *Meiolania*.

La continuidad en la labor de la búsqueda de hipótesis mejor sustentadas para la filogenia de las tortugas ha continuado, y durante su desarrollo se han aplicado métodos diversos como el uso de caracteres morfológicos, la implementación del análisis mediante ordenador y el uso de la biología molecular o genética. Ejemplos de ello son los trabajos de Hirayama (1985, 1991), Bour y Dubois (1985), Meylan (1987, 1988, 1996), Meylan y Gaffney (1989) Gaffney, Meylan y Wyss (1991), Hutchison (1991), Lamb y Liderad (1994), Gaffney (1996). Así mismo, el descubrimiento y reporte de nuevos taxa fósiles presenta constantes aportaciones.

Albrecht (1967, 1976) y Zug (1966, 1971) son autores que han resaltado por sus estudios en el descubrimiento de nuevos caracteres morfológicos. Albrecht (1967, 1976) amplió considerablemente el trabajo de McDowell (1961) relativo a arterias craneales y sus canales en tortugas recientes, derivando en la identificación de simapomorfías que han sido usadas en diversos estudios posteriores. Zug (1966) realiza un estudio con base en características morfológicas peneales de las tortugas, con base en el cual hipotetiza cuatro grupos monofiléticos principales, tres de los cuales son consistentes con grupos probados

por sinapomorfías basadas en otros sistemas orgánicos; sin embargo, este análisis presenta problemas con comparaciones extragrupo y la determinación de homologías en estructuras peneales, lo que ha limitado su uso en los análisis filogenéticos. Un caso similar es el de Parsons (1968), quien estudia la variación en la coana de las tortugas actuales. McDowell (1983), intentó extender las comparaciones fálicas integrando más taxa, sin lograr conclusiones relevantes. Zug (1971) realiza una monografía de la extremidad posterior de las tortugas Cryptodira, utilizando un método fenético de análisis de datos, produciendo esquemas de clasificación no jerárquicos. Otros estudios morfológicos que han llevado al descubrimiento de nuevos caracteres y al establecimiento de su polaridad para el Orden Testudines, son los estudios de Gaffney (1985, 1990, 1996), Meylan y Gaffney (1989) y Gaffney, Meylan y Wyss (1991).

El análisis de Gaffney (1996) es una revisión de la familia Meiolaniidae; en este análisis, el autor incluye pleurodiros y criptodiros, tanto fósiles como actuales, logrando así clarificar la polaridad y distribución de los caracteres morfológicos de Testudines. En esta publicación se presenta una tabla de series de transformación de los caracteres (Anexo 1, Tabla I) y se indica explícitamente la polaridad de los caracteres, mismos que son descritos en términos de su morfología, condición primitiva y homoplasia, contando también con una discusión extensiva, particularmente para aquellos caracteres relevantes en el establecimiento de la posición filogenética de los meiolánidos. Gaffney (1996), presenta un cladograma para Testudines (Fig. 6), el cual corresponde con la propuesta de Gaffney y Meylan (1988), pero incluye otros taxa terminales para Eucryptodira, particularmente *Xinjiangchelys*, Sinemydidae y TMP 87.2.1, los cuales corresponden a taxa descritos, o mejor interpretados entre 1988 y 1996.

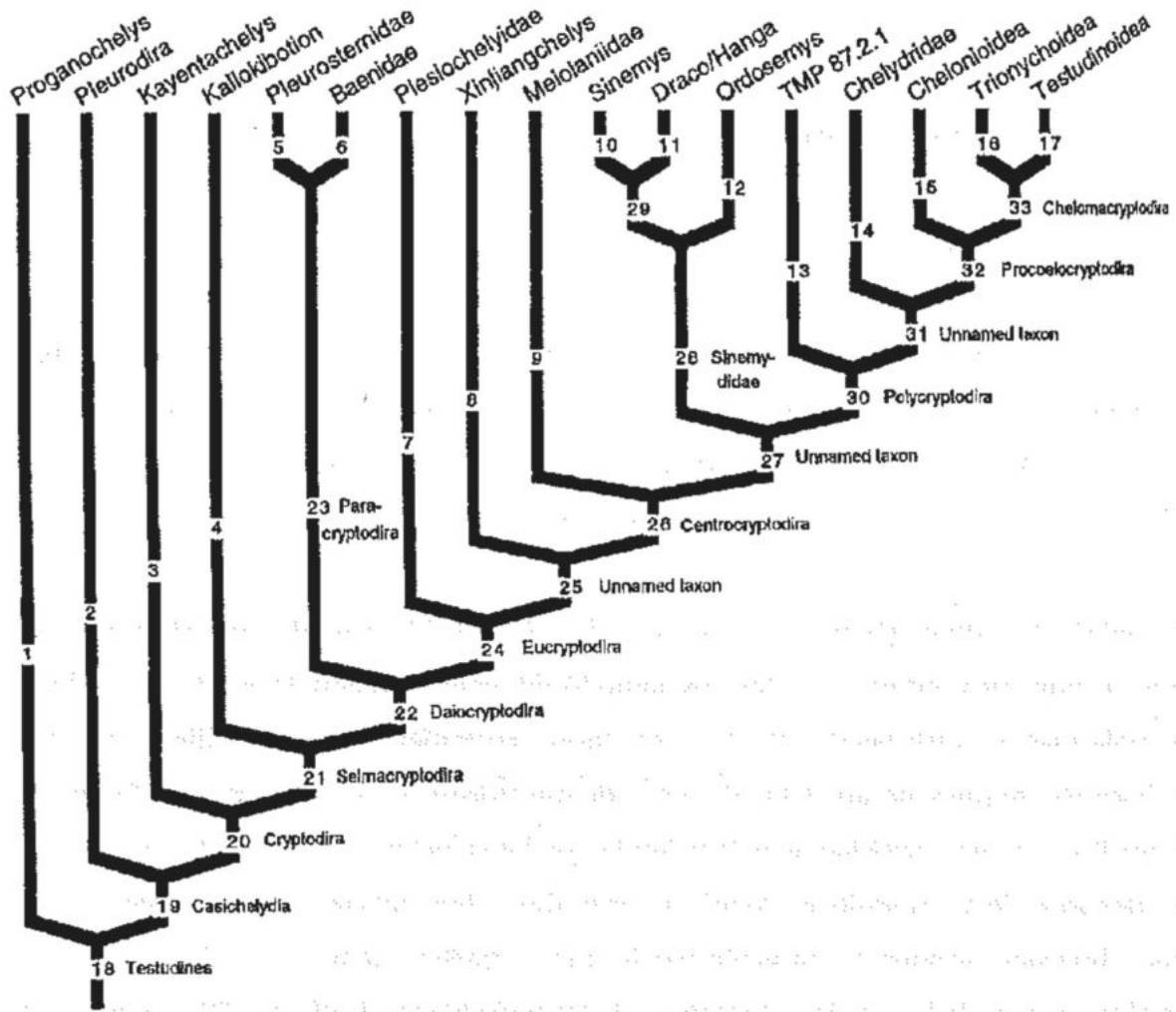


Figura 6. Cladograma para Testudines de 73 pasos con $CI=0.58$ y $RI=0.80$, correspondiente a la hipótesis filogenética para testudines propuesta por Gaffney (1996). Tomado de Gaffney (1996).

El enfoque de la Biología Molecular en la búsqueda de filogenias para Testudines

La genética evolutiva es una rama que toma fuerza a finales del S. XX y que ha tenido aplicabilidad en la inferencia de factores evolutivos, biogeográficos, demográficos, ecológicos y poblacionales, entre otros. Las propuestas en la sistemática de las tortugas, con base en el estudio de datos moleculares incluyen: Chkhvadze (1970), Stock (1972), Frair (1972, 1979), Bickham (1975, 1981, 1983); Bickham y Baker (1976); Chen, Mao y Ling (1980), Bickham y Carr (1981), Dowler y Beckham (1982), Haiduk y Bickham (1982), Bull y Legler (1983).

Según Gaffney (1984) y Shaffer et al. (1997), el trabajo de Bickham y Carr (1983) resalta sobre los trabajos que utilizan datos no morfológicos para proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de las categorías principales de tortugas.

Bickham y Carr (1983), analizan la variación en número y morfología de los cromosomas entre Cryptodira, haciendo un análisis cladístico de datos cromosomales del tipo cariotípico, sustentándolo en la propiedad conservativa del sistema de caracteres cariotípico, el cual consideran como *"un grupo de caracteres y estados de carácter que pueden asumirse lo suficientemente relacionados como para influenciar en la formación del mismo grupo de arreglos evolutivos"* (Bickham y Carr, 1983).

Como resultado, Bickham y Carr, (1983), presentan un cladograma (Fig. 7), en el que reconocen a las superfamilias Chelonioidea, Testudionoidea y Trionychoidea, subdivididas en 11 familias, las cuales forman grupos taxonómicos basados en cinco caracteres sinapomórficos ((1) Cariotipos primitivos idénticos $2n = 56$; siete macrocromosomas del grupo A. (2) $2n = 66 - 68$; no se conoce la polaridad de los estados de carácter. (3) Presencia de un macrocromosoma biramificado del grupo B (biramed second group B macrochromosomes). (4) Posesión de nueve macrocromosomas del grupo A. (5) Presencia del kariotipo primitivo $2n = 52 \text{ 9:5:12}$).

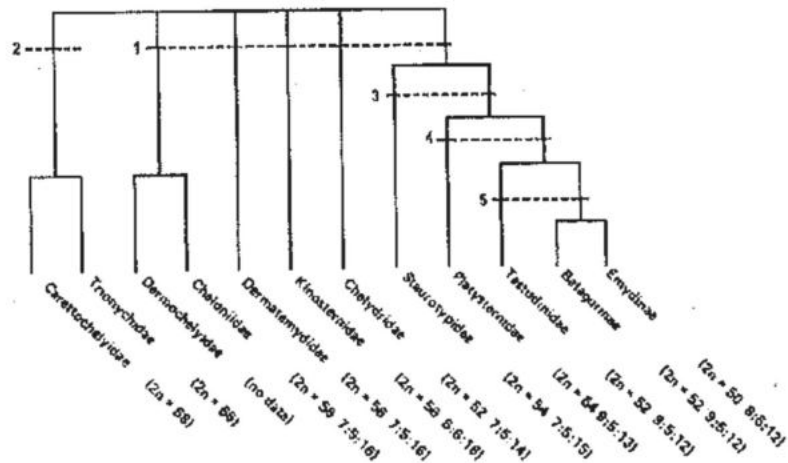


Figura 7. Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de las categorías principales de Criptodiros. Tomado de Bickham y Carr (1983).

Según Gaffney (1984), el poder resolutivo del análisis de Bickham y Carr (1983) es pobre comparado con la resolución de datos morfológicos ya que se reconocen pocos grupos, ya que ofrece un panorama muy limitado que no representan suficiente información para desarrollar una hipótesis jerárquica extensiva y que dichos resultados son comparables con los de Zug (1966), que se obtuvieron con base en la morfología del pene (Gaffney, 1984).

Otros trabajos sobre genética evolutiva de las tortugas son aquellos de Lamb y Liderad (1984), Carr y Bickham (1986), Bowen, Nelson y Avise (1993), Dutton, Davis, Guerra y Owens (1996), Seddon, Georges, Baverstock y McCord (1997), Shaffer, Meylan y McKnight (1997), Mannen, Steven y Li (1999), Weisrock y Janzen (2000).

De estos, resalta el trabajo de Shaffer et al., (1997), quienes recopilan un extenso grupo de datos de 23 taxa de tortugas actuales para probar la hipótesis filogenética del Orden Testudines con secuencias moleculares de dos genes mitocondriales (Citocromo *b*, 12S) y 115 caracteres morfológicos. Los autores probaron el uso de análisis separando cada grupo de datos, combinando ambas secuencias de DNA y analizando simultáneamente los tres grupos de datos, explorando así los niveles de concordancia entre datos moleculares y morfológicos o sus combinaciones.

Shaffer et al., (1997) concluyeron que el árbol resultante de los datos morfológicos es muy similar a aquel generado por datos moleculares combinados, concordando con las propuestas de Hillis, (1987) y Sanderson y Donoghue, (1989), respecto a que no hay superioridad en términos de los niveles de homoplasia que ofrecen datos moleculares o morfológicos y que todo dato puede contribuir potencialmente al análisis filogenético.

Mediante una aproximación de combinación de datos, Shaffer et al., (1997) obtuvieron árboles con politomías sin resolver, por lo que incluyeron seis taxa fósiles, resultando en una reducción del soporte estadístico de los nodos (Shaffer et al. 1997). Según lo anterior, los autores concluyen que el árbol resultante de la combinación de datos es la mejor estimación en la filogenia para los grupos principales de tortugas actuales (Fig. 8).

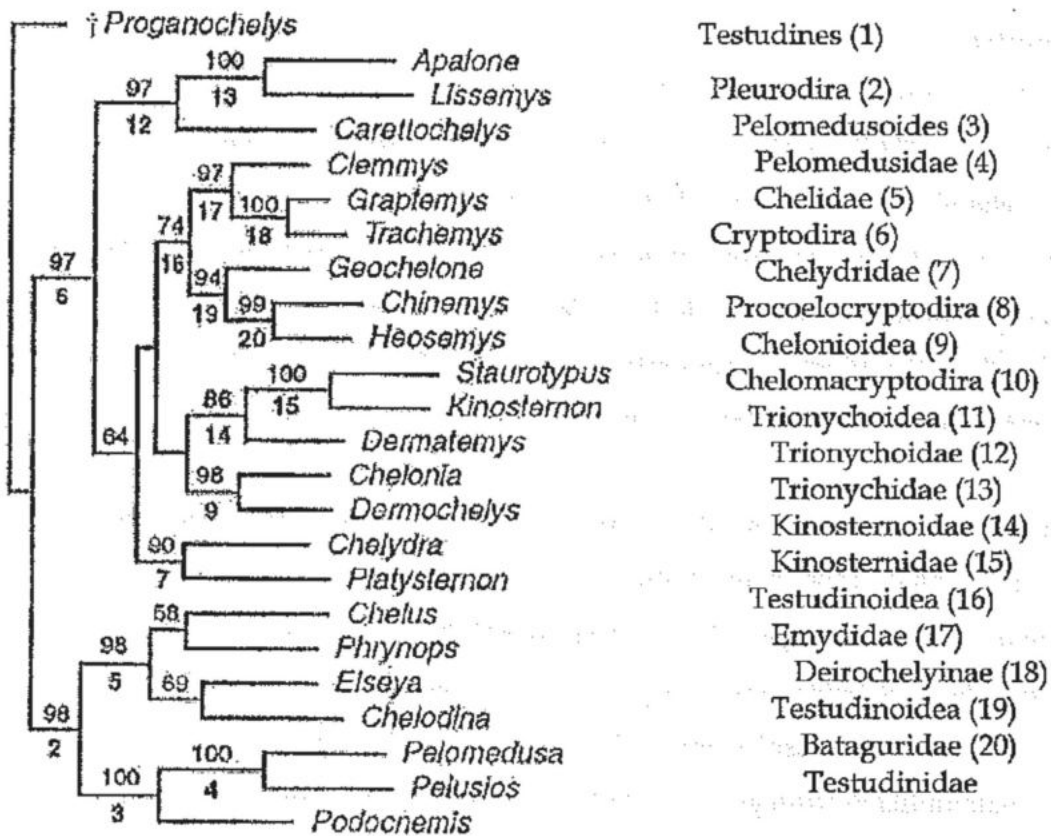


Figura 8. Cladograma que expresa la filogenia de las tortugas actuales, basado en la combinación de datos moleculares (citocromo *b* y 12S rDNA) y morfológicos. 2793 pasos, CI = 0.407, RI = 0.418. Los números sobre las ramas a las proporciones de bootstrap con base en 1000 réplicas. Tomado de Shaffer et al. (1997).

Sistemática del Microorden Chelonioidea

Carr (1942) publica algunas propuestas sobre las relaciones taxonómicas de tortugas marinas, ideas que redondea en su libro diez años más tarde. Carr (1952) trata de resolver las relaciones filogenéticas de las tortugas marinas recientes de la Familia Cheloniidae con una tabla de comparación de 25 caracteres para los cuatro géneros. En esta publicación, Carr tabula y compara caracteres osteológicos, no con un método matemático, sino con un criterio personal de similitud - disimilitud. Estos trabajos son el inicio del listado de los caracteres morfológicos que eventualmente se convertirían en la base del análisis filogenético de la corriente sistematista.

En su estudio, Carr (1952) concluye que la separación de dos grupos formados por *Chelonia* - *Eretmochelys* y *Caretta* - *Lepidochelys* es una propuesta débil que se fundamenta en la reducción del número de escudos dorsales, los cuales representan un carácter altamente variable. Carr (1952) atribuye la similitud en los rasgos osteológicos de *Chelonia* y *Eretmochelys* al paralelismo y por lo tanto, propone la restricción de Cheloniidae al género *Chelonia* e incluir a los géneros *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta* en la familia Carettidae o, como una propuesta alterna, designar familias monotípicas para cada género. Aún que Carr (1952) realiza diversas propuestas posibles, finalmente apoya la opción de "reconocer solo una familia para todos los tectóforos marinos".

Con base en los estudios de, Cope (1871, 1872, 1875), Hay (1895, 1898, 1908), Wieland (1896, 1898, 1900, 1902, 1903, 1906a, b, 1909), Capellini (1898), Williston (1898, 1902), Sternberg (1905) y Renger (1935); Zangerl (1953a) realiza un estudio de la Familia Protostegidae proponiendo nuevos géneros (*) y la siguiente taxonomía:

Subfamilia Chelospharginae: *Chelosphargis** y *Calcarichelys**.

Subfamilia Protosteginae: *Protostega* (*P. gigas*, *P. eaglefordensis**, *P. dixie**, *P. potens*) y *Archelon* (*A. copei*, *A. ischyros*).

La propuesta taxonómica de Zangerl (1953a), relativa a la Familia Protostegidae es retomada tal cual por Gaffney y Meylan (1988). En los trabajos de Hirayama (1994, 1998), esta propuesta es ampliada significativamente al incluir siete géneros como

representativos de la Familia Protostegidae y consecuentemente, la propuesta de Zangerl (1953) y Gaffney y Meylan (1988), es modificada considerablemente.

Los trabajos principalmente descriptivos de Owen (1851, 1849 - 1884), Owen y Bell (1849), Leidy (1865), Capellini (1884), Lydekker (1889), Case (1898), Hay (1898, 1908), Fraas (1903) y Wieland (1092, 1904a, b, 1905, 1906) son la base para el estudio monográfico de la Familia Toxochelyidae realizado por Zangerl (1953b), en el cual describe nuevos géneros (*) y propone a la Familia Toxochelyidae como un grupo monofilético conformado por:

Subfamilia Toxochelyinae: *Toxochelys*, *Thinochelys** y *Porthochelys*

Subfamilia Lophochelyinae: *Lophochelys**, *Ctenochelys** y *Prionochelys**.

Subfamilia Osteopyginae: *Osteopygis* y *Rhetechelys*

La propuesta de Toxochelyidae como un grupo monofilético es rechazada por Fastovsky (1985), por Hirayama y Suzuki (1985), y por Gaffney y Meylan (1988).

Otras descripciones de géneros de tortugas marinas corresponden a Winkler (1869), Portis (1879), Ubaghs (1879, 1888), Dollo (1909), Misuri (1910), DeVis (1911), de Lange (1911), Völker (1913), Oertel (1914), Longman (1915), Wegner (1918), Rüschkamp (1926), Edinger (1929, 1934), Gilmore (1937), Baird, (1964), Casier (1968).

Zangerl y Turnbull (1955) hacen una redescrición de *Procolpochelys grandaeva* (Hay 1908); (Sinónimo de *Chelonia grandaeva* Leidy (1851)). En esta misma publicación, proponen las siguientes relaciones filogenéticas:

La similitud en la especialización de las aletas de las tortugas marinas recientes de la Familia Cheloniidae es debida a una relación genética cercana, no a convergencia, por lo tanto, los géneros recientes se incluyen en la subfamilia Cheloniinae. Dos grupos se reconocen dentro de esta subfamilia:

Tribu* Caretini: *Caretta*, *Lepidochelys*, *Procolpochelys* (Mioceno) y *Euclastes melii* (Mioceno).

Tribu* Chelonini: *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Chelonia sismondai* (Plioceno), *Chelonia girundica* (Mioceno).

En esta publicación, Zangerl y Turnbull (1955) discuten ampliamente el uso de caracteres en el análisis de filogenias, así como las variantes específicas de ciertos caracteres entre tortugas marinas fósiles y actuales de la familia Cheloniidae.

Zangerl (1960) describe a *Corsochelys haliniches* un género del Cretácico perteneciente a la Familia Cheloniidae, mismo que posteriormente es considerado por Hirayama (1994), como el género más primitivo de la Familia Dermochelyidae.

Zangerl y Sloan (1960) describen un nuevo espécimen de *Desmatochelys lowi* (Williston, 1898) (Cretácico de Dakota del Sur), como un complemento a la descripción del espécimen tipo y lo proponen como un género primitivo de la Familia Cheloniidae, con base en características de su aparato locomotor, pero que presenta similitudes morfológicas con toxoquelídeos, protosteguídeos y dermoquelídeos según mostraron características de los huesos nasales y palato primario. En esta publicación rechazan el establecimiento de la familia Desmatochelyidae ya que indican que a ésta se han asignado un número de géneros poco conocidos cuyas afinidades son dudosas. Hirayama (1994), considera a este género como un protosteguídeo cercanamente relacionado con *Protostega* y *Archelon*, que podría incluirse en el propuesto Protosteginae de Zangerl (1953a).

* Subfamilia y Tribu se refieren a rangos secundarios entre familia y género. Establecido en la División II, Capítulo I, Artículo 4.1 del Bio Code (1996) (Greuter et al. 1996) y manejado también por el Código internacional de nomenclatura de bacterias (Regla 5b) y por el Código internacional de nomenclatura botánica (Art. 4.1).

Moody (1974) realiza un estudio taxonómico y morfológico de *Puppigerus camperi*, un género eocénico de Bélgica e Inglaterra, al cual asigna como sinónimos a *Lytoloma camperi*, *L. longiceps* o *Eochelys longiceps* y *L. Trigoniceps* (También citada en literatura como *Chelone longiceps*, *Emys*, *Pachyrhynchus*). Así mismo, lo propone como perteneciente a la subfamilia Eochelyinae Moody 1968, Familia Cheloniidae. Con base en sus características morfológicas, Moody (1974), indica que corresponde a un quelónido que retiene caracteres primitivos de tipo toxoquelídeo en las aletas posteriores. Este género ha sido considerado como un género asociado con *Eochelone* (Gaffney y Meylan, 1988) y con *Argillochelys* (Moody, 1974; Hirayama, 1994; Parham y Fastovsky, 1997), sin embargo estos autores (excepto Moody, 1974), no reconocen la existencia de Eochelyinae como una categoría válida, ya que no se ha encontrado ningún carácter único que permita su diagnosis como un grupo monofilético, por lo que Parham y Fastovsky (1997), lo llaman el grupo de los quelonines del Eoceno (*Eocene stem cheloniines*).

Weems (1974) describe a las tortugas marinas miocénicas de la Formación Calvert, *Syllomus aegyptiacus*, *Procolpochelys grandaeva* y *Psephophorus calvertensis*. *Psephophorus* lo asigna como un dermoquelídeo muy raro y pobremente conocido. *Procolpochelys* como un quelónido sinónimo de *Carolinochelys wilson* y *Euclastes melii* (géneros que no son considerados en los estudios de Gaffney y Meylan (1988) o Hirayama (1994, 1998). Weems (1974), considera *Syllomus aegyptiacus* como un quelónido sinónimo de *Syllomus crispatus*, *Peritresius virginianus*, *Chelonia marylandica*, *Kurobechelys tricarinata* (de Japón) y *Trachyaspis aegyptiaca* (de Egipto); Weems (1980), describe un cráneo y mandíbula inferior de *Syllomus*, indicando la presencia de pseudodentición y la ausencia de un palato secundario, por lo que propone a *Syllomus* como el ancestro de cualquier género actual de quelónido. Weems (1980), mantiene la propuesta de la sistemática de *Syllomus* que hiciera en (1974); Gaffney y Meylan (1988) no consideran a *Syllomus* en su análisis e Hirayama (1994), lo considera como un quelónido cercanamente relacionado con el género *Natator*, el cual tampoco es considerado por Gaffney y Meylan (1988). Parham y Fastovsky (1997), difieren de la asociación que propone Hirayama (1994), ya que indican que ambos géneros no comparten el estado de carácter relativo a la morfología de los trocantes femorales y proponen a *Syllomus* como un género intermedio entre los quelonines del Eoceno y los queloninae (géneros actuales de la Familia Cheloniidae).

Mlynarski (1976), Propone una sistemática para las tortugas marinas fósiles en la que considera a los talasémidos (plesioquelídeos) como parte de la superfamilia Chelonioidea y sigue las propuestas de:

Zangerl (1953a y b) con respecto a la Familia Protostegidae, agregando el género *Rhinochelys* a la Subfamilia Chelospharginae, y con respecto a la Familia Toxochelyidae, agregando el género *Dollochelys* a la Subfamilia Toxochelyinae y los géneros *Erquelinnesia* y *Glossochelys* a la Subfamilia Osteopyginae.

Moody (1968, 1974), al considerar a los géneros *Eochelone*, *Puppigerus* y *Argillochelys* como parte de la Subfamilia Eochelyinae Moody 1968, emend Moody 1974.

Propone como subfamilias (Caretinae y Cheloniinae) a las Tribus Caretini y Chelonini de Zangerl y Turnbull (1955) con los géneros *Caretta*, *Procolpochelys*, *Chelonia* y *Glarichelys*. Menciona a los géneros *Syllomus*, *Allopleuron*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* como Cheloniidae inc. sed.

Familia Dermochelyidae Gray 1825, *Dermochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus* y como Dermochelyidae inc. sed. Asigna a los generos *Cosmochelys* y *Protosphargis*.

Frair (1979), hace la primera evaluación bioquímica de las relaciones taxonómicas entre tortugas marinas actuales con base en un análisis serológico con reacciones cruzadas para los géneros *Caretta*, *Lepidochelys*, *Chelonia*, *Eretmochelys* y *Dermochelys*, así como otras tortugas no marinas para su comparación. Con base en este análisis, Frair (1979), coincide con las propuestas de Carr (1942, 1952) y Parsons (1968), sobre clasificar a *Chelonia* independientemente de *Caretta*, *Lepidochelys* y *Eretmochelys* en un rango de Tribu y diferenciar a *Dermochelys* en un rango de subfamilia. Así mismo observa que *Dermochelys* y *Chelonia* presentan el mayor porcentaje de correspondencia con tortugas no marinas, entre las que sobresalen los géneros *Terrapene* y *Chelydra* y que *Caretta* era el género que presentaba menor correspondencia con las tortugas no quelonioideas.

Zangerl (1980), propone mecanismos de diferenciación filogenética de toxoquelídeos y quelónidos, en función de la diferenciación de caracteres como el palato secundario, la forma y estructura de concha y extremidades como un reflejo del grado de especialización pelágica y de patrones de locomoción y su distribución estratigráfica. Con base en los anteriores, concluye que la diferenciación filogenética de Toxochelyidae consiste en una

diversificación que deriva en mayor especialización a través del tiempo, en donde las especies reportadas para niveles estratigráficos superiores son descendientes directos de los mismos taxa reportados para niveles estratigráficos inferiores o que, por ejemplo, *Erquelinnesia* evolucionó a partir de *Osteopygis*; aun que la visión de Zangerl sobre la filogenia, tiene mucho que ver con apreciaciones particulares que pueden asociarse más a la fenética que a la sistemática, la asociación de *Osteopygis* y *Erquelinnesia* como dos géneros altamente relacionados (que comparten un ancestro común), es compartida por Gaffney y Meylan (1998), Hirayama (1994) y Parham y Fastovsky (1997). Así mismo, propone que los quelónidos se desarrollaron a través de radiaciones periódicas y especialización pelágica a partir de un grupo primitivo representado por *Puppigerus* durante el Eoceno, *Syllomus* durante el Mioceno y *Caretta* y *Lepidochelys* en la actualidad; siguiendo el patrón de evolución iterativa.

Foster (1980), reporta la presencia de *Osteopygis* en la formación Moreno del Cretácico Tardío de California y Gasparini y Biro-Bagoczky (1986), reportan la presencia de *Osteopygis* sp, en los depósitos del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de la formación Quiriquina del Sur de Chile.

Hirayama, Shibata, Akagi y Kamei (1983), Hirayama y Suzuki(1985), Hirayama (1994, 1998a), Hirayama y Chitoku (1994), Hirayama, Goto y Morisaku (1997), reportan nuevos hallazgos de tortugas fósiles del Pacífico Occidental Japonés. Nichols (1988) reporta nuevos descubrimientos de *Toxochelys latiremis*, así como una revisión del género *Toxochelys*.

Fastovsky (1985), describe un cráneo correspondiente al género *Osteopygis* y revisa la clasificación de Osteopyginae basándose principalmente en la morfología del basicranium. Con esta revisión, demuestra que *Ctenochelys* es un género más cercanamente relacionado a los quelónidos actuales que a *Toxochelys* y por lo tanto, demuestra que la familia Toxochelyidae (*sensu* Zangerl, 1953b), es parafilética.

Weems (1988), publica una revisión filogenética de las tortugas del Paleoceno de las formaciones Aquia y Brightseat de Maryland y Virginia, en la que reporta varios géneros y discute sus implicaciones filogenéticas. En esta publicación, propone una clasificación que sigue los criterios de Zangerl (1953a y b), Gaffney (1975b) y Fastovsky (1985), de la que resalta el reconocimiento de Plesiochelyidae como parte de quelonioidea, los toxoquelídeos como familia, el reconocimiento de las subfamilias Osteopyginae, Eocheloniinae, Syllominae y Cheloniinae conformando la Familia Cheloniidae y las familias Protostegidae, subfamilia Chelospharginae y Protostegidae y Dermochelyidae, subfamilia Desmatochelyinae, Allopleuroninae y Dermochelyinae como parte de la superfamilia Dermochelyoidea.

Weems (1988), sustenta su clasificación con un cladograma (Fig. 9), en el cual pueden observarse los caracteres derivados que dieron lugar a la topología, en donde sobresalen los plesioquelídeos como una rama totalmente independiente del resto de las tortugas del orden quelonioidea, una agrupación de los cheloniidae y protostegidae muy similar a las propuestas por Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994) y otra propuesta diferente con respecto a *Allopleuron*, *Desmatochelys* y sus afinidades con el resto de las formas de tortugas marinas. Aun que Weems (1988) presenta una expresión gráfica de su propuesta sistemática, así como los caracteres sinapomórficos en nivel subfamilia, no es explícito sobre el método que lo llevó a sus conclusiones.

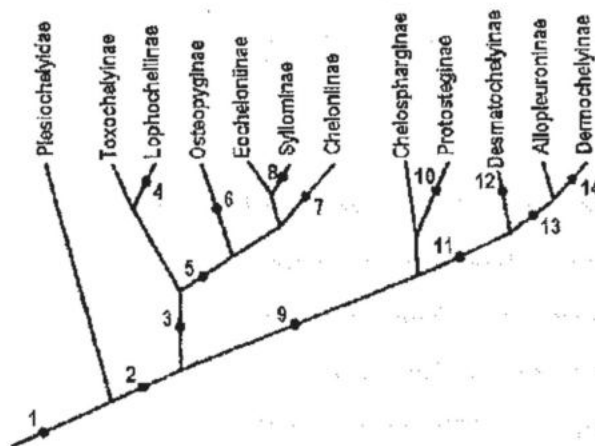


Figura 9. Cladograma que muestra las relaciones de las tortugas marinas con base en sus caracteres derivados. Tomado de Weems (1988). Ver los estados de carácter correspondientes a los pasos del cladograma en el anexo V.

En el mismo año, Gaffney y Meylan (1988), propusieron la remoción de Plesiochelyidae de Chelonióidea pues los primeros no presentaban una adaptación total de las extremidades en la forma de aletas ni presentaban una protuberancia en la porción ventral de la placa nugal relativa a la fusión de la octava vértebra cervical como un carácter asociado a la forma de retracción del cuello.

Debido a que los plesioquelídeos son fauna marina, su remoción de quelonioidea fue un concepto que tardó años en desarrollarse.

Esta publicación representa una hipótesis explícita de la sistemática del orden testudines y en ella se enlistan las sinapomorfías que sustentan la agrupación de los taxa que conforman la hipótesis filogenética de Gaffney y Meylan (1988).

Las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), con respecto a la sistemática de las tortugas marinas pueden resumirse como (Fig. 10):

- a) Como parte del Microorden Chelonióidea, consideran a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como taxa monofiléticos ambos grupos hermanos del resto de las tortugas del orden chelonióidea, acuñando para estos últimos el nuevo término Euchelonióidea.
- b) Consideran a las familias Cheloniidae, Osteopygidae, Protostegidae y Dermochelyidae como parte de Euchelonióidea, así como un taxon sin nombre, pero equivalente en rango, formado por los géneros *Notochelone*, *Allopleuron* y *Desmatochelys*.

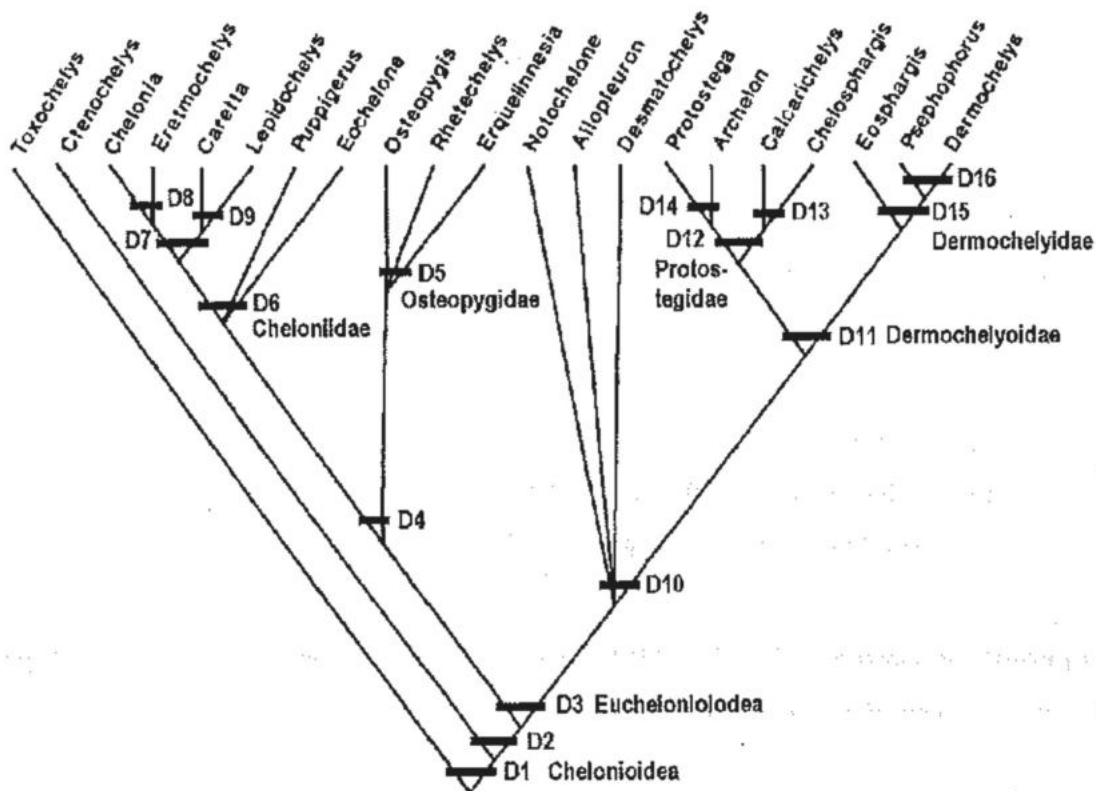


Figura 10. Relaciones hipotéticas entre los taxa de la Superfamilia Chelonioidea según Gaffney y Meylan (1988). Tomado de Gaffney y Meylan (1988).

Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), publican la redescipción del género *Natator depressus*. La validez de este quelónido como género no había sido reconocida (Williams et al., 1967) y había sido clasificada como *Chelonia depressa* (Garman, (1880); Fry (1913)), *Chelonia mydas* (Boulenger (1889); Barbour (1914)) y *Natator tessellatus* McCulloch, (1908), con base en individuos juveniles. Bustard y Limpus (1969) y Cogger y Lindner (1969), publicaron fotografías de tortugas de *C. depressa*, evidenciando así las diferencias de este género en relación con otros quelónidos y haciendo necesaria entonces la reexaminación del estatus género *Natator* de McCulloch (1908), propuesta que fué secundada por Pritchard y Trebbau (1984).

Según lo anterior, Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988) hacen la redescrición del género con base en cuatro individuos adultos y dos esqueletos parciales, demostrando que se trata de un quinto género reciente que forma parte de la subfamilia Cheloniinae.

En su publicación, Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), Zangerl es explícito en la metodología de anatomía comparada que ha seguido a través de sus múltiples publicaciones y que lo ha llevado a sus planteamientos sobre las relaciones filogenéticas de las tortugas marinas del Orden Chelonioidea, misma que involucra:

- a) El agrupamiento de organismos de acuerdo con sus similitudes estructurales, las cuales fueron determinadas como estructuras homólogas y sus posibles orígenes homogenéticos y
- b) La construcción de morfotipos relacionados con el grupo (sensu Kälin 1945; Zangerl 1948), que combinan todos los estados de carácter relativamente primitivos (e incluyen los derivados del grupo en cuestión) en una entidad conceptual que representa la base de la diferenciación morfológica del grupo.

Zangerl (en Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988), asegura que este morfotipo no es un ancestro hipotético, sino una herramienta metodológica que sirve como punto de referencia en la comparación de estructuras de diferentes taxa en el grupo de estudio. Con base en este morfotipo, definido por Zangerl (1958), puede también determinar la relativa plesiomorfía o apomorfía del taxon, con referencia en sus múltiples estructuras homólogas. Aún que en esta publicación Zangerl se declara indirectamente como un anatomista comparativo, indica que esta metodología genera los datos necesarios para una argumentación cladística válida. Así pues, Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), presentan una tabla de series de transformación de 23 caracteres (más dos) para los cinco géneros de quelonines; caracteres cuya polaridad se estableció relativa al morfotipo de Cheloniinae (Zangerl, 1958) y que abarcan características del patrón de escamas en cabeza y caparazón, estructura de la concha y esqueleto y morfometrías proporcionales en general. El análisis de estos caracteres, por un método no especificado, da lugar a un cladograma (Fig. 11), que muestra la separación de los quelonines en las tribus Carettini y Chelonini (Zangerl y Turnbull 1955; Zangerl 1958) y al género *Natator* separado de ambos grupos, por lo que proponen el establecimiento de la Tribu Natatorini.

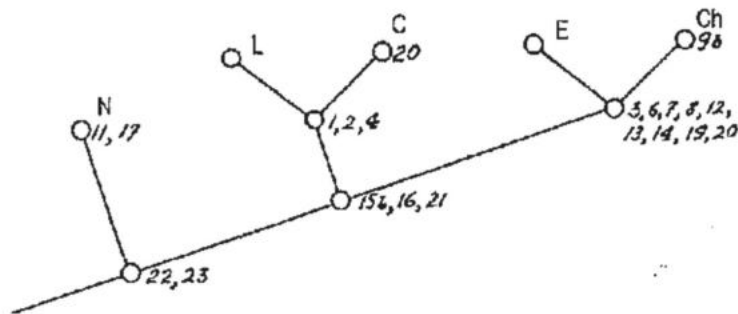


Figura 11. Cladograma resultante del análisis de caracteres para los cinco géneros recientes de queloninos *Natator* (N), *Lepidochelys* (L), *Caretta* (C), *Eretmochelys* (E) y *Chelonia* (Ch). Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988). Ver caracteres en el anexo V.

Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), relacionan al género *Natator* con la tribu Chelonini con relación al patrón de escudos de la concha y con el género *Lepidochelys* en función de su similitud de las estructuras óseas.

Hirayama (1992a) presenta un análisis filogenético las tortugas marinas del Orden Chelonioidea en nivel genérico, presentando un cladograma resultado del análisis con base en caracteres del esqueleto apendicular, principalmente en la morfología humeral y otro resultado del análisis de caracteres del cráneo, concha y esqueleto apendicular; caracteres basados en las propuestas de Dollo (1888), Wieland (1900, 1909) Zangerl (1953a, b, 1958, 1971, 1980), Nielsen (1963), Baird (1964) Walker (1973), Gaffney (1979b), Nessov (1987), Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama y Chitoku (1996). Proponiendo a las familias Toxochelyidae, Cheloniidae, Allopleuronidae, Protostegidae y Dermochelyidae; propuesta para la que en (1992), indica que correspondía a resultados tentativos.

Dodd y Morgan (1992), reportan la presencia de los géneros *Caretta*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Psephophorus* en la Formación Bone Valley del Plioceno (Hemifiliano tardío) de Florida y mencionan la presencia de *Syllomus* y *Procolpochelys* en la Formación Yorktown, perteneciente a depósitos de edad similar en Carolina del Norte. Este reporte

relaciona al género *Psephophorus* con el resto de las tortugas actuales del Orden Chelonioidea y demuestra que dichos géneros ya se habían establecido para este tiempo.

La biología molecular también ha sido un campo a través del cual se han hecho aproximaciones a las relaciones filogenéticas de las tortugas marinas, como es el caso de los estudios de Bowen, Nelson y Avise (1993) y Dutton, Davis, Guerra y Owens (1996), en cuyos estudios sugieren que la Tribu Chelonini es parafilética, siendo *Eretmochelys* más similar a los géneros de la Tribu Carettini que al género *Chelonia*.

Hirayama (1994), publica la sistemática filogenética del Orden Chelonioidea. En esta publicación presenta un análisis cladístico con base en 76 caracteres de cráneo, mandíbula, vértebras, esqueleto apendicular y concha, analizados en más de 500 especímenes de 20 géneros fósiles y los seis géneros vivientes de tortugas marinas. Los estados derivados de los caracteres usados en el análisis son enlistados y también se presenta una matriz de sus series de transformación entre los géneros estudiados.

Como resultado Hirayama (1994) presenta un cladograma (Fig. 12), en donde expresa las relaciones hipotéticas entre las tortugas del Orden Chelonioidea, así como los caracteres que dan soporte a la monofilia de cada nodo, para los cuales indica si corresponden a una condición más apomórfica, si corresponde a un posible carácter reversal o si corresponde a un carácter apomórfico posiblemente adquirido más de dos veces entre las tortugas marinas del Orden Chelonioidea. Aun que presenta nodos (taxa) para cada bifurcación del cladograma, la conclusión de Hirayama (1994), propone dividir al Orden Chelonioidea en las familias Cheloniidae, Protostegidae y Dermochelyidae, sin proponer ninguna subdivisión. Este estudio de Hirayama, representa el primer análisis filogenético explícito presentado para las tortugas marinas, aun que éste no es referenciado al sistema de clasificación Lineano.

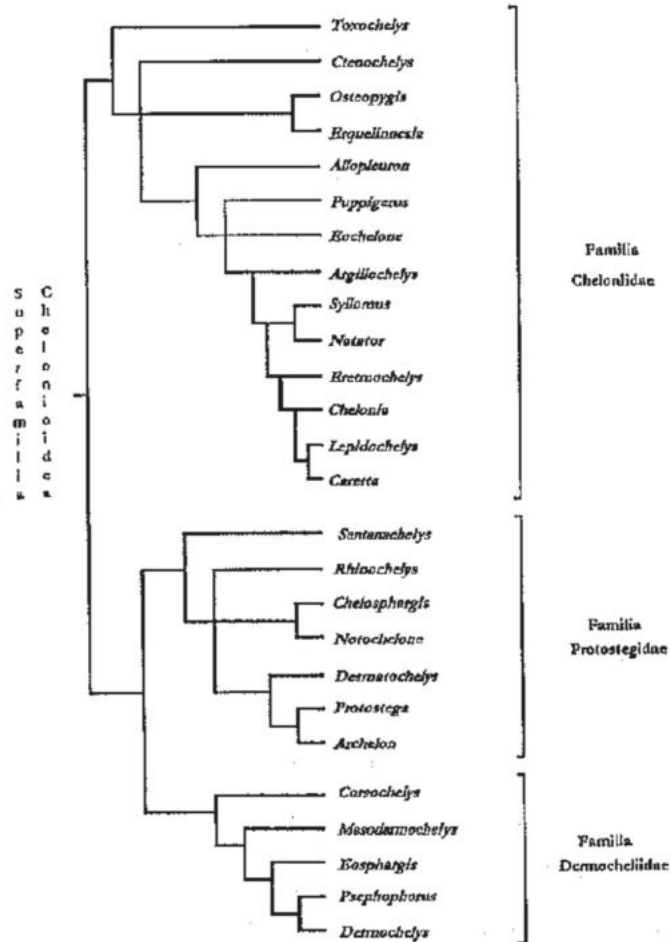


Figura 12. Relaciones hipotéticas entre los taxa de la Superfamilia Chelonioidea según Hirayama, R. (1994). Tomado de Hirayama (1994).

Hirayama y Chitoku (1996) describen al género *Mesodermochelys undulatus*, un dermoquelióideo endémico del Maastrichtiano inferior (74 millones de años) del Norte de Japón. Esta descripción se basa en 15 especímenes entre los que se representa fragmentos del cráneo, mandíbula, esqueleto y concha, cuyos rasgos morfológicos se integraron en un análisis filogenético de 135 caracteres para 18 Eucryptodira, incluyendo 13 tortugas marinas del Orden Chelonioidea.

Hirayama y Chitoku (1996) enlistan los caracteres, su polaridad y sus series de transformación entre los eucryptodiros y obtienen como resultado un árbol filogenético de 252 pasos e índice de consistencia de 0.587, el cual refleja el soporte de la monofilia de las

categorías principales para Eucryptodira propuesta por Gaffney y Meylan (1988), así como la monofilia de las tortugas marinas del Orden Chelonioidea y sus tres familias. También situaron la posición filogenética de *Mesodermochelys* entre las tortugas marinas del Orden Chelonioidea, concluyendo que éste, al igual que *Corsochelys* fueron miembros primitivos de la familia Dermochelyidae y que el primero no representa un ancestro directo de los dermoquelídeos del Cenozoico.

Wood, Jonson - Gove, Gaffney y Maley (1996) publican la descripción de nuevos taxa fósiles de dermoquelídeos y una revisión sobre su evolución y filogenia.

Hirayama (1997) publica la distribución y diversidad de las tortugas marinas del Orden Chelonioidea durante el Cretácico, presentando aquí una clasificación según los criterios de Nicholls (1988) e Hirayama (1992). En esta publicación menciona los géneros asignados a cada familia del Orden Chelonioidea (Cheloniidae, Protostegidae y Dermochelyidae), entre los que se cuentan al menos 22 géneros válidos y menciona las sinonimias para cada uno. También presenta algunas ideas sobre su distribución geográfica y temporal.

Pharam y Fastovsky (1997), hacen una revisión de la filogenia de los quelónidos, generando un análisis cladístico con base en caracteres propuestos por (Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994), e integrando caracteres adicionales de la concha (Fig. 13).

Pharam y Fastovsky (1997) reconocen la subdivisión de Cheloniidae en *Toxochelys*, *Ctenochelys*, y las subfamilias Osteopyginae de Zangerl (1953), Eochelyinae de Moody (1968) y Cheloniinae.

En este estudio, Pharam y Fastovsky (1997) rechazan la propuesta de Hirayama (1994) de un grupo monofilético formado por *Natator* y *Syllomus*, argumentando que *Natator* no presenta diferencia en la posición de los trocantes femorales con el resto de las tortugas de la Subfamilia Cheloniinae y rechazan también las propuestas de Gaffney y Meylan (1988) y Zangerl et al. (1988), sobre considerar a la Tribu Chelonini como un grupo monofilético ya que indican que los caracteres en que esta propuesta se sustenta (dentario con crestas notorias y angulo escapular mayor), se consideran caracteres primitivos para las tortugas

actuales de la Subfamilia Cheloniinae y que su polaridad no podría reconocerse a menos que *Syrrhaptes* y *Natator* se incluyeran en el análisis, condiciones de las que surge la propuesta de Hirayama (1994), en donde propone a *Eretmochelys* como el taxon hermano de un grupo formado por *Chelonia* y Caretini (Fig. 12).

La propuesta de Pharam y Fastovsky (1997), sitúa a *Eretmochelys* como el taxon hermano de las tortugas de la Tribu Caretini, con base en la presencia de dos escudos prefrontales, propuesta que corresponde con los estudios serológicos de Frair, (1979), los moleculares de Bowen et al. (1993) y Dutton et al. (1996) y los fenéticos de Carr (1942) y Pritchard y Trebau (1984) y que según la definición basada en nodos (de Queiroz y Gauthier, 1990), Caretini debe componerse por aquellos taxa más relacionados a *Caretta* y *Lepidochelys* que con cualquier otro género reciente.

Pharam y Fastovsky (1997) indican también que ni *Natator* ni *Chelonia* forman un grupo monofilético entre sí o con cualquier otro género reciente, propuesta que concuerda con Bowen et al (1993) y Dutton et al. (1996).

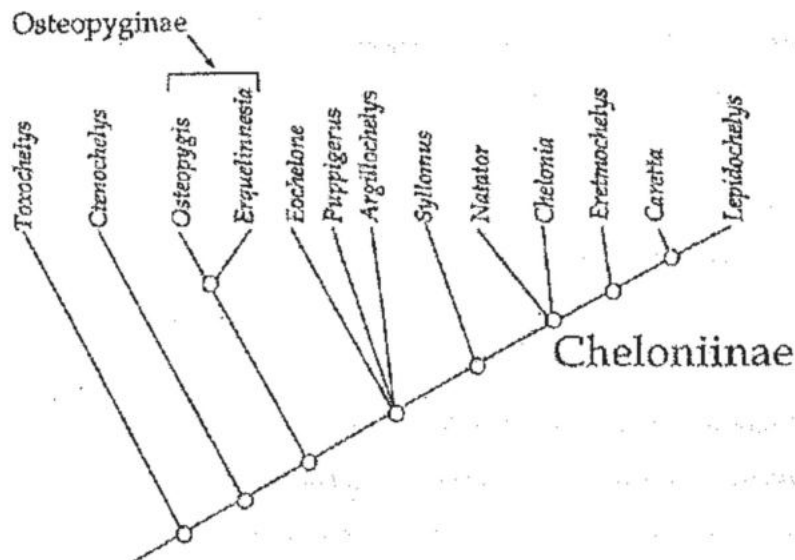


Figura 13. Árbol de consenso que expresa las relaciones filogenéticas de 13 géneros de quelónidos basadas en 24 caracteres. Árbol de 49 pasos y CI = 0.75. Tomado de Parham y Fastovsky (1997).

Hirayama (1998a), describe al quelonioideo más antiguo, *Santanachelys gaffneyi*, un protostegúideo del Apto-Albiano de Brasil (110 millones de años). Con este descubrimiento, amplía el origen de las tortugas marinas del Orden Chelonioidea y establece que la ocupación del medio ambiente marino por las tortugas fue anterior a la modificación de las extremidades en la forma de aletas. En esta publicación, presenta una propuesta de las relaciones filogenéticas de las tortugas marinas con otros eucryptodiros (Fig. 14), realizada con base en 104 caracteres morfológicos para cinco taxa de Eucryptodira y 13 de Chelonioidea pertenecientes a los principales nodos de la hipótesis filogenética de Hirayama (1992).

Esta hipótesis filogenética concuerda con la propuesta de (Hirayama 1992), y describe las sinapomorfías detalladas para los protostegúideos. Con base en este trabajo, pueden realizarse comparaciones para grupo externo que permitan generar hipótesis de polaridad para las tortugas marinas del Orden Chelonioidea.

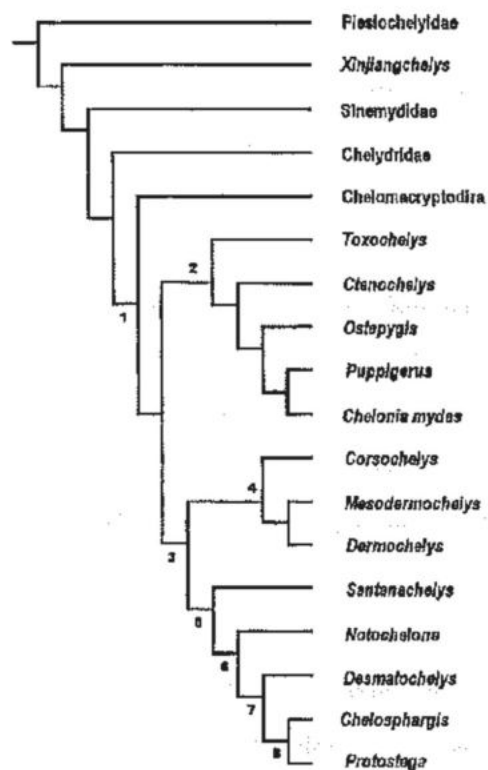


Figura 14. Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas de los eucryptodiros, haciendo hincapié en las tortugas marinas del Orden Chelonioidea. Arbol de 208 pasos y CI = 0.567. Tomado de Hirayama (1998a).

Hirayama e Hikida (1998), reportan un nuevo espécimen referenciado a *Mesodermochelys undulatus*. Con este registro, amplían el rango geológico de *Mesodermochelys* hasta el campaniano inferior (84 millones de años). En esta publicación, los autores resaltan la particularidad del dominio de los dermoquelídeos endémicos durante el Cretácico Tardío en Japón, en contraste con el dominio de las tortugas marinas de la Familia Cheloniidae en el Norte América y Europa.

Pharam y Stidham (1999), reportan la ocurrencia de especímenes de la familia Cheloniidae y Dermocheliidae para el Campaniano del Norte de California.

Brinkman (2000) reporta la presencia de dos especímenes de quelonido para el Campaniano de Alberta, Canada, a los cuales relaciona con *Toxochelys* o *Lophochelys*. Estos hallazgos representan la ocurrencia más norteña de quelónidos hacia gran mar interior de Norte América.

Sanchez-Villagra, Burnham, Campbell, Feldman, Gaffney, Kay, Lozsan, Purdy y Thewissen, (2000), reportan tortugas marinas para un depósito marino del Neógeno del noroeste de Venezuela.

Según se ha demostrado, constantemente se reportan nuevos hallazgos de taxa que forman parte de la historia natural o la historia evolutiva, no solo de las tortugas marinas del Orden Cheloniidea, sino de todos los organismos. El sistematista entonces, tratará siempre de ajustar esa historia en una estructura jerárquica, buscando clasificaciones que reflejen los grupos que se encuentran en la naturaleza (Wiley et al. 1991).

El trabajo previo, aun que muy completo, es poco específico en la descripción de los caracteres y su polaridad para las tortugas marinas. Una descripción detallada de dichos caracteres y un análisis formal de la polaridad de los mismos, es necesaria para hacer posible la caracterización de nuevos taxa en el contexto de la biología sistemática y su integración en una hipótesis filogenética para el grupo.

Como parte medular del presente estudio, se desarrollará una descripción detallada de los caracteres morfológicos que se han propuesto para el análisis filogenético de las tortugas marinas, misma que será la base en la que se fundamente el análisis de polaridad.

La variación en las formas en que se presentan los caracteres morfológicos en los diversos grupos de tortugas marinas del Parvoorden Eucryptodira conforman el punto de referencia que permitirá identificar que estados de carácter son primitivos y cuales derivados para las tortugas marinas, estableciendo así las hipótesis de polaridad para las tortugas del Orden Chelonioidea, mismas que permitirán integrar un ancestro hipotético en las series de transformación a analizarse, para poder así trabajar con cladogramas "enraizados".

Por primera ocasión en los estudios de la filogenia de tortugas marinas, en este trabajo se presentarán valores que cuantifiquen el error estadístico asociado a la estructura propuesta sobre la filogenia de las tortugas marinas.

Así pues, en el presente trabajo, además de integrar a los fósiles de tortugas marinas de la Mesa La Misión, en una hipótesis filogenética para las tortugas marinas, se desarrollarán formalmente la descripción de los caracteres morfológicos incluidos en el análisis y su hipótesis de polaridad.

Con la inclusión de las tortugas marinas fósiles de la Fauna La Misión, se busca aportar información sobre la estructura y el orden jerárquico de este grupo natural. Así como analizar ciertos aspectos de la biogeografía del grupo.

HIPÓTESIS

Los caracteres morfológicos y los estados en que estos se presentan en los diversos taxa de tortugas son el fundamento para el análisis filogenético. Según lo anterior, es necesario primeramente conocer detalladamente los caracteres morfológicos y su distribución entre las tortugas marinas y otros taxa cercanos que conformen el grupo externo, con base en cuya distribución de estados de carácter se establecerán las hipótesis de polaridad para cada carácter; según lo anterior:

Hipótesis: El conocimiento detallado de los caracteres morfológicos y su hipótesis de polaridad son el fundamento a partir del cual será posible integrar a los especímenes de tortugas marinas de la Fauna La Misión en el análisis filogenético del grupo, o al menos, identificar caracteres derivados propios de un grupo similar específico, mismo que permita definir afinidades.

Con base en estudios previos de los fósiles de tortugas marinas de la Mesa La Misión (Sánchez Gutiérrez no publ.), se ha sugerido la presencia al menos tres géneros de tortugas marinas de familia Cheloniidae y uno de la familia Dermochelyidae entre los fósiles del Orden Chelonioidea del Mioceno Medio del Pacífico Nororiental.

En dichos estudios se ha observado que los especímenes UABC - FCM - 1621 y UABC - FCM - 1620 presentan una combinación de estados de carácter que no se presenta en ningún género de tortuga marina descrito a la fecha. Así mismo, dichos estados de carácter muestran afinidades morfológicas con el género fósil *Syllomus*, y los géneros recientes *Chelonia* y *Natator*. Según lo anterior, se plantea la siguiente

Hipótesis: El registro de la distribución de estados de los caracteres morfológicos de los especímenes UABC - FCM - 1621 y UABC - FCM - 1620:

1. Representa datos relevantes que permitirán integrar este espécimen en un análisis filogenético de las tortugas marinas.
2. Si estos especímenes corresponden a un nuevo género, entonces este se representará explícitamente en el cladograma como una unidad taxonómica terminal.

3. Este resultado permitirá identificar aquellos géneros de la Familia Cheloniidae que presentan una relación genealógica cercana con dichos especímenes de la Fauna La Misión.
4. Al integrar el nuevo género de la Fauna La Misión, las relaciones filogenéticas de la Familia Cheloniidae se resolverán según estados de carácter particulares que permitirán establecer una nueva definición y diagnóstico para cada subgrupo de la Familia.

El espécimen UABC - FCM- 2525 (gen et sp indet. de la Familia Cheloniidae) corresponde a fragmentos de un caparazón que por presentar elementos costales adicionales, presenta afinidades con el género fósil *Procolpochelys* y el actual *Caretta*.

El espécimen UABC - FCM- 2574 (gen et sp indet. de la Familia Cheloniidae) corresponde a una placa costal cuya morfología sugiere la presencia de un patrón de quillas laterales en la parte anterior del caparazón, característica que lo relaciona con el género *Syllomus* (Weems, 1974). El espécimen UABC-FCM-2611, corresponde a un húmero que presenta una morfología muy similar a la reportada para *Syllomus* por Weems (1974) e Hirayama (1992).

También se cuenta con elementos óseos de tortugas marinas de la Familia Dermochelyidae, catalogados como UABC - FCM - 2506 al 2509 y 2564 (gen et sp indet. de la Familia Dermochelyidae), elementos que presentan similitudes morfológicas con el género fósil *Psephophorus* y el actual *Dermochelys*.

Estos especímenes representados por elementos aislados no pueden ser integrados en un análisis cladístico debido a la ausencia de datos. Según lo anterior, se plantea la siguiente

Hipótesis: Es posible buscar por comparación las sinapomorfías observadas en el material de los fósiles de la Mesa La Misión, mismas que permitirán,

1. Asignar afinidades genéricas que presentan dichos especímenes basadas en la identificación de sinapomorfías o autapomorfías y
2. La identificación de dichas afinidades aportará información sobre la diversidad morfológica y biogeografía de los quelonioideos del Pacífico Nororiental durante el Mioceno.

Si entendemos la diferenciación filética como la formación de grupos monofiléticos conformados por especies, y la especie como un taxon que representa la mayor unidad de evolución táxica y que se asocia con un conjunto de procesos conocidos como especiación (Wiley et al. 1991), entonces

Hipótesis: la diferenciación filética representa una evidencia con base en la cual pueden inferirse diversos aspectos sobre la biogeografía del grupo.

OBJETIVOS

1. Describir detalladamente los caracteres morfológicos necesarios para el análisis filogenético del Microorden Chelonioidea.
2. Estudiar la distribución de los caracteres morfológicos en el contexto de una filogenia aceptada para el Parvoorden Eucryptodira, con el fin de desarrollar las hipótesis de polaridad para los caracteres morfológicos necesarios para el análisis filogenético del Microorden Chelonioidea.
3. Realizar un análisis filogenético del Microorden Chelonioidea integrando los resultados del análisis de polaridad, así como los especímenes fósiles de la Fauna La Misión.
4. Generar los análisis filogenéticos necesarios que permitan obtener resultados sobre las relaciones filogenéticas de los especímenes fósiles de la Fauna La Misión en nivel Familia y su discusión en el contexto de las diversas hipótesis propuestas.
5. Sustentar las hipótesis filogenéticas propuestas asignando valores de error estadístico a los cladogramas resultantes.
6. Realizar la definición filogenética y diagnosis de los grupos cercanamente relacionados con los posibles nuevos géneros de tortugas marinas de la Fauna La Misión, con base en los resultados del análisis filogenético.
7. Asignar las afinidades genéricas o de grupo taxonómico para aquellos especímenes representados por elementos óseos escasos en los que puedan identificarse sinapomorfías o autapomorfías.
8. Utilizar la hipótesis filogenética propuesta como un sustento teórico para inferir algunos aspectos sobre la biogeografía de las tortugas marinas, incluyendo los especímenes de la Fauna La Misión.

ÁREA DE COLECTA

La localidad fosilífera Mesa La Misión, Baja California, México se encuentra en el Noroeste de México, 45 Km. al Norte de la Bahía de Ensenada, B. C., a 200 m sobre el nivel del mar actual (Fig. 15, A).

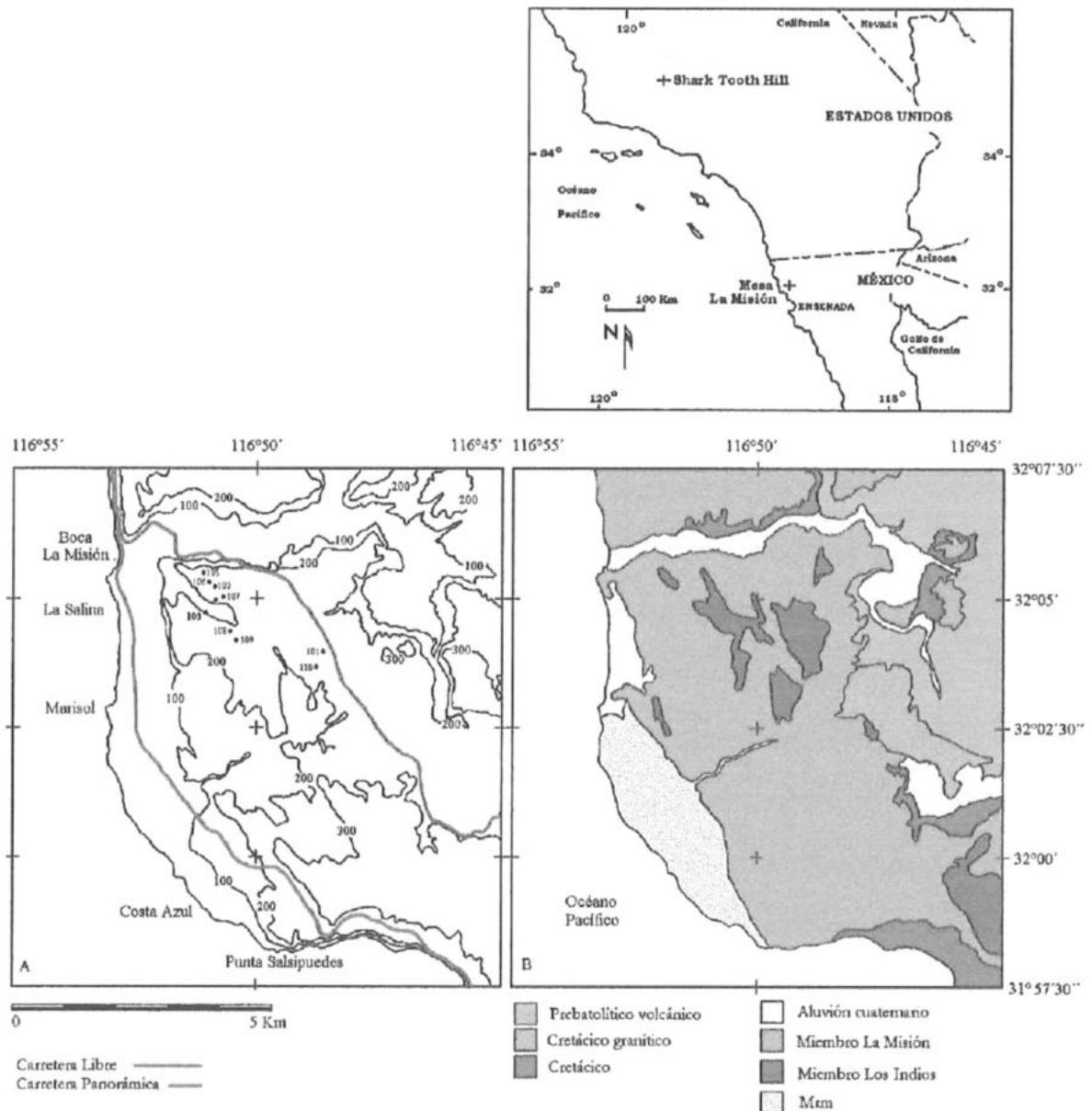


Figura 15. Área de colecta: Mesa La Misión, Baja California, México. A. Mapa Topográfico. B. Mapa Geológico y localidades fosilíferas. Modificado de Ashby (1989); Aranda-Manteca (2001).

Marco Geológico y Estratigráfico

Esta localidad fosilífera se define geológicamente por pertenecer a la Formación Rosarito Beach, (Minch, 1967; Minch *et al.* 1970), Cuenca Rosarito Beach, Sub-cuenca La Misión, Miembro Los Indios (Minch *et al.* 1984, Ashby, 1989) (Figs. 15b y 16).

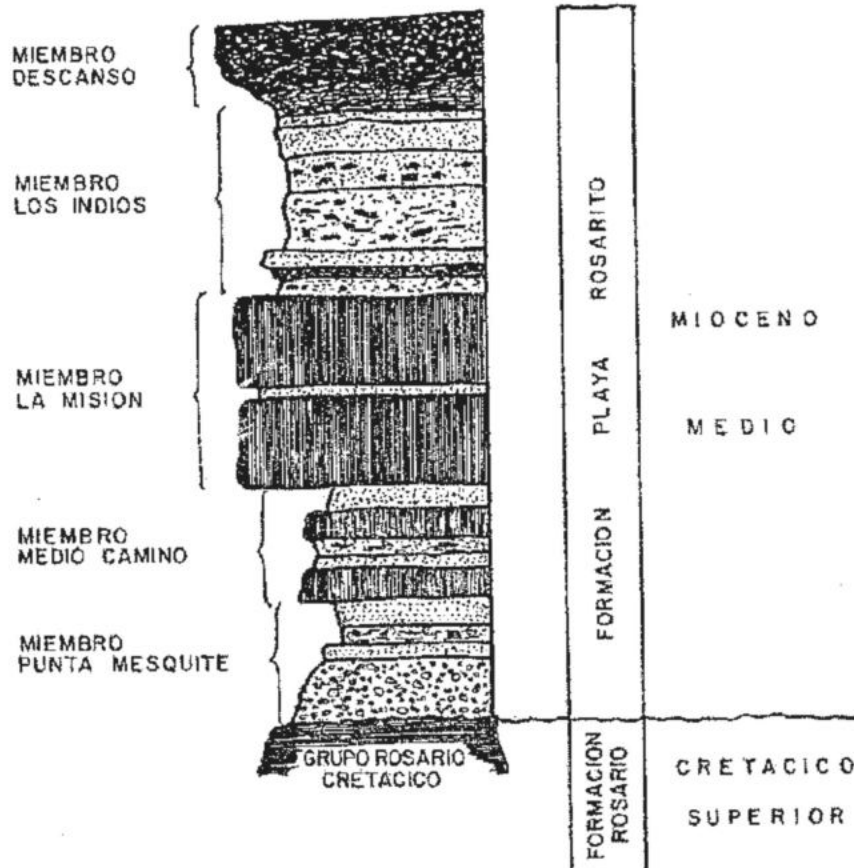


Figura 16. Sección columnar de la Formación Rosarito Beach, Cuenca Rosarito Beach, Subcuenca La Misión. (Ashby, 1989, en Aranda-Manteca, 1990).

Las principales publicaciones que versan sobre la geología, tectónica, sedimentología, estratigrafía, paleontología y paleoceanografía de la localidad, son las de Minch, (1967); Minch *et al.* (1970); Gastil *et al.* (1975); Minch *et al.* (1984); Deméré *et al.* (1984); Ashby, (1989) y Aranda - Manteca, (1990, 1994, 2001).

Aranda-Manteca (2001), realiza una secuencia estratigráfica completa para la Mesa La Misión, levantando secciones estratigráficas en las localidades UABC - FCM - PV - 102, 103, 105 y 106, según muestra la figura 17.

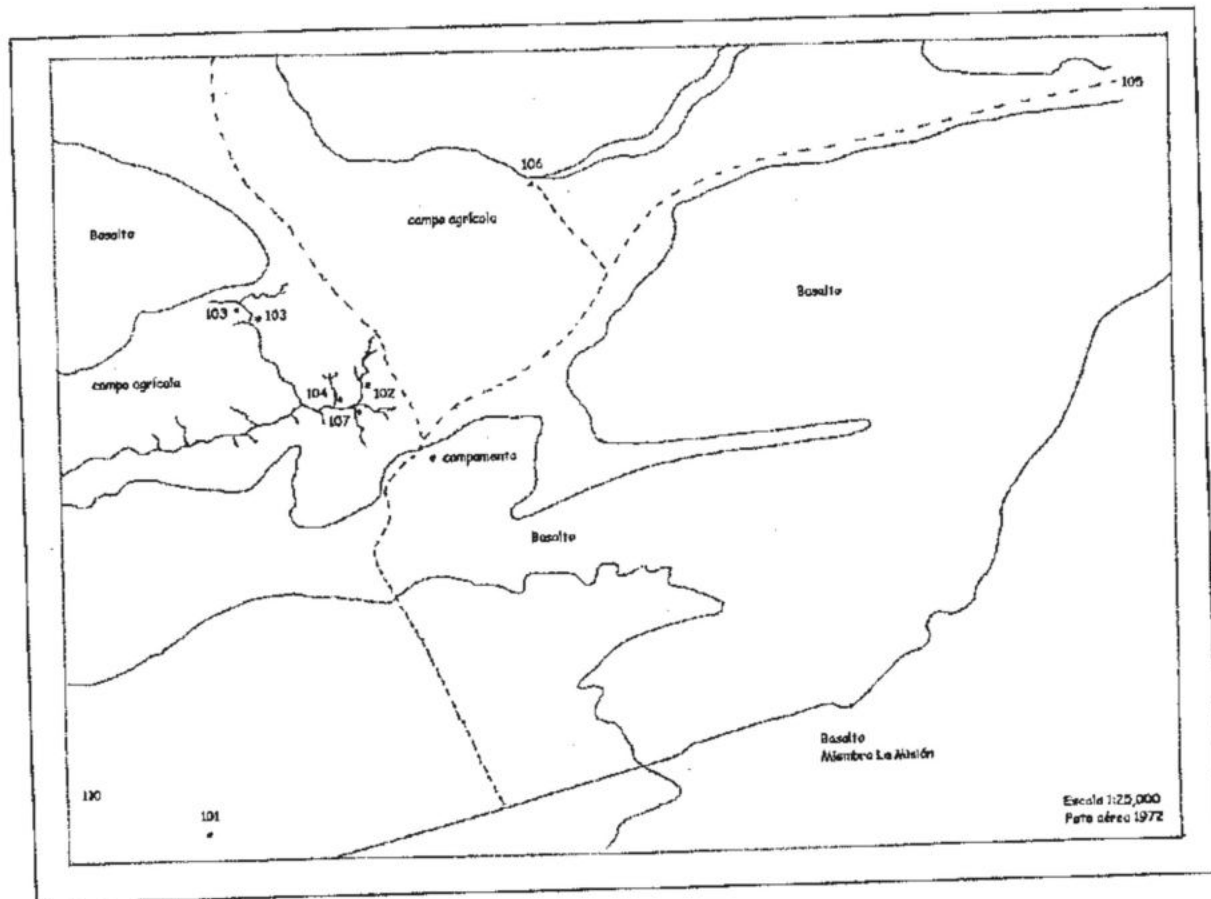
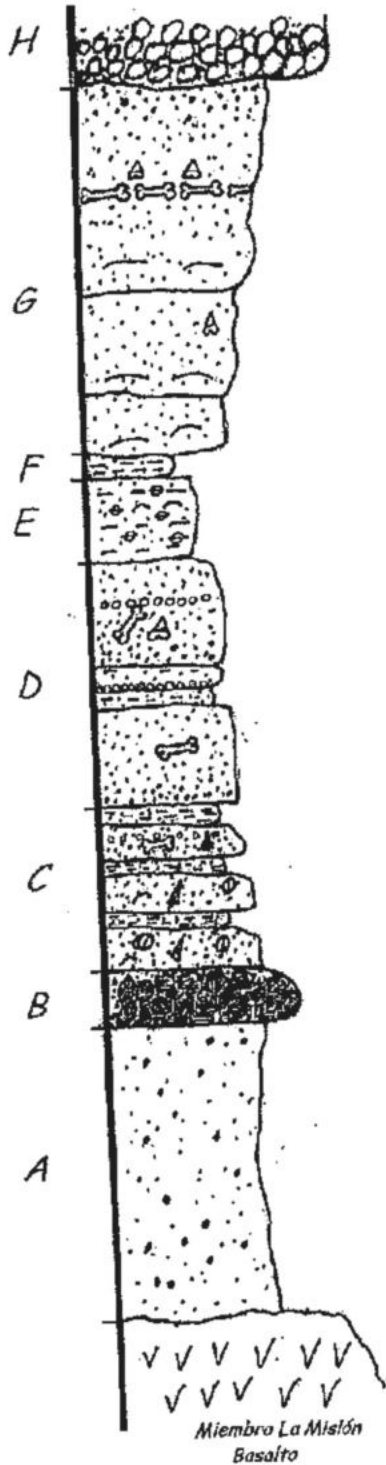


Figura 17. Localización de las secciones estratigráficas para el Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Dicho levantamiento estratigráfico deriva en la propuesta de una columna estratigráfica compuesta que se muestra en la figura 18 y cuya distribución espacial se muestra en la figura 19.

M
I
E
M
B
R
O
S
L
O
S
I
N
D
I
O
S



Unidad H: Conglomerado tobáceo gris con matriz de toba arenácea lítica cristalina cementada por calcita. Moluscos.

Unidad G: Secuencia de tobas.

G1: Toba lapilli lítica arenácea, amarillo claro a gris.

Estratificación cruzada y escasos fósiles.

G2: Toba cristalina arenácea amarillo a café

G3: Toba arenácea lapilli cristalina gris claro a café anaranjado.

Capa de huesos, Bonebed.

Unidad F: Toba cristalina consolidada color verde grisáceo.

Unidad E: Loc. 106 Diatomita.

Loc. 103 Toba cristalina

lapilli lítica arenácea de color gris claro considerada diatomita.

Unidad D: Loc. 105. Secuencia de arenas tobas cristalinas. D1:

Arena toba cristalina café claro, estratificada en la parte sup.

D2: Toba blanca a gris, diatomácea, bioturbación y moldes.

D3: Toba café claro abundantes restos de vertebrados como

peces, rayas y tiburones. D4: Arenisca toba lapilli, gris claro,

pumicita en la parte superior, abundantes escamas de peces.

Loc. 106: Cuatro capas, areniscas tobas cristalinas, arenas finas

a muy finas. Alternantes capas grises y cafés. Presentan

abundantes fósiles de vertebrados transportados. D4 presenta

moldes de moluscos. Loc. 103: D1: Arenisca toba cristalina,

amarillo grisáceo presenta vertebrados marinos. D2: Horizonte

de pumicita color gris. D3: Arenisca tobacea gris amarillento.

Unidad C: Secuencia que se repite tres veces, de tobas arenáceas

grises y cafés. Loc. 105. Cuatro capas. C1: Arena toba cristalina

verde claro a gris, presenta ostras, rayas y tiburones. C2:

arena toba amarillento a café claro, abundantes *Tagelus* y

Turritella. C3 arena tobacea, café claro, grano muy fino. Loc.

106. Tres capas. C1: arenisca, no especifica color ni fósiles. C2:

arenisca café amarillenta, con bioturbación, cetáceos, sirenios

tiburones y rayas. C3: arenisca no especifica nada más. Loc.

102. C2 y C3. Capa clara, fósiles de moluscos, mamíferos,

tiburones, peces y rayas. Capa arenisca café con evidencias de

aporte continental. Loc. 103. Tres capas + toba lapilli

diatomácea. C1: naranja, mamíferos marinos aislados. C2:

amarilla grisácea, peces. C3: amarilla grisácea escamas de

peces. C4: Diatomita con capas cafés intercaladas en donde

hay rayas, peces y mamíferos marinos.

Unidad B: Toba "coquina" color gris a café claro. Masiva,

probablemente clasificada, consolidada con CaCO_3 . Moldes

abundantes y articulados de *Anadara topangensis*.

Unidad A: Toba Lapilli con fragmentos piroclásticos y pumicita.

Color amarillento a gris claro. Masiva, no clasificada. No

fosilífera.

Figura 18. Columna estratigráfica compuesta de los sedimentos marinos de la Mesa La Misión, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda Manteca (2001).

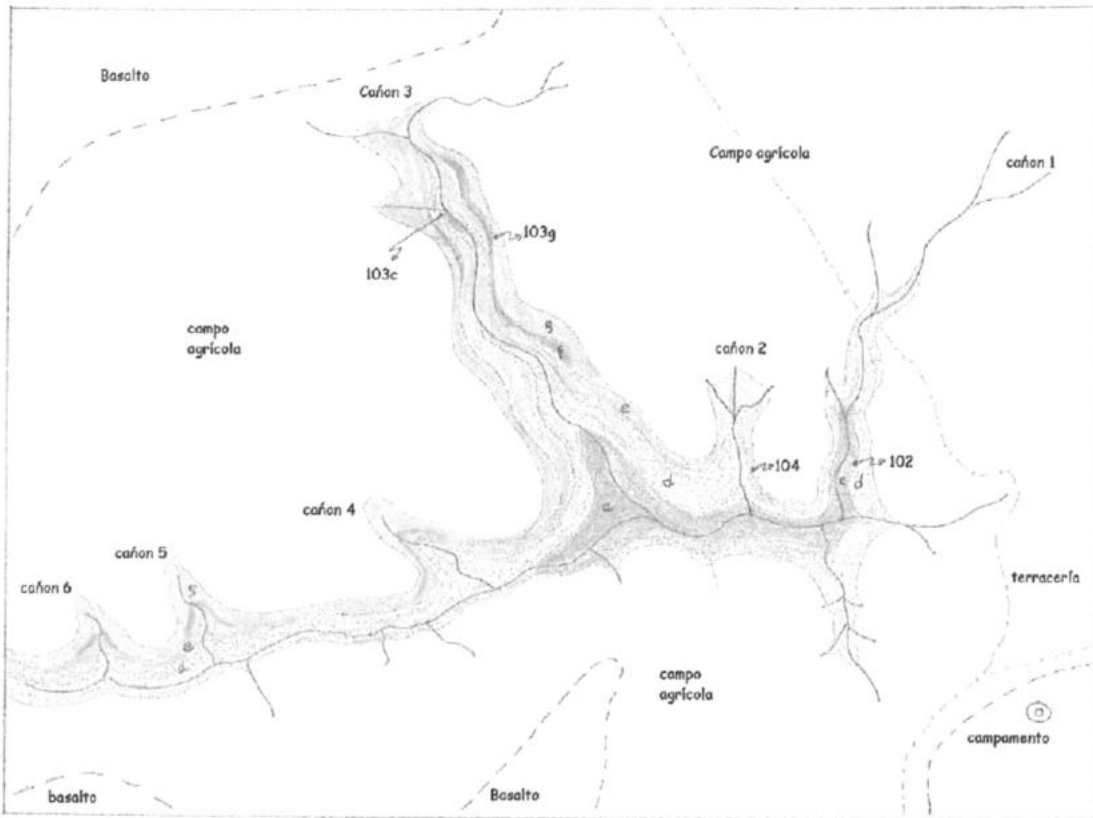


Figura 19. Distribución espacial de las unidades estratigráficas de la Mesa La Misión, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach. Tomado de Aranda Manteca (2001).

Edad

Minch *et al.* (1970), Deméré *et al.* (1984) y Aranda-Manteca (1990), realizan correlaciones bioestratigráficas, coincidiendo en asignar una edad Mioceno Medio (14-15 Millones de años) a los sedimentos marinos del Miembro Los Indios.

Gastil (1975) y Hawkins, (1970) realizan fechados radiométricos sub y suprayacentes del Miembro Los indios, asignando así un intervalo de 16.1 a 14.3 millones de años a los depósitos marinos que encajonan.

MATERIALES

Colección de tortugas marinas fósiles de la Fauna La Misión: Su proveniencia estratigráfica y tafonomía descriptiva.

Los horizontes relevantes para el presente trabajo, son aquellos en que se han colectado restos de tortugas marinas y corresponden a los siguientes:

Localidad 101, Unidad C-D: Esta localidad se encuentra en un afloramiento al Este de la Mesa La Misión (Fig. 15). Aranda Manteca (com. pers.) indica que en este afloramiento se observa la secuencia completa comprimida, por lo que es difícil delimitar las unidades. En esta localidad se colectó como un elemento aislado, un húmero completo de tortuga marina con características muy similares a las del género *Syllomus*, al cual corresponde el número de catálogo UABC-FCM-2611 (Fig. 20).

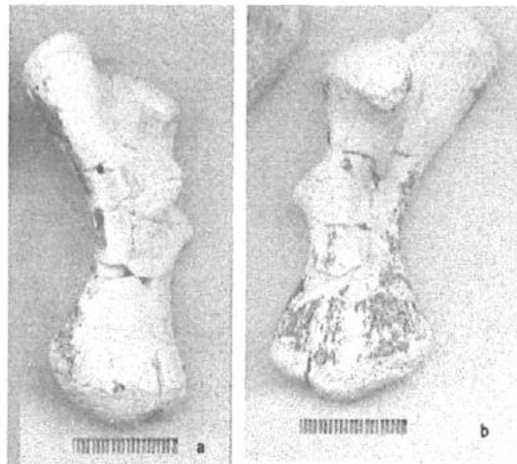


Figura 20. Húmero derecho de tortuga marina, afinidad *Syllomus*, de la localidad 101, unidad C-D. Número de Catálogo UABC-FCM-2611. a, Vista dorsal; b, vista ventral; escala 20 mm. Fotografías Francisco Aranda.

La pieza muestra adhesiones de materia orgánica en la forma de manchas negras y algunas rupturas producto de la presión del sedimento y su posterior desenterramiento, así como por efecto del intemperismo posterior a la fosilización.

La presencia del elemento aislado indica desmembramiento del esqueleto al que perteneció, probablemente por predación, carroñeros o por encontrarse a la deriva en la zona costera. El que la pieza se presente completa, aislada y sin marcas de retrabajamiento, indica transporte, posiblemente en columna de agua y un enterramiento rápido, probablemente, por un flujo de tormenta en una zona de plataforma somera.

Localidad 102, Unidad C: En la Localidad 102 (figs. 15, 17 y 19) aflora la Unidad C, mostrando una secuencia en dos capas de areniscas finas café claro muy pobremente clasificadas que contienen abundantes moldes de moluscos y fósiles de huesos de vertebrados marinos, algunos de los cuales se han descubierto articulados (Aranda-Manteca, 1990, 2001). Aranda-Manteca (2001), asocia estas características sedimentarias a un depósito de plataforma que recibía aporte continental intermitente por eventos de tormenta o cambios de nivel del mar, representados por la capa C2 y a sedimentos de plataforma caracterizados por un transporte de baja energía poco selectivo en la capa C3.

En esta localidad se han colectado los siguientes fósiles de tortugas marinas:

Dermochelyidae: plaquetas óseas del caparazón y un fragmento de plastron (UABC-FCM-2450, 2508 y 2509) (fig. 21).

Cheloniidae gen. et sp. nov (?): elementos de caparazón (placas costales completas UABC-FCM-2468, 2502, 2503 y 2591; costales fragmentadas UABC-FCM-2504, 2505, 2590, 2592-95, 2597, 2598 y 2601; placas costales de individuos juveniles UABC-FCM-2529); fragmentos del plastron (UABC-FCM-2599 y 2602); fragmentos de húmeros (UABC-FCM-2423, 2427-29); fémur (UABC-FCM-2435); tibia (UABC-FCM-2436) y fibula (UABC-FCM-2438 y 2439); (fig. 22).

Cheloniidae gen. et sp. Indeterminado: Placa neural fragmentada (UABC-FCM-2600).



Figura 21. De izquierda a derecha, fragmento de plastron (UABC-FCM-2450) y placas óseas del caparazón (UABC-FCM-2509, 2508) de tortugas tipo dermoquelídeo colectados en la Localidad 102, unidad C. Escala, 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.



Figura 22. Izquierda, cóndilo escapular (UABC-FCM-2438) y derecha, cóndilo proximal de húmero derecho en vista ventral (UABC-FCM-2428) de tortugas tipo quelonioideo, gen et sp nov. (?), colectados en la Localidad 102, unidad C. Escala 8.5 cm. Fotografía Francisco Aranda.



Figura 23. Placas marginales del caparazón de tortugas marinas de tipo quelonioideo, gen et sp nov (?), colectados en la Localidad 102, unidad C. De izquierda a derecha, 11^a p.m.derecha, vista ventral (UABC-FCM-2502), 11^a p.m.izquierda, vista ventral y 4^a p.m. izquierda, vista interna (ambas, UABC-FCM-2590). Fotografía Francisco Aranda.

Según se observa en las figuras 21, 22 y 23, las piezas se colectaron de manera aislada, excepto por las piezas UABC-FCM-2590 (Fig. 23), que se colectaron independientes, pero asociadas y que por la proporción que guardan entre sí, podrían pertenecer a un mismo ejemplar. Las piezas muestran adhesiones de materia orgánica, rompimientos, fracturas y marcas de abrasión evidenciadas por una pérdida casi total de las superficies articulares de la placa 2502. Estas marcas de abrasión corresponden al nivel 3 propuesto por Brand, Goodwin, Ambrose y Buchheim (2000), que relacionan con exposición de la pieza al transporte en canales arenosos, que en este caso puede asociarse con transporte en un flujo gravitacional por tormentas y una depositación posterior en la zona de plataforma somera.

Localidad 103, se ubica en la porción central de los afloramientos de sedimentos marinos de la Mesa La Misión (figs. 15, 17 y 19). En esta localidad se han colectado restos de tortugas marinas de la Familia Chloniidae en todas sus unidades estratigráficas, y de manera más abundante en la capa G, calificada por Aranda-Manteca (2001) como una cama de huesos (bone bed). En esta localidad se han colectado también placas del caparazón de dermoquelídeos en las unidades E y F.

Unidad C-103: Conformada por cuatro capas de areniscas tobáceas finas pobremente clasificados que se presentan en una secuencia de estratos café a grisáceos con algunos fósiles de vertebrados marinos. La parte superior de la secuencia presenta sedimentos laminados y diatomáceos con un contenido abundante de fósiles y capas cafés intercaladas (Aranda-Manteca 2001) (Figs. 15, 18 y 19).

Aranda-Manteca (2001), indica que esta unidad presenta una mayor cantidad de arenas en contraste con la misma unidad para otras localidades y que por tanto, representa una zona más cercana a la fuente de sedimentos, es decir, a la línea de costa. Aranda-Manteca (2001) asocia los cambios en la coloración y tamaño de grano con aportes continentales intermitentes por efectos de tormenta o cambios del nivel del mar.

Unidad D-103: Unidad conformada por tres capas de areniscas tobáceas gruesas a finas pobremente clasificadas alternadas en color gris a café que presenta restos aislados de vertebrados marinos y fragmentos de pumicita en la porción inferior (Aranda Manteca, 2001).

Aunado a la composición tobácea de las areniscas, las pumicitas son evidencia de eventos eruptivos cercanos a la zona de depositación de los sedimentos.

En esta unidad se han colectado restos de tortugas marinas de la Familia Cheloniidae que presentan características similares a los géneros de la Tribu Chelonini, entre los cuales se encuentran elementos completos y fragmentados del caparazón (UABC-FCM-2475, 2476, 2516, 2523 y 2531) (Fig. 24), así como fragmentos de placas costales de individuos juveniles (UABC-FCM-2543) (Fig. 25).



Figura 24. Izquierda, séptima placa marginal izquierda, vista dorsal, UABC-FCM-2476; derecha, 11ª p.m. derecha, vista ventral, UABC-FCM-2475; placas del caparazón de tortugas marinas de tipo quelonioideo. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.



Figura 25. Placas costales del caparazón de tortugas marinas de individuos juveniles de tipo quelónido, que muestran los surcos de los escudos dérmicos. Número de Catálogo UABC-FCM-2543. Escala 8 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Las placas marginales muestran fracturas y rompimientos ligeros, sin mostrar marcas de abrasión o retrabajamiento. Las placas costales de individuos juveniles, aun que fracturadas y rotas, muestran claramente sus superficies articulares, lo que indica un enterramiento rápido.

La presencia de individuos juveniles indica que La Misión representa una zona de alimentación de gran riqueza biológica, que ecológicamente podía soportar una comunidad de tortugas marinas muy diversa en géneros y edades de los individuos.

Los eventos eruptivos pudieron representar aporte de nutrientes que favorecieron la riqueza biológica de la zona (Aranda- Manteca, 2001).

Unidad E-103: Arenisca tobácea cristalina lapilli lítica gris clara de grano muy fino pobremente clasificados con textura jabonosa, que muestra capas muy laminadas y con alto contenido de diatomeas, radiolarios y silicoflagelados; considerada como una diatomita.

Las arenas finas laminadas son estructuras sedimentarias que evidencian un ambiente de depósito de baja energía y en el contexto de la columna sedimentaria, esta capa indica que fue depositada en zona relativamente profunda, muy productiva, que tuvo lugar durante un evento de aumento de nivel del mar (Aranda-Manteca, 2001).

En esta capa se ha colectado un caparazón que muestra características similares a las de los géneros de la Tribu Carettini (UABC-FCM-2525; fig. 26) y una placa ósea de un caparazón de dermoquelídeo (UABC-FCM-2506).

El espécimen UABC - FCM - 2525 (fig. 26), se descubrió semiarticulado y fragmentado, lo que indica que los restos óseos fueron transportados y posteriormente enterrados en una zona hidrodinámicamente pasiva.

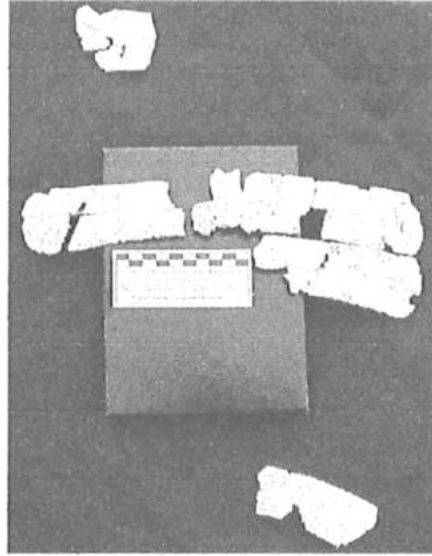


Figura 26. Restos fósiles de caparazón de tortuga marina de la Familia Cheloniidae. Espécimen UABC - FCM - 2525, colectado en la localidad 103, capa E. Escala 10 cm. Fotografía Susy Sánchez.

La placa ósea de dermoquelídeo, UABC-FCM-2506, muestra un grosor y talla mucho menor que las otras placas colectadas (figs. 21 y 28), sin embargo, como se observó en el espécimen LACM 122224/LGB 3261, que correspondía a un fragmento de caparazón de *Psephophorus* sp. (Fig. 27), las placas óseas son de diferentes dimensiones y grosores. Según lo anterior, la talla relativamente pequeña de la placa 2506, no representa una evidencia de que el elemento corresponda a un individuo juvenil.

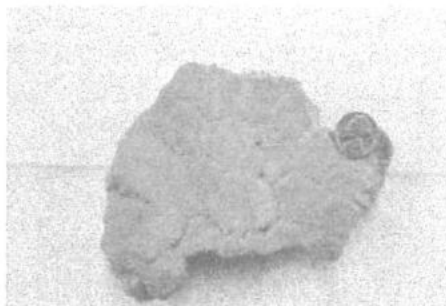


Figura 27. Plaquetas articuladas del caparazón de *Psephophorus* sp. (Dermochelyidae), número de catálogo LACM 122224/LGB 3261, del Barstoviano de la Formación Round Mountain Silt, localidad LACM 4867/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A. Escala 19 mm. Fotografía Francisco Aranda.

Unidad 103-F: Toba cristalina verde grisácea de grano muy fino bien consolidada y bien clasificada. Esta capa corresponde a un ambiente de depósito relativamente profundo de baja energía (Aranda-Manteca, 2001).

En esta localidad se colectó una placa ósea de tortuga marina de tipo dermoquelídeo (UABC-FCM-2507; fig. 27), cuya presencia, en esta capa y en la anterior, refuerzan la propuesta de sedimentos de zonas profundas, debido a los hábitos pelágicos de los dermoquelídeos.

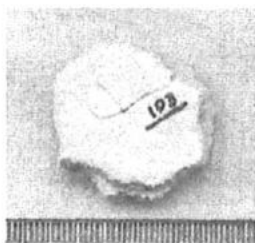


Figura 28. Placa ósea del caparazón de una tortuga marina de tipo dermoquelídeo colectada en la localidad 103, capa E, UABC-FCM-2507. Escala 45 mm. Fotografía Francisco Aranda.

Unidad G-103: Compuesta por una secuencia de tres capas de areniscas tobáceas finas grises a café amarillentas que en su parte inferior presenta estructuras sedimentarias de estratificación cruzada y en su parte superior gradación inversa y clastos moderadamente redondeados (Aranda-Manteca, 2001).

En la parte superior de la unidad G, se observa una capa que contiene abundantes restos óseos de vertebrados marinos parcial o totalmente desarticulados; Aranda-Manteca (2001), calificó este horizonte de fósiles como una cama de huesos (bone bed). La presencia de arenas finas con estratificación cruzada y gradación inversa indican un ambiente de depósito asociado a flujos gravitacionales causados por efectos de tormentas o por cambios del nivel del mar. La abrasión y desarticulación observada en los restos óseos son una evidencia de que los esqueletos fueron transportados desde una fuente cercana, probablemente la zona costera y depositados en una zona de plataforma somera (Aranda-Manteca, 2001).

En esta localidad se ha colectado el mayor número de fósiles de tortugas marinas, a los que se asocian otros vertebrados marinos como peces, tiburones, rayas, mamíferos y aves.

Entre los fósiles de tortugas marinas colectados en la unidad 103-G, se encuentran:

Cheloniidae gen. et sp. Nov: Holotipo (UABC-FCM-1621; que cuenta con elementos óseos de mandíbula, caparazón, plastron, cintura escapular, extremidades anteriores, cintura pélvica y extremidades posteriores), paratipo (UABC-FCM-1620; que cuenta con caparazón, plastron, cintura escapular y extremidades anteriores), topotipos (UABC-FCM-2545-2547, cráneo y mandíbula; UABC-FCM-2461-2467, 2469-2474, 2477-2498, 2500, 2501, 2510-2515, 2517-2522, 2526-2530, 2532-2541, 2567, 2569-2571, 2573, 2576-2578, 2580-2587, elementos del caparazón; UABC-FCM-2446, 2448, 2449, 2451-2460, 2565, plastron; UABC-FCM-2441, 2443, 2444, 2555, 2556, escápula; UABC-FCM-2445, 2455, coracoides; UABC-FCM-2422, 2425, 2426, 2548-2553, húmero; UABC-FCM-2561, ulna o cúbito; UABC-FCM-2557, manus; UABC-FCM-2559, pubis; UABC-FCM-2560, ilium, UABC-FCM-2430-2434, 2558, fémur; UABC-FCM-2562, 2563, tibia y UABC-FCM-2437, 2470, fibula) (Ver figuras en la sección de caracteres morfológicos).

Syllomus sp. (?): fragmentos de placas costales UABC-FCM-2544 y UABC-FCM-2574. (Fig. 29; nótese el mayor grosor de la placa hacia la porción proximal, lo que en un esqueleto completo puede generar quillas loingitudinales en el caparazón como lo reporta Weems (1974), para *Syllomus*).

Quelónidos con características de la Tribu Chelonini, gen. et sp. indeterminados: fragmentos del caparazón con números de catálogo UABC-FM-2568, 2572, 2573, 2575 y fragmentos del plastron con número de catálogo UABC-FCM-2566. (Fig. 30).



Figura 29. Fragmentos proximales de placas costales de *Syllomus* sp. indet. (?) vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, colectados en la localidad 103-G, UABC-FCM-2544 y 2574 respectivamente. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.



Figura 30. De izquierda a derecha: fragmentos de placa costal vista dorsal, porción proximal hacia la izquierda, UABC-FCM-2575; placa neural vista dorsal, porción anterior hacia arriba, UABC-FCM-2572; placa nuchal, vista ventral, porción anterior hacia arriba UABC-FCM-2566; Colectados en la localidad 103-G. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Debido a que en la localidad 103-G, el esfuerzo de colecta realizado por el método de excavación (fig. 31) ha resultado en la colecta de un mayor número de fósiles de tortugas marinas que para cualquier otra localidad, es posible realizar un análisis sobre la tafonomía descriptiva de la localidad:

Tafonomía Descriptiva de la localidad 103-G

En la localidad 103-G, se ha excavado un área aproximada de 5 x 5 metros, en donde se realizaron colectas sucesivas en cuadrantes de 1 m², en los cuales el grosor de la capa de huesos varía entre 2 y 5 cm.



Figura 31. Excavación en la Localidad 103/G, de la Mesa La Misión, Baja California. Fotografía Francisco Aranda.

Las colectas registradas para el 31 de Marzo de 1994 y el 25 de Junio de 1996 (Figs. 32 y 33), revelaron una acumulación de elementos óseos desarticulados de diversos taxa, entre los que se encuentran batoideos, seláceos, peces óseos, quelónidos, aves, pinípedos, odontocetos y misticetos (Tablas I y II).

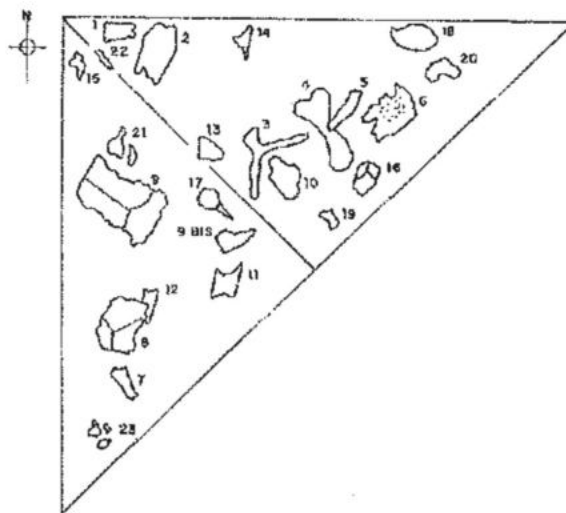


Figura 32. Esquema de la excavación del 31 de Marzo de 1994 en la localidad 103/G. Tomado de las notas de campo de Sánchez - Gutiérrez (1994). Los ejes del cuadrante son de 1 m; los elementos óseos no guardan escala proporcional.

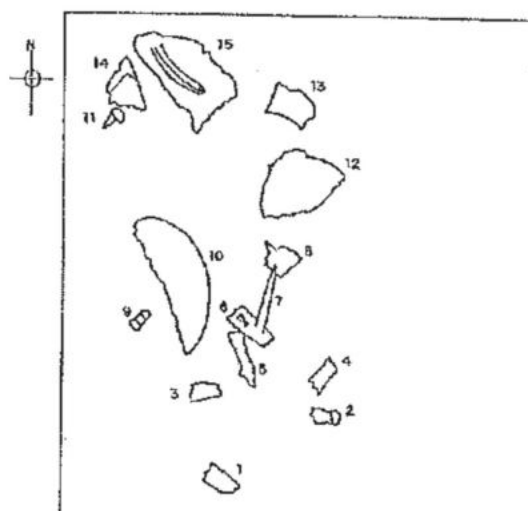


Figura 33. Esquema de la excavación del 25 de Junio de 1996 en la localidad 103/G. Tomado de las notas de campo de Sánchez - Gutiérrez (1996). Los ejes del cuadrante son de 1 m; los elementos óseos no guardan escala proporcional.

Estas colectas corresponden a 23 y 14 piezas respectivamente. Según lo anterior, puede calcularse una densidad promedio de 543 huesos/m³, si se considera que la capa de huesos tiene un grosor promedio de 3.5cm y se encuentran 19 elementos óseos por m².

El patrón tafonómico de este horizonte muestra acumulación masiva de elementos óseos desarticulados que no muestran orientación definida y presentan marcas ligeras de retrabajamiento y ruptura, características que representan una evidencia de que dicha asociación se generó mediante el transporte y depositación post-mortem de los individuos. Según lo anterior, la asociación fosilífera de la localidad 103-G, es una tanatocenosis indígena (Raup y Stanley, 1978) representativa de un ambiente costero.

La calidad de la preservación de la tanatocenosis, ha sido evaluada mediante la cuantificación de piezas completas y fragmentadas (Tablas I y II). En el caso de la colecta del 31 de Marzo, un 48% correspondió a elementos óseos completos y el 52% a fragmentos. La colecta del 25 de Junio, se compone por un 36% de huesos completos y 64% de fragmentos. Si bien es necesario realizar más registros detallados sobre la tafonomía de la asociación, este patrón irregular en la preservación de las piezas y la diversidad de taxa representados, son elementos que sustentan el origen del depósito como una acumulación producto del transporte costero y la predación. A su vez, se presentan marcas causadas por la mordedura de dientes de tiburón en elementos costales y plastrales del caparazón de tortugas marinas (Fig. 34) y es común encontrar asociados dientes de tiburones de los géneros *Isurus*, *Galeocerdo* y *Carcharodon*, lo que sustenta la propuesta de que la predación es un factor importante en la acumulación de huesos de tortugas marinas como parte de la tanatocenosis.

Tabla I. Registro de la colectas del 31 de Marzo de 1994 y el 25 de Junio de 1996 en la localidad 103-G de la Mesa La Misión, Baja California, México.

No. Campo	No. Catálogo	Taxon	Elemento y Descripción	Preservación
1	UABC-FCM-2477	Cheloniidae	2ª placa marginal izq.	Fragmento
2	UABC-FCM-2477	Cheloniidae	1ª placa marginal izq.	Completa
3	UABC-FCM-1620	Cheloniidae	Escápula izquierda.	Completa
4	---	Indeterminado	Indeterminado; esqueleto axial.	Completo
5	UABC-FCM-1620	Cheloniidae	Espina del hipoplastron izquierdo.	Fragmento
6	UABC-FCM-2495	Cheloniidae	7ª placa marginal derecha; rugosa.	Completa
7	UABC-FCM-2512	Cheloniidae	Costilla	Fragmento
8	UABC-FCM-2527	Cheloniidae	1ª placa costal izquierdo	Fragmento
9	UABC-FCM-2527	Cheloniidae	2ª placa costal izquierdo	Completa
10	UABC-FCM-1620	Cheloniidae	Hipoplastron izquierdo	Fragmento
11	UABC-FCM-1620	Cheloniidae	3ª placa marginal derecho	Fragmento
12	UABC-FCM-1620	Cheloniidae	2ª placa marginal der.	Completa
13	UABC-FCM-2498	Cheloniidae	2ª placa marginal izq.	Fragmento
14	---	Selachii	Diente	Fragmento
15	---	Selachii	Diente	Completo
16	---	Tunido	Vértebra	Completa
17	---	Odontoceti	Vértebra con apófisis	Completa
18	---	Pinnipeda	Disco intervertebral	Completo
19	---	Pinnipeda	Falange	Completa
20	---	Indeterminado	Indeterminado	Fragmento
21	---	Indeterminado	Indeterminado	Completo
22	---	Osteichties	Rama mandibular	Fragmento
23	---	Osteichties	Mandíbula	Fragmento

Tabla II. Registro de la colecta del 25 de Junio de 1996 en la localidad 103-G de la Mesa La Misión, Baja California, México.

No. Campo	No. Catálogo	Taxon	Elemento y Descripción	Preservación
1	UABC-FCM-2543	Cheloniidae	Placa costal. Juvenil.	Fragmentos con epibiontes
2	UABC-FCM-2543	Cheloniidae	Placa costal. Juvenil.	Fragmentos
3	UABC-FCM-2467	Cheloniidae	10ª placa marginal izq.	Completa
4	UABC-FCM-2530	Cheloniidae	Placa costal.	Fragmento
5	---	Osteichties	Rama mandibular	Fragmento
6	---	Cheloniidae	Placa costal. Juvenil.	Completa
7	---	Ave	Indeterminado	Fragmento
8	UABC-FCM-2539	Cheloniidae	Placa costal con costilla.	Fragmento
9	---	Osteichties	Vértebra	Completa
10	---	Misticeti	Disco intervertebral.	Fragmento
11	---	Osteichties	Vértebra con apófisis	Completa
12	UABC-FCM-2538	Cheloniidae	Placa pygal.	Completa
13	UABC-FCM-2458	Cheloniidae	Hipoplastron izquierdo	Fragmento
14	UABC-FCM-257	Cheloniidae	Epiplastron derecho.	Fragmento



Figura 34. Marcas de predación por tiburones en el caparazón del topotipo *Cheloniidae* gen et sp nov. UABC-FCM-1620. Escala: placa neural 47 mm. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Otro rasgo importante presente en las placas óseas de tortugas marinas de la localidad 103, son pequeñas hendiduras circulares y aglutinación cilíndrica de sedimento consolidado adherido a los huesos (fig. 35). Estas marcas, representan una evidencia de la actividad de epibiontes y ramoneadores que actuaron sobre el organismo durante su exposición en la interfase agua - sedimento antes de su enterramiento.



Figura 35. Marcas de epibiontes y ramoneadores sobre el caparazón del topotipo *Cheloniidae* gen et sp nov. UABC-FCM-1620. Escala: hendidura circular 2 mm. Tomado de Aranda-Manteca (2001).

Las dos propuestas anteriores, son análogas a las realizadas por Meyer (1991), según sus observaciones en una acumulación de tortugas marinas fósiles de la Limolita Slothurn Turtle del Kimmeridgiano de Suiza.

El registro de estas colectas indica una abundancia relativa de preservación de tortugas marinas del 52.17% para la colecta del 31 de Marzo y del 64.28% para la colecta del 25 de Junio (Tablas I y II).

En esta localidad se han colectado fósiles de tortugas marinas identificados como un nuevo género y especie de la Familia Cheloniidae (Ver figuras en la sección de caracteres morfológicos), fragmentos de placas costales con características afines al género *Syllomus* (?) (fig. 29), así como elementos del caparazón de tortugas marinas, cuyo género y especie no se han determinado por la falta de material accesible para comparación.

Entre los restos óseos colectados, particularmente en las fechas señaladas, solo los de tortugas marinas se pueden asociar con certeza a un mismo ejemplar, lo que puede relacionarse a una mayor probabilidad de preservación de huesos semi-articulados del caparazón de tortugas marinas debido al efecto que causan los escudos córneos del caparazón, evitando la desarticulación total de sus elementos óseos antes de su enterramiento.

Otra característica importante referente al patrón tafonómico presente en estas colectas es que en ambas, los elementos del caparazón se presentan en proporción 2:1 con respecto a otros elementos óseos, entre los que se registran placas costales y marginales y no se registra ninguna placa neural.

Este patrón de preservación puede asociarse con las observaciones de Meyer (1991), quien realiza experimentos de enterramiento de caparazones de *Eretmochelys imbricata* en la zona intermareal baja y registra sus patrones tafonómicos en una playa tropical de arenas calcáreas. El autor reporta que la desarticulación de un caparazón transportado por corrientes costeras, tuvo lugar a lo largo de las suturas de las placas neurales y que seis días después de realizar el enterramiento, encontró siete placas costales semiarticuladas,

una placa neural y varios elementos marginales dispersos en un área de 1m², a una distancia de 6 m, encontró seis placas costales y dos marginales dispersas en un área de 2m² y cubiertas por 2 cm de sedimento. Para el décimo día, el autor reporta 3 placas costales y dos marginales a 150 m del sitio de enterramiento (Fig 36).

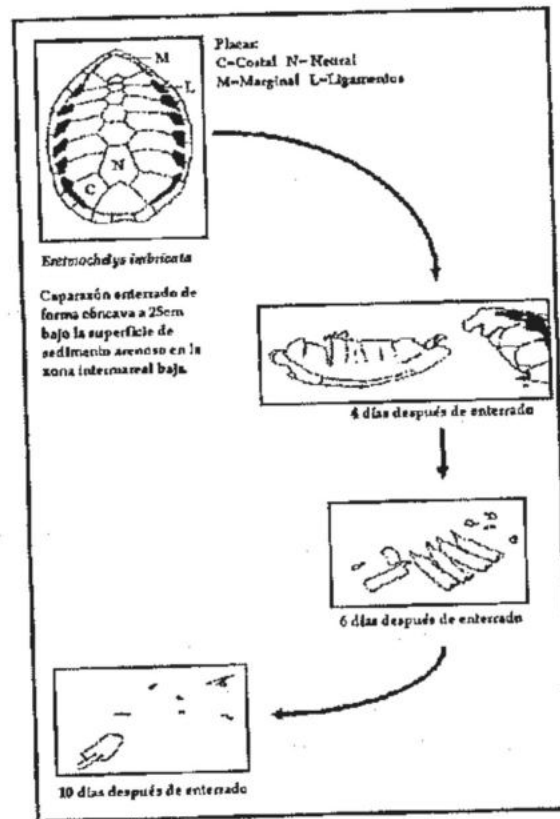


Figura 36. Patrón tafonómico de un caparazón de *Eretmochelys imbricata* enterrado en posición convexa en la zona intermareal baja en la Isla La Digue (Islas Seychelles). Tomado de Meyer (1991).

La similitud entre el patrón tafonómico de la localidad 103/G y las observaciones de Meyer (1991), sustentan nuevamente la propuesta del origen de la tanatocenosis como producto del transporte costero.

Con el total de los elementos óseos de tortugas marinas catalogados para la localidad 103/G, se obtuvo un número mínimo de individuos según el criterio de Shotwell (1958). Este criterio plantea que: de todo el conjunto de elementos esqueléticos, aquellos que sean idénticos pertenecerán a individuos diferentes y por lo tanto, el número de huesos

idénticos será el número mínimo de individuos. Para el caso particular del Cheloniidae gen et sp nov de la localidad 103/G, se encontró que los siguientes elementos óseos fueron encontrados con mayor frecuencia: Húmero derecho = 7 y 9ª Placa marginal derecha = 8. Del mismo modo, se cuantificaron los elementos óseos de organismos del mismo género en la localidad 102-C, para la que se registran dos elementos de la 5ª placa marginal izquierda y dos de la 9ª placa marginal derecha.

Para el total de las localidades de colecta, los géneros afines a *Caretta*, *Syllomus* y *Dermochelys* se identifican con base en placas óseas del caparazón, mismas que bien pudieran pertenecer a uno o más individuos.

Según datos del catálogo de quelonioideos de la Colección Paleontológica de Referencia del Estado de Baja California (Anexo I), el número mínimo de individuos de Cheloniidae gen et sp nov. es de 8 individuos para la localidad 103-G, 2 individuos para la localidad 102/C y al menos un individuo de los géneros afines a *Caretta*, *Syllomus* y *Dermochelys*.

Con base en datos registrados en el Catálogo de la Colección Paleontológica de Referencia del Estado de Baja California, Aranda Manteca (com. pers), realizó un conteo para el total de las localidades de colecta de la Mesa La Misión, en donde maneja la abundancia relativa de preservación mostrada en la tabla III.

Tabla III. Abundancia relativa de preservación de los taxa representados en todas las localidades de colecta de la Mesa La Misión, B.C. (Aranda Manteca, com. pers).

Taxon	No. de Piezas	Porcentaje Relativo
Seláceos	11,040	52.10
Batoideos	7,601	35.87
Peces óseos	1,895	8.95
Quelonioideos	366	1.73
Aves	36	0.17
Mamíferos	249	1.18

Los datos de la tabla III. Muestran que las tortugas marinas tienen una abundancia de preservación relativa del 1.73%.

Los datos anteriores, no deben relacionarse directamente con la paleoecología del lugar, ya que según propone Shipman (1981), el entorno hidráulico e hidrodinámico de los huesos, son determinantes en la fosilización potencial de los mismos.

Shipman (1981), se refiere al potencial que tienen los huesos para el transporte y dispersión en el agua, así como en la probabilidad de alcanzar y permanecer en un ambiente sedimentario, como su entorno hidráulico y a la acción de las corrientes como el entorno hidrodinámico. Con base en las definiciones anteriores, la autora indica la importancia de evaluar estos factores en el potencial de fosilización de determinado elemento óseo, con experimentos y observaciones como los realizados por Weigelt (1927), Zangerl y Richardson (1963) y Meyer (1991), o modelos sobre la dinámica de sedimentación de los elementos óseos, tales como los trabajos de Voorhies (1969); Behrensmeyer (1975); Boaz y Behrensmeyer (1976) y Korth (1979), en los que se considera al fósil potencial, de una forma análoga a una partícula sedimentaria en su entorno hidráulico e hidrodinámico. A la fecha, estos factores no han sido estudiados para la localidad de la Mesa La Misión, Baja California.

Unidad I-103: Conglomerado tobáceo gris con clastos bien redondeados inmersos en una matriz de arenisca tobácea lítica cristalina de grano medio a fino pobremente clasificado y cementado por calcita. Presenta abundantes restos de conchas de moluscos muy fragmentados y pulidos.

Solo un fragmento de placa neural de una tortuga marina de la Familia Cheloniidae (UABC-FM-2588), ha sido colectado en esta capa.

Localidad 104, se ubica en la porción central de la Mesa La Misión (figs. 15, 17 y 19). En esta localidad solo afloran las capas D y E, para las cuales no se tiene una descripción detallada (fig. 19). En la capa D, se colectó el fragmento distal de un húmero de tipo quelonido (UABC-FCM-2573) y en la capa E, un húmero de tipo dermoquelídeo (UABC-FCM-2564; fig. 37).

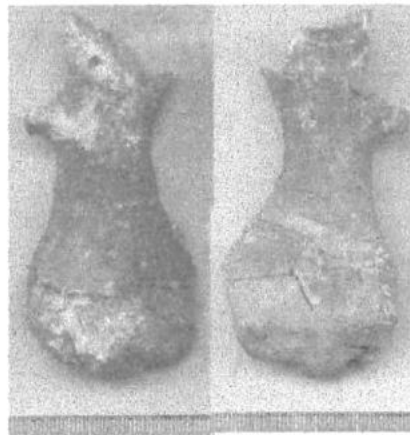


Figura 37. Húmero derecho de tortuga marina de la Familia Dermochelyidae, carente de la porción proximal, lado izquierdo en vista ventral, lado derecho en vista dorsal. UABC-FCM-2564. Colectado en la localidad 104-E. Escala total 10 cm, aprox. Fotografía Francisco Aranda.

Localidad 109, es la localidad más sureña de la Mesa La Misión (fig. 15) y no se cuenta con una descripción estratigráfica. En esta localidad se colectó un fragmento de plastron de una tortuga marina de la Familia Cheloniidae, al que le corresponde el número de catalogo UABC-FCM-2447 (Fig. 38).



Figura 38. Fragmentos del plastron en vista ventral, de una tortuga marina de tipo quelónido, colectados en la localidad 109-E. UABC-FCM-2447. Escala 10 cm. Fotografía Francisco Aranda.

Interpretación del ambiente de depósito

Aranda-Manteca (2001), indica que los sedimentos de la Mesa La Misión son sedimentos de origen vulcanoclástico y fluvial producto de un aporte continental a la zona costera.

Particularmente los sedimentos grisáceos son sedimentos de plataforma somera a los que se asocia un transporte unidireccional de baja energía poco selectivo por corrientes costeras o gravitacionales.

Las capas en las que se presentan variaciones de color hacia los cafés se asocian con sedimentos provenientes de ambientes costeros transportados intermitentemente por flujos de tormenta o por cambios del nivel del mar, siendo depositados en zona de plataforma en donde ya no fueron retrabajados (Aranda-Manteca 2001).

Aranda-Manteca (2001), propone que las secuencias alternadas de areniscas grisáceas y cafés de las unidades C y D evidencian aporte continental de tipo fluvial intermitente, sugiriendo periodos de lluvias intensas que transportan material terrígeno alternado y mezclado con el material piroclástico.

Aranda-Manteca (2001), indica que la gradación en el tamaño de grano de arenas gruesas en la unidad A hasta las diatomitas en la Unidad E, indica un proceso de elevación del nivel del mar, aparente o real que al momento de la depositación de la Unidad E genera una cuenca semiprotégida no muy profunda.

Así mismo, Aranda-Manteca (2001), asocia la presencia de areniscas con estratificación cruzada en la capa G, con un proceso de regresión del nivel del mar que dio lugar a un depósito de tormenta en aguas poco profundas que se encontraron por encima del nivel base de la ola de tormenta, lo que apoya con las evidencias de transporte y desarticulación de los restos fósiles. Esta secuencia regresiva continúa, evidenciándose en el aumento de tamaño de grano para la capa H.

LA ASOCIACIÓN FOSILÍFERA

La asociación fosilífera de esta localidad, se conforma por más de 84 especies de macrovertebrados de grupos faunísticos diversos, entre los que se encuentran tiburones, rayas, peces óseos, tortugas marinas, aves, cetáceos, desmostilianos, sirenios y pinípedos.

Diversos trabajos han abordado la descripción de algunos grupos faunísticos de la zona, entre los que se encuentran: Gascón-Romero (1991, 1997), quien trabaja con los cetáceos mysticetos, Aranda Manteca (1990, 1994, 2000, 2001), quien reporta el conjunto total de taxa presentes en la Fauna La Misión y propone diversos aspectos paleoceanográficos y paleoecológicos asociados con esta localidad fosilífera, Aranda-Manteca, Domning, D. P. y Barnes, L. G. (1994), quienes describen un nuevo género de sirenio para la Mesa La Misión; Sánchez-Gutiérrez (1998), quien hace una descripción de un nuevo gen. et sp. de quelonioideo en la Fauna La Misión y propone algunos aspectos paleoecológicos y evolutivos del mismo y Flores-Trujillo (2002), quien estudia la morfología de cetáceos odontocetos delfinoideos.

La asociación fosilífera está caracterizada por presentar grupos faunísticos muy variados e individuos en el intervalo de tallas desde neonatos hasta adultos, lo que sugiere que la Mesa La Misión, corresponde a un ambiente marino protegido de zona costera con aguas muy ricas que sustentaban una comunidad biológica muy diversa.

METODOLOGÍA

Con el fin de determinar las relaciones genealógicas de los especímenes de tortugas marinas de la Mesa La Misión, Baja California, se realizará un análisis filogenético.

Los objetivos centrales del análisis filogenético son encontrar el taxon genealógicamente más cercano al grupo taxonómico de interés, así como resolver la estructura cladística de este último (Maddison et al. 1984). En este caso, el grupo taxonómico de interés corresponde a los especímenes de tortugas marinas de la Fauna La Misión, mismos que al ser integrados en la filogenia de las tortugas marinas, generarán una nueva estructura cladística para este grupo.

Términos y convenciones en el análisis filogenético

Un taxon es un grupo de organismos que reciben un nombre en particular; un taxon **natural** es un grupo de organismos que existen en la naturaleza como resultado de la evolución. En el sistema filogenético hay dos clases de taxa naturales: la especie y el grupo monofilético. La especie es la máxima unidad de evolución táxica, desarrollada por un conjunto de procesos evolutivos llamados especiación. El **grupo monofilético** es un grupo de especies que incluyen un ancestro común y todos sus descendientes, grupo que comparte un conjunto de relaciones ancestro-descendiente que no se presentan en ninguna otra especie fuera del grupo, lo que hace de este grupo una unidad de historia evolutiva (Wiley et al, 1991).

En el análisis filogenético, el grupo de interés y su ancestro común se denominan **grupo interno** y el resto de los taxa involucrados en el análisis, se conocen como **grupo externo**; el cual puede estar conformado por cualquier número de taxa de referencia utilizados para comparación de los caracteres (Wiley et al. (1991); Henning (1966); Brundin (1966)). El **grupo hermano** es el taxón genealógicamente más cercano relacionado con el grupo interno (Wiley et al. 1991) (Fig. 39).

Un **cladograma** es la representación gráfica de las relaciones genealógicas de los taxa estudiados y representa la hipótesis filogenética propuesta por el investigador (Wiley et al. 1991) (Figs. 5 a 14).

El cladograma es un diagrama en forma de árbol que presenta ramas y nodos (Figs. 5 a 14). Cada rama conecta un taxon terminal con un nodo, el cual representa un evento de especiación y un **internodo** representa una especie ancestral que conecta dos eventos de especiación (Wiley et al. 1991). Aun que según Gaffney (1979d), un cladograma no necesariamente es un árbol filogenético en el sentido estricto, ya que una rama puede no representar un linaje y un nodo puede no representar un evento de especiación. El **nodo del grupo interno** representa los caracteres del ancestro común más reciente de dicho grupo y el **nodo del grupo externo** representa los caracteres del ancestro común más reciente del grupo interno y del primer grupo externo (Maddison, et al. 1984) (Fig. 39). La longitud de las ramas, su ángulo y espaciación no tienen ningún significado en particular (Gaffney, 1979d).

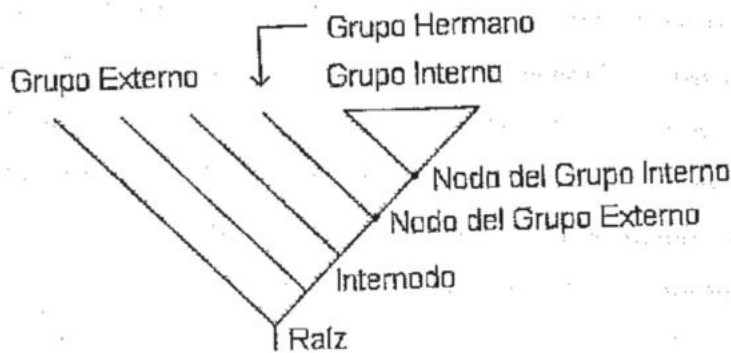


Figura 39. Términos generales de un cladograma (Modificado de Maddison et al. 1984 y Wiley et al. 1991). El triángulo indica un grupo interno cuyas relaciones no se han resuelto.

El grupo de estudio comparte una historia evolutiva única que hace que sus miembros estén más relacionados entre sí que con cualquier otro organismo.

El sistematista busca reconstruir dicha historia al realizar un análisis filogenético, para lo cual, la pregunta básica es: ¿Cuáles son los subgrupos monofiléticos dentro del grupo de estudio? (Maddison et al. 1984).

Los subgrupos monofiléticos son aquellos que compartan características únicas entre sí, las cuales son estados de caracteres derivados de entre el grupo interno (Henning (1966); Wiley (1975)). Según lo anterior, un grupo monofilético será caracterizado y corroborado por los caracteres derivados compartidos por sus miembros, es decir, por sus **sinapomorfías** (Maddison et al. 1984).

Entonces, solo en términos de cambios de caracteres podrán reconocerse los subgrupos monofiléticos que conforman el grupo de estudio (Collins et al., 1994), por lo tanto, los datos necesarios para realizar el análisis filogenético son las series de transformación de los caracteres de los taxa involucrados en el análisis. Un **caracter** es un rasgo o atributo que es observable en un organismo (Wiley et al, 1991) y la **serie de transformación** es una representación codificada de la forma en que el atributo varía entre las unidades taxonómicas estudiadas (Anexo II, tablas IV, V y VI).

Una serie de transformación es un grupo de caracteres homólogos (Wiley et al, 1991), es decir, caracteres presentes en dos taxa que cumplen con las siguientes condiciones:

- 1) son el mismo caracter que se encuentra en el ancestro de los dos taxa o,
- 2) son caracteres diferentes que tienen una relación ancestro-descendiente, descrita como una novedad evolutiva (cambio heredado de la forma preexistente de un caracter).

Las series de transformación pueden presentar dos caracteres homólogos (en cuyo caso son caracteres **binarios** ordenados que especifican una posible ruta de evolución) o pueden presentar más de dos caracteres homólogos, lo que se conoce como **caracteres multiestado**, los cuales pueden ser **ordenados** o **desordenados**, presentando en este último caso varias rutas posibles de evolución.

Para reconstruir una filogenia es necesario conocer o estimar los estados ancestrales del grupo de estudio. A la estimación de dichos estados ancestrales se le conoce como polaridad de caracteres y su implementación dará como resultado una serie de transformación polarizada en la que se ha determinado el estado plesiomórfico (ancestral) o apomórfico (derivado) del carácter (Wiley et al. 1991). Contando entonces con la argumentación o hipótesis de polaridad de caracteres, el investigador podrá identificar las sinapomorfías diagnósticas para los subgrupos del taxon de interés.

Así, en el presente análisis se estará trabajando con series de transformación multiestado polarizadas desordenadas (Anexo II, tablas IV, V y VI), en las que se conocen los estados relativos del carácter pero no se han definido las rutas posibles de evolución, es decir, no se sabe si el estado derivado 1 dio lugar al estado derivado 2, o viceversa, o si ambos se desarrollaron independientemente a partir del carácter primitivo (Wiley et al. 1991). Esto, con el fin de no asumir *a priori* nada que no sea soportado por el análisis filogenético (Gaffney, 1979a).

Polaridad de los caracteres

La distribución de los estados de carácter en los grupos de tortugas relacionados con la Superfamilia Chelonioidea (El Parvoorden Eucryptodira), permitirá definir qué estados de carácter son plesiomórficos o apomórficos para este taxon, lo que representa la base, tanto para identificar los estados de carácter que presentan los fósiles de tortugas marinas de la Fauna La Misión, como para realizar el análisis que lleve a la identificación de las sinapomorfías que resuelvan las relaciones filogenéticas particulares para nuestro grupo de estudio.

La polaridad de caracteres se estimó con el algoritmo de grupo externo para caracteres multiestado desordenados (*outgroup algorithm for multistate unordered characters*), propuesto por Maddison et al., (1984). Dicho algoritmo encuentra la hipótesis más simple (más parsimoniosa) del estado ancestral de un carácter y es una modificación de la fase preliminar del algoritmo de Fitch (1971).

Este algoritmo, trabaja con base en una hipótesis filogenética dada que se considera bien resuelta para el grupo externo (Maddison et al. 1984), y define el estado ancestral de un carácter para el ancestro común más reciente del grupo interno y del primer grupo externo, el cual se representa por el nodo del grupo externo (Fig. 39).

Dependiendo de los estados de carácter y relaciones dados en el grupo externo, algunos estados de carácter pueden ser más parsimoniosamente asignados al nodo del grupo externo; dichas asignaciones requerirán menos hipótesis de convergencia y reversiones (Maddison et al. 1984). Cuando las asignaciones del estado ancestral son únicas, se dice que dicha asignación es decisiva; cuando más de un estado de carácter puede ser asignado como estado ancestral con la misma parsimonia máxima, se dice que la asignación es equívoca (Maddison et al. 1984).

Según lo anterior, con la examinación del grupo externo se asegura que los cladogramas obtenidos para el grupo de estudio son parsimoniosos no solo para el mismo grupo, sino en el contexto de los grupos con los que se relaciona (Engelmann y Wiley (1977); Farris (1980, 1982)).

Para este análisis en particular, se trabajará con las series de transformación para los caracteres propuestos por Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Anexo II, tablas IV y V), así como con las hipótesis filogenéticas para el Parvoorden Eucryptodira propuestas por Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Figs. 6 y 14, respectivamente), las cuales pueden considerarse hipótesis completamente resueltas.

Paso 1 del algoritmo de grupo externo para caracteres multiestado desordenados (Maddison et al. 1984):

a) Se asume que las relaciones extra-grupo están totalmente resueltas, por lo tanto, se define como el grupo interno a todos los géneros de tortugas marinas del Microorden (o Superfamilia) Chelonioidea (Familia Osteopygidae y Cheloniidae: *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, especímenes de la Mesa La Misión, B.C., *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*; Familia Protostegidae: *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Chelosphargis*, *Notochelone*, *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon*; Familia Dermochelyidae: *Corsochelys*, *Mesodermochelys*, *Esosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys*) y a los géneros *Toxochelys* y *Ctenochelys*, hipotetizados por Gaffney y Meylan (1988) como grupos hermanos del resto de los chelonioideos, géneros que son las formas más primitivas de las tortugas marinas y que se consideran como parte del grupo interno. Y se considera como el grupo externo al Parvoorden Eucryptodira Gaffney y Meylan 1988, conformado por las familias Plesiochelyidae (*Plesiochelys*, *Thalassemys* y *Portlandemys*), *Xinjiangchelys*, Meiolaniidae, *Sinemys*, *Dracochelys*, *Hangaiemys*, *Ordosemys*, TMP 87.2.1 y Chelydridae (Fig. 6); (Gaffney (1996), enlista estos taxa y sus hipótesis de monofilia, así como referencias de los mismos), excepto Chelomacryptodira (Trionychoidea y Testudinoidea), considerados por Hirayama (1998) como el primer grupo externo relacionado a chelonioidea (Fig. 14) pero como un grupo superior por Gaffney y Meylan (1988) y Gaffney (1996) (Figs. 5 y 6). El presente trabajo seguirá la propuesta de estos últimos para realizar la polaridad de los caracteres para la Superfamilia Chelonioidea.

b) Debido a que los taxa terminales llegan a presentar caracteres multiestado (Anexo II, tablas IV y V), se tratarán dichos taxa como si su estructura cladística interna fuera no resuelta y se etiquetarán con el conjunto de estados de carácter correspondientes (Maddison et al. 1984). (Fig. 40).

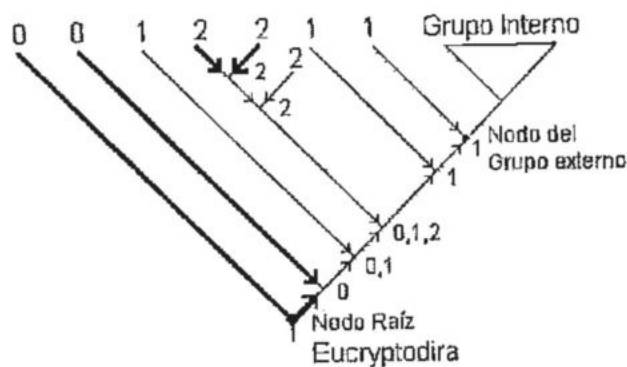


Figura 40. Cladograma que indica el proceso de comparación extra-grupo, según el algoritmo de Maddison et al., (1984); con base en el cladograma de Gaffney (1996). Los números sobre las ramas corresponden a la serie de transformación del carácter 25 de Gaffney (1996) (Anexo II, tabla IV) y los números contiguos a los nodos son la asignación del estado del carácter. Cladograma simplificado, modificado de Gaffney (1996).

Paso 2 del algoritmo de grupo externo para caracteres multiestado desordenados (Maddison et al. 1984):

Se procede a la comparación de caracteres empezando de las ramas más distantes hacia el nodo del grupo externo, según la siguiente regla (Maddison et al 1984):

- Si se tiene (a, b, d) y (b, c, d) entonces corresponde al nodo de intersección (b, d);
- Si se tiene (a, b) y (e) entonces corresponde al nodo de intersección (a, b, e).

Por ejemplo, se compararán los caracteres de los dos taxa más lejanos (0, 0) y se asignará el estado correspondiente al nodo de intersección de los mismos (0) (Fig. 40, nodo 2).

En caso de que haya ramificaciones secundarias, éstas se resolverán completamente (fig. 40, nodos 4 y 5) antes de compararse con el grupo hermano inferior (fig. 40, nodos 3 y 6), es decir, para el caso del ejemplo, ya que se haya establecido el carácter correspondiente para el nodo 3 (0, 1), deben establecerse los correspondientes a los nodos 4 (2) y 5 (2), siendo éste último el que se comparará con el nodo 3 para dar lugar al establecimiento del nodo 6 (0, 1, 2), de tal forma que al final del análisis, el carácter correspondiente al nodo del grupo externo es una combinación del total de los caracteres de los grupos distantes (Maddison et al. 1984) (Fig. 40, nodo del grupo externo, nodo 8).

Análisis filogenético

Según Gaffney (1979), dos hipótesis son el fundamento de la lógica de la reconstrucción de filogenias:

- 1) La evolución ha tenido lugar ya que "todas las formas de vida (taxa) se han producido por procesos naturales de herencia, cambio y divergencia a partir de un origen común".
- 2) "Los nuevos taxa son generalmente caracterizados por nuevos rasgos".

Gaffney (1979), indica que la hipótesis básica para el estudio de la filogenia, entendiéndola como un patrón geométrico del proceso ancestro - descendiente entre los organismos, es la Hipótesis del Ancestro Común:

Dos o más taxa específicos tienen un ancestro en común que no comparten con ningún otro taxon.

Esta hipótesis es análoga a la hipótesis de monofilia de un taxon, y puede representarse diagramáticamente como un cladograma (Figs. 5 a 14). En este caso, se representa una hipótesis que contiene varios taxa, y que puede ser resuelta como una serie de cladogramas de tres taxa.

En el proceso del análisis filogenético (o de la reconstrucción de filogenias), la hipótesis de monofilia se prueba con la distribución de caracteres derivados o sinapomorfias en los diferentes niveles del cladograma, buscando que los taxa involucrados como miembros de un grupo monofilético posean uno o más caracteres únicos en común. Según Gaffney (1979), la prueba para la hipótesis de monofilia es:

"busca las sinapomorfias en común entre los taxa A y B, que no compartan con otro taxon". Con esta prueba, se estaría rechazando la hipótesis alternativa de que el taxon A más cualquier otro taxon, excepto B es monofilético y que el taxon B más cualquier otro taxon excepto A es monofilético.

El método de comparación extragrupo permite limitar la búsqueda de sinapomorfías, no entre cualquier otro taxon, sino en un taxon monofilético que incluya los taxa A y B y que puede conformarse por cualquier número de taxa en el grupo externo, por ejemplo, entre los Testudines, los Eucryptodira o entre estos últimos, solo los Chelonioidea (asumiéndolos como taxa monofiléticos).

La hipótesis de que un caracter es una sinapomorfía puede establecerse de la siguiente forma: Debe encontrarse un atributo con una serie de estados modificados o no, en todos los miembros del grupo especificado.

Cuando se usan varias series de caracteres, todas las posibles hipótesis que relacionan a los taxa de estudio pueden ser rechazadas por una o más de las distribuciones de caracteres. En este caso, la hipótesis menos rechazada es la que se incorpora al sistema filogenético y se continúa con las pruebas de hipótesis (Gaffney 1979). Éste es el principio de parsimonia, utilizado como una regla metodológica que representa el fundamento de nuestras decisiones. Cuando nuestras hipótesis de monofilia son rechazadas por uno o más caracteres, deben encontrarse las hipótesis adecuadas que expliquen la presencia de estos caracteres en otros grupos; dichas hipótesis serán desarrolladas invocando los conceptos de paralelismo, reversión o convergencia.

El análisis filogenético asistido por ordenador

Se integraron los rasgos morfológicos de los especímenes fósiles de la Mesa La Misión, Baja California, México, a las series de transformación de caracteres para quelonioidea propuestas por Hirayama (1994) y corregidas según el consenso de las propuestas con que se cuentan a la fecha (sección de caracteres morfológicos y Anexo IV, tabla IX). Dichos rasgos morfológicos se codificaron según la polaridad de caracteres para quelonioidea, realizada por el análisis de comparación para grupo externo con base en la propuesta de Maddison et al. (1984) (Anexo III, tablas VII y VIII).

Las series de transformación mencionadas anteriormente, conforman una matriz taxon vs caracter correspondiente a 26 géneros del Microorden Chelonioidea más el Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión, para los cuales fueron registrados 76 caracteres osteológicos, de los cuales 57 son binarios y 19 son multiestado (Anexo IV, tabla IX).

La matriz taxon vs caracter para el Microorden Chelonioidea (Anexo IV, tabla IX), fue analizada con la asistencia de un ordenador de tipo PC, utilizando el programa Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods) (PAUP*), versión 4.0b10 para Microsoft Windows (Swofford 1998).

Se practicaron diversos análisis en los que se utilizó como matriz de entrada aquella conformada por los caracteres morfológicos para quelonioidea propuestos por Hirayama (1994) (Anexo II, tabla VI) y corregida con base en los resultados del análisis de polaridad (Anexo III, tablas VII y VIII), así como por las propuestas de diversos autores, según se cita en la sección de caracteres morfológicos, dando como resultado una matriz taxa vs. caracter que fue la base para el análisis filogenético (Anexo IV, tabla IX).

Para los análisis se excluyeron los caracteres autapomórficos (siete) según propuestas de Rowe (1988) y Gaffney, Meylan y Wyss (1991), se consideró un ancestro hipotético (Gaffney, Meylan y Wyss 1991; Deméré, 1992) cuyos estados de caracter corresponden a los caracteres plesiomórficos para quelonioidea establecidos mediante el análisis de comparación para grupo externo (Maddison, Donoghue y Maddison, 1984; anexo III) y se consideró a los géneros *Toxochelys* y *Ctenochelys* como taxa hermanos del resto de las tortugas marinas (Euchelonioidea), según propuestas de Fastovsky (1985) y Gaffney y Meylan (1988).

Con estos análisis se obtienen cladogramas que muestran en forma gráfica una hipótesis filogenética para el Microorden Chelonioidea, integrando a los especímenes fósiles de la Mesa La Misión, B.C., entre los taxa de estudio (Figs. 70 a 72).

Los criterios establecidos para el análisis filogenético fueron:

Búsqueda del cladograma por el método de *Branch and Bound* con el criterio de parsimonia y búsqueda heurística⁺ (Rowe (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991), Deméré (1994), Hirayama y Chitoku (1996), Hirayama (1998)).

Todos los caracteres se consideraron desordenados, reversibles y con igual peso (Rowe (1988), Deméré (1994), Hirayama y Chitoku (1996), Hirayama (1998)).

Se optó por la optimización de caracteres del tipo DELTRAN (*delays transformation of a character on a tree*) (Swofford y Maddison (1987)), misma que según Gaudin (1995), Hirayama y Chitoku (1996) e Hirayama (1998) es más conservativa al asignar sinapomorfias a los grupos producto de una matriz de datos en la que hay un número sustancial de estados de carácter no determinados; según Wiley et al., (1991), el uso de este algoritmo para la optimización de caracteres favorece los paralelismos por sobre las reversiones.

A los árboles resultantes del análisis por el método de *Branch and Bound*, se les aplicó un análisis de *Bootstrap* para asignar peso estadístico a la topología propuesta (Felsenstein (1985); Shaffer et al., (1997)), con los siguientes criterios:

100 réplicas con el criterio de parsimonia, búsqueda heurística y el algoritmo *Tree-bisection-reconnection* (TBR), que dio lugar a un cladograma de consenso por regla mayoritaria con resolución al 50% (*Bootstrap 50% majority-rule consensus tree*) e incluyendo en el análisis al ancestro hipotético como taxón de referencia.

Las proporciones de *bootstrap* indican la frecuencia con que se encontraron los grupos en los árboles remuestreados con base en los resultados del análisis de *branch and bound*.

⁺ Técnica de solución de problemas en la que la solución más apropiada de varias alternas, es seleccionada para resolver la siguiente etapa del problema.

Según Shaffer et al., (1997), las proporciones de bootstrap (BPs), pueden interpretarse como:

BPs \geq 90%, evidencia de monofilia altamente significativa;

89% \geq BPs \geq 70% evidencia de monofilia marginalmente significativa;

BPs $<$ 70% evidencia de monofilia limitada.

En análisis previos, se generaron árboles de consenso estricto (Deméré, (1994); Gaffney, Meylan y Wyss (1991)) y de consenso por regla mayoritaria (Gaffney, Meylan y Wyss (1991); Shaffer et al., 1997). Así mismo, se solicitó la constricción en politomías de aquellas ramas de longitud igual a cero obteniendo las mismas topologías que el árbol generado por el análisis de Bootstrap (resultados no mostrados).

De los resultados mostrados, primeramente, se corrió un análisis que incluyera a las familias Cheloniidae, Protostegidae y Dermochelyidae (Fig. 70).

Según los resultados observados y las propuestas de otros autores sobre el estudio de la filogenia de las tortugas marinas de la Familia Cheloniidae, se hicieron análisis con nuevas consideraciones, entre las que se encuentran:

- a) Eliminar al género *Allopleuron* del análisis (Fig. 71) según propuesta de Parham y Fastovsky (1997) y sustentada en los resultados de Gaffney y Meylan (1988), quienes consideran a *Allopleuron* como parte de un taxon intermedio entre quelónidos y dermoquelioideos.
- b) Eliminar al género *Allopleuron*, así como a los dermoquelioideos (Fig. 72).
- c) Eliminar morfoclinas para Osteopyginae propuestas por Hirayama (1994) (Fig. 73).
- d) Incluir propuestas de codificación de Parham y Fastovsky (1997), de manera independiente, ya que no concuerdan con las propuestas de otros autores (Fig. 74).

Todas estas consideraciones fueron realizadas con el fin de cumplir el objetivo relativo a obtener resultados sobre las relaciones filogenéticas de los especímenes fósiles de la Fauna La Misión en nivel Familia.

RESULTADOS

Hipótesis de Polaridad

Con el fin de hacer más sencillo el manejo de los datos, se generaron matrices de series de transformación *vs* nodo (Anexo III, tablas VII y VIII), que muestran el estado correspondiente a cada nodo del cladograma, el estado para el nodo del grupo externo resultante de aplicar el algoritmo y la asignación de polaridad (decisiva o equívoca).

De esta forma, se hace una estimación de máxima parsimonia de los estados ancestrales de los caracteres para el nodo del grupo externo. Los estados de carácter asignados al grupo externo conforman un vector que representa una serie de transformación para un ancestro hipotético de la Superfamilia Chelonioidea (Anexo III, tabla VII nodo 8 y tabla VIII nodo 4), con base en el cual se han establecido los estados de carácter que se consideran plesiomórficos para la Superfamilia Chelonioidea y que, según indican Maddisson et al. (1984), nos llevarán a encontrar los cladogramas globalmente más parsimoniosos para el grupo de estudio.

Una vez realizado el análisis de comparación de grupo externo para caracteres multiestado desordenados (Maddison et al. 1984), se procedió al análisis de los caracteres morfológicos relevantes para el estudio de la filogenia de las tortugas marinas según el formato propuesto por Gaffney (1996), de tal forma que se pudieran registrar los estados de carácter presentes en los especímenes de tortugas marinas de la Mesa La Misión.

El análisis de los caracteres morfológicos se presenta en la sección de Caracteres Morfológicos y consiste en la descripción detallada de la morfología del carácter, el establecimiento su condición primitiva para las tortugas marinas, según los resultados del análisis de polaridad (Anexo III, tablas VII y VIII), su distribución entre los taxa del Microorden Chelonioidea y una discusión en extenso las propuestas de diversos autores para cada carácter.

El análisis de los caracteres morfológicos y su registro en los especímenes fósiles de la Mesa La Misión, particularmente en el Cheloniidae gen et sp nov, permitió estructurar una nueva matriz de series de transformación para los géneros del Microorden Chelonioidea, incluyendo al Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión, con base en los caracteres y taxa propuestos por Hirayama (1994), pero considerando la codificación indicada por el análisis de polaridad (Anexo III, tablas VII y VIII) y las correcciones a los estados de carácter para ciertos taxa propuestas principalmente por Gaffney y Meylan (1988), Parham y Fastovsky (1997) e Hirayama (1998a) (Anexo IV, tabla IX).

En dicha matriz se condensa de una manera codificada toda la información relativa a la distribución de caracteres morfológicos entre las tortugas marinas y representa los datos analizados en el análisis filogenético asistido por ordenador.

RESULTADOS

Los Caracteres Morfológicos

A continuación se presentan los caracteres morfológicos de cráneo, mandíbula, vértebras, esqueleto apendicular y concha, utilizados en el análisis filogenético. Estos caracteres se resumen en Gaffney y Meylan (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991), Hirayama (1994, 1998a) y Gaffney (1996), Hirayama y Chitoku (1996) y Parham y Fastovsky (1997). Las descripciones de los caracteres, su hipótesis de polaridad, los estados alternados de los caracteres y su distribución taxonómica entre los géneros analizados se basan en las propuestas de los autores y se incluyen las observaciones de los rasgos correspondientes a los especímenes de la Mesa La Misión, B.C., México.

Por convención, la codificación asignada a los caracteres de estado corresponde a 0 = carácter primitivo o plesiomórfico, 1 = carácter derivado o apomórfico, 2, 3, ..., n = condiciones más derivadas de un carácter multiestado o polimórfico. (Wiley et al. 1991).

La discusión de los caracteres se hace con referencia a las hipótesis filogenéticas de Gaffney y Meylan (1988) (Fig. 10), Hirayama (1998, 1998) (Figs. 12 y 14) y Parham y Fastovsky (1997) (Fig. 13).

CRÁNEO

El único elemento craneal de tortuga marina que se ha colectado en la Mesa La Misión, es un fragmento de cuadrato que corresponde a la procién distal, mostrando claramente la rama articular del cuadrato con la mandíbula. La relevancia de este fragmento se discute en el carácter 19.

1. **Surcos de escudos dermales en los elementos craneales superiores** (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = pronunciado.

Morfología: La presencia de surcos en los elementos craneales es una evidencia de la existencia de escamas en la cabeza de las tortugas (Fig. 41).

Condición primitiva: Según la polaridad extra-grupo basada en los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V caracter 1 y Fig. 14), el estado ancestral para las tortugas del Microorden Chelonioidea es la presencia de surcos en los elementos craneales superiores (Anexo III, tabla VIII, caracter 1).

Distribución taxonómica de los estados del caracter: Hirayama (1994) indica que los surcos dermales se presentan en todas las tortugas del Microorden Chelonioidea, para los que asigna un estado derivado (1), excepto *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Allopleuron*, tortugas del Microorden Chelonioidea que no presentan surcos dermales al igual que los protosteguideos *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon* y los dermoquelídeos, a los que asigna un estado primitivo (0) y que los surcos son muy pronunciados para los géneros *Caretta* y *Lepidochelys*, por lo que considera esta una manifestación muy derivada del caracter (2) (Anexo II, tabla VI, caracter 1). Hirayama y Chitoku (1996), concuerdan con lo propuesto por Hirayama (1994). La propuesta de Hirayama (1998), es similar a la de (1994), con excepción de que asigna a *Desmatochelys* la presencia de escudos dermales. (Anexo II, tabla V, caracter 1).

Discusión: Gaffney (1996) y Gaffney y Meylan (1988), no consideran este caracter en sus análisis. Hirayama (1998), considera la pérdida de surcos en los elementos dermales del cráneo como una sinapomorfía para Dermochelyidae (Fig. 14, nodo 4) y considera el caracter como un caracter binario (anexo II, tabla V, caracter 1), ya que no incluye en su análisis a los géneros de la Tribu Caretini a quienes asignara un estado muy derivado de este caracter en su propuesta de (1994) (Anexo III, Tabla VI, caracter 1).

2. **Hueso nasal** (Gaffney 1996; Hirayama 1994, 1998). 0 = presente, 1 = ausente.

Morfología: Cuando se presentan, los huesos nasales son pareados y forman el margen superior de la apertura nasal; presentando un contacto posterior con los prefrontales (Fig. 41). Gaffney (1979b), muestra figuras en las que se observa la distribución de los huesos nasales entre los testudines.

Condición primitiva: Los huesos nasales se presentan en Amniota y en *Proganochelys* (Gaffney 1996), por lo que su presencia es la condición primitiva estricta entre los testudíneos. Según la comparación extra-grupo realizada con las series de transformación e hipótesis filogenéticas de Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Anexo II, tablas IV y V y Figs. 6 y 14), para las tortugas del Microorden Chelonioidea, la condición primitiva es equívoca por lo que en estado ancestral pueden o no presentarse los nasales (Anexo III, tabla VII, caracter 1 y tabla VIII, caracter 2). Gaffney, Meylan y Wyss (1991), indican que la presencia de huesos nasales pareados es primitiva para las tortugas del Microorden Chelonioidea.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994, 1998), el hueso nasal se pierde en quelónidos, excepto *Toxochelys* y en Dermoquelídeos (1) y el hueso nasal se presenta (0) en todos los protosteguídeos excepto *Protostega* y *Archelon* (Anexo II, Tablas V y VI, caracter 2 en ambas tablas). Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996), lo codifican como presente para los chelonioideos en general (Anexo II, tabla IV, caracter 1).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), no consideran este caracter entre las sinapomorfías correspondientes a las tortugas del Microorden Chelonioidea. Gaffney, Meylan y Wyss (1991) indican que la distribución de este caracter muestra evidencia de homoplasia entre las familias de testudíneos. Según Gaffney (1996) la pérdida del hueso nasal entre las tortugas ha sido independiente y que se ha presentado más de una vez entre los criptodiros, entre ellos las tortugas del Microorden Chelonioidea. Hirayama (1998), considera la presencia del hueso nasal como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Protostegidae (Fig. 14, nodo 3).

3. Contacto medial de los prefrontales (Hirayama, 1994, 1998). 0 = presente,

1 = ausente.

Morfología: El contacto medial de los prefrontales refleja la pérdida del contacto frontal-nasal cuando estos últimos se presentan (Fig. 41). De no presentarse los nasales, el contacto medial de los prefrontales es el caracter distribuido entre las tortugas del Microorden Chelonioidea (Fig. 41). Gaffney (1979b), muestra figuras de la distribución del contacto de los prefrontales entre los Testudines.

Condición primitiva: La condición ancestral para las tortugas del Microorden Chelonioidea es la presencia del contacto medial entre los prefrontales, según resulta por

el análisis de polaridad extra-grupo (Anexo III, tabla VII, caracter 2 y tabla VIII, caracter 3) basado en las series de transformación e hipótesis filogenéticas de Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Anexo II, tablas IV y V y figs. 6 y 14). Según Hirayama (1994, 1998), *Toxochelys* tiene el contacto medial de los prefrontales y en el grupo externo conformado por el resto de los eucryptodiros, excepto *Chelomacryptodira*, el caracter puede o no presentarse (Hirayama, 1998); *Proganochelys* (Gaffney, 1990), el género más primitivo de testudineos no presenta el contacto medial de los prefrontales ya que el contacto nasales-frontales separa los prefrontales (Gaffney, 1996).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el contacto medial de los prefrontales se presenta en todos las tortugas del Microorden Chelonioidea, exepcto los géneros *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Chelosphargis* y *Desmatochelys*, todos ellos protosteguideos (Anexo II, tabla VI, caracter 3). Los géneros *Toxochelys* y *Notochelone* son los únicos que presentan el contacto medial de los prefrontales y presentan también hueso nasal, por lo tanto, en estos géneros se ha perdido el contacto nasal-frontal. (Fig. 41). Hirayama (1998), coincide con su propuesta de (1994).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994, 1998), no consideran este caracter entre las sinapomorfías correspondientes a las tortugas del Microorden Chelonioidea.

4. Contacto prefrontal - postorbital (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente,

1 = presente.

Morfología: La presencia del contacto prefrontal - postorbital deriva en la exclusión del frontal de el margen de las órbitas oculares (Hirayama, 1994) (Figs. 41 y 42).

Condición primitiva: Como resultado del análisis de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V, caracter 4 y Fig. 14), la condición ancestral para este caracter es equívoca y el contacto prefrontal - postorbital puede o no presentarse (Anexo III, tabla VIII, caracter 4).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el contacto se presenta para *Caretta*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Protostega*, *Archelon*, *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* y el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan el frontal formando parte de las órbitas oculares (Anexo II, tabla VI, caracter 4). Hirayama (1998), concuerda con esta distribución de estados de caracter (Anexo II, tabla V, caracter 4).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), no consideran este caracter como una sinapomorfía para ningún nivel taxonómico de las tortugas del Microorden Chelonioida. Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996), no incluyen este caracter en su análisis.

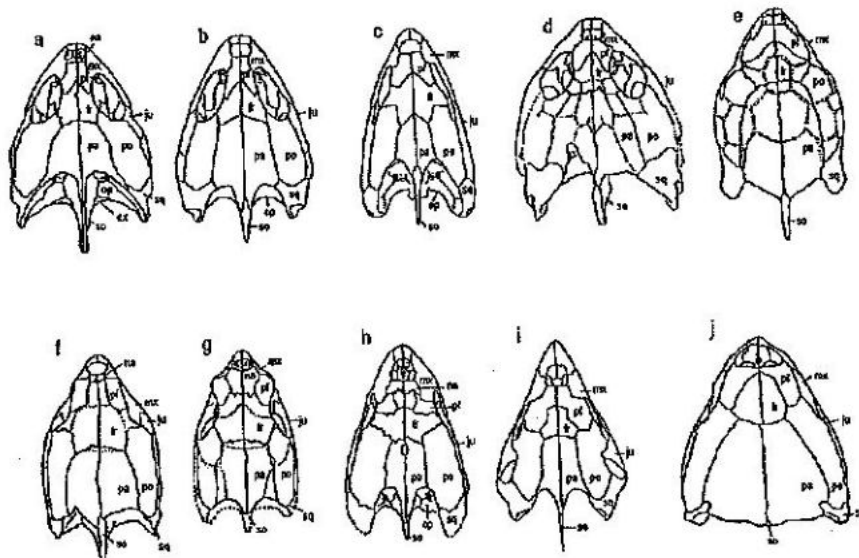


Figura 41. Cráneos de tortugas del Microorden Chelonioida en vista dorsal. Las líneas punteadas muestran los surcos de escudos dermales en los elementos craneales. (a) *Toxochelys*, (b) *Ctenochelys*, (c) *Allopleuron*, (d) *Osteopygis*, (e) *Chelonia*, (f) *Santanachelys*, (g) *Rhinochelys*, (h) *Desmatochelys*, (i) *Protostega*, (j) *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

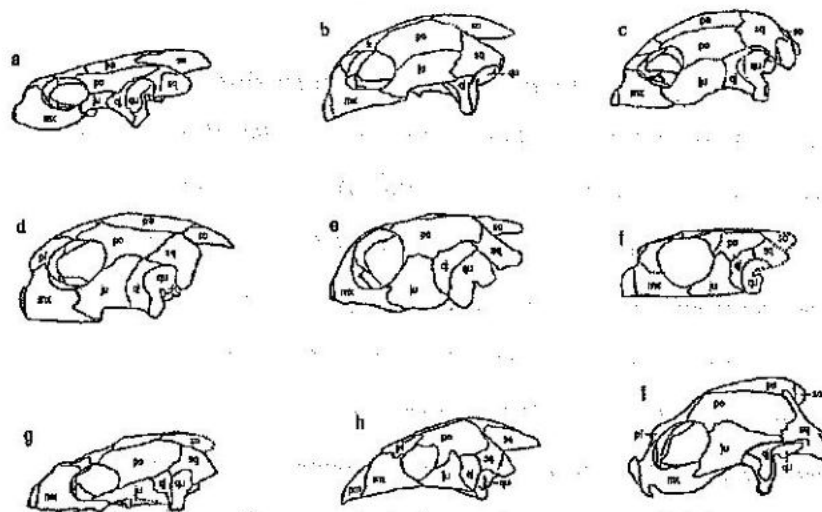


Fig. 42. Cráneos de tortugas del Microorden Chelonioida en vista lateral izquierda. (a) *Toxochelys*, (b) *Allopleuron*, (c) *Osteopygis*, (d) *Chelonia*, (e) *Santanachelys*, (f) *Rhinochelys*, (g) *Desmatochelys*, (h) *Protostega*, (i) *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

5. Contacto parietal - escuamoso (Gaffney, 1979b; Hirayama, 1998). 0 = presente, 1 = ausente. (Hirayama, 1994 lo codifica como 0 = ausente, 1 = presente).

Morfología: El contacto parietal escuamoso se presenta cuando no hay una emarginación prominente de la porción temporal posterior del cráneo (Figs. 41 y 42) (Gaffney, 1990; Gaffney, Meylan y Wyss, 1991). Descripciones extensas pueden verse en Gaffney (1979b) y Gaffney (1990).

Condición primitiva: Gaffney y Meylan (1988) y Gaffney, Meylan y Wyss (1991), consideran que la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia o reducción de este contacto, lo que consideran también como una condición primitiva para Polycryptodira y para Procoelocryptodira. Según la comparación para grupo externo de los caracteres y la hipótesis filogenética de Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Anexo II, tablas IV y V y Figs. 6 y 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia de este contacto (Anexo III, tabla VII, caracter 18 y tabla VIII, caracter 7, respectivamente), polaridad que corresponde con la codificación de Hirayama (1994).

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), indican que el contacto parietal-escuamoso no se presenta en los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Allopleuron*, *Notochelone*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* (Fig. 42). Hirayama (1994), registra la pérdida del contacto parietal - escuamoso para *Allopleuron*, *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 5). Zangerl (1953), indica que en los protostegúideos se presenta el contacto - parietal escuamoso, aun que estas formas presentan una emarginación temporal posterior muy pronunciada.

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), observan la pérdida del contacto parietal - escuamoso en los géneros *Desmatochelys*, *Notochelone* y *Allopleuron*, por lo que agrupan a estos tres géneros en un solo taxon grupo hermano de los dermoquelioideos como una hipótesis más parsimoniosa (Fig. 10, nodo D10) y consideran la presencia de este contacto como un caracter derivado sinapomórfico para los eutortugas del Microorden Chelonioidea, lo que los lleva a presentar las siguientes hipótesis:

- a) El contacto parietal - escuamoso es un caracter derivado para Euchelonioidea (Fig. 10, Nodo D3) y perdido para *Desmatochelys*, *Notochelone* y *Allopleuron* (Fig. 10, Nodo D10).

b) El contacto parietal - escuamoso es un caracter derivado una vez para los osteopíguidos y quelónidos (Fig. 10, Nodo D4) y otra vez para *Desmatochelys*, *Notochelone* y *Allopleuron* (Fig. 10, Nodo D10).

Hirayama (1994 y 1998), no coincide con la propuesta de Gaffney y Meylan (1988), respecto a agrupar en un solo taxon a *Notochelone*, *Desmatochelys* y *Allopleuron*. Hirayama (1998), considera la presencia del contacto parietal escuamoso como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Chelonioidea, ya que todos lo presentan, excepto *Allopleuron*, género al que no considera en este análisis (Fig. 14, nodo 1).

6. Emarginación temporal posterior (Gaffney y Meylan, 1988; Gaffney, 1996; Hirayama, 1994, 1988). 0 = Processus trochlearis oticum expuesto completamente (Hirayama 1998); 1 = foramen stapedio temporale expuesto en vista dorsal (Hirayama 1998); 2 = Contacto parietal escuamoso evidente, ocultando los elementos basicraneales; 3 = Emarginación temporal desarrollada reduciendo casi por completo el contacto parietal escuamoso por la extensión posterior del postorbital.

Morfología: Cuando la emarginación temporal no se desarrolla, el parietal se ensancha en su proceso posterior y el contacto parietal escuamoso es más pronunciado (Figs. 41 y 42). La emarginación temporal posterior se relaciona con un parietal delgado y angosto cuyo proceso posterior puede curvarse para dar lugar al proceso posterior del postorbital y al escuamoso en el margen temporal, lo que deriva en una exposición mayor del proceso troclear ótico relacionada con una emarginación más pronunciada (Fig. 42).

Condición primitiva: *Proganochelys*, *Kayentachelys* y *Kallokibotion* carecen totalmente de emarginación temporal, por lo que esta condición debe interpretarse como la condición primitiva para Cryptodira (Gaffney, 1996). Según muestran los análisis de comparación para grupo externo de los caracteres y la hipótesis filogenética de Gaffney (1996) e Hirayama (1998) (Anexo II tablas IV y V, Figs. 6 y 14), la condición ancestral para quelonioidea es que la emarginación temporal debe presentarse almenos parcialmente desarrollada (Gaffney, 1996) (Anexo III, tabla VII, caracter 17) o que ésta debe dar lugar a la exposición total del proceso troclear ótico (Hirayama, 1998) (Anexo III, tabla VIII, caracter 8).

Distribución taxonómica: según Hirayama (1994), *Toxochelys*, *Allopleuron* y *Desmatochelys* presentan una emarginación temporal superior ligera (Fig. 42), la cual no se presenta en

ningún otro género de la Familia Cheloniidae (Anexo II, tabla VI, caracter 6). Hirayama (1998), indica que *Toxochelys* y *Desmatochelys* presentan el foramen stapedio temporale expuesto en vista dorsal y que *Corsochelys* presenta la totalidad del proceso troclear ótico expuesto en vista dorsal (Anexo II, tabla V, caracter 8). El resto de las tortugas del Microorden Cheloniodea no muestran ninguna estructura ótica en vista dorsal por presentar reducida emarginación temporal. Gaffney y Meylan (1988) consideran que *Protostega* y *Archelon* presentan una emarginación temporal superior que puede considerarse como una sinapomorfía para la Subfamilia Protosteginae (Fig. 10, nodo D14).

Discusión: A la fecha, los autores no han desarrollado una homogeneidad de criterio al considerar este rasgo físico como un carácter susceptible de análisis. La codificación de Hirayama (1988), parece relacionarse con el grado de emarginación temporal hacia la parte anterior del cráneo, sin embargo, cuando esta emarginación se da como una proyección posterior de los elementos óseos, como parece ser el caso de *Protostega* (Fig. 42), con esta codificación se considera de la misma forma que si no hubiera emarginación desarrollada, como es el caso de *Dermochelys* (Fig. 41; anexo II, tabla V, caracter 8).

Para el presente análisis, en función del análisis de polaridad y de las propuestas y descripciones de Zangerl (1953, 1960), Zangerl y Sloan (1960), Moody (1974), Gaffney y Myelan (1988), Hirayama (1994, 1998) y Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), se realizará la siguiente codificación:

0 = Processus trochlearis oticum expuesto completamente (Hirayama 1998); 1 = foramen stapedio temporale expuesto en vista dorsal (Hirayama 1998); 2 = Contacto parietal escuamoso evidente, ocultando los elementos basicraneales; 3 = Emarginación temporal desarrollada reduciendo casi por completo el contacto parietal escuamoso por la extensión posterior del postorbital.

7. Contacto cuadrato - jugal (Hirayama, 1994, 1998) 0 = ausente, 1 = presente. Jugal muy largo (Zangerl, 1953; Gaffney y Meylan, 1988)

Morfología: Cuando se presenta éste contacto, el jugal es muy largo con un proceso ventral extendiéndose posteriormente para formar el margen inferior del cachete (Gaffney y Meylan, 1988), lo que deriva en la exclusión del cuadratojugal del margen inferior del cráneo (Hirayama, 1994) (Fig. 42).

Condición primitiva: El análisis de comparación para grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), indica que el estado ancestral de este carácter es la ausencia del contacto jugal - cuadrato, lo que es análogo a la ausencia del proceso ventral extendiéndose posteriormente para formar el margen posterior del cachete. (Anexo III, tabla VIII, carácter 9).

Distribución taxonómica: La presencia de este rasgo es común para los protostegúideos y dermoquelídeos, excepto *Corsochelys* e indeterminado para *Chelospargis* y *Mesodermochelys* (Hirayama, 1994) (Anexo II, tabla VI, carácter 7, Fig. 42). Hirayama (1998), indica no haber podido determinar este carácter en *Desmatochelys*, lo que concuerda con la descripción de Zangerl y Sloan (1960) y que el contacto no se presenta en *Dermochelys* (Anexo II, tabla V, carácter 9).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran este carácter como una sinapomorfía para los protostegúideos y dermoquelídeos, grupo al que asignan como un solo taxon clasificado como Epifamilia Dermochelyoidea (Fig. 10, nodo D11). Hirayama (1988), considera la presencia del contacto jugal - cuadrato y la exclusión del cuadratojugal del margen inferior del cachete como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Protostegidae (Fig. 10, nodo 5). Hirayama (1998), indica que este contacto no se presenta en *Dermochelys*, sin embargo, como lo codificó en (1994) y de acuerdo con Nick (1912), este contacto si se presenta.

8. Contacto jugal - escuamoso (Gaffney, 1979b; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando se presenta el contacto jugal - escuamoso, los huesos cuadratojugal y cuadrato son reducidos y situados ventralmente al jugal, mismo que puede presentar una extensión posterior del jugal (Gaffney, 1979b) (Fig. 42).

Condición primitiva: La condición primitiva para quelonioidea es la ausencia del contacto jugal - escuamoso (Hirayama, 1994).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que este contacto se presenta en *Allopleuron*, *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* y que su condición no pudo determinarse en *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla V, caracter 8).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran esta una sinapomorfía de la Familia Dermochelyidae (Fig. 10, nodo D15). Este caracter puede ser una evidencia que sustenta la propuesta de Gaffney y Meylan (1988) de considerar a *Allopleuron* como un género relacionado con los Dermoquelioideos (Fig.10, nodo D10).

9. Proceso medial del jugal (Gaffney, 1976; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = presente, 1 = ausente.

Morfología: Gaffney (1979b), muestra la distribución de este caracter entre las tortugas. El jugal articula con el palato a través del proceso medial (Gaffney, 1990) (Fig. 43).

Condición primitiva: El análisis de comparación para grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), indica que el estado ancestral de este caracter es la presencia del proceso medial del jugal (Anexo III, tabla VIII, caracter 10).

Distribución taxonómica: *Desmatochelys*, *Notochelone*, *Rhinochelys* y *Allopleuron* carecen del proceso medial del jugal (Gaffney y Meylan, 1988); Gaffney (1976) discute la ausencia del proceso jugal en *Dermochelys* y protosteguineos (*Protostega*, *Archelon*, *Calcarichelys* y *Chelosphargis*). Hirayama (1994), maneja este rasgo de la misma forma que Gaffney y Meylan (1988) e indica que el proceso está ausente en *Allopleuron*, *Caretta* y todos los protosteguideos y dermoquelideos, de los cuales no pudo determinarse en *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 9). Hirayama (1998), confirma la ausencia del proceso medial del jugal en *Chelosphargis* y *Corsochelys* (Anexo II, tabla V, caracter 10).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran este caracter como una sinapomorfía que comparten *Notochelone*, *Allopleuron*, *Desmatochelys*, protosteguideos y dermoquelideos (Fig. 10, nodo D10). Hirayama (1998), indica que la ausencia del proceso medial del jugal es una sinapomorfía inequívoca para Dermochelyioidae (familias Dermochelyidae y Protostegidae) (Fig. 14, nodo 3).

10. *Foramen praepalatinum* (Hirayama, 1994, 1998). 0 = presente, 1 = ausente.

Morfología: Foramina pareados que se localizan en la parte anterior del palato. Permiten la extensión de la arteria anterior nasal del palatino hacia el tejido nasal (Gaffney, 1972).

Condición primitiva: El análisis de comparación para grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), indica que en condición ancestral, el foramen praepalatinum se presenta (Anexo III, tabla VIII, caracter 14).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el foramen no se presenta en ningún género de quelonioideo, excepto para *Syllomus*, *Corsochelys* y *Mesodermochelys*, para los cuales no se pudo determinar el caracter (Anexo II, tabla VI, caracter 10). Hirayama (1998), concuerda con la distribución propuesta para este caracter por Hirayama (1994) (Anexo II, tabla V, caracter 14).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996), no consideran este caracter en su análisis. Hirayama (1994), propone la pérdida del foramen praepalatinum como una sinapomorfía para Chelonioidea. En concordancia con lo anterior y según la distribución del caracter indicada por Hirayama (1998), la ausencia del foramen praepalatinum debiera proponerse como una sinapomorfía para Chelonioidea (Fig. 14, nodo 1); probablemente a esto se refiere cuando menciona la ausencia del foramen premaxillae como una sinapomorfía para Chelonioidea.

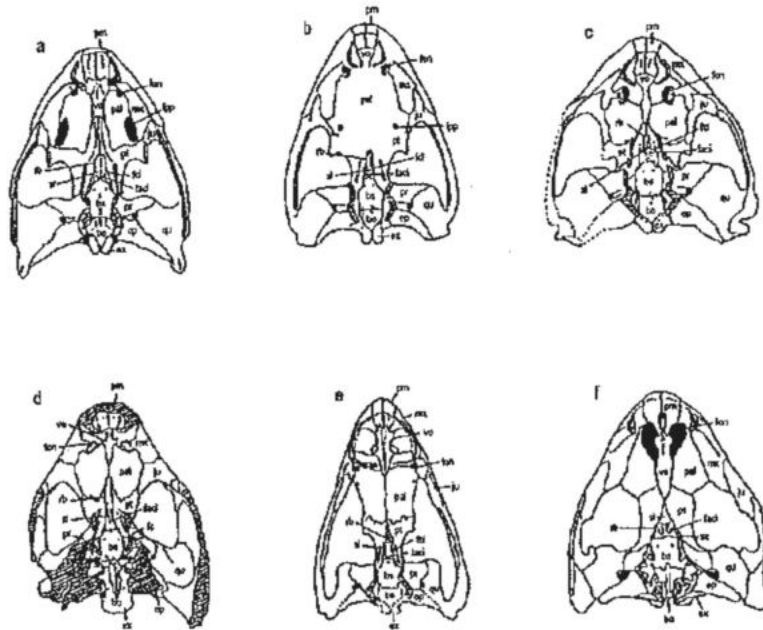


Figura 43. Cráneos de tortugas marinas del Microorden Chelonioidea con los elementos óseos dermales removidos, mostrando así la morfología del basicranium. (a) *Toxochelys*, (b) *Ctenochelys*, (c) *Osteopygis*, (d) *Chelonia*, (e) *Desantochelys*, (f) *Dermochelys*. (Tomado de Hirayama, 1994).

11. Superficie triturante superior envolviendo al palatino (Hirayama, 1994, 1998)

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: La superficie triturante superior también se refiere como palato secundario y en este caso se forma por una maxila ancha con contribuciones del palatino (Zangerl, 1971; Gaffney, 1979b). Hirayama (1994), indica que el palato secundario se puede presentar envolviendo a los palatinos. Según Gaffney (1972), el desarrollo de un palato secundario excluye al maxilar del margen de la apertura narium interna.

Condición primitiva: Según el análisis de comparación de grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia del palato secundario envolviendo al palatino (Anexo III, tabla VIII, caracter 15).

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988) indican que *Eochelone* carece de palato secundario y que *Allopleuron* lo presenta y lo consideran como un caracter derivado

compartido por los géneros *Osteopygis*, *Erquelinnesia* y *Retechelys*. Hirayama (1994), indica que *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Argillochelys*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys* presentan el palato secundario envolviendo al palatino y que para *Eochelone* y todos los protostegúideos y dermoquelúideos la superficie triturante no envuelve el palatino; este carácter no pudo determinarse para *Corsochelys* y *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 11). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994) (Anexo II, tabla V, carácter 15). Gaffney y Meylan (1988) indican que *Eochelone* carece de palato secundario.

Discusión: Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996), no consideran este carácter en sus análisis. Hirayama (1994, 1998) indica que el palato secundario envolviendo al palatino es una sinapomorfía para la Familia Cheloniidae (Figs. 12 y 14, nodo 1). Gaffney y Meylan (1988) la consideran como una sinapomorfía para el taxon conformado por las familias Osteopygidae y Cheloniidae (Fig. 10, nodo D4).

12. Superficie triturante superior envolviendo el vomer (Hirayama 1994, 1998; Parham y Fastovsky 1997).

0 = ausente, 1 = ligero, 2 = evidente, 3 = prominente.

Morfología: Hirayama (1994), indica que el palato secundario se puede presentar envolviendo a los palatinos o a los palatinos y al vomer.

Condición primitiva: Según el análisis de comparación de grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia del palato secundario envolviendo vomer (Anexo III, tabla VIII, carácter 16).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), el palato secundario no envuelve al vomer en *Toxochelys*, *Eochelone* y todos los protostegúideos y dermoquelúideos; el palato secundario envuelve ligeramente al vomer en *Ctenochelys*, *Allopleuron*, *Argillochelys*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys*; envuelve el vomer de manera pronunciada en *Osteopygis* y *Puppigerus* (2) y más pronunciada en *Erquelinnesia* (3). (Anexo II, tabla VI, carácter 12). Hirayama (1998), solo asigna dos estados al carácter e indica que *Toxochelys* y *Santanachelys* no presentan palato secundario envolviendo al vomer y que *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Puppigerus*, *Chelonia*, *Notochelone*, *Desmatochelys*, *Chelosphargis*,

Protostega y *Dermochelys* sí presentan el palato envolviendo al vomer. El carácter no pudo determinarse para *Corsochelys* y *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla V, carácter 16).

Discusión: Las propuestas de Hirayama (1994, 1998), con respecto a este carácter son propuestas totalmente diferentes. Hirayama (1998), indica que la presencia de la superficie triturante envolviendo el vomer es una sinapomorfía para los protosteguideos, excluyendo *Santanachelys* (Fig. 14, nodo 6). Parham y Fastovsky asignan tres estados de carácter y los tratan como carácter ordenado, concordando con la distribución del carácter con Hirayama (1994), excepto por que no diferencian una condición más derivada para *Erquelinnesia* y asignan a *Syllomus* la posesión de un palato secundario envolviendo al vomer.

Para el presente análisis se considerará la propuesta de Hirayama (1994), ya que no se cuenta con el material necesario para comparación que permita realizar una nueva propuesta de codificación.

13. Contacto vomer - palatino anterior a la apertura narium interna (Hirayama, 1998).

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando el contacto vomer - palatino se presenta anterior a la apertura narium interna, ésta se forma totalmente por el vomer y los palatinos.

Condición primitiva: Según el análisis de comparación de grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia del contacto anterior vomer - palatino (Anexo III, tabla VIII, carácter 18).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994) indica que todos las tortugas de la Familia Cheloniidae presentan el contacto vomer - palatinos anterior a la apertura narium interna y que ningún protosteguideo o dermoquelideo lo presentan, sin poderlo corroborar para *Corsochelys* y *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 14). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994) (Anexo II, tabla V, carácter 18).

Discusión: Hirayama (1994, 1998), indica que la presencia del contacto anterior vomer-palatinos formando totalmente la apertura narium interna es una sinapomorfía para la Familia Cheloniidae (Fig. 14, nodo 1). Gaffney y Meylan (1988), Gaffney Meylan y Wyss (1992) y Gaffney (1996) no consideran este carácter en sus estudios.

14. Palato primario envolviendo el vomer (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = ligeramente, 2 = prominentemente.

Morfología: Ver descripción del carácter.

Condición primitiva: Según la hipótesis de polaridad de Hirayama (1994) para este carácter, la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia del palato primario envolviendo al vomer.

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el palato secundario envolviendo al vomer se presenta en *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon* y que este rasgo morfológico se pronuncia para *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys*, mismo que no se pudo corroborar para *Corsochelys* y *Mesodermochelys*. Ningún quelonioideo presenta el palato secundario envolviendo al vomer ni tampoco *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Chelosphargis* (anexo II, tabla VI, carácter 14).

Discusión: Este carácter no es considerado por Gaffney y Meylan (1988), Gaffney (1996) o Hirayama (1998).

15. Contacto medial de los palatinos (Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando se presenta el contacto medial de los palatinos, tiene lugar una reducción de la porción posterior del vomer (Hirayama, 1994) (Fig. 44).

Condición ancestral: Según el análisis de comparación de grupo externo realizado para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea la ausencia del contacto medial de los palatinos (Anexo III, tabla VIII, carácter 20).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el contacto medial de los palatinos ocurre en *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon* y que dicha condición no pudo corroborarse para *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 15). Hirayama (1988), concuerda con la propuesta de Hirayama (1994) (Anexo II, tabla V, carácter 20).

Discusión: Hirayama (1994, 1998), propone el contacto medial de los palatinos como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Protostegidae (Figs. 12 y 14, nodo 5).

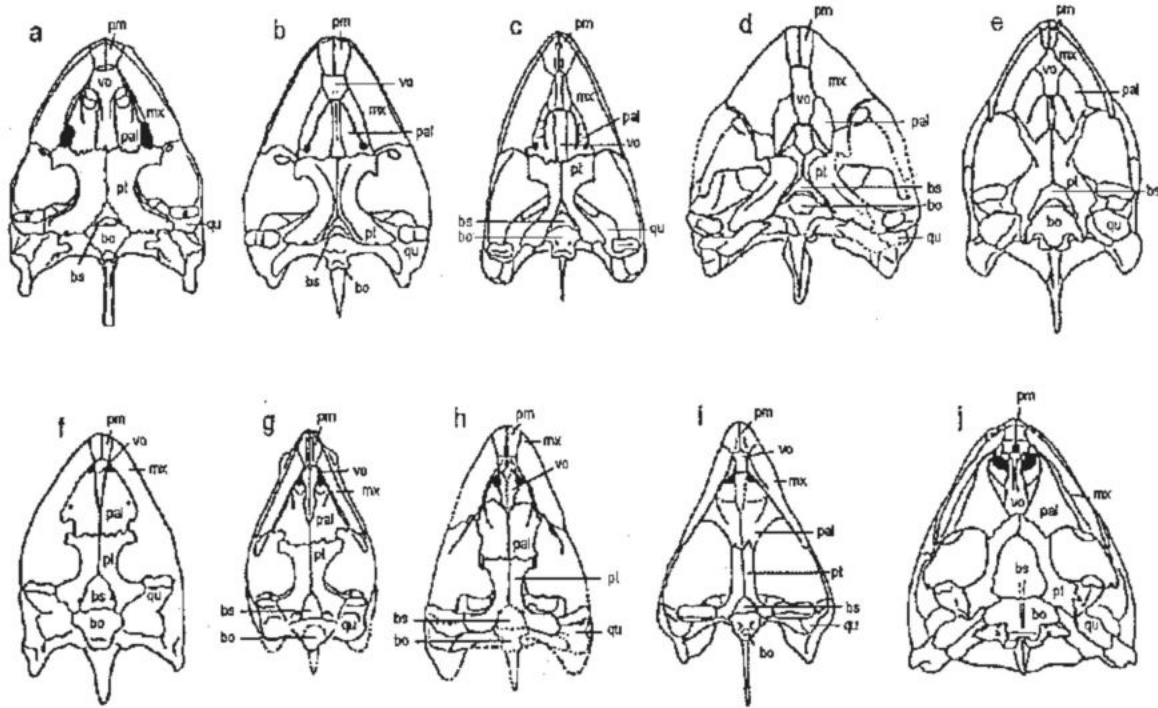


Figura 44. Cráneos de tortugas del Microorden Chelonioida en vista ventral. (a) *Toxochelys*, (b) *Ctenochelys*, (c) *Allopleuron*, (d) *Osteopygis*, (e) *Chelonia*, (f) *Sanctanachelys*, (g) *Rhinochelys*, (h) *Desmatochelys*, (i) *Protostega*, (j) *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

16. *Foramen palatinum posterius*. (Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998).

0 = presente, 1 = reducido, 2 = ausente.

Morfología: En quelonioidea, el foramen palatinum posterius puede perderse o presentarse reducido o presentarse como una apertura lateral (Hirayama, 1994; ver caracter 17). Hirayama (1998), indica que este foramen se puede presentar encubierto por el palatino, maxila y pterigoide y pequeño a moderado, abierto posterolateralmente, encubierto y alargado o ausente (Fig. 43).

Condición primitiva: Gaffney y Meylan (1988) indican que este caracter se presenta en condicion primitiva cuando el foramen palatinum posterius se envuelve por el palatino, maxila y pterigoide. Según la comparación para grupo externo de los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es equívoca, correspondiendo a un foramen palatinum encubierto y pequeño a moderado o encubierto y alargado (Anexo III, tabla VIII, caracter 21).

Distribución taxonómica: Quelónidos, osteopíguidos, protostegúideos y dermoquelúideos carecen completamente de este foramen (Gaffney y Meylan 1998); según los autores *Toxochelys* presenta una apertura en esta área, pero no presenta los rasgos que definen el foramen. *Rhinochelys* (Collins, 1970), presenta una apertura pero no presenta margen lateral, *Allopleuron* presenta una pequeña apertura contenida en el palatino, así como *Desmatochelys*, en la que se sitúa anteriormente. Hirayama (1994), codifica este carácter como 0 = presente, 1 = reducido y 2 = perdido, y registra a los géneros *Toxochelys*, *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Corsochelys* en estado plesiomórfico, relacionando a los cuatro últimos con un carácter asociado en el que dicho foramen presenta una apertura lateral (Anexo II, tabla VI, carácter 17, Fig n, cráneos ventral sin elementos dermales); así mismo, indica que para los géneros *Ctenochelys* y *Allopleuron* el foramen palatinum posterius se presenta reducido y se pierde en los géneros *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eosphargis*, *Argillochelys*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Desmatochelys*, *Protostega*, *Archelon*, *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* (anexo II, tabla VI, carácter 16); este carácter no pudo corroborarse en los géneros *Syllomus*, *Chelosphargis* y *Mesodermochelys*. La distribución del carácter para quelónidos propuesta por Parham y Fastovsky (1988), concuerda con la de Hirayama (1988), con excepción de que asigna a *Syllomus* la pérdida del foramen palatinum posterius. Hirayama (1998), indica que *Toxochelys* presenta el foramen encubierto y alargado, *Ctenochelys* encubierto y pequeño a moderado, *Osteopygis*, *Puppigerus*, *Chelonia*, *Desmatochelys*, *Protostega* y *Dermochelys* ausente, *Santanachelys* y *Notochelone* abierto posterolateralmente (Anexo II, tabla V, carácter 21).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), interpretan las variaciones de este carácter como no homólogas con respecto al foramen palatinum posterius y asignan la ausencia del foramen palatinum posterius como una sinapomorfía para Euechelonioidea (Fig. 10, nodo D3). Para Hirayama (1994), los estados en que estos caracteres se presentan (caracteres 16 y 17), influyen en agrupar a los géneros *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Chelosphargis* como géneros de la Familia Protostegidae cercanamente relacionados entre sí (Fig. 12). Gaffney (1996) no presenta este mismo enfoque cuando se refiere al foramen palatinum posterius, por lo que no considera este carácter como tal en su análisis. Hirayama (1998) propone cuatro estados alternados para este carácter e indica que la apertura posterolateral del foramen palatinum posterius es una sinapomorfía inequívoca para la

Familia Protostegidae (Fig. 14, nodo 5), sin embargo, esta conclusión no concuerda con su codificación ya que hay asignaciones diferentes para los estados del carácter entre los protostegúdeos y es más correcto considerar este carácter como lo hace con el nodo 7 (Fig. 14), al considerar la ausencia de este foramen como sinapomórfica, ya que ésta concuerda con sus propuestas de codificación de (1994, 1998).

En el presente análisis, se utiliza la codificación de Hirayama (1994), ya que considera dos caracteres para lo que en (1998) consideró un carácter con cuatro estados diferentes.

17. Foramen palatinum posterius abierto lateralmente (Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Ver carácter 16.

Condición primitiva: Ver carácter 16.

Distribución taxonómica: Cuando el foramen palatinum posterius se presenta (carácter 16), éste se abre lateralmente en *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Corsochelys*, condición que no sucede con *Toxochelys* (Hirayama, 1994; anexo II, tabla VI, carácter 17).

Discusión: Ver carácter 16.

18. Processus pterygoideus externus con una proyección vertical (Gaffney, Meylan y Wyss, 1991; Gaffney, 1996; Hirayama, 1998). 0 = presente, 1 = ausente.

Morfología: El processus pterygoideus externus es la proyección anterior externa del pterigoide. El margen lateral del processus pterygoideus es una placa vertical que actúa como guía de la mandíbula inferior durante la aducción (Gaffney, 1972) (Fig. 44).

Condición primitiva: Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996) codifican este carácter como plesiomórfico si está ausente, ya que esta es la condición que presentan el resto de los amniotes. Según el análisis de polaridad para grupo externo realizado con base en los caracteres y la hipótesis filogenética de Gaffney (1996) (Anexo II, tabla IV y Fig. 6), la condición ancestral para este carácter en Chelonioidea es la presencia de la proyección del processus pterygoideus externus (Anexo III, tabla VII, carácter 4). Esta misma polaridad del carácter resulta del análisis de grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14 y Anexo III, tabla VIII, carácter 22).

Distribución taxonómica: Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996) indican que la proyección del processus pterygoideus externus está presente para quelonioidea en general. Hirayama (1994) indica que el processus pterygoideus externus se pierde en *Protostega*, *Archelon*, *Corsochelys*, *Esophargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* y que el caracter no se puede determinar para *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 18). Hirayama (1998) presenta la misma distribución del caracter, con excepción de *Corsochelys*, género para el que indica que el processus pterygoideus externus sí se presenta (Anexo II, tabla V, caracter 22).

Discusión: Gaffney, Meylan y Wyss (1991), interpretan la presencia del processus pterygoideus externus en la forma de una proyección vertical, como una sinapomorfía para los criptodiros. Hirayama (1994, 1998), considera la ausencia de la proyección del processus pterygoideus externus como una condición derivada para las tortugas del Microorden Chelonioidea, sin embargo, no lo considera un caracter sinapomórfico para protostegúideos (particularmente *Protostega* y *Archelon* o dermoquelúideos). Gaffney y Meylan (1992), no consideran este caracter entre las sinapomorfías enlistadas para quelonioidea.

19. Pterigoide extendiéndose hasta la cara articular del cuadrato con la mandíbula (Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: En la condición derivada, el contacto del pterigoide se da prácticamente en la cara articular del cuadrato con la mandíbula, a diferencia de la condición plesiomórfica en donde el contacto tiene lugar en la porción media de la rama articular del cuadrato, (Fig. 44).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V, caracter 24 y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia de la extensión del pterigoide hacia la cara articular del cuadrato con la mandíbula (Anexo III, tabla VIII, caracter 24).

Distribución Taxonómica: Hirayama (1994), indica que esta extensión del pterigoide sobre el cuadrato se presenta en *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Desmatochelys*, *Protostega*, *Archelon* y *Corsochelys* y que la condición de este caracter no puede identificarse en *Eosphargis*; la condición ancestral del caracter se distribuye entre las tortugas de la Familia

Cheloniidae y dermoquelídeos (Anexo II, tabla VI, caracter 19). Hirayama (1998), indica que el caracter se presenta en *Santanachelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Desmatochelys* y *Protostega* y corrobora que esta extensión del pterigoide no se presenta en *Corsochelys* (Anexo II, tabla V, caracter 24). Entre los fósiles de tortugas marinas de la Mesa La Misión, el único elemento craneal colectado (UABC - FCM - 2545; fig. 45), corresponde a un fragmento distal del cuadrato en cuya porción media pueden observarse rugosidades correspondientes al contacto con el pterigoide, por lo que se le asigna el estado de caracter plesiomórfico para el análisis, correspondiendo con la condición de las tortugas del Microorden Chelonioidea; este elemento se ha asignado al mismo género que los especímenes UABC-FCM-1620 y 1621 (Anexo IV, tabla IX).

Discusión: Hirayama (1994) indica que la presencia del pterigoide extendiéndose hacia la superficie articular del cuadrato y mandíbula es un caracter sinapomórfico para la Familia Protostegidae e Hirayama (1998), lo señala como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Protostegidae (Fig. 14, Nodo 5). Este caracter no se contempla en las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996).

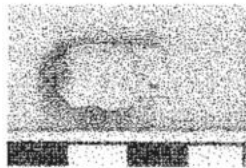


Figura 45. Cuadrato izquierdo del Cheloniidae nov gen et sp. de la Mesa La Misión, vista interna, número de catálogo UABC-FCM-2545, colectado en la localidad 103-G. Escala 4 cm. Fotografía Francisco Aranda. Obsérvese que las rugosidades del contacto con los palatinos no alcanzan la superficie articular del cuadrato.

20. Pterigoide angosto en forma de "C" (Gaffney y Meylan 1988; Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando el pterigoide se presenta angosto y en forma de "C" (Fig. 44), contiene el foramen posterius canalis carotici interni formado entre el basiesfenoide y el pterigoide (Gaffney y Meylan, 1998).

Condición primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998)

(Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es un pterigoide ensanchado (Anexo III, tabla VIII, caracter 25); por lo tanto, la condición primitiva es la ausencia del caracter.

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988) indican que este caracter se presenta en los géneros *Protostega* y *Archelon*. Hirayama (1994), maneja este caracter como porción media de los pterigoides aguda, y es un caracter derivado exclusivo para *Desmatochelys* y *Protostega* (Anexo III, tabla VI, caracter 20). Hirayama (1998), indica que este caracter se presenta en *Desmatochelys* y *Protostega* y que su condición no puede determinarse para *Archelon* ni *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla V, caracter 25).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran este caracter como sinapomórfico para la Subfamilia Protosteginae: *Protostega* y *Archelon* (Fig. 10, nodo D14). Hirayama (1994), coincide en la propuesta de Gaffney y Meylan (1988) sobre considerar a *Protostega* y *Archelon* como un grupo mayormente relacionado entre sí que con el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea, y lo sitúa también dentro de la Familia Protostegidae, sin embargo, no propone subdivisiones para las familias. Hirayama (1998), indica que la presencia del pterigoide en forma de C, es una sinapomofía inequívoca para un taxon sin nombre que contiene a los géneros *Desmatochelys*, *Chelosphargis* y *Protostega* (Fig. 14, nodo 7); en este sentido, las propuestas de Hirayama (1994, 1998), se oponen a la de Gaffney y Meylan (1988), con respecto a considerar a *Desmatochelys* como parte de un taxon independiente a Protostegidae (Figs. 10, 12 y 14).

Para el presente análisis, se considerará la codificación de Gaffney y Meylan (1988), que asigna a *Archelon* en un estado derivado del caracter y se considerará la propuesta de Hirayama (1998), en donde no puede determinar los estados del caracter para *Chelosphargis* y *Mesodermochelys*; como adiciones a la propuesta de Hirayama (1994) (Anexo IV, tabla IX, caracter 20).

21. Cuadrato con un *processus trochlearis oticum* grande (Hirayama 1994, 1998).

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El *processus trochlearis oticum* solo se desarrolla en Cryptodiro y es un área en la cámara ótica formada por el cuadrato, con pequeñas contribuciones del prootico, desarrollada como una faceta articular con el cartilago transiliens (Gaffney, 1972); esta estructura puede observarse en vista dorsal, removiendo el parietal y postorbital. Cuando

el proceso troclear ótico del cuadrato es grande, éste oculta la cavidad del cuadrato (Hirayama, 1998).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia de un proceso troclear ótico grande (Anexo III, tabla VIII, caracter 26).

Distribución Taxonómica: Hirayama (1994), indica que esta condición se presenta en *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon* (Anexo II, tabla VI, caracter 21). Según Hirayama (1998), el proceso troclear ótico del cuadrato es distintivamente grande para *Desmatochelys* y *Protostega* y esta condición es indeterminable para *Chelosphargis* (Anexo II, tabla V, caracter 26).

Discusión: En la hipótesis filogenética de Hirayama (1994), los géneros *Desmatochelys*, *Protostega* y *Archelon* se relacionan mayormente entre sí que con el resto de los protostegúideos (Fig. 12). Hirayama (1998), indica que el proceso troclear grande es una sinapomorfía para el taxon sin nombre formado por *Desmatochelys*, *Chelosphargis* y *Protostega* (Fig. 14, nodo 7). Gaffney y Meylan (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996), no consideran este carácter en sus análisis.

Para el presente análisis se considerarán las propuestas de Hirayama (1998), sobre la condición no determinable del caracter en *Chelosphargis* y la condición primitiva en *Mesodermochelys*, como una adición a la propuesta de Hirayama (1994) (Anexo IV, tabla IX, caracter 21).

22. *Crista supraoccipitalis* extendiéndose más allá del *condylus occipitalis* (Hirayama, 1994, 1998). 0 = presente, 1 = ausente.

Morfología: La crista supraoccipitalis es la crista sagital de la superficie dorsal del basioccipital (Gaffney, 1972). Esta crista se proyecta en dirección posterior y como una referencia del grado de esta proyección, Hirayama (1994), indica que no se proyecta más allá de los parietales e Hirayama (1998), indica que no se proyecta más allá del cóndilo occipital; este último se localiza en la parte posterior del basioccipital (Figs. 41 y 44).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998)

(Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la proyección del crista supraoccipital más allá del condilo occipital (Anexo III, tabla VIII, caracter 28).

Distribución Taxonómica: Hirayama (1994) indica que la proyección del crista supraoccipital es limitada en *Mesodermochelys*, *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* (Anexo III, tabla VI, caracter 22). Hirayama (1998), sostiene la misma distribución del caracter (Anexo I, tabla II, caracter 28), pero con la codificación inversa.

Discusión: Hirayama (1994, 1998), no considera este caracter entre la lista de sinapomorfías para ningún nivel de las tortugas del Microorden Chelonioidea. Este caracter no se considera en los estudios de Gaffney y Meylan (1988), Gaffney, Meylan y Wyss (1991) o Gaffney (1996).

En el presente análisis se considerará la codificación manejada por Hirayama (1998), ya que la condición de un crista supraoccipitalis no proyectado puede presentarse en Plesiochlyidae y por lo tanto, debe considerarse primitivo para Chelonioidea (Anexo IV, Tabla IX, Caracter 22).

23. *Foramen posterius canalis carotici interni* entre el pterigoide y el basiesfenoide (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Según Gaffney (1972), el foramen posterius canalis carotici interni es la apertura posterior del canalis caroticus internus, mismo que representa la entrada de la arteria carótida al cráneo, comúnmente presentándose en el pterigoide y en otros casos su margen puede presentarse en el basiesfenoide.

Condición primitiva: Según la polaridad de caracteres de Hirayama (1994) y la descripción de Gaffney (1972), la condición ancestral para quelonioidea es que el foramen posterius canalis carotici interni se encuentre embebido por completo en el pterigoide.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), el foramen posterius canalis carotici interni se encuentra entre el pterigoide y el basiesfenoide en todos los protostegúdeos y dermoquelúdeos, excepto *Corsochelys*. Esta condición no pudo corroborarse para *Chelosphargis*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus*. Todos las tortugas de la Familia Cheloniidae presentan la condición ancestral de este caracter (Anexo II, tabla VI, caracter 23).

Discusión: Este caracter no se considera en los estudios de Gaffney y Meylan (1988), Gaffney (1996) e Hirayama (1998), sin embargo, estudian la morfología de este foramen,

así como su relación con el foramen caroticum laterale, rasgos morfológicos que son caracteres importantes en la diferenciación de las tortugas del Microorden Chelonioidea. Hirayama (1994), considera la presencia del foramen posterior canalis carotici interni entre el pterigoide y el basiesfenoide como una sinapomorfía para la Familia Protostegidae.

24. Cresta en forma de "V" en la superficie ventral del basiesfenoide (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando esta cresta basiesfenoidal se presenta, puede observarse emarginada en vista posterior (Hirayama, 1998).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), en la condición ancestral para quelonioidea la cresta en forma de "V" en la superficie ventral del basiesfenoide no se presenta (Anexo III, tabla VIII, caracter 31).

Distribución Taxonómica: Según Hirayama (1994), la cresta se presenta en *Toxochelys* y es prominente en *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys* y no se presenta en Dermochelyoidea (Anexo II, tabla IV, caracter 24). Hirayama (1998) sostiene la misma distribución del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 31), pero asigna el mismo estado de caracter para todos los quelonidos sin hacer distinción para el género *Toxochelys*.

Discusión: Hirayama (1994) asigna estados de caracter polimórficos, indicando que la cresta puede no presentarse (0), presentarse (1) o ser prominente (2). Hirayama (1998), considera éste como un caracter binario, indicando en la polaridad únicamente ausencia o presencia del rasgo morfológico, sin diferenciar el estado del carácter de *Toxochelys* con respecto al resto de las tortugas de la Familia Cheloniidae. Hirayama (1998), asigna este caracter como una sinapomorfía inequívoca para Cheloniidae (Fig. 14, nodo 2).

En el presente análisis se seguirá la propuesta de Hirayama (1998) de utilizar un caracter binario, ya que según Gaffney, Meylan y Wyss (1991), podrían utilizarse estados de caracter polimórficos (morfoclinas), pero esto no ofrece ventajas en particular y los resultados que arrojan son los mismos).

25. **Basiesfenoide grande, descansando sobre porciones significantes de los pterigoides** (Gaffney 1979b, Gaffney y Meylan 1988; Hirayama 1994).

0 = basiesfenoide reducido, 1 = basiesfenoide grande.

Morfología: Ver descripción del carácter (Fig. 42).

Condición primitiva: Basiesfenoide reducido (Hirayama, 1994).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que este es un carácter derivado exclusivo para *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* y que no pudo ser determinado en *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 25).

Discusión: Este rasgo es sinapomófico para la Familia Dermochelyidae (Gaffney y Meylan, 1998) (Fig. 10, nodo D15), lo que corresponde con la distribución del carácter propuesta por Hirayama (1994).

26. **Dorsum sellae alta que no oculta la porción posterior del sella turcica** (Gaffney, 1976; Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El dorsum sellae es un área elevada en el centro de la superficie dorsal del basiesfenoide, localizada posterior al sella turcica (Fig. 43). Cuando se presenta un dorsum sellae alto éste no se sobrepone sobre la porción posterior del sella turcica y por lo tanto, no hay un ocultamiento de este último (Gaffney, 1976, Hirayama, 1994).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es un dorsum sellae bajo adyacente al sella turcica y el foramen anterius canalis carotici interni (Anexo III, tabla VIII, carácter 33); entre los taxa del grupo externo analizados por Hirayama (1998), solo *Plesiochelyidae* presenta la condición derivada del carácter, lo que es considerado por Gaffney y Meylan (1992) como una homoplasia ya que no se presenta en todos los plesioquelídeos.

Distribución Taxonómica: Según Hirayama (1994), el dorsum sellae bajo y adyacente al sella turcica y el foramen anterius canalis carotici interni se presenta únicamente en *Toxochelys*; el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan la condición derivada del carácter, sin poder corroborarse para *Erquelinnesia*, *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus* (Anexo II, tabla VI, carácter 26). Gaffney y Meylan (1992), indican que este rasgo se presenta en todas las tortugas del Microorden

Chelonioidea, excepto *Toxochelys*. Hirayama (1998), indica que la condición derivada se presenta para todos las tortugas del Microorden Chelonioidea incluyendo *Toxochelys* y *Protostega* (Anexo II, tabla V, caracter 33).

Discusión: Gaffney y Meylan (1998), sostienen que este caracter es una sinapomorfía para el grupo que consiste de todas las tortugas del Microorden Chelonioidea excepto *Toxochelys* (Fig. 10, nodo D2). Hirayama (1998), indica que la presencia de un dorsum sellae alto y separado del sella turcica y del foramen anterius canalis carotici interni es una sinapomorfía inequívoca para la Familia Chelonioidea (Fig. 14, nodo 1). Este caracter no se considera en los estudios de Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996).

En el presente análisis se sostendrá la propuesta de Gaffney y Meylan (1988) y se considerará la corrección de Hirayama (1998) de considerar a *Protostega* como poseedor del estado derivado de este caracter (Anexo IV, Tabla IX, caracter 26).

27. Osificación tubular del *rostrum basiesfenoidal* (Gaffney 1976, 1979b; Hirayama 1994, 1998). 0 = trabeculas laterales subdivididas, 1 = trabeculas laterales fusionadas.

Morfología: Las trabeculas laterales del basiesfenoide pueden presentarse subdivididas o fusionadas en una estructura tubular del rostrum basiesfenoidal, dando como resultado una reducción u obliteración del sella turcica (Gaffney, 1976) (Fig. 43).

Condición Primitiva: Gaffney y Meylan (1988), indican que en la condición primitiva, las trabeculas se separan en su base por un sella turcica bien desarrollado. Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo 1, tabla II y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es que las trabeculas del basiesfenoide se presenten subdivididas (Anexo 2, tabla V, caracter 34).

Distribución Taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), indican que este caracter se presenta con las trabeculas osificadas para todas las tortugas del Microorden Chelonioidea. Hirayama (1994), indica que los géneros *Toxochelys*, *Corsochelys* y *Dermochelys* presentan las trabeculas del rostrum basiesfenoidal subdivididas y que el caracter no puede corroborarse para *Erquelinnesia*, *Syllomus*, *Chelosphargis*, *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus*; el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea analizados presentan un rostrum basiesfenoidal con osificación tubular

(Anexo 1, tabla III, caracter 27). Hirayama (1998), sostiene la distribución del caracter que propusiera en (1994), corroborando que *Chelosphargis* y *Protostega* presentan la osificación tubular del rostrum basiesfenoidal (Anexo 1, tabla II, caracter 34).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), proponen la osificación tubular del rostrum basiesfenoidal como una sinapomorfía para el Microorden Chelonioidea y para Euchelonioidea (Fig. 10, nodo D1 y D3), aun que reconocen que existe variación ya que el basiesfenoide de protostegúideos y dermoquelúideos se presenta cartilaginoso y por lo tanto, este caracter no puede determinarse adecuadamente; sin embargo, indican que la reducción del sella turcica es distintivamente significativa en los eutortugas del Microorden Chelonioidea. Hirayama (1998), propone la osificación tubular del rostrum basiesfenoidal como una sinapomorfía inequívoca para la Familia Protostegidae (Fig. 14, nodo 5). Este caracter no se considera en los análisis de Gaffney, Meylan y Wyss (1991) y Gaffney (1996).

En el presente análisis se considerarán a los géneros *Chelosphargis* y *Protostega* como poseedores del estado derivado del caracter, según propuso Hirayama (1998), como una corrección a su propuesta de (1994) (Anexo 3, Tabla VI, caracter 27).

28. Osificación reducida del rostrum basiesfenoidal (Wegner 1959; Gaffney y Meylan 1988; Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El rostrum basiesfenoidal es la elongación anterior del basiesfenoide, anterior al sella turcica (Gaffney, 1992) (Fig. 43). La osificación del rostrum basiesfenoidal es reducida cuando estos elementos craneales se presentan cartilaginosos (Gaffney y Meylan, 1998).

Condición Primitiva: Según la polaridad de caracteres por el método de comparación de grupo externo para los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la osificación extensiva del rostrum basiesfenoidal (Anexo III, tabla VIII, caracter 35).

Distribución Taxonómica: Hirayama (1994), considera éste como un caracter polimórfico, indicando que la osificación del rostrum basiesfenoidal se presenta reducida en *Corsochelys* (1) y muy reducida en *Dermochelys* (2); el caracter no pudo clasificarse para *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus* y el resto de los protostegúideos y tortugas del Microorden Chelonioidea presentan una osificación

extensiva del rostrum basiesfenoidal (Anexo II, tabla VI, caracter 28). Hirayama (1998) indica que *Protostega* presenta el rostrum basiesfenoidal osificado y sostiene el resto de la distribución del caracter, considerándolo como un caracter binario, sin hacer distinción entre *Corsochelys* y *Dermochelys* (Anexo II, tabla V, caracter 35).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) indican que la reducción en la osificación del rostrum basiesfenoidal se presenta en protosteguideos y dermoquelideos, en el sentido de que estos elementos permanecen cartilagosos y que las trabeculas del basiesfenoide son muy reducidas. Gaffney y Meylan (1988) consideran la pobre osificación de los elementos basiesfenoidal y occipital como una sinapomorfía para la Epifamilia Dermochelyoidea (Fig. 10, nodo D11). Hirayama (1994, 1998), indica que la reducción en la osificación del rostrum basiesfenoidal es una sinapomorfía para la Familia Dermochelyidae, considerándola como sinapomorfía inequívoca en su análisis de (1998) (Fig. 14, nodo 4). En el presente análisis se considerará la adición de Hirayama (1998), asignando a *Protostega* el estado primitivo del caracter y se manejará el caracter como binario, según propuestas de Hirayama (1998) y Gaffney, Meylan y Wyss (1991) (Anexo IV, tabla IX, caracter 28).

29. *Foramen caroticum laterale vs foramen anterius canalis carotici interni* (Gaffney 1975a; Gaffney y Meylan 1988; Gaffney, Meylan y Wyss 1991; Hirayama, 1994, 1998, Gaffney 1996). 0 = foramen caroticum laterale (fcl.) mayor que el foramen anterius canalis carotici interni (faci.), 1 = fcl. menor que faci.

Morfología: Estos canales alojan el sistema de arterias carótidas y su talla se relaciona con la talla de la arteria (Gaffney, 1996) (Fig. 43). Gaffney (1979b), da una descripción de las características de este sistema de canales arteriales. Ver también descripción del caracter 30.

Condición Primitiva: Gaffney (1996) indica que en *Kallokibotion*, el selmacriptodiro más primitivo, los canales arteriales son de igual diámetro, lo que propone como el estado representativo de la condición primitiva para los cryptodiros. El análisis extra-grupo de los caracteres e hipótesis filogenética de Gaffney (1996) (Anexo II, tabla IV y Fig. 6), indican que para este caracter (Anexo III, tabla VII, caracter 14), la condición primitiva para quelonioidea es equívoca y que por tanto, el diámetro relativo de los canales puede presentarse mayor o menor en una condición ancestral. El análisis de comparación extra-

grupo de los caracteres y filogenia propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), indican que la condición primitiva para Chelonioidea es que el diámetro de los canalis caroticus lateralis sea menor que el del canalis caroticus internus (Anexo III, Tabla VIII, caracter 37).

Distribución Taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), indican que *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Desmatochelys*, *Notochelone* y *Eochelone* presentan un ccl. menor relativo al cci. y que *Osteopygis* y *Puppigerus* presentan un fcl. mayor que el fcci. Gaffney y Meylan (1988) indican que según el material descrito por Nick (1912) y Albrecht (1976), *Dermochelys* presenta el mismo diámetro en las estructuras arteriales. Hirayama (1994), indica que *Osteopygis*, *Erquelinnessia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Corsochelys* y *Dermochelys* presentan un ccl. mayor que el cci. y que el dato no puede corroborarse para *Mesodermochelys*, *Eosplargis* y *Psephophorus*. La distribución taxonómica que proponen Parhama y Fastovsky (1997) para quelónidos concuerda con la de Hirayama (1994), excepto por que asignan a *Eochelone* con el estado primitivo del caracter. Hirayama (1994), indica que el diámetro menor del ccl. relativo al cci. se presenta en *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Allopleuron* y todos los protosteguideos (Anexo II, tabla VI, caracter 29). Hirayama (1998) sostiene la distribución del caracter que propuso en (1994) (Anexo II, tabla V, caracter 37).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), siguiendo la propuesta de Gaffney (1976), utilizan el ccl. igual o mayor que el cci. como una sinapomorfía para todos las tortugas del Microorden Chelonioidea excepto *Toxochelys*, así como para los eutortugas del Microorden Chelonioidea y los osteopíguidos y quelonidos (Fig.10, nodo D2, D3 y D4), e indican que la condición derivada en *Desmatochelys*, *Notochelone* y *Eochelone* debe interpretarse como una condición reversal y que su amplia distribución da soporte al uso de esta sinapomorfía en estos niveles. Hirayama (1998) indica que el foramen caroticum laterale mayor que el foramen anterius canalis carotici interni es una sinapomorfía inequívoca para la Familia Dermochelyidae (Fig. 14, nodo 4).

En el presente análisis se considerará la propuesta de Hirayama (1994), misma que coincide con la de (1998) y con la de Gaffney y Meylan (1988), excepto por la asignación del estado de caracter de *Eochelone*, sin embargo, como estos autores consideran el estado derivado del caracter como sinapomórfico para quelónidos, entre los cuales se encuentra

Eochelone, esto puede sustentar el uso de las propuestas de Hirayama (1994, 1998) de asignarle el estado derivado del carácter (Anexo IV, tabla IX, carácter 29).

30. *Foramen caroticum laterale* confluyente con el *canalis cavernosus* (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El foramen caroticum laterale es la apertura del canalis caroticus lateralis, mismo que es una extensión lateral anterior del canalis caroticus internus en el pterigoide; el foramen caroticum laterale abre en el sulcus cavernosus, directamente lateral al basiesfenoide (Albrecht, 1976 en Gaffney, 1972). El canalis cavernosus es el canal posterior al sulcus cavernosus en el basiesfenoide; el canalis y sulcus cavernosus contienen la vena capitis lateralis (Gaffney, 1972).

Condición Primitiva: El análisis de comparación extra-grupo de los caracteres y filogenia propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14), indican que la condición primitiva para quelonioidea es la ausencia del foramen caroticum laterale confluyente con el canalis cavernosus (Anexo III, Tabla VIII, carácter 38).

Distribución Taxonómica: Hirayama (1994) indica que este rasgo constituye un carácter derivado único para *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Corsochelys* y *Dermochelys* (Anexo 1, tabla III, carácter 30). Hirayama (1998) indica que *Corsochelys* presenta el estado primitivo de este carácter (Anexo II, tabla V, carácter 38).

Discusión: Este carácter se presenta en su forma derivada únicamente en las tortugas del Microorden Chelonioidea vivientes, con excepción del género *Syllomus* (Mioceno-Plioceno).

En el presente análisis se considerará la corrección de Hirayama (1998), sobre considerar a *Corsochelys* como poseedor del estado primitivo del carácter (Anexo IV, tabla IX, carácter 30).

MANDÍBULA

31. Sínfisis muy larga (Gaffney, 1979b; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = prominente.

Morfología: El término sínfisis se refiere a la unión de dos huesos originalmente separados; en este caso en particular, la sínfisis es la porción media anterior en donde se unen las dos ramas mandibulares, así como la porción central anterior del dentario (Fig. 46). Según Hirayama (1998), puede considerarse una sínfisis muy larga aquella que se extiende por más de un tercio de la longitud mandibular; Hirayama (1994), relaciona el alargamiento de la sínfisis con una superficie triturante del dentario ensanchada y aplanada.

Condición primitiva: La sínfisis corta es la condición primitiva para quelonioidea (Anexo III, tabla VIII, caracter 39), según indica el resultado del análisis de comparación para grupo externo realizado con las series de transformación (Anexo II, tabla V, caracter 39) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Fig.14). Por otro lado, la extensión de la sínfisis puede relacionarse directamente con la extensión del dentario, para la cual, Gaffney (1990), indica que el ensanchamiento reducido de la superficie triturante es la condición primitiva para todas las tortugas.

Distribución taxonómica: Gaffney (1979b) y Gaffney y Meylan (1988), indican que *Osteopygis*, *Rhetchelys* y *Erquelinnesia* presentan una sínfisis muy larga en contraste con otros quelonioideos. Hirayama (1994), asigna cuatro estados de caracter, asignando a la superficie triturante del dentario angosta y cóncava (Fig. 46) un estado primitivo (0), que se presenta en los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Allopleuron*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Lepidochelys* (Anexo II, Tabla VI, caracter 31). Un ensanchamiento ligero (1) se observa en *Caretta* y *Puppigerus*, mismo que se hace evidente (2) en *Osteopygis* y se pronuncia (3) en *Erquelinnesia* (fig. 46). Hirayama (1998), considera este caracter como binario y asigna el estado derivado correspondiente a un ensanchamiento de la sínfisis y el dentario a *Osteopygis* y *Puppigerus* (Anexo II, tabla V, caracter 39). El espécimen UABC - FCM - 1621 de la Mesa La Misión muestra una superficie triturante del dentario angosta y cóncava, por lo que se le asigna la condición primitiva del caracter (Anexo IV, tabla IX, caracter 31), siguiendo las propuestas de Gaffney (1979b), Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994, 1998) (Fig. 47). Parham y

Fastovsky (1997), indican que una superficie triturante del dentario aplanada se presenta en *Toxochelys*, *C. tenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Eochelone*, *Puppigerus*, *Caretta* y *Lepidochelys*.

Discusión: Gaffney (1979b) y Gaffney y Meylan (1988), consideran que la mayor longitud de la sínfisis de la mandíbula de los osteopígidos con relación a otros quelonioideos (Fig. 10, mandíbulas vista dorsal) es una sinapomorfía distintiva a nivel familia para *Osteopygis*, *Rhetechelys* y *Erquelinnesia* (Fig. 10, nodo D5), siguiendo la propuesta de Zangerl (1953), quien nombrara el grupo como Osteopyginae; los autores indican que *Rhetechelys* (Hay, 1908), es posiblemente un sinónimo de *Osteopygis*, propuesta que debe seguir Hirayama (1994, 1998), quien no considera al género *Rhetechelys* en su análisis. Con base en este carácter y el correspondiente a un palato secundario extensivo, Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994), coinciden en que *Osteopygis* y *Erquelinnesia* son géneros mayormente relacionados entre sí que con el resto de las tortugas marinas, por lo cual Gaffney y Meylan (1988) proponen clasificar a estos géneros como la Familia Osteopygidae (Fig. 10, nodo D5), sin embargo Hirayama (1994, 1998), los sitúa como parte de la Familia Cheloniidae (Figs. 12 y 14). La propuesta de Hirayama (1994), de manejar este carácter como un carácter multiestado no genera ninguna agrupación de los géneros que comparten un estado específico del carácter y debe restar resolución al cladograma. Gaffney y Meylan (1988), indican que la superficie triturante ensanchada y aplanada es una sinapomorfía distintiva para *Caretta* y *Lepidochelys*; para este último, Hirayama (1994), considera que el carácter se presenta en su forma primitiva (Fig. 46, anexo II, tabla VI, carácter 31). Parham y Fastovsky (1997), consideran en un solo carácter las diferentes condiciones del dentario, indicando que como una condición primitiva la superficie triturante se presenta aplanada, como una condición derivada se presentan crestas linguales y como una condición más derivada se presenta la cresta sinfisal; los autores tratan este carácter como ordenado.

Para el presente análisis se seguirán las propuestas de Zangerl (1953) y Gaffney y Meylan (1988), de considerar como distintiva (o muy derivada) la morfología mandibular de los osteopígidos y se considerará para los caretini como un estado derivado. Lo anterior, en adición a la propuesta de Hirayama (1998) (Anexo IV, tabla IX, carácter 31).

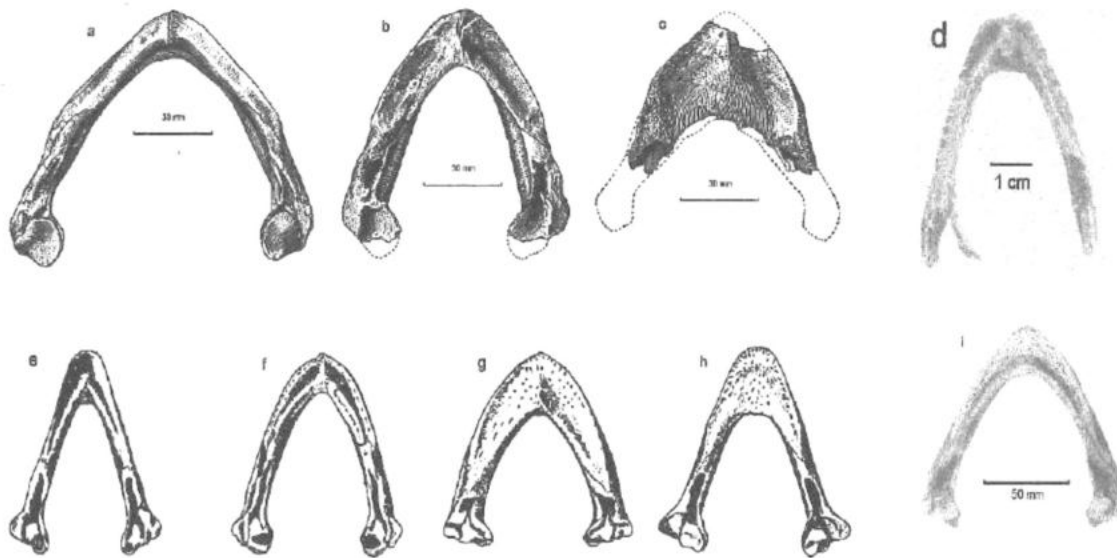


Figura 46. Mandíbulas en vista dorsal. (a) *Toxhochelys*, (b) *Ctenochelys*, (c) *Osteopygis*, (d) *Syllomus*, (e) *Eretmochelys*, (f) *Chelonia*, (g) *Lepidochelys*, (h) *Caretta*, (i) *Natator*. a, b y c, Tomado de Zangerl (1953); d tomado de Weems (1980); e, f, g y h, tomado de Carr (1952), no a escala; i, tomado de Zangerl, et al. (1988).

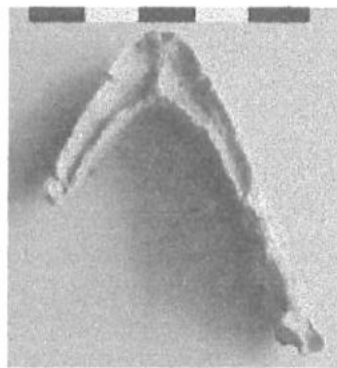


Figura 47. Mandíbula del espécimen UABC - FCM - 1620, vista dorsal. Fotografía Francisco Aranda.

32. Cresta lingual sinfisal alta expuesta en vista lateral por sobre la cresta labial del dentario. (Hirayama 1994, 1998; Parham y Fastovsky, 1997). 0 = ausente, 1 = cresta lingual alta carente de cresta sinfisal, 2 = cresta sinfisal presente, visible en vista lateral.

Morfología: Ver descripción del carácter (Fig. 48).

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con base en las series de transformación (Anexo II, tabla V) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Fig. 14), como condición primitiva para quelonioidea las crestas sinfisal y lingual del dentario no se observan por sobre la cresta labial en vista lateral (Anexo III, tabla VIII, carácter 42).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que la cresta lingual sinfisal del dentario se observan en vista lateral en los géneros *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys* y *Chelonia*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan la condición plesiomórfica del carácter (Anexo II, tabla VI, carácter 32). Hirayama (1998), indica que este carácter se manifiesta en *Mesodermochelys* (Anexo II, tabla V, carácter 42), manteniendo el resto de su propuesta de (1994). En el espécimen UABC - FCM - 1621, la cresta lingual sinfisal del dentario se observa sobresaliendo a la cresta lingual en vista lateral (Fig. 49); según lo anterior, se le asigna el estado derivado del carácter (Anexo IV, tabla IX, carácter 32).

Discusión: Este carácter no es contemplado en los análisis de Gaffney (1996) o Gaffney y Meylan (1998). Para este estudio en particular, este rasgo morfológico es relevante ya que asocia al espécimen UABC - FCM - 1621 con los géneros *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys* y *Chelonia*, los cuales presentan el estado derivado del carácter. Parham y Fastovsky (1997), indican que la presencia de crestas labiales es una condición derivada que caracteriza a *Natator* y *Eretmochelys* e indica que como una condición más derivada, *Argillochelys*, *Syllomus* y *Chelonia* presentan una cresta sinfisal.

Para el presente análisis, se considerará la adición de Hirayama (1998), sobre asignar a *Mesodermochelys* el estado derivado del carácter (Anexo IV, Tabla IX, carácter 32), pero considerándolo como un estado más derivado, pues posee una cresta sinfisal muy elevada (Hirayama y Chitoku, 1996), al igual que a *Argillochelys*, *Syllomus*, *Chelonia* y el quelónido de La Misión, según la propuesta de Parham y Fastovsky (1997).

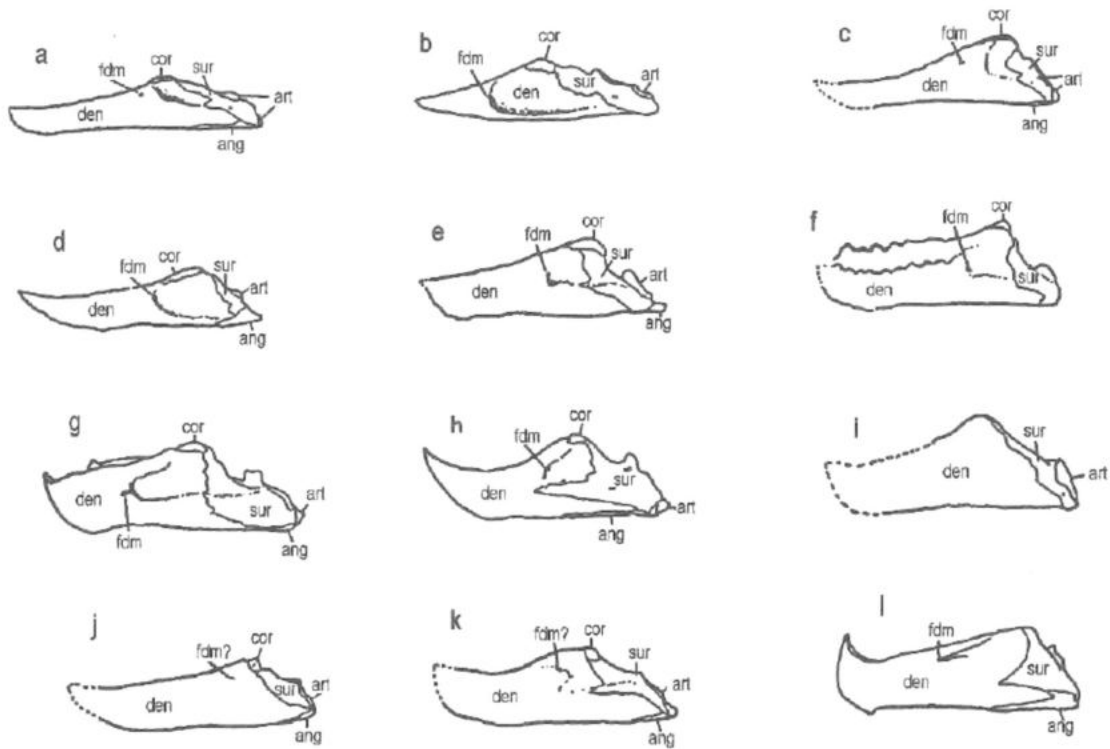


Figura 48. Mandíbulas de quelonioideos en vista lateral izquierda. (a) *Toxochelys*, (b) *Erquelinnesia*, (c) *Allopleuron*, (d) *Eochelone*, (e) *Puppigerus*, (f) *Syllomus*, (g) *Natator*, (h) *Lepidochelys*, (i) *Desmatochelys*, (j) *Protostega*, (k) *Mesodermochelys*, (l) *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (19904), no a escala.

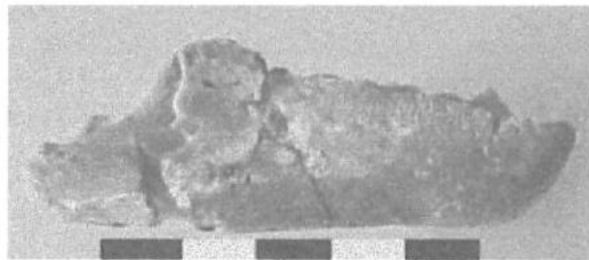


Figura 49. Mandíbula del espécimen UABC-FCM-1620. Vista lateral derecha. Fotografía Francisco Aranda.

33. Cresta labial denticulada (Hirayama 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Se observa un aserramiento pronunciado en la cresta labial del dentario (Fig. 50).

Condición primitiva: Como una condición primitiva para quelonioidea, no se presenta aserramiento en las crestas del dentario.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la denticulación de la cresta labial se presenta únicamente en el género *Syllomus* (Anexo II, tabla VI, caracter 33; fig. 50, (B)). El espécimen UABC - FCM - 1621, muestra un margen irregular en la cresta labial del dentario, sin embargo, al no ser tan evidente como el de *Syllomus*, se considera que el espécimen de La Misión presenta la condición plesiomórfica del caracter (*com. pers.*, Hirayama) (Fig49).

Discusión: El aserramiento de la cresta labial del dentario es una condición apomórfica presente solo en el género *Syllomus* (Anexo 1, tabla III, caracter 33, Fig. 50 (B)), por lo que es una autapomorfía diagnóstica para el género. Gaffney y Meylan (1988) no consideran este caracter en su análisis y tampoco incluyen al género *Syllomus*. Hirayama (1998), no considera este caracter en su análisis.

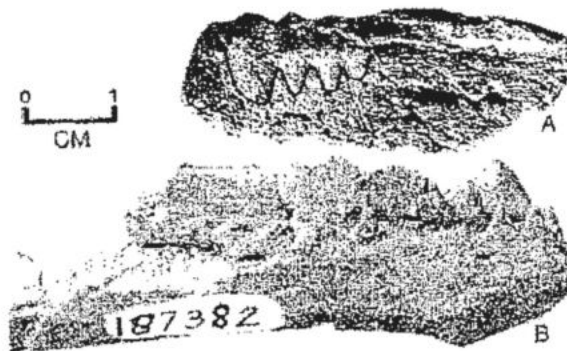


Figura 50. Mandíbula de *Syllomus aegyptiacus* en vista interna del maxilar derecho, para el cual la terminación anterior se encuentra a la izquierda (A) y en vista externa lateral derecha con la porción anterior del lato derecho (B). Tomado de Weems (1980).

34. Cresta lingual denticulada (Hirayama 1994). 0 = ausente, 1 = denticulación ligera, 2 = denticulación pronunciada.

Morfología: Se observa un aserramiento pronunciado en la cresta lingual (Fig. 50 (A), mandíbula *Syllomus*, vista interna).

Condición primitiva: Como una condición primitiva para quelonioidea, no se presenta ningún tipo de denticulación en las crestas del dentario.

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que *Syllomus* presenta un aserramiento pronunciado en la cresta lingual del dentario (Fig. 50 (A)) y que éste se presenta más ligero para el género *Eretmochelys*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea no presentan denticulación en la cresta lingual (Anexo II, tabla VI, caracter 34). El espécimen UABC - FCM - 1621, muestra la cresta lingual irregular, sin embargo, no puede considerarse como un aserramiento, por lo que se le asignó el estado primitivo del caracter (Anexo IV, Tabla IX, caracter 34).

Discusión: Este caracter no se considera entre las sinapomorfias enlistadas por Gaffney y Meylan (1988), quienes tampoco integran al género *Syllomus* en su análisis. Este rasgo físico, es muy característico del género *Syllomus*, a grado tal que Weems (1980), lo considera como pseudodentición.

35. Cresta lingual del dentario (Hirayama (1994, 1998). 0 = reducido o ausente, 1 = presente.

Morfología: La cresta lingual del dentario puede reducirse o desaparecer (Fig. 46).

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con base en las series de transformación (Anexo II, tabla V) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Fig. 14), como condición primitiva para quelonioidea la cresta lingual del dentario se reduce o se pierde (Anexo III, tabla VIII, carácter 43).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que la cresta lingual se reduce o se pierde en todos los géneros de la familia Dermochelyoidea, sin poderlo corroborar para *Corsochelys* y *Eosphargis* (Anexo II, tabla VI, caracter 35). Hirayama (1998), indica que los géneros *Chelonia* y *Mesodermochelys* presentan la cresta lingual del dentario y que el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea analizados muestran una reducción o ausencia de la cresta lingual del dentario (Anexo II, tabla V, caracter 43). El espécimen UABC - FCM - 1621, muestra la cresta lingual del dentario bien desarrollada, por lo que se

le asigna una codificación correspondiente al estado plesiomórfico del carácter (1) (Figs. 46 y 48; Anexo IV, tabla IX, carácter 35).

Discusión: Según la polaridad por comparación para grupo externo, la presencia de la cresta lingual debe considerarse como derivada para las tortugas del Microorden Chelonioidea. Este carácter, en la propuesta de Hirayama (1998), presenta una codificación inversa al carácter 42 de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla v). Gaffney y Meylan (1988), consideran que la ausencia de crestas bien definidas en *Caretta* y *Lepidochelys* es una sinapomorfía que permite relacionar estos dos géneros en la Tribu Caretini, según lo propuso Gray (1825) como familia Caretidae (Fig. 10, nodo D9). El género *Procoplochelys* fue situado en este taxon por Zangerl y Turnbull (1955), con base en los caracteres de la concha, sin embargo, este género no es considerado en los estudios de Gaffney y Meylan (1988) ni de Hirayama (1994, 1998).

Para el presente análisis se considerará el resultado del análisis de polaridad, por lo que se considerará como primitiva la ausencia de las crestas (0) y derivada su presencia (1); así mismo, se considerarán las correcciones de Gaffney y Meylan (1988) de asignar a los caretini el estado primitivo del carácter y la de Hirayama (1998), en donde indica que *Mesodermochelys* presenta la cresta lingual del dentario bien desarrollada (Anexo IV, tabla IX, carácter 35).

36. Proceso anterior del surangular extendiéndose sobre el dentario (Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = prominente.

Morfología: El hueso surangular presenta un proceso anterior que se desplaza sobre la porción posterior del dentario (Fig. 48).

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con base en las series de transformación (Anexo II, tabla V) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Fig. 14), como condición primitiva para quelonioidea el proceso anterior del surangular no se desplaza sobre el dentario (Anexo III, tabla VIII, carácter 44).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que el surangular se extiende sobre el dentario en *Eretmochelys* (1) y su extensión es prominente para *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Mesodermochelys* y *Dermochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 36; Fig. 48). Hirayama (1998), sostiene la distribución del carácter que propusiera en (1994) (Anexo II, tabla V, carácter 44). Parham y Fastovsky indican que *Natator* presenta la extensión del

surangular sobre el dentario según Zangerl et al. (1988). El espécimen UABC - FCM - 1621, no presenta el desplazamiento del surangular sobre el dentario, por lo que se le asigna una condición primitiva para el carácter (Fig. 49; anexo IV, tabla IX, carácter 36).

Discusión: Hirayama (1994) asigna una condición multiestado a este carácter y en (1998), maneja el carácter como binario. Gaffney (1996) y Gaffney y Meylan (1998), no consideran este carácter en sus análisis.

Para el presente análisis se considerará la codificación de Hirayama (1998) y solo se le añadirá la corrección de Parham y Fastovsky (1997), en donde asignan un estado derivado del carácter a *Natator*.

37. Pérdida del coronoides y los huesos articulares (Hirayama, 1994).

0 = coronoides y articulares presentes, 1 = coronoides y articular ausentes.

Morfología: Ver descripción del carácter (fig. 48).

Condición primitiva: La condición plesiomórfica para quelonioidea es la presencia de los huesos articular y coronoides.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la ausencia de articular y coronoides representan un carácter derivado que solo se presenta en el género *Dermochelys* (Anexo II, Tabla VI, carácter 37). Según se observa en la mandíbula del espécimen UABC - FCM - 1621, el proceso coronoides se encuentra bien desarrollado por lo que se le asigna la condición plesiomórfica del carácter (Fig. 49; anexo IV, tabla IX, carácter 37).

Discusión: La condición derivada de este carácter representa una autapomorfía diagnóstica para el género *Dermochelys*. Este carácter no es considerado en el análisis de Gaffney y Meylan (1988) ni por Hirayama (1998).

VÉRTEBRAS

No se cuenta con vértebras de tortugas fósiles del Microorden Cheloniodea de La Misión, Baja California, por lo que los caracteres correspondientes a vértebras han sido codificados como dato perdido (Anexo IV, tabla IX, caracteres 38 al 41).

38. Vértebras cervicales relativamente más largas con articulaciones centrales muy anchas (Hirayama 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Gaffney (1990), indica que la mayoría de las tortugas presentan las articulaciones centrales más largas que altas. Hirayama (1998), maneja este caracter como proporción de las articulaciones centrales cervicales e indica que éstas, de presentarse más anchas lo hacen en las vértebras cervicales posteriores.

Condición primitiva: Según la comparación para grupo externo con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, Tabla V, caracter 47; Fig. 14), el estado primitivo de este caracter corresponde a las vértebras tan altas como anchas, (Anexo III, tabla VIII, caracter 47).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que todos los quelónidos presentan la condición derivada de este caracter, excepto *Ctenochelys* y *Erquelinnesia*, géneros para los que no se pudo corroborar este dato y que todos los dermoquelioideos presentan el estado plesiomórfico del caracter, sin poderse corroborar para *Rhinochelys*, *Eosphargis* y *Psephophorus* (Anexo II, tabla VI, caracter 38). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994) y confirma que *Ctenochelys* presenta el estado derivado del caracter (Anexo II, Tabla V, caracter 47).

Discusión: Hirayama (1994), propone que las vértebras relativamente largas son una sinapomorfía para la Familia Cheloniidae. Hirayama (1998), indica que la presencia de los centra cervicales tan altos como anchos es una sinapomorfía inequívoca para la epifamilia Dermochelyoidea (Fig. 14, nodo 3).

Para el presente análisis se añadirán las correcciones de Hirayama (1998), sobre considerar a *Ctenochelys* como poseedor del estado derivado del caracter (Anexo IV, Tabla IX, caracter 38).

39. Articulación central cervical doble entre los centra 7° y 8° (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Ver descripción del caracter.

Condición primitiva: Ausencia de la articulación central doble.

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que los géneros *Ctenochelys* y *Argillochelys* son los únicos quelónidos que no presentan la articulación central doble entre los centra 7° y 8°, de la misma forma que sucede para protostegúideos y dermoquelúideos; este caracter no pudo inspeccionarse en los géneros *Erquelinnesia*, *Eosphargis* y *Rhinochelys*. El resto de los quelónidos, presentan la articulación central cervical doble (Anexo II, tabla VI, carácter 39). Hirayama (1998), indica que *Toxochelys* presenta la condición primitiva del caracter y que éste no pudo corroborarse para *Notochelone* y *Chelosphargis*, presentando en el resto de los taxa la misma distribución de caracteres que en (1994).

Discusión: Hirayama (1994), propone este caracter como sinapomórfico para la Familia Cheloniidae. Hirayama (1998) no lo considera como sinapomórfico.

Para el presente análisis se considerarán las correcciones de Hirayama (1998) sobre considerar a *Toxochelys* con la condición plesiomórfica del caracter y como no determinado en *Notochelone* y *Chelosphargis* (anexo IV, tabla IX, carácter 39).

40. Articulación central cervical *platycoelus* entre los centra 6° y 7°, (Williams, 1950; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994). 0 = procoelous; 1 = platycoelous.

Morfología: El término centra se refiere al plural del centrum vertebral, el cual consiste en la osificación central del cuerpo de la vértebra, a través de la cual articula una vértebra con otra. La articulación procoelous consiste en que la terminación anterior del centra es cóncava y la posterior es convexa. La articulación platycoelous consiste en una terminación anterior plana y la terminación posterior cóncava.

Condición primitiva: Articulación central cervical procoelous (1)

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988) indican que los quelónidos actuales (Williams, 1950) y *Puppigerus* (Moody, 1974) presentan este caracter en su forma derivada, lo que ocurre también con los géneros *Dermochelys* (Williams, 1950) y *Corsochelys* (Zangerl, 1960), aun que en estos últimos las áreas articulares de las vértebras cervicales son más cartilaginosas. Una articulación procoelous (primitiva) se presenta en los géneros *Toxochelys* (Zangerl, 1953), *Argillochelys* (Moody, 1974) y *Desmatochelys* (Zangerl y Sloan

1960). Hirayama (1994), indica que los géneros de tortugas vivientes (incluyendo *Dermochelys* y *Syllomus*, presentan la articulación central cervical platycoelus entre los centra 6° y 7°, e indica que no pudo corroborar el estado de este carácter en el género *Rhinochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 40). Parham y Fastovsky (1997), concuerdan con la distribución del carácter propuesta por Hirayama (1994).

Discusión: Hirayama (1994), maneja este carácter en la misma forma que Gaffney y Meylan (1988) y coincide con ellos en asignar una categoría de derivados a todos los queloniidos actuales, así como al género *Syllomus* (Género que no se incluye en el análisis de Gaffney y Meylan (1988)), sin embargo, establece que *Dermochelys* presenta el carácter también en su forma derivada (Anexo II, tabla VI, carácter 40). Gaffney y Meylan (1988) indican que futuras investigaciones podrían alterar la distribución de este carácter entre las tortugas del Microorden Chelonioidea, en caso de que el carácter se presentara en su forma derivada entre los protostegideos, sin embargo, según se observa en los resultados de Hirayama (1994) (Anexo II, tabla VI, carácter 40), los protostegideos presentan este carácter en su forma primitiva y solo en *Rhinochelys* no se pudo determinar. Gaffney y Meylan (1988), consideran este carácter como una sinapomorfía característica de la Familia Cheloniidae (*Puppigerus*, *Eochelone*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Caretta* y *Lepidochelys*) (Fig. 10, nodo D6).

Para el presente análisis se considerarán las adiciones de Gaffney y Meylan (1988) sobre considerar a *Puppigerus* y *Corsochelys* como poseedores del estado derivado de este carácter (Anexo IV, tabla IX, carácter 40).

41. Primera vértebra torácica con articulación anterior localizada anteroventralmente (Hirayama, 1994, 1998). 0 = articulación anterior de cara ventral o anteroventral; 1 = articulación anterior de cara anterior.

Morfología: Hirayama (1998), indica que la articulación anterior de la primera vértebra torácica puede presentar una articulación anterior, ventral o anteroventral.

Condición primitiva: Según el análisis por comparación para grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, Tabla V; Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la localización de la articulación anterior de cara ventral o anteroventral (Anexo III, tabla VIII, carácter 54).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que *Toxochelys*, *Allopleuron*, *Eosphargis*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys* presentan el estado derivado del carácter, mismo que no pudo determinarse para los géneros *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Protostega*, *Eosphargis* y *Psephophorus* y que *Santanachelys*, *Desmatochelys*, *Archelon*, *Corsochelys*, *Mesodermochelys* y *Dermochelys* presentan la condición plesiomórfica del carácter (Anexo II, tabla VI, carácter 41). Hirayama (1998), indica que *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Puppigerus* y *Chelonia* presentan la articulación de cara ventral o anteroventral y que *Santanachelys*, *Desmatochelys*, *Protostega*, *Corsochelys*, *Mesodermochelys* y *Dermochelys* la presentan de cara anterior; el dato no pudo ser corroborado para *Osteopygis*, *Notochelone* y *Chelosphargis* (Anexo II, Tabla V, carácter 54).

Discusión: La codificación de los estados de carácter para Hirayama (1994) es inversa a la propuesta por el autor en (1998). Para el presente análisis, según el resultado del análisis de polaridad, se considerará primitiva la orientación anteroventral o ventral y derivada la orientación anterior. Así mismo, se considerarán las adiciones de Hirayama (1998), con respecto al estado de carácter de *Osteopygis*, *Puppigerus* y *Protostega* (Anexo IV, Tabla IX, carácter 41).

ESQUELETO APENDICULAR

42. Elongación de los dígitos tercero a quinto de *manus* y *pes*, elementos carpales y tarsales aplanados con superficies de unión restringidas. Húmero con columna prácticamente recta y proceso lateral distal al *caput humerus*. Húmero tan largo como el fémur. (Zangerl 1953; Gaffney y Meylan 1988; Hirayama 1994, 1998).

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Como lo describe el carácter. La morfología de las extremidades presente en las tortugas marinas es un reflejo de la adaptación a los patrones de locomoción marina (Zangerl 1953; Walker 1973) (Figs. 51 y 52).

Condición primitiva: La condición plesiomórfica del carácter es la ausencia de estos rasgos morfológicos y se presentan en cualquier grupo externo de testudíneos (Gaffney y Meylan, 1988).

Distribución taxonómica: Este conjunto de características se presenta en todos los géneros de tortugas marinas y se codifica como caracter derivado, excepto en *Rhinochelys*, para el cual no se preservaron los elementos diagnósticos y el caracter es codificado como un dato ausente (Hirayama 1994) (Anexo II, tabla VI, caracter 42). Los quelónidos de La Misión, presentan la condición derivada de este caracter (Figs. 53 y 58).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1992a; 1994), coinciden en considerar estos rasgos como un caracter sinapomórfico que justifica la monofilia de las tortugas del Microorden Chelonioidea. Para Gaffney y Meylan (1988), la presencia constante de estos rasgos en *Toxochelys*, *Ctenochelys*, chelonioideos, protosteguidos, dermoquélidos y otros eventuales grupos de tortugas marinas, puede interpretarse como sinapomorfias que unen a *Toxochelys* como un grupo hermano de todas las tortugas del Microorden Chelonioidea (Fig. 10, nodo D1). Hirayama (1998), indica que el húmero más largo que el fémur es una sinapomorfía para el Orden Chelonioidea, ya que todas las tortugas marinas presentan esta condición, con excepción de *Osteopygis*; el ejemplar UABC - FCM - 1621, también presenta el húmero más largo que el fémur.

Hirayama (1998) considera estos rasgos morfológicos en diferentes caracteres, por lo que resulta complicado integrar su propuesta con este único caracter de Hirayama (1994).

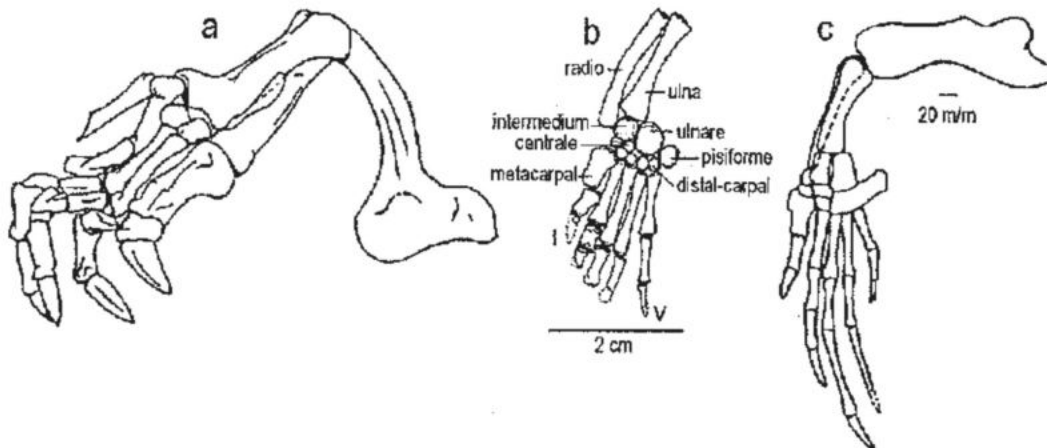


Figura 51. Adaptación de las extremidades anteriores de patas palmeadas (*Trionyx*) a aletas en forma de remos (*Chelonia*); *Santanachelys* representa la morfología intermedia. (a) *Trionyx*, (b) *Santanachelys*, (c) *Chelonia*. Tomado de Piveteau (1955), Hirayama (1998) y Zangerl (1980) respectivamente; (a) no presenta escala.

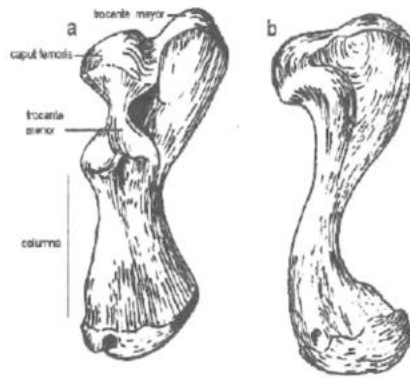


Figura 52. Comparación de la morfología del húmero de Testudines y Chelonioidea. Vista dorsal. (a) quelónido, (b) *Testudo*. Tomado de Mlynarsky, M. (1976).

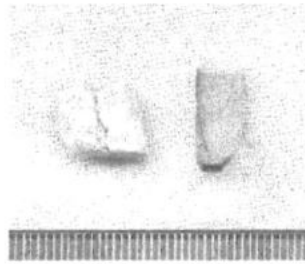


Figura 53. Elementos óseos de *manus* del espécimen UABC - FCM - 1621. Metacarpal (izquierda) y falange terminal (derecha). Fotografía Francisco Aranda. Escala: 40 mm.

43. Articulaciones móviles de los dígitos primero y segundo (Hirayama, 1994, 1998). 0 = presentes, 1 = ausentes.

Morfología: La falta de articulaciones móviles es una evidencia de la modificación de las extremidades en la forma de aletas (Zangerl, 1953; Walker, 1973; Gaffney y Meylan, 1988a en Hriayama, 1998) su transformación progresiva puede observarse en la figura n. (, aletas de trionix, santana y chelo.)

Condición primitiva: La condición ancestral es la presencia de articulaciones móviles (Anexo III, tabla VIII, caracter 78), según muestra el análisis de comparación para grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig. 14).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia* y *Santanachelys* presentan articulaciones móviles en los dígitos

primero y segundo, mismas que se pierden para el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea. Este rasgo morfológico no pudo corroborarse para *Notochelone*, *Chelosphargis* y *Desmatochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 43). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994), con excepción de que confirma la presencia de articulaciones móviles para *Notochelone* e indica no poderlas corroborar para *Corsochelys*. Parham y Fastovsky (1997) indican que el caracter no puede corroborarse para osteopígidos, *Argillochelys*, *Puppigerus* y *Syllomus*. La condición de este caracter no puede determinarse para los quelónidos de La Misión, ya que solo se cuenta con una falange, por lo tanto, este caracter se codifica como un dato ausente (Anexo IV, tabla IX, caracter 43).

Discusión: *Santanachelys* es la tortuga marina más antigua conocida hasta la fecha y esta difiere de otros protostegúideos en la posesión de articulaciones móviles en los metacarpales y dígitos primero y segundo (Fig. 51b); debido a que *Toxochelys* también muestra articulaciones móviles (Zangerl 1953), Hirayama (1998), propone que la formación de las aletas en forma de remos fue adquirida independientemente en cada familia de tortugas marinas.

Para el presente análisis se considerará la adición de Hirayama (1998), sobre considerar a *Notochelone* con el estado derivado del caracter (Anexo IV, tabla IX, caracter 43).

44. Coracoide más largo que el húmero (Hirayama, 1994; Parham y Fastovsky 1997).

0 = ausente, 1 = presente, 2 = prominente.

Morfología: Cuando el coracoide es relativamente más largo que el húmero, se asocia una estructura medial en forma de quilla del músculo supracoracoideus (Hirayama, 1994) (Fig. 54).

Condición primitiva: Según muestran los resultados del análisis de polaridad realizado con base en los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la condición primitiva para chelonioidea es el coracoide de longitud menor que el húmero (Anexo III, tabla VIII, caracter 60).

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), relacionan la longitud del coracoides con la de la escápula y cuando el primero es más largo, lo consideran como un caracter derivado presente en los géneros *Notochelone*, *Allopleuron*, *Desmatochelys* y todos los dermoqueloideos así como en la tribu Chelonini. Según Hirayama (1994), *Toxochelys*,

Ctenochelys y *Erquelinnesia* no presentan el coracoide más largo que el húmero, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Caretta* y *Lepidochelys* presentan el coracoide ligeramente más largo que el húmero (1) y *Allopleuron*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Santanachelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Desmatochelys*, *Protostega*, *Archelon*, *Corsochelys*, *Mesodermochelys*, *Eosplurgis* y *Dermochelys*, presentan el coracoides prominentemente más largo que el húmero y esta condición no pudo determinarse para *Osteopygis*, *Argillochelys*, *Rhinochelys* y *Psephophorus* (Anexo II, tabla VI, caracter 44). Parham y Fastovsky (1997), concuerdan con la distribución del caracter propuesta por Hirayama (1994), pero asignan solo dos estados al caracter. Hirayama (1998), asigna solo dos estados de caracter a este rasgo, indicando que todos las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan la condición derivada, excepto *Osteopygis*, género para el cual no pudo determinar esta condición (Anexo II, tabla V, caracter 60). Esta condición no puede determinarse para los quelónidos de La Misión, Baja California, ya que no se cuenta con un coracoides completo, por lo que el caracter fue codificado como un dato perdido (Anexo IV, tabla IX, caracter 44).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) indican que la presencia de un coracoides inusualmente largo es una sinapomorfía que permite relacionar a los géneros *Chelonia* y *Eretmochelys* en un solo taxon (Fig. 10, nodo D8), al cual nombran, de acuerdo con Zangerl (1958), como Tribu Chelonini. Este caracter presenta también como apomórfico en los géneros *Allopleuron*, *Notochelone* y *Desmatochelys* (Gaffney y Meylan 1988) (Fig. 10, nodo D10). Gaffney y Meylan (1988), no contemplan en su análisis al género *Syllomus* e indican explícitamente haber excluido a *Chelonia depressa* (sinónimo del actual género *Natator*); géneros ambos, que según los resultados de Hirayama (1994) comparten la condición derivada del caracter con *Chelonia* y *Eretmochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 44). Gaffney y Meylan (1988), indican que la presencia de un coracoide más largo que la escápula es una sinapomorfía que define el taxon sin nombre formado por *Notochelone*, *Allopleuron*, *Desmatochelys* (Fig. 10, nodo D10). En el presente análisis se seguirá la propuesta de Hirayama (1994), sin ninguna corrección.

45. Coracoides elongado y engrosado, mostrando una apariencia columnar (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Como lo describe el caracter.

Condición primitiva: Coracoides ensanchado solo en la porción distal.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la condición derivada del caracter se presenta en los géneros *Protostega*, *Archelon* y *Dermochelys* y no se puede corroborar para *Osteopygis*, *Argillochelys*, *Rhinochelys* y *Psephophorus* (Anexo II, Tabla VI, Caracter 45; Fig. 54).

Discusión: Este es uno de los caracteres en función de los cuales se relacionan cercanamente los géneros *Protostega* y *Archelon* (Fig. 12) y representa también un rasgo morfológico que los distingue del resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea. Gaffney y Meylan (1988), no considera este rasgo como un rasgo sinapomórfico que defina al taxon formado por *Protostega* y *Archelon*, sin embargo, coincide con Hirayama (1994) en considerarlos géneros cercanamente relacionados entre sí (Fig. 10, nodo D14).

En este análisis se utilizará la propuesta de Hirayama (1994).

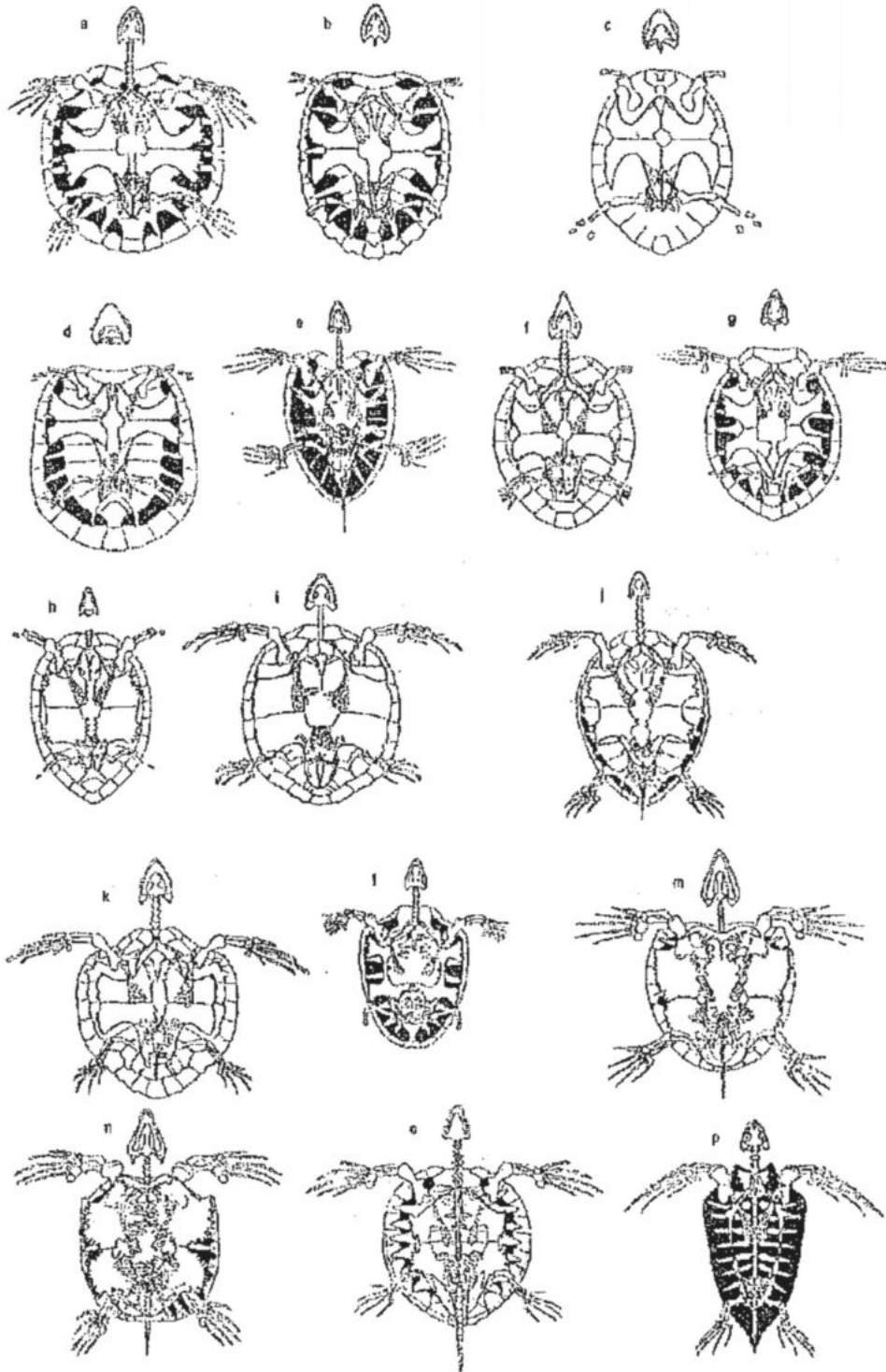


Figura 54. Reconstrucción de esqueletos de quelónidos en vista ventral. (a) *Toxochelys*, (b) *Ctenochelys*, (c) *Osteopygis*, (d) *Erquelinnesia*, (e) *Allopleuron*, (f) *Puppigerus*, (g) *Eochelone*, (h) *Syllomus*, (i) *Natator*, (j) *Chelonia*, (k) *Lepidochelys*, (l) *Desmatochelys*, (m) *Protostega*, (n) *Archelon*, (o) *Mesodermochelys*, (p) *Dermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).

46. Angulo del proceso escapular formado por el *prong* y el *acromion*, relativamente mayor (Zangerl, 1958; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994; 1998).

0 = ángulo cercano a los 90°, 1 = ángulo mayor o igual a 110° (Hirayama 1998).

Morfología: Hirayama (1994), propone como referencia un ángulo de 110°, siendo la condición derivada un ángulo mayor y en (1998), indica que cuando el ángulo es menor, este se aproxima a los 90°.

Condición primitiva: Según indica el análisis para grupo externo realizado con las series de transformación (anexo II, tabla V) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la presencia de un ángulo escapular cercano a los 90° (Anexo III, tabla VIII, caracter 61).

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), indican que *Chelonia* y *Eretmochelys* tienen un ángulo relativamente mayor, así como *Desmatochelys* que presenta un ángulo escapular ancho (Zangerl y Sloan, 1960), y la separación de los procesos escapulares es más extrema en protostegideos y *Dermochelys*. Hirayama (1994) indica que los géneros *Syllomus*, *Natator*, *Chelonia* y *Eretmochelys* lo presentan un ángulo escapular relativamente mayor, al igual que *Allopleuron* y todas las tortugas de la Epifamilia Dermochelyioidea, incluyendo *Notochelone* y *Desmatochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 46). Parham y Fastovsky (1997) concuerdan con la distribución del caracter para quelónidos. Los especímenes de la Mesa La Misión, muestran que el ángulo escapular es mayor a 110°, por lo que el caracter se codifica como derivado (Fig. 55; anexo IV, tabla IX, caracter 46).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), consideran que un mayor ángulo del proceso escapular es una sinapomorfía que define a la Tribu Chelonini (Fig. 10, nodo D8). Gaffney y Meylan (1988) consideran el ensanchamiento del ángulo escapular como un rasgo sinapomórfico para *Notochelone*, *Allopleuron*, *Desmatochelys*, protosteguideos y dermoquelideos (Fig. 10, nodo D10). Las propuestas de Hirayama (1994, 1998) coinciden entre sí y con las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), por lo tanto, se utilizará la propuesta de Hirayama (1994), sin adiciones para el presente análisis.



Figura 55. Escápulas del espécimen UABC-FCM-1620 Izquierda y derecha, respectivamente, vista anterior. Fotografía Tomás Castelaso.

47. Húmero de tipo quelónido (Hirayama, 1994; Parham y Fastovsky 1997). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = pronunciado.

Morfología: El húmero de tipo quelónido muestra una estructura en forma de "V" en el proceso lateral (Hirayama, 1994) (Fig. 57). Parham y Fastovsky (1997), indican que el húmero de tipo toxoquelídeo se caracteriza por una estructura curvada y angosta en el proceso lateral y que se encuentra más proximal que en el húmero de tipo quelónido.

Condición primitiva: La ausencia de estas características se considera como primitiva y su presencia, como condiciones derivadas exclusivas para los quelónidos.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), los géneros *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys* presentan el húmero de tipo quelónido, rasgo que se acentúa para los géneros *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea no presentan el húmero de tipo quelónido (Anexo II, tabla VI, caracter 47). Parham y Fastovsky (1997), concuerdan con la distribución del caracter propuesta por Hirayama (1994), asignando solo dos estados al caracter, en los cuales no hace diferencia entre la morfología de los quelónidos eocénicos y los quelonines. Los especímenes UABC - FCM - 1620 y 1621 y los topotipos con número 2422, 2425, 2426, 2548 al 2553, son húmeros de tipo quelonioideo muy similares a los del género *Chelonia*, por lo que se les codificó de la misma forma (2) (Anexo IV, tabla IX, caracter 47).

Discusión: Aun que Hirayama (1994), considera a los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis* y *Erquelinnesia* como parte de la Familia Cheloniidae, estos no presentan el

húmero de tipo quelónido (Anexo II, tabla VI, caracter 47). Gaffney y Meylan (1988), indican que el el proceso lateral del humero más distal a la cabeza del húmero en relación con *Toxochelys* y *Ctenochelys*, así como la columna del húmero relativamente recta (Zangerl, 1953) son rasgos sinapomórficos para todos las tortugas del Microorden Chelonioida excepto *Toxochelys* y *Ctenochelys* (Fig. 10, nodo D3), grupo al que denominan Euchelonioida, sustentándose en la hipótesis de Zangerl (1953), que indica que *Toxochelys* y *Ctenochelys* se caracterizan por presentar una morfología intermedia entre quelidridos y tortugas marinas, la cual refleja las modificaciones adaptativas para el nado plágico (Figura 56). Gaffney y Meylan (1988), también establecen como cierta una diferenciación morfológica humeral para quelónidos y dermoquelídeos, en concordancia con Walker (1973), así como para protostegídeos (Fig. 57), pero identifican como una inconsistencia la relación de la morfología humeral de *Osteopygis* (Zangerl 1953) y *Erquelinnesia* (Zangerl 1971), con *Toxochelys*. Hirayama (1994), genera para este rasgo, tres caracteres en los que establece morfologías humerales de tipo "quelónido", "protostegídeo" y "dermoquelídeo" (Fig. 57), para todos los cuales *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis* y *Erquelinnesia* son plesiomórficos (Anexo II, Tabla V, caracteres 47, 48 y 49). El autor también codifica éstos como caracteres multiestado, asignando así diferencias intra grupales para los quelónidos, protostegídeos y dermoquelídeos (Fig. 57; anexo II, tabla VI, caracteres 47, 48 y 49). Hirayama (1998), retoma su propuesta de (1992), para un estudio más específico de la morfología humeral, proponiendo ocho caracteres diferentes para caracterizar el humero (Anexo II, tabla V, caracteres 66-73). En el presente estudio se seguirá la propuesta de Hirayama (1994), ya que no es posible realizar las comparaciones físicas necesarias para caracterizar los elementos humerales de La Misión según la propuesta de Hirayama (1992, 1998).

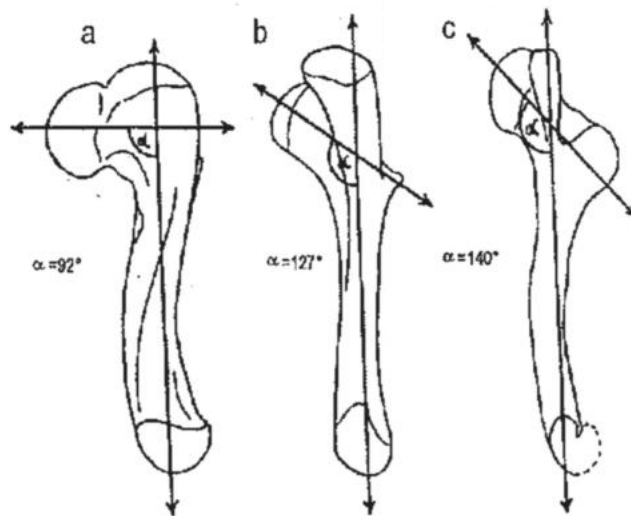


Figura 56. Comparación de la morfología humeral de: (a) *Chelydra*, (b) *Lepidochelys*, (c) toxoquelídeo. Tomado de Zangerl, R. (1953).

48. Húmero de tipo protosteguídeo (Hirayama 1994). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = pronunciado, 3 = prominente.

Morfología: El húmero de tipo protosteguídeo presenta el proceso lateral restringido a la porción anterior de la columna, mismo que no es visible en vista ventral y como un rasgo exclusivo de *Santanachelys*, presenta una concavidad medial (Hirayama 1994) (Fig. 57).

Condición primitiva: La ausencia de estas características se considera como primitiva y su presencia, como condiciones derivadas exclusivas para las tortugas de la Familia Protostegidae.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), el húmero de tipo protosteguídeo se presenta para *Santanachelys* (1) y se acentúa para *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis* y *Desmatochelys* (2), presentando un estado derivado prominente en *Protostega* y *Archelon* (3) (Anexo II, tabla VI, caracter 48). El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea, incluyendo los quelónidos fósiles de La Misión, presentan este rasgo en su condición plesiomórfica (Anexo II, tabla VI, caracter 48).

Discusión: Hirayama (1994), indica que la presencia de este caracter es una sinapomorfía para la Familia Protostegidae (Fig. 12).

49. Húmero de tipo dermoquelídeo (Nielsen, 1963; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = pronunciado.

Morfología: El húmero de tipo dermoquelídeo es muy corto y ancho en contraste con otras tortugas marinas (Nilsen, 1963) y presenta un proceso lateral a la mitad de la columna elongado anteroposteriormente, con una proyección anterior (Hirayama, 1994) (Fig. 57).

Condición primitiva: La ausencia de estas características se considera como primitiva y su presencia, como condiciones derivadas exclusivas para las tortugas de la Familia Dermochelyidae.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), el húmero de tipo dermoquelídeo se presenta en el género *Mesodermochelys* y se pronuncia en los géneros *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys*. Su condición no pudo determinarse para *Corsochelys* y el resto de las tortugas del Microorden Chelonioida, incluyendo los quelónidos de La Misión, presentan la condición ancestral de este carácter (Anexo II, tabla VI, carácter 49).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) proponen como una sinapomorfía para la Familia Dermochelyidae el húmero corto, ancho y con proceso lateral a la mitad de la columna (Fig. 10, nodo D15). Hirayama (1994), indica que estos rasgos morfológicos humerales corresponden a una sinapomorfía diagnóstica para la Familia Dermochelyidae. Se cuenta con un húmero de tipo dermoquelídeo catalogado como UABC - FCM - 2564, el cual presenta semejanzas con los géneros *Psephophorus* y *Dermochelys*, sin embargo, la escasez de piezas de este taxon, impidieron integrarlo en el análisis filogenético.

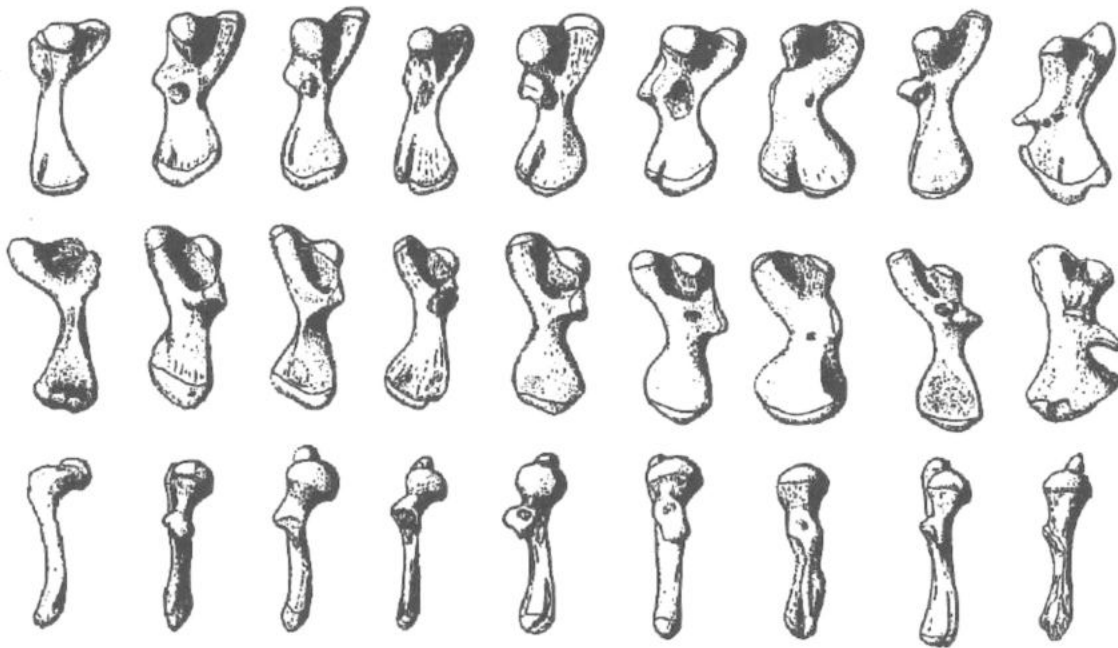


Figura 57. Humeri derechos de tortugas marinas. Renglón superior en vista dorsal, renglón intermedio en vista ventral y renglón inferior en vista anterior. De izquierda a derecha: (a) *Osteopygis*, (b) *Allopleuron*, (c) *Eochelone*, (d) *Caretta*, (e) *Desmatochelys*, (f) cf. *Chelosphargis*, (g) *Archelon*, (h) *Mesodermochelys*. Tomado de Hirayama (1994).



Figura 58. Humeri de tortugas marinas de La Misión. A UABC - FCM - 1621, (a) derecho, (b) izquierdo en vista dorsal. Fotografía Tomás Castelaso.

50. Contacto ulna - radio que muestra rugosidades distales (Hirayama, 1994).

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Se observan rugosidades pronunciadas en la zona del contacto ulna - radio.

Condición primitiva: Según el análisis de polaridad realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998), (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la condición primitiva para

quelonioidea es la ausencia de rugosidades en la porción del contacto ulna - radio (Anexo III, tabla VIII, caracter 74).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), esta característica se presenta en todos los quelónidos, sin haberse podido corroborar para los géneros *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Chelosphargis* y *Psephophorus*; el resto de las tortugas de la Familia Protostegidae y dermoquelídeos presentan la condición plesiomórfica del caracter (Anexo II, tabla VI, caracter 50). La propuesta de Hirayama (1998), coincide con la de (1994) Según se observa en los ulna del ejemplar UABC - FCM - 1621, los quelónidos de La Misión, presentan el estado derivado del caracter (Fig. 59; anexo IV, tabla IX, caracter 50).

Discusión: Hirayama (1994, 1998), indica que la unión del radio - ulna a través de rugosidades distales es una sinapomorfía para la Familia Cheloniidae (Fig. 12; fig. 14, nodo 2).

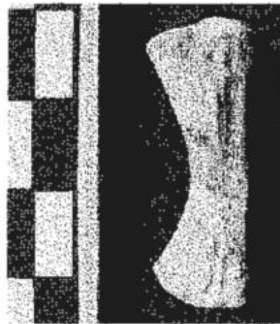


Figura 59. Ulna o cúbito derecho del espécimen UABC - FCM - 1621. Escala 3.5 cm. Fotografía Susy Sánchez.

51. Proción medial del radio que se torna hacia la cara anterior (Hirayama, 1994).

0 = ausente, 1 = presente, 2 = prominente.

Morfología: como lo describe el caracter.

Condición primitiva: Según el análisis de polaridad realizado con base en los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1988) (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es que no se presenta una desviación del eje del radio (Anexo III, tabla VIII, caracter 75).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), el eje del radio se desvía característicamente en las tortugas de la Familia Protostegidae, siendo evidente en

Santanachelys, *Notochelone* y *Desmatochelys* y prominente en *Protostega* y *Archelon*; el caracter no pudo corroborarse para *Rhinochelys*, *Chelosphargis*, *Psephophorus* y *Argillochelys* (anexo II, tabla V, caracter 51). La propuesta de Hirayama (1998), difiere con la de (1994) en que asigna solo dos estados de caracter y por lo tanto, *Protostega* presenta un estado derivado (1) del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 75). No se cuenta con ningún radio de tortugas marinas de La Misión, por lo tanto, el caracter se codifica como un dato perdido (anexo IV, tabla IX, caracter 51).

Discusión: Hirayama (1994, 1998), considera que esta característica es una sinapomorfía para la Familia Protostegidae (Figs. 12 y 14, nodo 5).

52. Proceso lateral del pubis prominente, proyectándose anteriormente más allá de la porción medial del pubis (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Como se describe en el caracter.

Condición primitiva: Según el análisis de polaridad realizado con base en los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998), la condición primitiva para quelonioidea es un proceso lateral del pubis o proceso pectineal pequeño (Anexo III, tabla VIII, caracter 62).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), este rasgo se presenta en *Santanachelys*, *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Dermochelys* y no pudo corroborarse para *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Desmatochelys*, *Corsochelys* y *Psephophorus*; todos los quelónidos presentan la condición plesiomórfica del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 52). La codificación de Hirayama (1998) para este caracter coincide con la de Hirayama (1994), añadiendo que *Desmatochelys* presenta el estado derivado del caracter y *Corsochelys* el primitivo (Anexo II, tabla V, caracter 62). No se han colectado fósiles del pubis de quelónidos de La Misión, por lo que este caracter se codifica como dato perdido (anexo II, tabla VI, caracter 52).

Discusión: Este caracter no es mencionado como un caracter sinapomórfico en nivel familia por Hirayama (1994). Hirayama (1998) lo considera como una sinapomorfía para Protostegidae (Fig. 14, nodo 5). En el presente análisis se considerarán las correcciones de Hirayama (1998), con respecto a los estados del caracter en *Desmatochelys* y *Corsochelys* (Anexo IV, Tabla IX, caracter 52).

53. Foramen obturador largo y confluyente (Hirayama, 1994, 1998). 0 = largo y confluyente, 1 = pequeño a moderado, subdividido por el contacto pubis/ischium.

Morfología: El foramen obturador es una apertura situada entre el pubis y el ischium en la cintura pélvica.

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con las series de transformación (anexo II, tabla V) e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es un foramen obturador largo y confluyente (Anexo III, tabla VIII, caracter 63).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que un foramen obturador confluyente se presenta en *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys* y no pudo corroborar la condición del caracter para los géneros *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Psephophorus*; el género *Erquelinnesia* y el resto de los dermoquelioideos presentan el foramen obturador subdividido (Anexo II, tabla VI, caracter 53). Hirayama (1998), sostiene la distribución del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 63), confirmando el estado de caracter derivado por *Corsochelys*; así mismo, la codificación que presenta Hirayama (1998) es inversa a la de (1994).

Discusión: Hirayama (1994), propone este caracter como una sinapomorfía para la Familia Cheloniidae. Hirayama (1998), considera que un foramen obturador pequeño y subdividido es una sinapomorfía para la superfamilia Dermochelyioidea (Fig. 10, nodo 3). La codificación de este caracter es inversa en las publicaciones de Hirayama (1994) y (1998), por lo tanto, sitúa el cambio del caracter como sinapomórfico en una posición diferente del cladograma (para Cheloniidae en (1994) y para Dermochelyioidea en (1998)). Para el presente análisis se considerará la corrección del estado de caracter propuesta por Hirayama (1998) para *Corsochelys* y se seguirá la codificación propuesta en esta publicación, según indican los resultados del análisis de polaridad (Anexo IV, tabla IX, caracter 53).

54. Proceso lateral del ischium (Hirayama, 1994, 1998). 0 = presente, 1 = reducido, 2 = rudimentario o perdido.

Morfología: El ischium presenta un proceso lateral medial inferior. Según Hirayama (1998), cuando el proceso lateral es prominente, éste se extiende lateralmente y que es tan

ancho como la totalidad del ischium. Este proceso puede presentarse pequeño o incluso perderse.

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la presencia de un proceso lateral del ischium prominente (anexo III, tabla VIII, caracter 64).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la reducción del proceso lateral del ischium se observa (1) en *Puppigerus*, *Syllomus*, *Natator*, *Santanachelys* y *Desmatochelys* y es prominente (2) para *Allopleuron*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Psephophorus* y *Dermochelys*; este dato no pudo corroborarse para *Eochelone*, *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Psephophorus* y se presenta en su forma plesiomórfica en *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis* y *Erquelinnesia* (Anexo II, tabla VI, caracter 54). Parham y Fastovsky (1997) asignan solo dos estados de caracter e indican que la condición derivada se presenta en *Syllomus* y todos los quelónidos actuales. No se cuenta con ningún ischium de tortugas marinas en los materiales colectados de La Misión, por lo que el caracter fue codificado como dato ausente para *Mesocheloni* nov. gen. (Anexo IV, tabla IX, caracter 54). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994), con excepción de *Santanachelys*, género para el cual indica no haber podido corroborar el dato (Anexo II, tabla V, caracter 64) y aun que registra tres diferentes estados del caracter, no asigna a ningún género el estado más derivado.

Discusión: Hirayama (1998), indica que la presencia de un proceso lateral del ischium reducido es una sinapomorfía para *Dermochelyoidea* (fig. 10, nodo 3).

55. Lámina del ilium con curvatura medial (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Con lámina se refiere a la porción ancha y aplanada del ilium, misma que puede presentar una curvatura medial.

Condición primitiva: Ausencia de la curvatura medial de la lámina del ilium; ésta se presenta recta (Hirayama y Chitoku, 1996).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), esta característica solo se presenta en *Mesodermochelys* y no se pudo corroborar para *Argillochelys*, *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis* y *Psephophorus*, el resto de las tortugas del Microorden

Chelonioidea presentan el caracter en su condición primitiva. Este caracter se codificó como un dato perdido para los quelónidos de La Misión, ya que no se cuenta con este elemento óseo entre el material colectado (Anexo II, tabla VI, caracter 55).

Discusión: Hirayama y Chitoku (1996), indican que este caracter es una autapomorfía para *Mesodermochelys*.

56. Cintura pélvica larga que prácticamente toca los coracoides (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El pubis presenta un desarrollo prominente, teniendo lugar un ensanchamiento y alargamiento que se proyecta hacia la porción anterior disminuyendo así el espacio entre los huesos púbicos y el coracoides (Fig. 54).

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia de una cintura pélvica que prácticamente está en contacto con los coracoides (anexo III, tabla VIII, caracter 65).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que una cintura pélvica prácticamente en contacto con los coracoides se presenta en los géneros *Protostega* y *Archelon* y que no pudo corroborarse para *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Psephophorus*; el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea corresponden a la condición ancestral del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 56). Este dato se codifica como un dato perdido para los quelónidos de La Misión, ya que no se cuenta con los elementos óseos que permitan corroborarlo (Anexo IV, tabla IX, caracter 56). Hirayama (1998), confirma que para los géneros *Notochelone* y *Chelosphargis* no se presenta una cintura pélvica larga y sostiene el resto de la distribución del caracter (Anexo II, tabla V, caracter 65).

Discusión: Este caracter representa una sinapomorfía para la Subfamilia Protosteginae (Figura 10, nodo D14), propuesto por Zangerl (1953) y Gaffney y Meylan (1988), propuesta con la que concuerda Hirayama (1994), sin proponer un taxon en particular. Ninguno de los autores anteriores proponen este caracter como sinapomórfico en nivel subfamilia.

En el presente análisis se añadirán las correcciones de Hirayama (1998) sobre considerar a *Notochelone* y *Chelosphargis* con el estado primitivo de este caracter.

57. **Trocantes femorales** (Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998; Parham y Fastovsky 1997).

0 = separados por la fosa intertrocantérica, 1 = separados por una depresión ligera, 2 = unidos por un puente óseo.

Morfología: En vista ventral o la porción posterior del fémur, se observan formas diferentes de conexión de los trocantes: en las tortugas de la Familia Cheloniidae fósiles los trocantes se separan por una depresión profunda conocida como fossa intertrocantérica, y en las tortugas de la Familia Cheloniidae actuales, se presenta una fusión de los trocantes, formando un proceso largo opuesto al caput femoris (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988) (Fig. 60).

Condición primitiva: La separación de los trocantes por una depresión profunda en el lado posterior del fémur ocurre en las tortugas de la Familia Cheloniidae fósiles y también en tortugas de agua dulce (e.g., *Chelydra*; fig. 60), por lo que esta es la condición primitiva para quelonioidea (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988). Esta misma desición de polaridad se observa según el análisis de comparación extragrupo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V y Fig. 14; anexo III, tabla VIII, caracter 79).

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), consideran que la fusión de los trocantes se presenta en todos los dermoquelioideos (*Protostega*, *Archelon*, *Calcarichelys*, *Chelosphargis*, *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys*). Hirayama (1994), indica que la condición derivada del caracter corresponde a los géneros *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta*, *Lepidochelys*, *Santanachelys*, *Desmatochelys*, *Protostega*, *Archelon*, *Mesodermochelys*, *Eosphargis* y *Dermochelys*, sin haber corroborado este rasgo morfológico en los géneros *Argillochelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Psephophorus*; el resto de las tortugas de la Familia Cheloniidae presentan la condición plesiomórfica del caracter. Parham y Fastovsky (1997), proponen tres estados para este caracter, de acuerdo con lo propuesto por Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), indicando que *Syllomus* y *Natator* se encuentran en una condición intermedia con respecto a las tortugas del Microorden Chelonioidea del Cretácico y Paleógeno y los quelonines; ésta es la condición que se asignará también a los elementos femorales del ejemplar UABC - FCM - 1621 y 2430 (Anexo IV, tabla IX, caracter 57 y anexo n, catálogo; fig. n, foto femora). Hirayama (1998), indica que también el género *Puppigerus* y *Corsochelys* presentan la condición derivada del

caracter e indica no haber podido corroborar el dato en *Santianachelys* (Anexo 1, tabla II, caracter 79); el resto concuerda con su propuesta de (1994).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1998), consideran que la fusión de los trocantes es una sinapomorfía para la Epifamilia Dermochelyoidae (Fig. 10, nodo D11; fig. 14, nodo 3). La propuesta de Hirayama (1998), indica que *Puppigerus* es el único quelónido fósil que presenta la condición derivada del caracter. La propuesta de *Corsochelys* como un género que presenta la condición derivada del caracter debiera entonces sustentar éste como un caracter sinapomórfico para Dermochelyidae, aun que su amplia distribución en Cheloniidae y Protostegidae, reducen la homoplasia de este caracter.

En el presente análisis se considerarán las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), sobre considerar a los géneros *Chelosphargis* y *Psephophorus* como poseedores del estado derivado del caracter y la propuesta de Hirayama (1998) que considera a *Corsochelys* con este caracter en su estado derivado (Anexo IV, tabla IX, caracter 57). Así mismo, se considerará la polaridad de Parham y Fastovsky (1997), en donde consideran tres estados de caracter para quelónidos, por lo que, al desconocer si la morfología de *Puppigerus* es más semejante a *Syllomus* y *Natator* o a las tortugas de la Familia Cheloniidae actuales, el caracter se codificará como un dato no corroborado en *Puppigerus*.

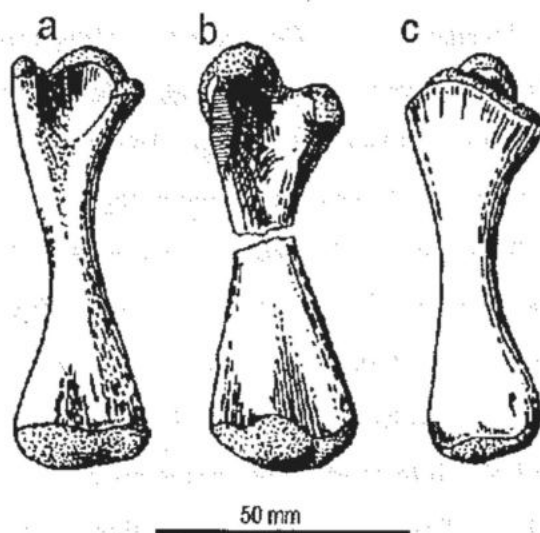


Figura 60. Femora derechos de: (a) *Chelydra*, (b) *Toxochelys*, (c) *Lepidochelys*. Tomado de Zangerl (1953).

58. Trocante mayor del fémur *vs* caput femoris (Hirayama, 1994). 0 = trocante mayor del fémur a la misma altura que el caput femoris, 1 = trocante mayor del fémur mucho más grande que el caput femoris.

Morfología: El trocante mayor del fémur se presenta más elevado que el caput femoris.

Condición primitiva: El trocante mayor del femur se presenta a la misma altura que el caput femoris.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), este caracter se presenta en su estado apomórfico solo para los géneros *Syllomus* y *Natator* (Anexo II, tabla VI, caracter 58, 61). Según se observa en los elementos femorales del ejemplar UABC - FCM - 1621, las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión presentan el trocante mayor a la misma altura que el caput femoris (62), por lo que se le codifica con la condición plesiomórfica del caracter (anexo IV, tabla IX, caracter 58).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran que, así como el caracter 57, la presencia de un trocante mayor más grande que el caput femoris es una sinapomorfía para la Epifamilia Dermochelyoidea (Fig. 10, nodo D11). Hirayama (1994) coincide con la propuesta de Gaffney y Meylan (1988), sobre la relación mas cercana entre protostegidos y dermoquélidos que con el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea, sin embargo, no asigna ningún nivel taxonómico a esta relación (Fig. 12). Particularmente, la morfología de los trocantes femorales relaciona al actual género *Natator* con el fósil *Syllomus*, como se observa en el cladograma presentado por Hirayama (1994) (Fig. 12).

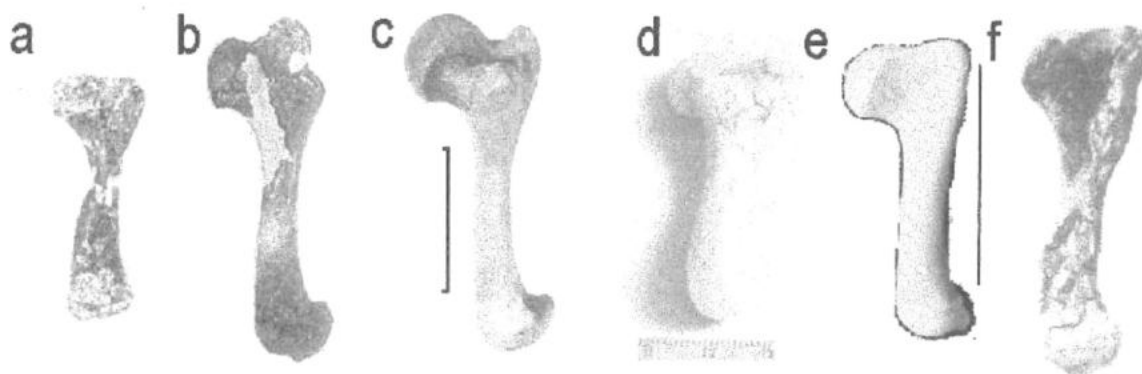


Figura 61. Femora de quelonioideos. (a) *Puppigerus* (fémur izquierdo, X 1½ Moody, 1974), (b) *Syllomus* (Femur derecho, vista anterior, caput a la izq., trocante menor a la derecha y mayor hacia atrás, escala X 0.66. Weems, 1974), (c) *Natator* (Fémur derecho en vista anterior, escala 50 mm. Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988), (d) espécimen UABC - FCM - 1621. (Fotografía Francisco Aranda), (e) *Chelonia* (especimen UABC - FCM - AC - 03; Escala 50 mm; Fotografía Susy Sánchez), (f) *Protostega* (fémur derecho, no a escala, Zangerl, 1953).

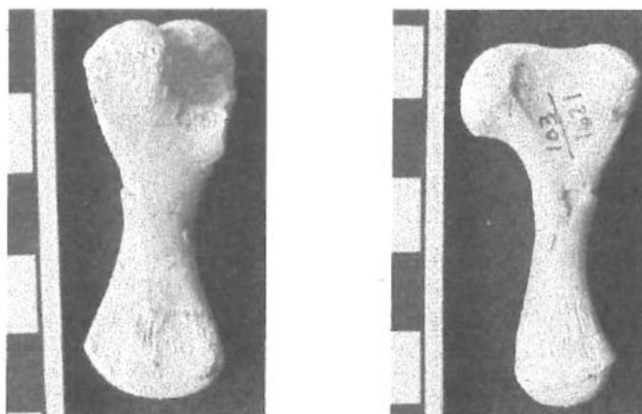


Figura 62. Femur izquierdo del espécimen UABC-FCM-1621. (a) vista ventral, (b) vista lateral. Fotografías Susy Sánchez.

59. Fosa tibial (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = pronunciado.

Morfología: El hueso tibial muestra una fosa o cicatriz de forma elongada en la cara ventromedial, localizada en el extremo distal de la mitad proximal del hueso, debido al agarre de los tendones de los músculos pubotibialis y flexortibialis internus (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988).

Condición primitiva: La condición plesiomórfica es la presencia de rugosidades ligeras que evidencian la zona de agarre de los músculos pubotibialis y flexortibialis internus.

Distribución taxonómica: Zangerl (1980), indica su presencia en *Oligochelone* y *Eochelone*. Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988) indican que esta fosa se presenta en los géneros *Corsochelys*, *Desmatochelys* y *Allopleuron*. Según Hirayama (1994), la fosa tibial se presenta en *Syllomus* y *Natator* y se pronuncia en *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea no presentan esta fosa y el carácter no pudo corroborarse para *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Chelosphargis* (Anexo II, tabla VI, carácter 59). Parham y Fastovsky (1997), concuerdan con la distribución del carácter propuesta por Hirayama (1994), pero asignan solo dos estados al carácter. Según muestran los elementos tibiales UABC - FCM - 2562 y 2563, las tortugas del Microorden Chelonioidea de La Misión presentan una fosa tibial similar a la de *Chelonia* (Fig. 63), por lo que el carácter se codificó en condición primitiva (0), sin alcanzar el grado de diferenciación de *Eochelone* o *Natator* (Fig. 63).

Discusión: Zangerl (1980) y Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), mencionan que las tortugas del Microorden Chelonioidea del terciario medio y temprano poseen una depresión tibial muy pronunciada, misma que se suaviza en *Natator* y aún más en las tortugas del Microorden Chelonioidea recientes, y en las tortugas del Microorden Chelonioidea del Cretácico no hay evidencia de la zona de agarre de los músculos mencionados. Zangerl (1980), indica que el grado en que esta cicatriz se pronuncia, puede relacionarse con el desarrollo de los músculos y por lo tanto, en el uso peculiar de las aletas traseras. Gaffney y Meylan (1988), no consideran este carácter entre los rasgos sinapomórficos enlistados en su propuesta.

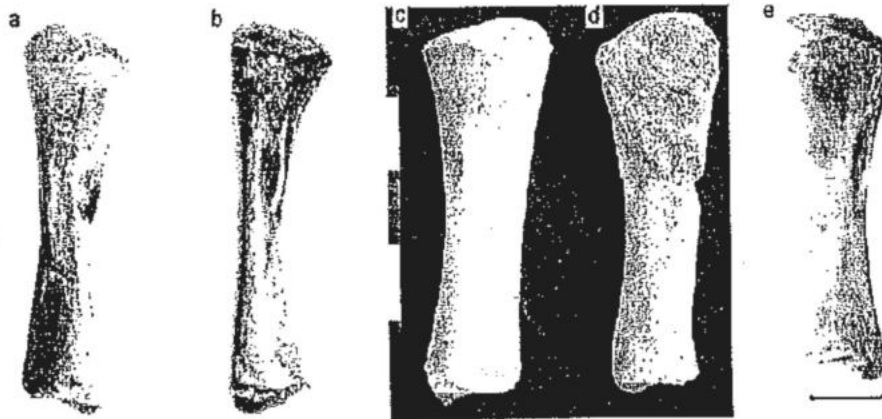


Figura 63. Tibiae de quelónidos, mostrando la cicatriz de agarre de los tendones de los músculos flexortibialis internus y pubotibialis. (a) *Eochelone*; (b) *Oligochelone* (a y b Tomados de Zangerl, 1980, no a escala); (c) *Chelonia* (Especimen UABC-FCM-AC-003; fotografía Francisco Aranda; escala 30 mm.); (d) *Cheloniidae* nov gen et sp. (UABC - FCM - 2562; fotografía Francisco Aranda; escala 30 mm.); (e) *Natator* (Tomado de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson, 1988; escala 20 mm).

CAPARAZÓN

60. Surcos de escudos dermales en la concha (Hirayama, 1994, 1998). 0 = surcos de escudos presentes, 1 = surcos de escudos ausentes o rudimentarios.

Morfología: Cuando los caparazones de las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan escudos dermales, estos marcan los huesos con surcos que son una evidencia del patron que los escudos presentaron en vida.

Condición primitiva: Según muestra el análisis de polaridad para grupo externo realizado con los datos y la hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la presencia de surcos de escudos dermales en el caparazón es la condición ancestral para quelonioidea (Anexo III, tabla VIII, caracter 80).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), todos las tortugas de la Familia Cheloniidae, excepto *Allopleuron*, presentan surcos en el caparazón, al igual que todos las tortugas de la Familia Protostegidae, excepto *Protostega* y *Archelon*. Ningún

Dermoquelídeo presenta evidencias de surcos de escudos dermales en el caparazón; Hirayama (1998), sostiene la misma distribución del carácter (Anexo II, tabla VI, carácter 60 y tabla V, carácter 80). Según se observa en las placas costales, marginales y neurales de los especímenes UABC - FCM - 1620, 1621 y todos los topotipos (UABC - FCM - 2461 al 2587), las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión presentan surcos de escudos dermales en el caparazón, por lo que se codifican con la condición primitiva del carácter (0) (Fig. 64 y 65). Las plaquetas del caparazón de las tortugas de la Familia Dermochelyidae de La Misión (UABC - FCM - 2506 al 2509), no muestran evidencias de surcos de escudos dermales (Figs. 21 y 28, sección de Colección de tortugas marinas de la Mesa La Misión), sin embargo, este taxa no se incluye en el análisis filogenético ya que se cuenta con un número reducido de piezas fósiles.

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), no consideran este carácter en su análisis; Hirayama (1994), no propone este carácter como sinapomórfico y en (1998), indica que la pérdida de surcos de escudos en el caparazón, o su presencia en forma rudimentaria, son una sinapomorfía para la Familia Dermochelyidae (fig. 14, nodo 4).



Figura 64. Reconstrucción del caparazón del Cheloniidae gen et sp nov. espécimen UABC-FCM-1621, colectado en la localidad 103-G. Escala 10 cm. Fotografía Susy Sánchez.

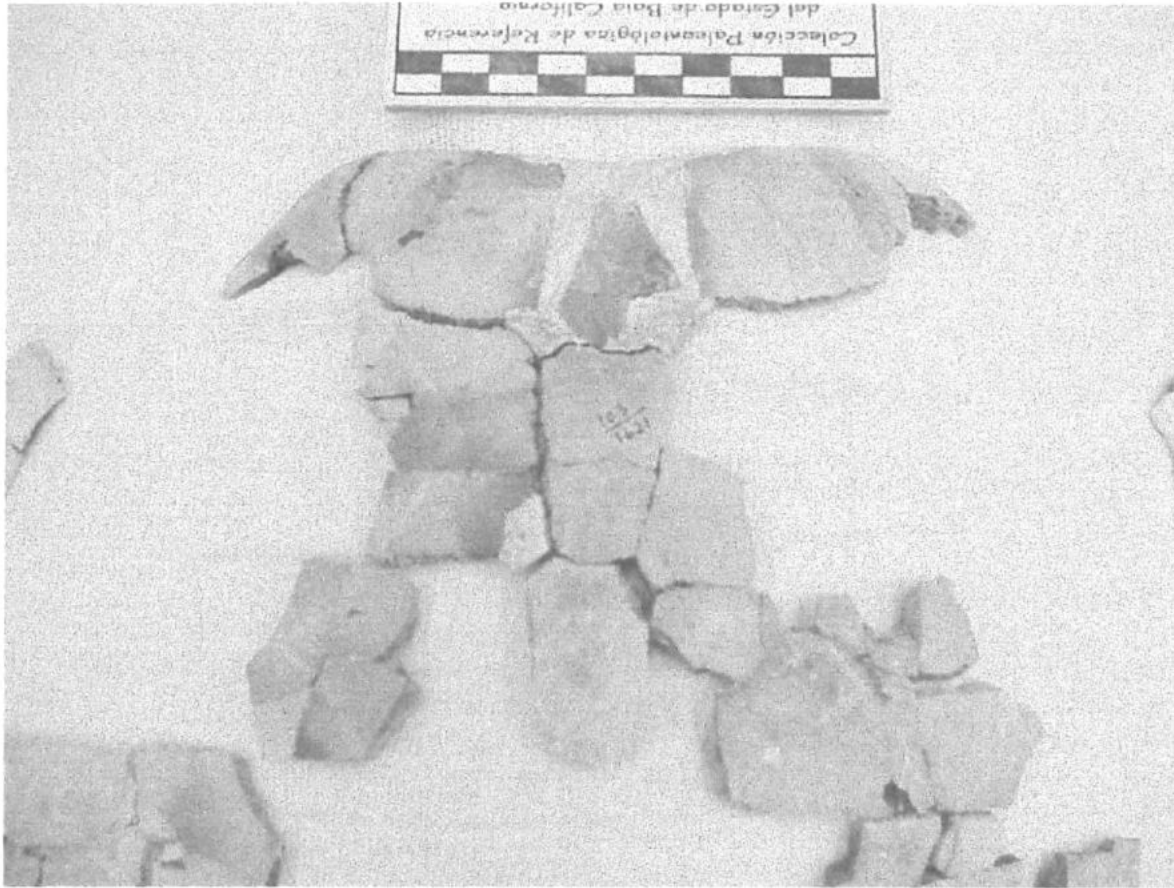


Figura 65. Porción anterior del caparazón de espécimen UABC - FCM - 1621. Fotografía Susy Sánchez.

61. Emarginación anterior de la placa nuchal (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: La placa nuchal presenta una emarginación anterior cubriendo la zona cervical.

Condición primitiva: La ausencia de la emarginación anterior de la placa nuchal es la condición ancestral para quelonioidea.

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que la condición derivada de este caracter se presenta en *Allopleuron* y *Eosphargis* y que no se pudo corroborar para *Syllomus*, *Rhinochelys* y *Chelosphargis*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea no presentan la emarginación anterior de la placa nuchal (Anexo II, tabla VI, caracter 61). La placa nuchal de espécimen UABC - FCM - 1621, no presenta la emarginación anterior, por lo que el caracter se codifica como primitivo (0) (Anexo IV, tabla IX, caracter 61; Fig. 66)

Discusión: Este carácter no se contempla entre las sinapomorfías enlistadas por Gaffney y Meylan (1988), ni en el estudio de Hirayama (1998) y no genera ninguna agrupación en particular para los géneros que presentan el estado derivado del carácter, por lo que se asume que esta condición se desarrolló de manera independiente para cada género.

62. Nucal con una protuberancia ventral (Gaffney y Meylan, 1988, Hirayama 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: La presencia de la protuberancia ventral en la placa neural es producto de la fusión de la octava vértebra cervical a esta placa (Hirayama, 1994).

Condición primitiva: La ausencia de la protuberancia ventral en la placa neural es la condición ancestral para quelonioidea.

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988), indican que este rasgo ocurre en *Toxochelys* y se distribuye de manera extensiva en todos los grupos de tortugas marinas como una condición apomórfica, aun que en algunos géneros como *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Allopleuron*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* está ausente (condición primitiva) o pobremente desarrollado (condición derivada). Hirayama (1994) indica que el estado primitivo de este carácter corresponde a los géneros *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Allopleuron*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* y no pudo determinar su estado para los géneros *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Chelosphargis*; el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea, incluyendo *Toxochelys*, muestra la protuberancia ventral en la placa nucal (Anexo II, tabla VI, carácter 62). Parham y Fastovsky (1997), indican que la ausencia de la protuberancia es un carácter derivado único para *Osteopygis* y *Erquelinnesia* entre las tortugas de la Familia Cheloniidae. El espécimen UABC - FCM - 1620, muestra la protuberancia ventral de la placa nucal, por lo que se le codificó con el estado derivado del carácter (Fig. 66).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), indican que la presencia de la protuberancia ventral en la placa nucal puede considerarse como una sinapomorfía que une a *Toxochelys* con el resto de las tortugas marinas. Este carácter se relaciona con la capacidad retráctil del cuello, la cual es característicamente menor en las tortugas del Microorden Chelonioidea en comparación con otros grupos de testudineos (Gaffney y Meylan, 1988).

En el presente análisis se utilizará la codificación de Hirayama (1994), dadas las discrepancias entre las consideraciones de los autores.

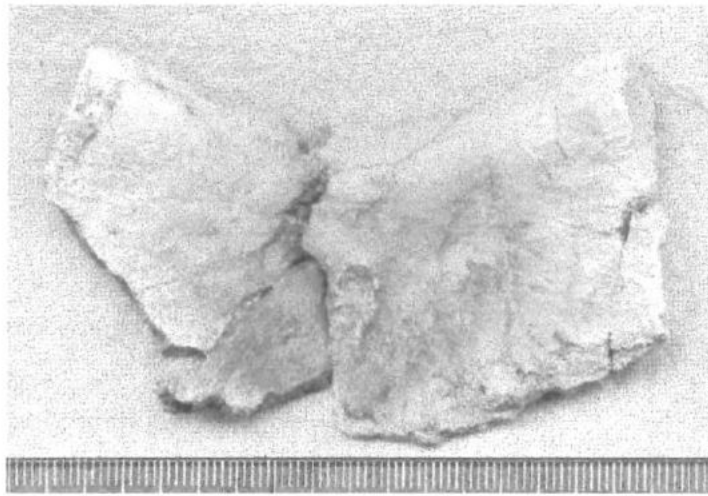


Figura 66. Vista ventral de la placa nupal del espécimen UABC-FCM-1620. Escala 93 mm. Obsérvese la protuberancia. Fotografía Francisco Aranda.

63. Engrosamiento de las placas neurales que presentan quillas distribuidas simétricamente a cada lado del caparazón (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: como lo describe el caracter.

Condición primitiva: Según muestra el análisis de polaridad para grupo externo realizado con los datos y la hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la presencia de placas neurales relativamente delgadas carentes de quillas corresponden a la condición ancestral para quelonioidea (Anexo III, tabla VIII, caracter 84).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), las placas neurales engrosadas y con quillas se presentan en los géneros *Ctenochelys* y *Allopleuron*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan la condición primitiva del caracter (Anexo II, tabla VI, caracter 63), al igual que sucede con las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión (Fig. 64 y 65). Hirayama (1998), indica que *Santanachelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis* y *Protostega* también presentan engrosamiento y quillas en las placas neurales (Anexo II, tabla V, caracter 84).

Discusión: Este carácter no es considerado por Gaffney y Meylan (1988) y por su distribución, no es diagnóstico en la filogenia de las tortugas del Microorden Chelonioidea, al igual que sucede con la mayoría de los caracteres de la concha, ya que Hirayama (1994), no menciona ninguno de estos entre las sinapomorfías que conforman la diagnosis de ninguna familia de quelonioideos. Hirayama (1998), indica que el engrosamiento de las placas neurales con quillas mediales corresponde a una sinapomorfía para la Familia Protostegidae (Fig. 14, nodo 5).

En el presente análisis se considerarán las adiciones de Hirayama (1988), sobre asignar a *Santanachelys*, *Notochelone*, *Chelosphargis* y *Protostega* el estado derivado del carácter. Para el caso del análisis exclusivo para la familia Cheloniidae excluyendo a *Allopleuron*, este carácter se vuelve autapomórfico para *Ctenochelys* y debe ser excluido.

64. Elementos epineurales quillados (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Los elementos epineurales son estructuras óseas preservables e identificables que ornamentaban con quillas el caparazón.

Condición primitiva: La ausencia de los elementos epineurales la condición ancestral para quelonioidea.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), los elementos epineurales se presentaban solo en *Ctenochelys* (Anexo II, tabla VI, carácter 64). No se ha colectado ningún elemento epineural entre los fósiles de quelonioideos de La Misión, por lo que se asume que esta herpetofauna carecía de dichos ornamentos, según lo anterior, se asigna la condición ancestral (0) de este carácter a las tortugas del Microorden Chelonioidea de La Misión (anexo IV, tabla IX, carácter 64).

Discusión: Este carácter es un rasgo autapomórfico de *Ctenochelys*.

65. Elementos neurales reducidos (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = neurales séptima y octava reducidas o perdidas; 2 = neurales completamente perdidas.

Morfología: La reducción de las placas neurales se evidencia una disminución del número de elementos neurales.

Condición primitiva: Según el resultado del análisis de polaridad realizado con base en los caracteres e hipótesis filogenética propuestos por Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig.

14), la condición ancestral para quelonioidea es la ausencia de la reducción de los elementos neurales (Anexo III, tabla VIII, caracter 87).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la reducción de los elementos neurales es un rasgo morfológico presente en *Mesodermochelys*. El resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea no presentan esta condición, por lo que se registran con la condición primitiva del caracter, al igual que sucede con las tortugas del Microorden Chelonioidea de La Misión (Anexo II, tabla VI, caracter 65). Hirayama (1998), asigna a *Mesodermochelys* como una reducción o pérdida de las séptima y octava neurales (1) y a *Dermochelys* como una pérdida total de los elementos neurales (2); (Anexo II, tabla V, caracter 87).

Discusión: En el presente análisis se integrarán las correcciones de Hirayama (1998) sobre considerar a *Mesodermochelys* (1) y a *Dermochelys* (2); (Anexo IV, tabla IX, caracter 65).

66. Reducción de la osificación pleural (Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = desarrolladas con longitud mayor a la mitad del caparazón, 2 = muy reducidas o rudimentarias, 3 = ausentes.

Morfología: Entre la diversidad de formas del caparazón de las tortugas marinas, sobresale la reducción de los elementos óseos pleurales, misma que se relaciona con el grado de fontanelización del caracter. Cuando la reducción de las placas costales se presenta, ésta puede dar lugar a fontanelas que se extienden en la mitad exterior a cada lado del caparazón, fontanelas que inician desde la porción neural del caparazón o, como es el caso de las tortugas de la Familia Dermochelyidae del neogeno, los cuales carecen totalmente de elementos óseos pleurales (Fig. 67).

Condición primitiva: Según muestra el análisis de polaridad para grupo externo realizado con los datos y la hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (Anexo II, tabla V; Fig. 14), la presencia de placas pleurales bien desarrolladas en el caparazón es la condición ancestral para quelonioidea (Anexo III, tabla VIII, caracter 89).

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), indica que *Allopleuron*, *Desmatochelys* y *Corsochelys* presentan las placas costales desarrolladas hasta la mitad del caparazón (1), que los géneros *Protostega*, *Archelon* y *Eophargis* muestran placas pleurales muy reducidas (2) y que estas no se presentan en *Psephophorus* y *Mesodermochelys* (3); el resto de las tortugas del Microorden Chelonioidea, presentan placas pleurales bien desarrolladas; tal

es el caso de las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión, por lo que se codificaron con la condición plesiomórfica del carácter (0) (Anexo IV, tabla IX, carácter 66). Hirayama (1998), indica que *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Chelonia*, *Santanachelys*, *Notochelone*, *Desmatochelys*, *Chelosphargis*, *Corsochelys* y *Mesodermochelys* presentan reducción de más de la mitad de las placas pleurales y que *Protostega* y *Dermochelys* las presentan rudimentarias o ausentes.

Discusión: Este carácter se refiere al grado de fontanelización en el caparazón y resalta también la diferente estructura ósea del caparazón de *Psephophorus* y *Dermochelys*, la cual es considerada por Gaffney y Meylan (1988), como una sinapomorfía para el taxon formado por estos dos géneros (Fig. 10, nodo D16). Hirayama (1998), codifica de manera diferente este carácter con respecto a su codificación de (1994), por lo que hace diferentes agrupaciones en ambas propuestas. Para el caso de (1998), codifica como primitiva la ausencia total de fontanelas (*Osteopygis*) y derivada en primer grado la osificación en más de la mitad de la longitud de las placas pleurales (*Chelonia*); considerando en (1994) ambas variaciones morfológicas como el estado primitivo del carácter. Hirayama (1998), considera a *Desmatochelys* y *Chelonia* como derivados en un mismo grado y en su propuesta de (1994) consideraba que *Desmatochelys* presentaba el carácter en una forma más derivada que *Chelonia*. Por último, el caso de *Protostega* y *Dermochelys*, géneros que en su propuesta de (1998), considera igualmente derivados, en (1994), considera a *Dermochelys* en el más alto grado de derivación del carácter, ya que éste, junto con *Psephophorus*, presenta una estructura ósea en el caparazón totalmente diferente al resto de las tortugas marinas. Según lo anterior y de acuerdo con Gaffney y Meylan (1988), quienes consideran que la posesión común de un mosaico de osificaciones epitcales es una sinapomorfía para *Psephophorus* y *Dermochelys* (fig. 10, nodo D16), debe diferenciarse de manera independiente el estado derivado que estos géneros presentan en el tipo de osificación pleural (fig.67).

En el presente análisis se considerará la codificación de Hirayama (1994).

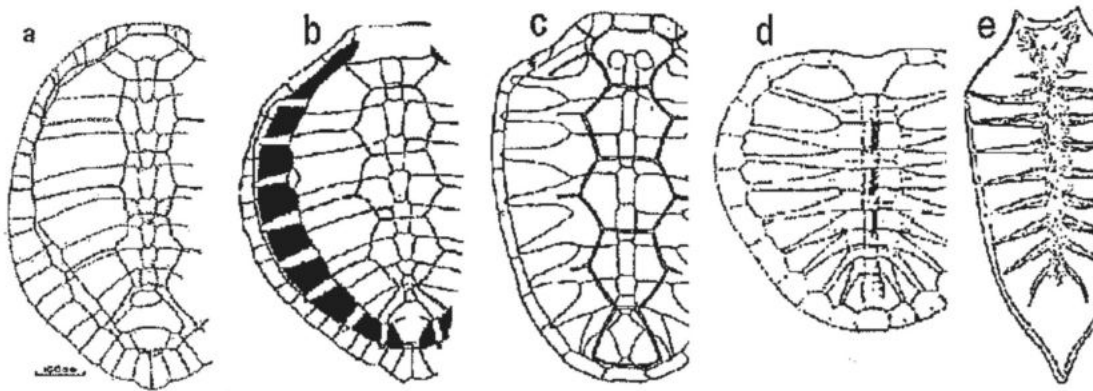


Figura 67. Formas de osificación de los elementos pleurales del caparazón. (a) *Osteopygis*, (b) *Chelonia*, (c) *Desmatochelys*, (d) *Protostega*, (e) *Dermochelys*. Tomado de Zangerl (1953), Zangerl y Turnbull (1955), Zangerl y Sloan (1960), Zangerl (1953) y Mlynarsky (1976), respectivamente. Figuras no a escala.

67. Osificación epitecal del caparazón (Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994).

0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: El caparazón puede ser conformado por placas pleurales o un mosaico de placas epitecales óseas.

Condición primitiva: El caparazón está conformado por placas pleurales como una modificación de las costillas.

Distribución taxonómica: Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994), coinciden en indicar que un patrón de placas epitecales óseas se presenta como un carácter derivado único de *Psephophorus* y *Dermochelys* (anexo 1, tabla III, carácter 67). Las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión presentan placas óseas en el caparazón, por lo que se codificaron con la condición plesiomórfica de este carácter. Se han colectado placas epitecales óseas de dermoquelídeos (Fig. 21 y 28) que no se integraron en el análisis, pues estas y un húmero son los únicos elementos con que se cuenta de este taxon.

Discusión: Gaffney y Meylan (1988), proponen la presencia de placas epitecales en el caparazón como una sinapomorfía para un taxon sin nombre formado por *Psephophorus* y *Dermochelys* (Fig. 10, nodo D16). Hirayama (1994), coincide con esta propuesta al considerar estos géneros como géneros más cercanamente relacionados entre sí que con

cualquier otro género de dermoquelídeos o quelonioideos (Fig. 12). Hirayama (1998), no considera al género *Psephophorus* en su análisis.

68. Pérdida de los elementos óseos del caparazón (Hirayama, 1994). 0 = elementos óseos bien desarrollados, 1 = reducción o pérdida de los elementos óseos del caparazón.

Morfología: Ya que el caparazón de algunos dermoquelídeos se conforma por un mosaico de placas epitenciales, son considerados como una pérdida de elementos óseos en el caparazón.

Condición primitiva: El caparazón está formado por placas óseas bien desarrolladas y presenta placas periferales.

Distribución taxonómica: Hirayama (1994), asigna este carácter a *Psephophorus* y *Dermochelys* como únicos géneros que lo presentan en su forma derivada (Anexo II, tabla VI, carácter 68). Este carácter fue codificado para las tortugas del Microorden Chelonioidea de La Misión en su estado primitivo (0) (Anexo IV, tabla IX, carácter 68).

Discusión: Este carácter reafirma la diferencia en las estructuras óseas del caparazón de las tortugas del Microorden Chelonioidea y el taxon formado por *Psephophorus* y *Dermochelys*.

69. Serración medial de las placas periferales (Hirayama, 1994) 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Las placas periferales presentan una ondulación prominente en la porción medial, en el borde de contacto con las costillas (Hirayama y Chitoku, 1996).

Condición primitiva: Margen regular de las placas periferales.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994) e Hirayama y Chitoku (1996), la serración medial de las placas periferales es un carácter derivado único de *Mesodermochelys* (anexo II, tabla VI, carácter 69).

Discusión: Este carácter no es considerado en Hirayama (1998) y no se considera por Gaffney y Meylan (1988), ya que no se integra el género *Mesodermochelys* en el análisis. Hirayama y Chitoku (1996), indican que la serración medial de las placas periferales es una autapomorfía para *Mesodermochelys*.

70. Elementos marginales adicionales (Zangerl, 1958; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994; Parham y Fastovsky 1997). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Por lo regular, los caparazones de tortugas presentan 11 placas marginales; de presentarse más elementos marginales, éstos se pueden considerar adicionales (Parham y Fastovsky (1997), Zangerl (1958) indica que pueden presentarse 12 placas marginales. De presentarse elementos óseos adicionales, estos darán lugar a la presencia de un mayor número de escudos córneos en el caparazón.

Condición primitiva: El número de placas marginales es menor que 12.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994) y Parham y Fastovsky (1997), la presencia de elementos marginales y periferales adicionales tiene lugar en los géneros *Caretta* y *Lepidochelys* (anexo II, tabla VI, caracter 70; fig. 68).

Discusión: Este caracter es una condición única de *Caretta* y *Lepidochelys* que los asocia como géneros más cercanos entre sí que con cualquier otro género de quelónidos (Fig. 12), esta asociación concuerda con la propuesta de Gray (1825), Zangerl y Turnbull (1955), Zangerl (1955) y Gaffney y Meylan (1988), de considerar a estos géneros como la Tribu Caretini (Gray 1825; como Caretidae) (Fig. n, caparazones y Fig. 10, nodo D9).

71. Subdivisión de las placas costales (Hirayama, 1994). 0 = ausente, 1 = presente

Morfología: Las placas costales se subdividen transversalmente para dar lugar a más placas costales; la subdivisión de las placas, se refleja en la presencia de un mayor número de escudos córneos pleurales o costales.

Condición primitiva: Se presentan ocho placas costales o pleurales y cuatro escudos pleurales.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), la subdivisión de elementos costales tiene lugar en los géneros *Lepidochelys* y *Caretta* (Anexo II, tabla VI, caracter 71). Zangerl (1958), Gaffney y Meylan (1988), consideran este caracter en términos de los escudos pleurales, que para estos géneros pueden corresponder a cinco o más, producto de la subdivisión de las placas costales (Fig. 68).

Discusión: Este caracter apoya la propuesta discutida en el caracter 70.

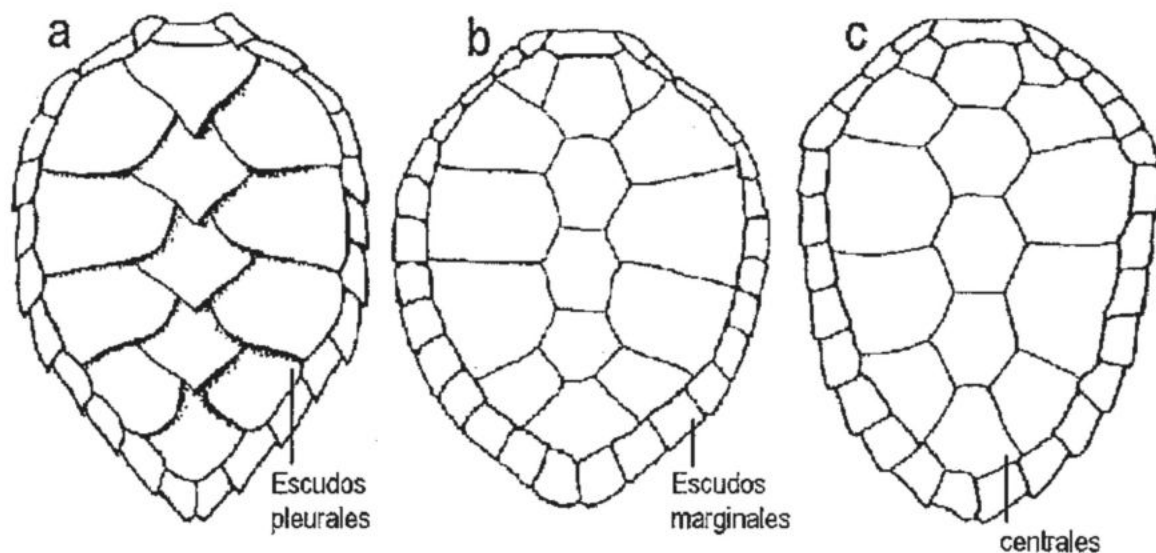


Figura 68. Caparazones en vista dorsal, mostrando el patrón de escudos córneos; *Eretmochelys* muestra la condición plesiomórfica del patrón de escudos córneos. (a) *Eretmochelys*, (b) *Lepidochelys*, (c) *Caretta*. Tomado de Márquez (1990).

PLASTRON

72. Plastron largo con puente relativamente ancho (Zangerl, 1958; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994; Parham y Fastovsky 1997). 0 = puente angosto, 1 = puente ancho, 2 = morfología diferente.

Morfología: El plastron de las tortugas de la Familia Cheloniidae más antiguos muestra un puente angosto, mismo que se ensancha para las formas del terciario y los actuales. Las tortugas de la Familia Protostegidae muestran en general un gran número de procesos plastrales y las tortugas de la Familia Dermochelyidae tienden a la reducción de los elementos óseos del plastron.

Condición primitiva: Puente relativamente angosto.

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis* y *Erquelinnesia* presentan un plastron angosto (1), *Allopleuron*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Caretta* y *Lepidochelys* muestran un puente ancho que puede presentar cierto grado de fontanelización central o lateral y las tortugas de la Familia Protostegidae y dermoquelídeos presentan una morfología variable,

ciertamente diferente a las tortugas de la Familia Cheloniidae (2) (Anexo II, tabla VI, caracter 72, fig. 54). Parham y Fastovsky (1997) concuerdan con la propuesta de Hirayama (1994). Las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión, presentan un plastron largo con puente ancho, cuya morfología es muy similar a la del género *Chelonia* (Fig. 69), por lo que se les codifica con la condición derivada del caracter (1) (Anexo IV, tabla IX, caracter 72) (Fig. 54).

Discusión: Gaffney y Meylan (1998), asignan este rasgo como una sinapomorfía de la Tribu Chelonini (Fig. 10, nodo D8), sin embargo indican que el caracter ocurre numerosas veces entre los chelonioideos.



Figura 69. Peto del espécimen UABC-FCM-1620. Vista ventral. Fotografía Francisco Aranda.

73. Plastron en forma de estrella (Zangerl 1953; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente, 2 = prominente.

Morfología: Hyoplastra e hypoplastra con numerosos procesos radiando a partir del centro en un patron estelado (Zangerl, 1953)

Condición primitiva: Según muestra el análisis de comparación para grupo externo realizado con la hipótesis filogenética y las series de transformación de Hirayama (1998) (fig. 14, anexo II, tabla V), la condición primitiva para quelonioidea es la ausencia de un plastron en forma de estrella (anexo III, tabla VIII, caracter 96).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), los géneros *Santanachelys*, *Rhinochelys*, *Notochelone* y *Chelosphargis* presentan los huesos del puente plastral en forma de estrella, condición que se pronuncia para *Protostega* y *Archelon* (Anexo II, tabla VI, caracter 73). Hirayama (1998), solo asigna la condición primitiva y derivada a este caracter, sosteniendo que solo *Chelosphargis* y *Protostega* presentan esta última (anexo II, tabla V, caracter 96) (Fig. 54).

Discusión: Gaffney y Meylan (1988) consideran este rasgo como una sinapomorfía para la Familia Protostegidae Cope 1872, en la que incluyen a los géneros *Protostega*, *Archelon*, *Calcarichelys* y *Chelosphargis* (Fig. 10, nodo D12). Hirayama (1994), indica que el plastron en forma de estrella es una sinapomorfía para la Familia Protostegidae (fig. 12) e Hirayama (1998), lo considera como una sinapomorfía únicamente para el taxón sin nombre conformado por los géneros *Chelosphargis* y *Protostega* (fig. 14, nodo 8).

74. Elementos plastrales elongados y reducidos con una fontanela central muy grande (Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = ausente, 1 = presente.

Morfología: Cuando el plastron presenta fontanelas centrales y periferales muy largas, el contacto hyoplastral-hypoplastral se reduce a una proyección aguda (Gaffney y Meylan 1988).

Condición primitiva: Según el análisis de comparación para grupo externo realizado con los caracteres e hipótesis filogenética de Hirayama (1998) (anexo II, tabla V; fig. 14), la condición ancestral para quelonioidea es equívoca, indicando que las fontanelas plastrales pueden no presentarse o ser pequeñas (anexo III, tabla VIII, caracter 97).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), este caracter se presenta en su forma derivada para *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* (Anexo II, tabla VI, caracter 74);

Hirayama (1998), indica que todos las tortugas del Microorden Chelonioidea presentan fontanelas plastrales pequeñas y que estas se pronuncian para los géneros *Desmatochelys*, *Corsochelys*, *Mesodermochelys* y *Dermochelys* (anexo II, tabla V, caracter 97) (Fig. 54).

Discusión: La distribución de este caracter propuesta por Hirayama (1994), corresponde con la Familia Dermochelyidae propuesta por Gaffney y Meylan (1988) (Fig. 10, nodo D15), sin embargo estos autores no incluyen el caracter de las fosas plastrales en la definición de este taxon. Hirayama (1998), indica que la presencia de fontanelas plastrales más grandes que los huesos del puente plastral son una sinapomorfía para la Familia Dermochelyidae (Fig. 14, nodo 4). Gaffney y Meylan (1988) consideran este rasgo como sinapomorfía para *Notochelone*, *Allopleuron*, *Desmatochelys*, protostegúdeos y dermoquelúdeos (Fig. 10, nodo D10).

Debido a que las asignaciones de estado de caracter de Hirayama (1998) no concuerdan con las de Gaffney y Meylan (1988), se utilizará para el presente análisis la codificación de Hirayama (1994) (Anexo IV, tabla IX, caracter 74).

75. Fusión del epiplastron y entoplastron (Zangerl, 1953; Gaffney y Meylan, 1988; Hirayama, 1994, 1998). 0 = epiplastron y entoplastron unidos por una sutura, 1 = epiplastron y entoplastron fusionados.

Morfología: El epiplastron puede unirse con el entoplastron por medio de una sutura o ambos elementos óseos pueden presentarse fusionados.

Condición primitiva: Según muestra el análisis de comparación para grupo externo realizado con la hipótesis filogenética y las series de transformación de Hirayama (1998) (fig. 14, anexo II, tabla V), la condición primitiva para quelonioidea es la presencia de una sutura uniendo al entoplastron y al epiplastron (anexo III, tabla VIII, caracter 100).

Distribución taxonómica: Según Hirayama (1994), *Protostega* y *Archelon* muestran en entoplastron y epiplastron fusionados (Anexo II, tabla VI, caracter 75). Hirayama (1998), sostiene su propuesta de (1994) (anexo II, tabla V, caracter 100). Las tortugas de la Familia Cheloniidae de La Misión presentan un epiplastron bien diferenciado (fig. 69), por lo que se codifican con la condición plesiomórfica de este caracter (0) (Anexo IV, tabla IX, caracter 75) (Fig. 54).

Discusión: La morfología del epiplastron y entoplastron es característica en *Protostega* y *Archelon*, siendo descrita por Zangerl (1953), como un epiplastron aparentemente ausente y

un entoplastron en forma de T, con expansiones anterolaterales que carecen de suturas articulares con otros huesos plastrales. Esta característica es una de las que definen a los géneros *Protostega* y *Archelon* como géneros cercanamente relacionados entre sí que conforman la Subfamilia Protosteginae (Zangerl, 1953; Gaffney y Meylan, 1988) (Fig. 10, nodo D14). Hirayama (1994), no propone subdivisiones menores al nivel Familia, sin embargo, coincide con que *Protostega* y *Archelon* son géneros mayormente relacionados entre sí que con otros quelonioideos (fig. 12).

76. Entoplastron (Hirayama, 1994). 0 = presente, 1 = perdido.

Morfología: El entoplastron es un elemento óseo bien definido, presente en la porción medial superior del plastron.

Condición primitiva: El entoplastron se presenta.

Distribución taxonómica: La pérdida del entoplastron es un caracter derivado único para *Dermochelys* y probablemente para *Psephophorus* (Hirayama, 1994). El espécimen UABC - FCM - 1620, presenta evidencia de las suturas del epiplastron al entoplastron, por lo que se codificó con el estado primitivo de este caracter (Anexo IV, tabla IX, caracter 76).

Discusión: Este caracter es un rasgo autapomórfico para el género *Dermochelys*.

RESULTADOS Y DISCUSIONES

Revisión de la Filogenia de la Familia Cheloniidae, incluyendo al nuevo género del Mioceno de la Mesa La Misión.

Se realizaron diversos ejercicios de análisis filogenético asistido por ordenador para el Microorden Chelonioidea y la Familia Cheloniidae, con el programa Pylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods (PAUP*) (Swofford, 1991) (Anexo VI).

Primeramente, se realizó un ejercicio en el que se utilizó como matriz de entrada aquella conformada los caracteres morfológicos para quelonioidea propuestos por Hirayama (1994) (Anexo II, tabla VI), corrigiendo las series de transformación según los resultados del análisis de polaridad (Anexo III, tablas VII y VIII) y las propuestas de los autores citados en la sección de caracteres morfológicos, dando como resultado la matriz de caracteres morfológicos *vs.* taxa, mostrada en la tabla IX del anexo IV. Las particularidades del análisis se mencionan en la sección de metodología del análisis filogenético asistido por ordenador.

Este análisis dio como resultado 85 árboles igualmente parsimoniosos con base en los cuales se realizó un análisis de *bootstrap* mediante el algoritmo *Tree Bisection Reconnection* y búsqueda heurística que resultó en un árbol de consenso por regla mayoritaria al 50% que se muestra en la figura 70.

Las agrupaciones principales en los cladogramas se indican con números en negritas debajo de las proporciones de bootstrap (BPs), según se muestra en la tabla X; siguiendo el criterio de Gaffney (1984), "*La clasificación es una traducción redundante del cladograma sin ninguna convención. Las nuevas categorías son insertadas con el fin de mantener los niveles categóricos tradicionales de taxa previamente nombrados*".

Tabla X. Agrupaciones principales de los géneros de tortugas marinas considerados en el análisis filogenético del Microorden Chelonioidea. Los números entre paréntesis indican dichas agrupaciones en los cladogramas.

Chelonioidea (1)

Cheloniidae (2)

Cheloniidae excluyendo *Toxochelys* (3)

Cheloniidae excluyendo *Toxochelys* y *Ctenochelys* (4)

Osteopyginae (5)

Osteopygis y *Erquelinnesia*

Quelónidos Eocénicos "Eochelyinae" + quelónidos del Neógeno (6)

Puppigerus, *Eochelone* y *Argillochelys* + quelónidos del Neógeno

Quelónidos del Neógeno, Cheloniinae (7)

Syllomus, Nov. Gen., *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*

Syllomus + *Natator* (8)

Quelónidos actuales excluyendo a *Natator* (9)

Chelonia, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*

Carettini (10)

Lepidochelys y *Caretta*.

Dermochelyioidea (11)

Protostegidae (12)

Subfamilia Protosteginae (13)

Protostega + *Archelon*

Dermochelyidae (14)

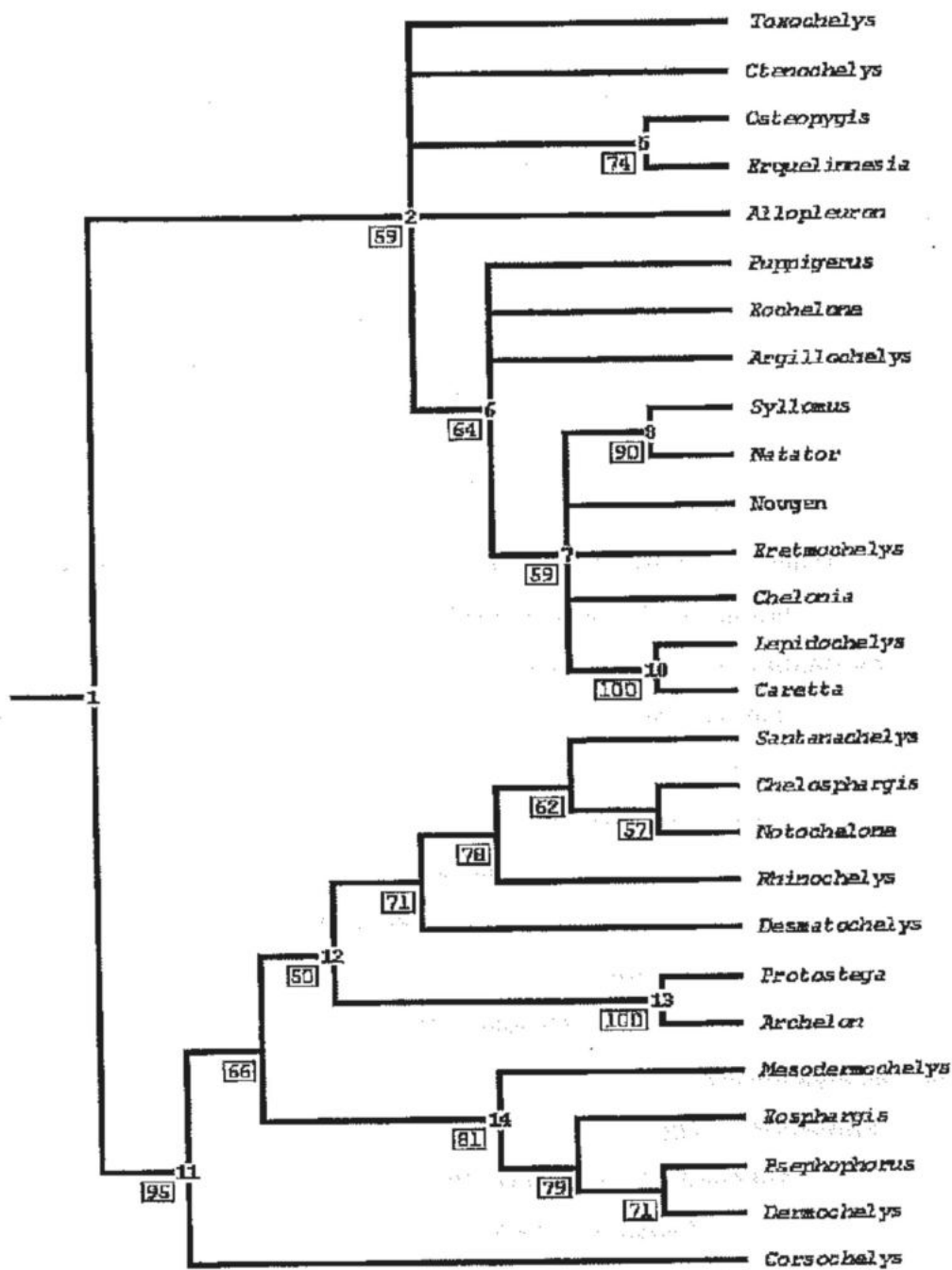


Figura 70. Hipótesis filogenética para el Microorden Chelonioidea incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres, 64 informativos. El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 180 pasos, CI = 0.5111, RI = 0.7507 (Análisis por ordenador en el anexo Va). Los nodos presentan las proporciones de bootstrap (BPs) asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones de la Tabla X.

La figura 70, muestra las siguientes agrupaciones principales:

- a) Familia Cheloniidae, incluyendo *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopyginae*, "Eochelyinae", quelónidos del Neógeno y recientes.
- b) Epifamilia Dermoquelioidea, incluyendo Protostegidae y Dermochelyidae, mostrando a *Corsochelys* como grupo hermano de ambas familias.

Las relaciones filogenéticas de la Familia Cheloniidae se presentan como politomías no resueltas, que no son consistentes con las propuestas de Fastovsky (1985), Gaffney y Meylan (1988), Hirayama y Chitoku (1996), Parham y Fastovsky (1997) o Hirayama (1994, 1998).

Las agrupaciones filogenéticas de la Familia Protostegidae se presentan completamente resueltas para la politomía propuesta por Hirayama (1994) y corresponden con la propuesta de Hirayama (1998) en el sentido de proponer la estructura de la familia conformada por taxa monofiléticos, excepto que Hirayama (1998) relaciona cercanamente a *Chelosphargis* con *Protostega* y en este análisis se relaciona más cercanamente *Desmatochelys* con *Protostega* + *Archelon* y a *Chelosphargis* con *Notochelone*, como lo propusiera Hirayama (1994). La diferencia en las agrupaciones puede deberse a que Hirayama (1988) excluyó a los géneros *Rhinochelys* y *Archelon* de su análisis.

La filogenia de la Familia Dermochelyidae, corresponde con las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994), Hirayama y Chitoku (1996).

La correspondencia entre propuestas consiste en que todas ellas sugieren grupos monofiléticos para cada género, pero difiere de las propuestas de estos dos últimos, quienes proponen a *Corsochelys* como el dermoquelídeo más primitivo y aquí se presenta como un grupo hermano de los dermoquelioideos en conjunto.

La exclusión de *Corsochelys* como un taxon hermano de Dermochelyoidea se debe a que éste presenta el estado primitivo para caracteres cuya transformación inequívoca se consideran como sinapomórficos para Dermochelyoidea, tal es el caso de la ausencia del contacto jugo-cuadrato, la ausencia del fpci entre el pterigoide y el basiesfenoide y la ausencia del proceso lateral del pubis proyectándose anteriormente (caracteres 7, 23 y 52). El nodo correspondiente a la separación de Dermochelyoidea y *Corsochelys*, representa una evidencia marginal, según muestra el valor de BPs = 66%, por lo que este resultado no debe ser relevante.

Al observar como resultado la inclusión de *Toxochelys*, *Ctenochelys* y Osteopyginae como parte de la Familia Cheloniidae (Fig. 70, nodo 2), se probó la sugerencia de Parham y Fastovsky (1997) sobre excluir a *Allopleuron* del análisis, pues según indicaron los autores, la inclusión de *Allopleuron* llevó a Hirayama (1994) a rechazar a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como un grupo externo parafilético del resto de los quelónidos (Fastovsky 1985; Gaffney y Meylan 1988).

Según lo anterior, se corrió un nuevo análisis en el que se mantuvieron las condiciones iniciales y algoritmos manejados en el análisis anterior (Anexo 4b), y se excluyó al género *Allopleuron*. El resultado en la forma de cladograma se muestra en la figura 71.

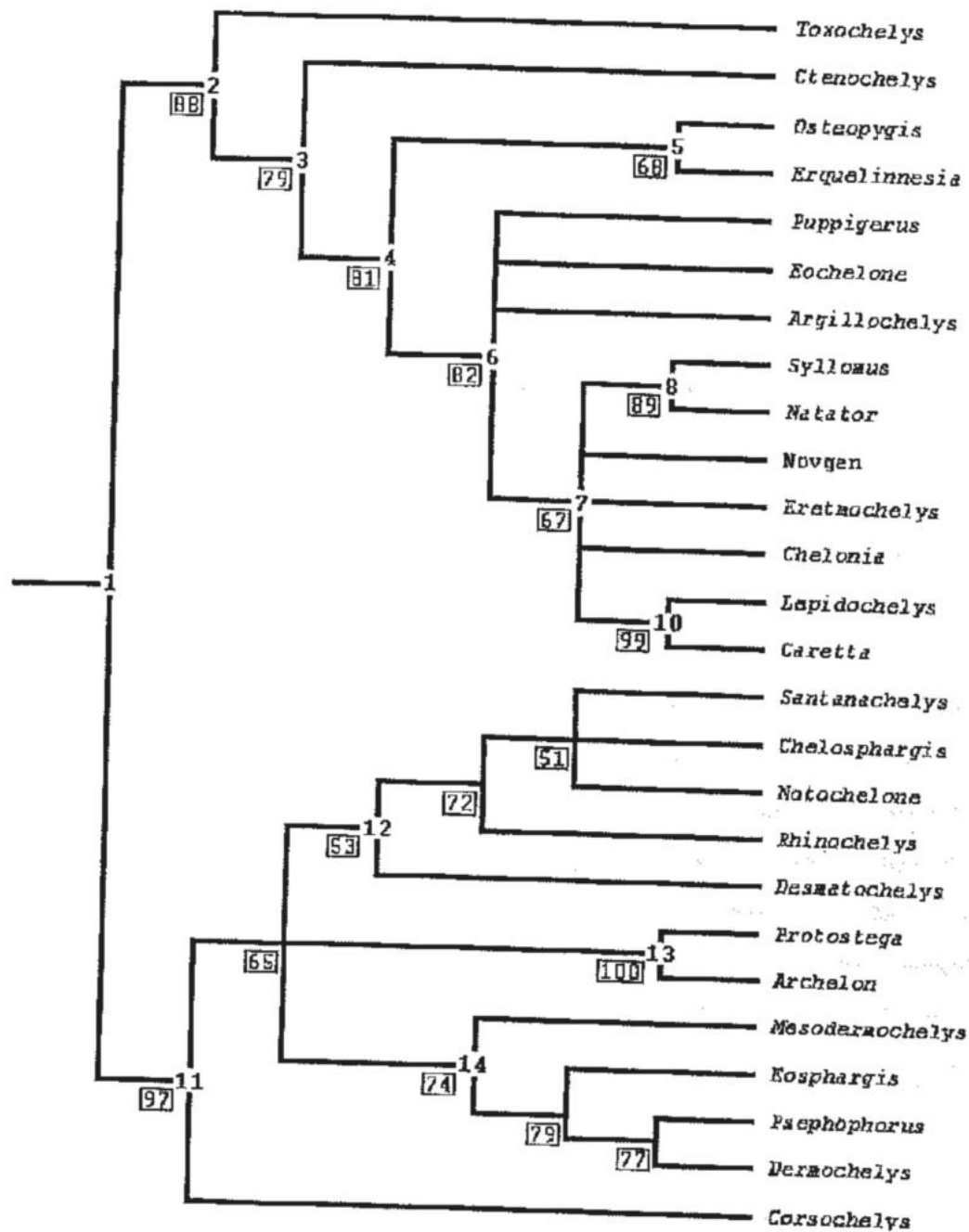


Figura 71. Hipótesis filogenética para el Microorden Chelonioida, incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres, 63 informativos. El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 163 pasos, CI = 0.5419, RI = 0.7887. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones de la Tabla X.

La filogenia de las tortugas marinas sin considerar al género *Allopleuron* (fig. 71), resulta en un mayor soporte estadístico para la monofilia de la Familia Cheloniidae, aún que según el criterio de Shaffer, Meylan y McKnight (1997), se sigue considerando un soporte marginalmente significativo (BPs = 88%).

La exclusión del género *Allopleuron* permite la resolución de múltiples politomías en la Familia Cheloniidae y con ello, el establecimiento de *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Osteopyginae* como grupos hermanos de los quelónidos eocénicos y Cheloniinae (fig. 71, nodos 2 al 6); todos ellos parte de la Familia Cheloniidae, como lo propusiera Hirayama (1994), Hirayama y Chitoku (1996) y Parham y Fastovsky (1997) e Hirayama (1998), quien excluye a *Allopleuron* de su análisis y mantiene la propuesta *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Osteopyginae* como taxa que forman parte de la Familia Cheloniidae (Figura 14, nodo 2).

La exclusión del género *Allopleuron* del análisis de la filogenia del Microorden Chelonioidea, genera una politomía para los dermoquelioideos, en donde se presenta al grupo *Protostega* + *Archelon* como un grupo intermedio entre las familias Protostegidae y Dermochelyidae. Este resultado se contrapone con la propuesta de Zangerl (1953) y Gaffney y Meylan (1988), en donde comprueban la monofilia de la Subfamilia Protosteginae. Aún que a la Fecha se consideran más géneros como parte de la Epifamilia Dermochelyoidea, la monofilia de *Protostega* + *Archelon* como parte de la Familia Protostegidae se sustenta en transformaciones ambiguas de caracteres y por lo tanto, este resultado no debe considerarse como una propuesta.

Allopleuron fue considerado por Mlynarsky (1976) como Cheloniidae *incertae sedis*; Gaffney y Meylan (1988) lo consideraron un género asociado con *Notochelone* y *Desmatochelys* formando un grupo externo cercanamente relacionado con Dermochelyoidea (Fig. 10, nodo D10); ambos géneros considerados por Hirayama (1994, 1998) como protostegúideos. *Allopleuron* es un género clasificado por Weems (1988) como un dermoquelídeo (fig. 8) y que según Hirayama (1994) muestra una compleja combinación de caracteres tanto apomórficos como primitivos compartidos por quelónidos, protostegúideos y dermoquelídeos. Según lo anterior y como lo muestra el resultado del análisis filogenético

excluyendo al género *Allopleuron* (Fig. 71), *Allopleuron* representa un género clave en la resolución de la filogenia de los dermoquelioideos.

Los resultados del análisis filogenético del Microorden Cheloniodea, permiten corroborar la monofilia de quelónidos y dermoquelioideos (Figs. 70 y 71, nodos 2 y 11). También demuestran que la exclusión del género *Allopleuron* ofrece mejor soporte estadístico en la solución de las relaciones filogenéticas de la Familia Cheloniidae (Figs 70 y 71, nodos 2 al 10). Con base en ello, se llevó a cabo el análisis filogenético exclusivamente para los quelónidos, manteniendo las condiciones iniciales y procedimientos utilizados en los análisis previos, pero excluyendo a dermoquelioidea y a *Allopleuron*. Los resultados se presentan en la figura 72.

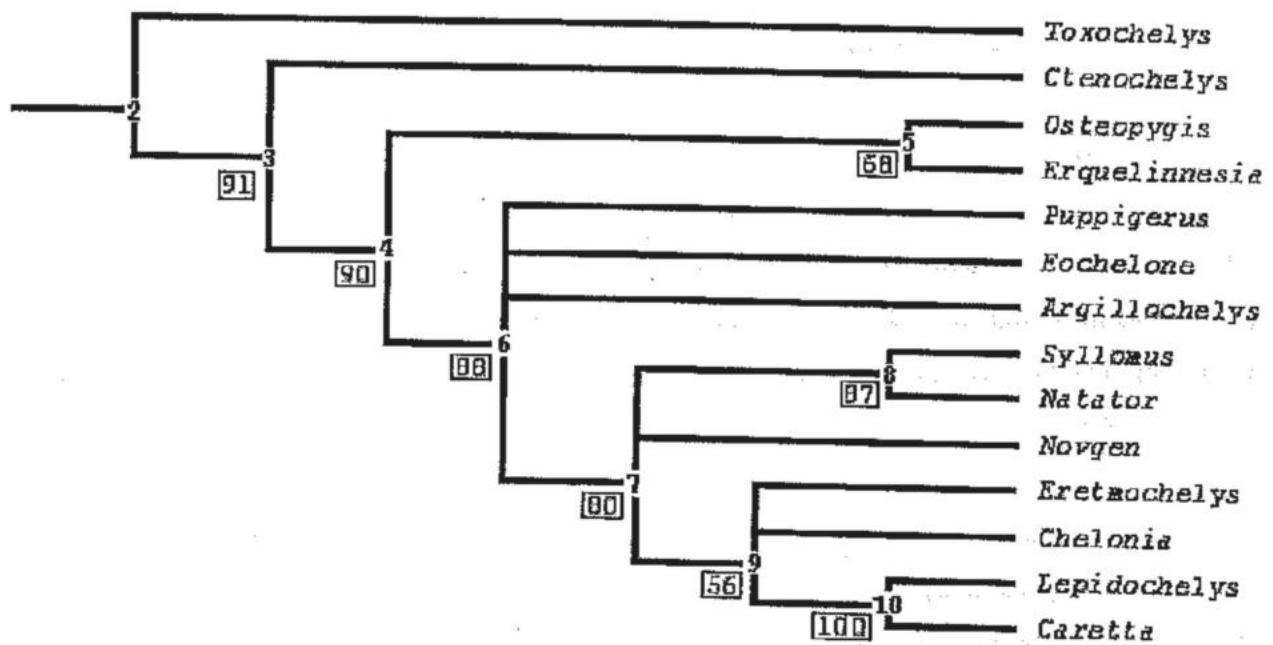


Figura 72. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres (28 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 66 pasos, CI = 0.7879, RI = 0.8272. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

El resultado del análisis filogenético de la Familia Cheloniidae excluyendo a *Allopleuron* resulta en un soporte estadístico altamente significativo para la monofilia de quelónidos excluyendo a *Toxochelys* y quelónidos excluyendo a *Ctenochelys* (Fig. 72, nodos 3 y 4); los quelónidos del Eoceno y Neógeno y el grupo de quelonines formado por *Syllomus* + *Natator*, presentan un soporte marginal de su monofilia (fig. 73, nodos 6, 7 y 8 respectivamente). Así mismo, se observa la resolución de una politomía para los quelónidos del Neógeno, observada en los análisis para el Microorden Chelonioidea (Figs. 70 y 71, nodo7), presentándose una politomía con soporte estadístico marginal, en la que se encuentran *Syllomus* + *Natator*, el nuevo género miocénico de La Misión como un grupo intermedio cercanamente relacionado con los quelonines actuales, los cuales se agrupan con un soporte estadístico limitado en tres grupos formados por *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Lepidochelys* + *Caretta*, corroborándose con un soporte estadístico altamente significativo, la monofilia de este grupo (Tribu Caretini), tal como lo propusieran Zangerl (1980), Gaffney y Meylan (1988), Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988).

Incluir los estados de carácter registrados para los especímenes UABC - FCM - 1620, 1621 y sus topotipos en las series de transformación de caracteres para el Microorden Chelonioidea y su estudio en el contexto del análisis filogenético, resulta en cladogramas que demuestran que estos especímenes representan un nuevo género de tortuga marina de la Familia Cheloniidae, que se relaciona de manera más cercana con el *Syllomus* y las tortugas marinas actuales que con cualquier otro grupo de quelónidos.

El cladograma propuesto en la figura 72, es una propuesta de la filogenia de la Familia Cheloniidae que concuerda con aquella de Parham y Fastovsky (1997) para los quelónidos del Cretácico y Paleógeno (Fig. 13) lo que indica que la inclusión del nuevo género miocénico no aporta información que resuelva las relaciones de éstos con los quelónidos del Neógeno.

Definición filogenética de los grupos taxonómicos de la Familia Cheloniidae:

Debido a que la definición filogenética del nombre de un taxon se hace con base en su ancestro común, entonces ésta debe fundamentarse en el contexto del conocimiento de las relaciones filogenéticas del taxon en cuestión (de Queiroz y Gauthier, 1990).

Según (de Queiroz y Gauthier, 1990), las definiciones de los nombres de un taxon deben sustentarse en los principios de evolución y por lo tanto, deben desarrollarse con base en el concepto de ancestro común, tal que la definición filogenética de un taxon se refiere a un clado, es decir, un ancestro y todos sus descendientes. Según lo anterior, para que un organismo sea considerado parte de un taxon, éste debe ser descendiente del mismo ancestro identificado, independientemente de que presente o no un caracter en particular.

Como muestran los resultados del análisis filogenético de la Familia Cheloniidae, excluyendo al género *Allopleuron* (Fig. 72), esta Familia está conformada por las siguientes agrupaciones taxonómicas, según la definición con base en el nodo, propuesta por de Queiroz y Gauthier (1990):

Familia Cheloniidae (Nodo 2): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Toxochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes (Fig. 72, nodo 2). Conformado en la presente hipótesis por *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Taxon sin nombre (Nodo 3): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Ctenochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes (Fig. 72, nodo 3). Conformado en la presente hipótesis por *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Taxon sin nombre (Nodo 4): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Osteopygis*, *Erquelinnesia* y las tortugas marinas actuales,

así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Subfamilia Osteopyginae Zangerl 1953 (Nodo 5): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Osteopygis* y *Erquelinnesia* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Osteopygis* y *Erquelinnesia*,

Taxon sin nombre (Nodo 6): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Grupo de quelónidos del Eoceno (Parham y Fastovsky, 1997) (Fig. 72; definición con base en el punto de surgimiento (de Queiroz y Gauthier, 1990): Se refiere al grupo de quelónidos del Eoceno que surgen de una politomía en el cladograma y cuyas relaciones no han podido definirse por falta de un carácter diagnóstico que los identifique como grupo monofilético. Conformado en la presente hipótesis por *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*.

Subfamilia Cheloninae (Zangerl, 1958) (Nodo 7): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Syllomus* y *Caretta* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*. Si su definición se establece como el Grupo coronario (Jefferies, 1979; Parham y Fastovsky, 1997), este taxon se refiere a aquellos taxa que comparten el ancestro común más reciente de los quelónidos actuales.

Taxon sin nombre (Fig. 72; definición con base en el punto de surgimiento (de Queiroz y Gauthier, 1990): *Mesocheloni misionica*, gen. et sp. nov. Se propone este nombre para referirse al grupo monogénico conformado por el quelonini del Mioceno de La Misión, que surge de una politomía a partir del nodo 8 y cuyas relaciones filogenéticas con el resto

de los géneros de la Subfamilia Cheloniinae no han podido resolverse por la ausencia de datos codificados en su serie de transformación.

Tribu Natatorini (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson 1988) (Nodo 8): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Syllomus* y *Natator* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Syllomus* y *Natator*.

Supertribu Euchelonini (Nuvo taxon) (Nodo 9): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Eretmochelys* y *Caretta* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Tribu Carettini Zangerl y Turnbull, 1965 (Nodo 10): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Caretta* y *Lepidochelys* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Lepidochelys* y *Caretta*.

Sinapomorfías correspondientes a cada grupo taxonómico de la Familia Cheloniidae.

Los siguientes caracteres son transformaciones inequívocas que unen a *Toxochelys* con el resto de los quelónidos; es decir, son las sinapomorfías que definen a la Familia Cheloniidae (Fig. 72, Nodo 2):

Ausencia del contacto parietal escamoso (caracter 5); palato secundario envolviendo a los palatinos (caracter 11); presencia anterior del contacto vomer/palatino (caracter 13); superficie ventral del basiesfenoide con una cresta prominente en forma de V (caracter 24); cresta lingual del dentario presente (caracter 35); vértebras cervicales más alargadas con articulaciones centrales más anchas (caracter 38); contacto ulna/radio que presenta rugosidades distales (caracter 50).

La propuesta de Hirayama (1994), no incluye los caracteres 5 y 35, pero el primero si se considera en la propuesta su propuesta de (1998). Hirayama (1994) menciona entre las sinapomorfías para la Familia Cheloniidae los caracteres de articulación central cervical doble entre los centra 7° y 8°, primera vértebra torácica con articulación anterior de cara anteroventral y foramen obturador largo y confluyente (caracteres 39, 41 y 53 respectivamente). Con respecto al caracter 39, Hirayama (1998) indica que *Toxochelys* presenta el estado plesiomórfico del caracter y esta corrección lleva a no considerarlo como un caracter sinapomórfico a este nivel. El caracter relativo a la morfología de la primera vértebra torácica presenta muchos datos perdidos, por lo que no es asignado por el análisis como un caracter sinapomórfico y el caracter relativo al foramen obturador, éste no presenta una distribución de estado uniforme entre quelónidos y es considerado por el análisis como diagnóstico en otro nivel. Hirayama (1998), considera que la dirección orbital dorsolateral, la presencia de una quilla ventral en el centra cervical posterior, el escudo cervical ocupando más de la mitad del ancho de la placa nugal y la presencia de una placa neural número nueve por la duplicación de la séptima u octava, como sinapomorfías para la familia cheloniidae (de éstas, solo la última inequívoca). Debido a que la definición de Gaffney y Meylan para la Familia Cheloniidae solo incluye a los géneros *Puppigerus*, *Eochelone* y los quelónidos actuales, excepto *Natator*, su propuesta se considera para este estudio en otro nivel taxonómico.

Toxochelys y *Ctenochelys*:

Los resultados de los diferentes análisis filogenéticos muestran siempre a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como géneros monofiléticos que se incluyen en la Familia Cheloniidae como grupos hermanos de todos los quelónidos y representan a los quelónidos más primitivos (Figs. 70 - 72, nodos 2 y 3).

Esta propuesta difiere de la de Zangerl (1953), que considera a estos géneros en conjunto con Osteopyginae como la Familia Toxochelyidae, y difiere también de la propuesta de Gaffney y Meylan (1988), quienes consideran a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como grupos hermanos de quelónidos + dermoquelioideos (fig. 10).

Hirayama (1994), propone a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como géneros pertenecientes a la Familia Cheloniidae pero no propone una solución de las relaciones entre quelónidos, al presentar una politomía de la que surgen *Ctenochelys*, Osteopyginae y el resto de los quelónidos (Fig. 12). Hirayama y Chitoku (1996), resuelven esta politomía, proponiendo a *Toxochelys*, *Ctenochelys* y osteopyginae como taxa monofiléticos grupos hermanos del resto de los quelónidos, propuesta que retoman Parham y Fastovsky (1997) e Hirayama (1998) (Figs. 13 y 14), propuesta que es consistente con los resultados que aquí se muestran (figs. 71 y 72, nodos 3 y 4) y que son respaldados por un soporte estadístico altamente significativo (BPs = 90, 91 respectivamente. Fig. 72, nodos 3 y 4).

Según el resultado del análisis filogenético de la Familia Cheloniidae (fig. 72), en el presente análisis retoman las propuestas de Hirayama (1994), Hirayama y Chitoku (1996), Parham y Fastovsky (1997) e Hirayama (1998) sobre considerar a *Toxochelys* y *Ctenochelys* como taxa monofiléticos grupos hermanos del resto de los quelónidos, los cuales forman parte de la Familia Cheloniidae, y se les asigna un soporte estadístico altamente significativo como una evidencia de la monofilia de estos grupos.

***Toxochelys*:** Se diferencia de la Familia Cheloniidae por presentar el procesus trochlearis oticum totalmente expuesto por el grado de emarginación temporal (caracter 6), tal como se presenta en *Eosphargis*, *Psephophorus* y *Dermochelys* y por la ausencia de la protuberancia en el nugal, producto del agarre de la octava vértebra cervical, pero se relaciona con los quelónidos del Eoceno, Neógeno y Cuaternario por presentar una protuberancia en la placa nugal producto del agarre de la octava vértebra cervical (caracter 62).

Los caracteres sinapomórficos para quelónidos excluyendo *Toxochelys* son (fig. 72, nodo 3):

Ausencia del hueso nasal (caracter 2); emarginación temporal superior ocultando el foramen stapedio temporale en vista anterior (caracter 6; transformación ambigua); palato secundario envolviendo al vomer y palatinos (caracter 12); osificación tubular del rostrum basiesfenoidal (caracter 27).

La morfología de la emarginación temporal superior requirió la transformación del estado primitivo al derivado en *Toxochelys* y más derivado para el resto de los quelónidos, por lo tanto, resulta en una transformación ambigua.

Estas sinapomorfías no han sido discutidas en el contexto de la Familia Cheloniidae. Zangerl (1953), indica la presencia del hueso nasal y del palato secundario envolviendo ligeramente los palatinos en *Toxochelyinae*, lo que concuerda con lo establecido por los caracteres 2 y 12.

Ctenochelys presenta un foramen palatinum posterius reducido, tal como *Allopleuron*, a diferencia del resto de los quelónidos que carecen de él (caracter 16), así como la presencia de quillas simétricas en las placas neurales, tal como *Allopleuron* y algunos protostegúideos (caracter 63).

Los caracteres sinapomórficos para quelónidos excluyendo a *Toxochelys* y *Ctenochelys* son (Fig. 3, nodo 4):

Presencia de surcos de escudos craneales (caracter 1); pérdida del foramen palatinum posterius (caracter 16; equívoca); foramen caroticum laterale con diámetro menor que el foramen anterius canalis carotici interni (caracter 29); presencia de la articulación central cervical doble entre los centra séptimo y octavo (caracter 39).

La sinapomorfía referente al foramen palatinum posterius es equívoca debido a que presenta gran variabilidad entre los quelónidos, presentándose en tres estados diferentes para *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Osteopyginae* + el resto de los quelónidos (caracter 16).

Osteopygninae Zangerl 1953; *Osteopygidae* (Gaffney y Meylan 1988):

En los análisis realizados hasta el momento (Anexo 4 a-c), se ha observado un grupo conformado por *Osteopygis* y *Erquelinnesia* que se ha presentado consistentemente (Figs. 70, 71 y 72, nodo 5), sin embargo, este grupo presenta un soporte estadístico que le confiere una evidencia marginal de monofilia (fig. 1, nodo 5) o una evidencia limitada de monofilia (Figs. 71 y 72, nodo 5).

La transformación no ambigua de los siguientes caracteres definen a *Osteopygis* y *Erquelinnesia* como un grupo monofilético (Fig. 72, nodo 5):

Superficie mandibular ancha y aplanada relativamente prominente (caracter 31). Y la ramificación hacia cada género se basa en la transformación ambigua de un estado evidente (*Osteopygis*) a prominente (*Erquelinnesia*) del palato secundario envolviendo al vomer (caracter 12) y un foramen obturador confluyente reducido (caracter 53).

Hirayama (1994), codifica la presencia del palato secundario envolviendo al vomer en un estado evidente para *Osteopygis* (2) y prominente para *Erquelinnesia* (3) (Anexo 1, Tabla III, caracter 12). Según indican Gaffney, Meylan y Wyss (1991), el uso de morfoclinas no cambia los resultados en las relaciones filogenéticas y por lo tanto se corrió el análisis filogenético asignando a ambos géneros el estado (2) del caracter (fig. 73); bajo estas condiciones, el caracter se asigna al grupo como una sinapomorfía inequívoca y el soporte estadístico para el grupo aumenta a BPs = 81% (fig. 73, nodo 5), lo que lleva a considerar a este grupo como un grupo monofilético con un soporte estadístico marginal (no limitado como sucede en el resultado mostrado en la fig. 72, nodo 5).

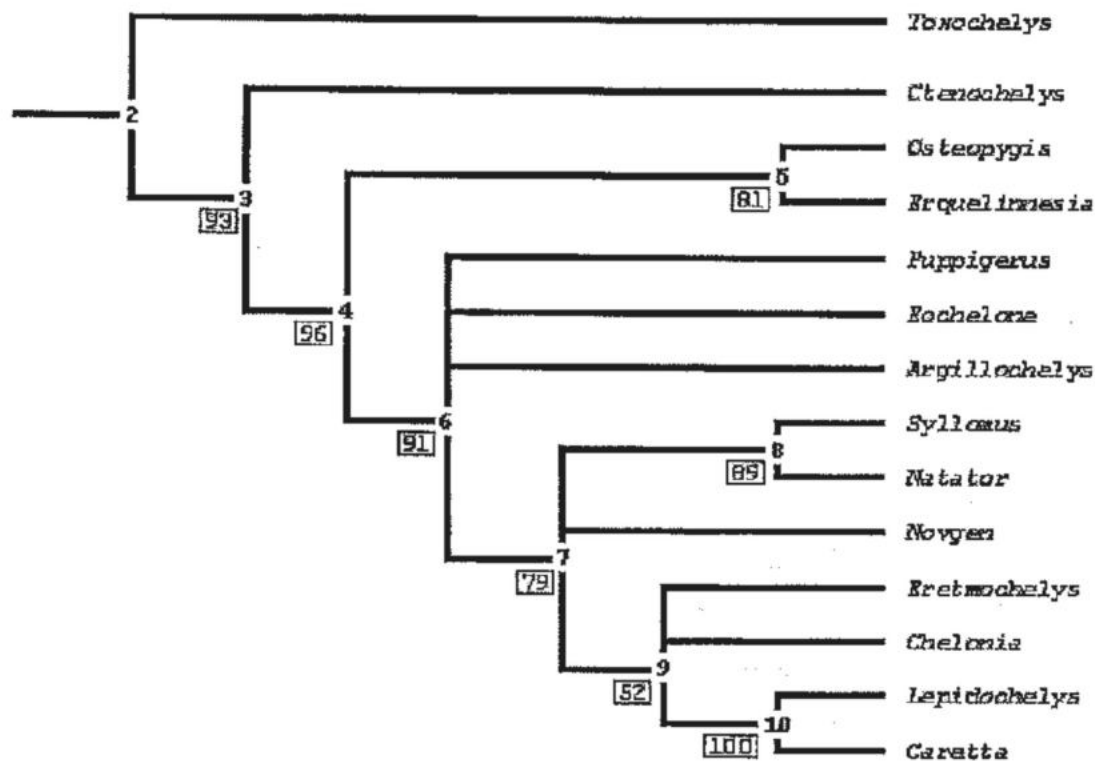


Figura 73. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, en la que se reduce un estado de caracter a la serie de transformación 12 de la tabla IX (anexo IV). Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 69 caracteres (28 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 66 pasos, CI = 0.7879, RI = 0.8293. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

Fastovsky (1985) y Gaffney y Meylan (1988) indican que la presencia de un cráneo achatado y la orientación de las órbitas oculares en dirección dorsal es otro caracter que da soporte a Osteopyginae como un grupo monofilético; Hrayama (1994) lo basa también en las diferencias de los foramina arteriales del pterigoides. Según apuntan Parham y Fastovsky (1997), las diferencias que presentan *Osteopygia* y *Erquelinnesia* en la morfología de la concha (presencia de fontanelas postnucleares y periferales libres de costillas entre la séptima y octava en *Erquelinnesia*), son las que restan solidez a la hipótesis de éste como un

grupo monofilético; así mismo, apoyan su monofilia con base en la orientación y posición de las foramina orbito-nasales y la morfología de la cresta tomial.

Según se observa en los resultados de este análisis (Fig. 72 y 73), se retoma la propuesta de Zangerl (1953) y Parham y Fastovsky (1997), sobre considerar a Osteopiginae como una subfamilia y se rechaza la propuesta de Gaffney y Meylan (1988) sobre considerar a Osteopygidae como una Familia.

"Eochelyinae o Grupo de quelónidos del Eoceno" (Moody 1968, 1974):

La subfamilia Eochelyinae fue establecida por Moody (1968) para incluir a los géneros del Eoceno de Europa *Argillochelys*, *Eochelone* y *Puppigerus*. Según se ha establecido en las propuestas de Gaffney y Meylan (1988) e Hirayama (1994), estos géneros son un grupo intermedio entre los osteopígidos y quelónidos actuales, propuesta retomada por Parham y Fastovsky (1997), quienes señalan que no se ha establecido transformación inequívoca para ningún carácter que los unifique como un grupo monofilético, es decir, que "no existe ningún carácter que se considere único para los eoquelíneos".

Tal como en las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994) y Parham y Fastovsky (1997), los análisis aquí presentados (figs. 70 - 72, nodo 6), muestran una politomía para los quelónidos del Eoceno de Europa, cuyas relaciones filogenéticas siguen sin resolverse. Según lo anterior, la inclusión del nuevo género miocénico en el análisis filogenético de la Familia Cheloniidae, no aporta información alguna para resolver las relaciones de los quelónidos eocénicos ya sea entre sí o con respecto al resto de los quelónidos.

El evitar la morfoclina discutida anteriormente para Osteopygidae, aumenta la validez estadística sobre considerar a los quelónidos del Eoceno, Neógeno y Cuaternario como un grupo monofilético al que se asocia una evidencia marginal de monofilia, (BPs = 88; fig. 72, nodo 6) a un grupo con evidencia altamente significante de monofilia (BPs = 91; fig. 73, nodo 6).

Las sinapomorfias inequívocas que asocian a los quelónidos del Eoceno, Neógeno y Cuaternario (*Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, Nov. Gen, *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Caretta* y *Lepidochelys*; Fig. 3, nodo 6), como un grupo monofilético, son:

Ausencia de articulaciones móviles en los dígitos I y II (caracter 43); coracoide más largo que el húmero (caracter 44); presencia de la morfología humeral de tipo quelónido, con el proceso lateral como una estructura en forma de "V" (caracter 47); reducción del proceso lateral del ischium (caracter 54); fosa tibial prominente por la inserción de los músculos pubotibialis y flexortibialis (caracter 59); presencia de una protuberancia en la placa nucal producto del agarre de la octava vértebra cervical (caracter 62); plastron largo con puente ancho (caracter 72).

El caracter relativo a la presencia de la protuberancia ventral en la placa nucal vuelve a presentarse como una transformación en este nivel, compartiendo el mismo estado derivado que ya se había presentado en *Toxochelys* y que requirió una regresión para *Ctenochelys*, *Osteopygis* y *Erquelinnesia*. La transformación del caracter es inequívoca.

Las sinapomorfias para *Puppigerus* son: Palato secundario envolviendo vomer y palatinos de una manera evidente (caracter 12) y una superficie del dentario ancha (caracter 31), en menor grado que en Osteopyginae. Articulación central cervical procoelous entre los centra sexto y séptimo (caracter 40). Los dos primeros caracteres en los estados en que se presentan, requieren reversiones en este nivel, con respecto al estado en que se presentan en Osteopyginae. La articulación procoelous surge por primera vez en este género para volver a surgir en *Syllomus* y los quelónidos actuales.

Las sinapomorfias para *Eochelone* son: Ausencia de palato secundario (caracter 11). Este caracter representa una reversión con respecto al estado presente en todos los quelónidos.

Las sinapomorfias para *Argillochelys* son: Presencia de la cresta lingual y sinfisal visibles en vista lateral (caracter 32), estado de caracter que comparte con los quelónidos del Mioceno y actuales, y la ausencia de una articulación cervical central doble entre los centra séptimo y octavo (caracter 39), caracter que requiere de una regreversión con respecto al

estado en que se presenta en los quelónidos excluyendo a *Toxochelys* y *Ctenochelys* y un resurgimiento para *Syllomus* y los quelónidos actuales.

Como se ha enlistado en las sinapomorfias y como indicaron Parham y Fastovsky (1997), *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*, no presentan caracteres en común, excepto por presentar la fosa tibial prominente, relativamente con el resto de los quelónidos (anexo IV, tabla IX, caracter 59); caracter que se enlista como una sinapomorfia para el nodo 6 en su estado más derivado y que requiere una reversión hasta su estado primitivo para el grupo conformado por los quelonines, presentándose como una transformación a su estado intermedio para definir al grupo formado por *Syllomus* y *Natator*.

Gaffney y Meylan para la Familia Cheloniidae solo incluye a los géneros *Puppigerus*, *Eochelone* y los quelónidos actuales, excepto *Natator* ésta solo incluye la presencia de la articulación platycoelous entre las vértebras sexta y séptima (caracter 40); este caracter se distribuye en su estado derivado para *Puppigerus* (Moody 1974) y los quelónidos del Neógeno, por lo tanto, en esta propuesta se considera sinapomórfico en el nivel de la Subfamilia Cheloniinae. Este último caracter es el único en común con los caracteres integrados en el análisis de Parham y Fastovsky (1997), quienes no presentan una discusión en particular respecto a la monofilia de Cheloniidae.

Quelónidos del Neógeno y Recientes:

Entre los quelónidos del Neógeno se considera a los géneros miocénicos *Syllomus* y Nov. Gen. y a los actuales *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Las relaciones filogenéticas de estos géneros han sido discutidas desde el punto de vista morfológico por Carr (1942), Zangerl y Turnbull (1955), Weems (1980), Pritchard y Trebau (1984), Gaffney y Meylan (1988), Weems (1988) Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), Hrayama (1994) y Parham y Fastovsky (1988). Las relaciones filogenéticas mediante una aproximación bioquímica, han sido estudiadas por Frair (1979), Bowen, Nelson y Avise (1993) y Dutton, Davis, Guerra y Owens (1996).

En los análisis aquí realizados, se observa un grupo consistente formado por los quelónidos del neógeno (Figs. 70 - 72, nodo 7), cuyo soporte estadístico representa una evidencia limitada de monofilia si se considera en el análisis a todos los quelonioideos y limitada (BPs = 80%), si se considera el resultado del análisis de la Familia Cheloniidae excluyendo *Allopleuron* (Fig. 72, nodo 7). La presencia constante de este grupo, indica que de considerar un grupo como "Subfamilia Cheloniinae", éste debe integrar a *Syllomus*, Nov. Gen y los géneros actuales.

Las sinapomorfías inequívocas de definen a la Subfamilia Cheloniinae son (fig. 72, nodo 7):

Presencia del foramen caroticum laterale confluyente con el canalis cavernosum (caracter 30), crestas lingual y sinfisal del dentario visibles en vista lateral (caracter 32), articulación central cervical platycoelous entre los centra sexto y séptimo (caracter 40), coracoide más largo que el húmero (caracter 44), ángulo escapular mayor que 100° (caracter 46), húmero de tipo quelónido con una estructura en forma de "v" muy pronunciada en el proceso lateral (caracter 47), ausencia de la fosa tibial (caracter 59).

Gaffney y Meylan (1988), definen a *Puppigerus*, *Eochelone*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Caretta* y *Lepidochelys* como los géneros que conforman a la Familia Cheloniidae y los unifica por la presencia de la articulación central cervical platycoelous entre los centra sexto y séptimo; este caracter solo se presenta en *Puppigerus* (Moody 1974) para los quelónidos del Eoceno, por lo que no es un caracter sinapomórfico en ese nivel y se presenta también en *Natator* y *Syllomus* (Hirayma 1994; Parham y Fastovsky 1997), géneros que no se consideraron en el análisis de Gaffney y Meylan (1988); según lo anterior, este caracter es sinapomórfico para la Subfamilia Cheloniinae (fig. 72, nodo 7). Según Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), *Natator* presenta la fusión de las vértebras seis y siete y utiliza ésta condición como una sinapomorfía para separar a *Natator* del resto de los quelónidos actuales; esta condición no se refleja en la codificación del caracter realizada por Hirayma (1994) y Parham y Fastovsky (1997). Este caracter no se pudo evaluar para el quelónido de La Misión. En un análisis de los quelónidos incluyendo las propuestas de Parham y

Fastovsky (1997), éste caracter también es sinapomórfico para los quelónidos del Mioceno y los actuales (Fig. 74, nodo 7).

Referente a la longitud del coracoides, relativa al húmero, en el presente análisis éste caracter representa una transformación en su estado derivado para los quelónidos del Eoceno, más derivado para *Syllomus*, *Chelonia* y *Eretmochelys* y una reversión para *Caretta* y *Lepidochelys* al mismo estado que los quelónidos del Eoceno. Según los resultados de Hirayama (1994), considera que este caracter se ha adquirido más de dos veces entre los quelonioideos y que requiere una reversión para el nivel de los caretini. Gaffney y Meylan (1988), indican que el estado muy derivado del caracter es una sinapomorfía para la Tribu Chelonini y Parham y Fastovsky (1997), lo codifican como un estado derivado en la misma magnitud para los quelónidos del Eoceno, *Syllomus* y los actuales; al incluir las propuestas de estos autores en el análisis filogenético, éste caracter también resulta sinapomórfico para los quelonini (fig. 74, nodo 7). No se presenta ningún coracoides completo para los quelónidos del Mioceno de La Misión, por lo que este caracter no se puede evaluar para este género.

El ángulo escapular mayor a 110° , es sinapomórfico para la Subfamilia Cheloniinae y requiere una reversión para los caretini. Gaffney y Meylan (1988) y Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), lo consideran como una sinapomorfía para Chelonini. Hirayama (1994), lo considera como apomórfico para *Syllomus* + quelónidos actuales y lo propone como una reversión para Caretini; Parham y Fastovsky (1997), concuerdan con la propuesta de Hirayama (1994) y en el cladograma que incluye su propuesta, también se considera como sinapomórfico en este nivel. La presencia de este caracter en su forma derivada para el nuevo género del Mioceno de La Misión, sustenta la propuesta sobre considerarlo como sinapomórfico para el nivel de los quelonini.

Todos los quelonini, incluyendo el quelónido del Mioceno de La Misión, presentan un estado muy derivado en la morfología humeral. Parham y Fastovsky (1997), consideran que este caracter se presenta en un mismo estado para los quelónidos del Eoceno y los quelonini.

Considerar al carácter relativo a la fosa tibial como un carácter sinapomórfico para quelonini, requiere una reversión en este nivel y que vuelva a ser adquirido para *Syllomus* y *Natator*. El mismo resultado se observa para el cladograma que incluye la propuesta de Parham y Fastovsky (1997, fig. 74, nodo 7).

Tribu Natatorini, (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson 1988). *Syllomus* + *Natator*, grupo al que se asocia una evidencia de monofilia marginal (BPs = 87; fig. 72, nodo 8), se caracteriza por compartir las siguientes sinapomorfías inequívocas:

Trocante mayor del fémur más elevado que el caput femoris (carácter 58) y fosa tibial con una morfología intermedia entre los quelónidos del Eoceno y los actuales + nov. Gen. (carácter 59).

Weems (1974, 1980), propone a *Syllomus* como un quelónido, indicando que éste es el ancestro de los géneros vivientes. Weems (1988), propone una Subfamilia Syllominae, incluyendo a *Bryochelys*, *Kurobechelyus* y *Syllomus* como géneros que comparten la pérdida del palato secundario, el desarrollo de pseudodentición y la cresta deltopectoral del húmero localizada en la porción media del húmero. Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), proponen a *Natator* como único miembro de la Tribu Natatorini, ya que no incluyen ningún género fósil en su análisis, sin embargo, indican la posible relación filética con los géneros *Catapleura*, *Puppigerus* y *Syllomus*. Hirayama (1994), propone a *Syllomus* y *Natator* como un grupo unido con base en la morfología de los trocantes femorales. Parham y Fastovsky (1997), excluyen a *Syllomus* de la Subfamilia Cheloniinae, considerándolo como su taxon hermano, argumentando que la morfología de los trocantes femorales de *Natator* no difiere de la que se presenta en el resto de los queloninae.

Dados los resultados del presente análisis y la falta de hipótesis publicadas sobre la posición filogenética de *Syllomus* y *Natator*, se integraron en un solo análisis las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994, 1998) y Parham y Fastovsky (1997) (Anexo 4e, fig. 74).

Al integrar dichas hipótesis, se dio preferencia a las propuestas que marcaban diferenciación en los estados de carácter (e. g. morfología de la fosa tibial, en donde Hirayama (1994) propone tres estados de carácter, diferenciando a los quelónidos del Eoceno, *Natator* + *Syllomus* y el resto de los quelónidos, propuesta que concuerda con la de Zangerl (1980) y carácter binario, según la propuesta de Parham y Fastovsky (1997)).

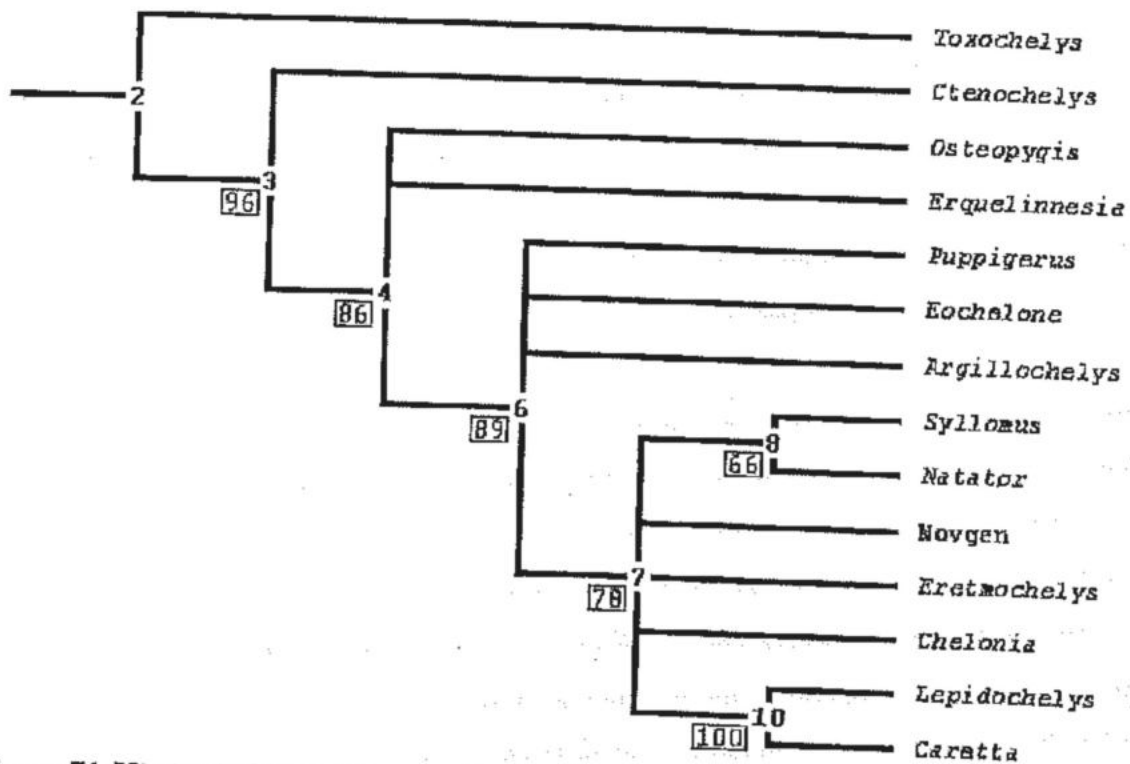


Figura 74. Hipótesis filogenética para La Familia Cheloniidae, considerando las propuestas de Parham y Fastovsky (1988), incluyendo un nuevo género de quelónido miocénico y excluyendo al género *Allopleuron*. Árbol de consenso por regla mayoritaria al 50%, realizado con base en 73 caracteres (30 informativos). El árbol más parsimonioso para estos datos presentó 86 pasos, CI = 0.6977, RI = 0.7414. Los nodos muestran las proporciones de bootstrap asignadas al grupo correspondiente y los números en negritas corresponden a las agrupaciones táxicas de la Tabla X.

La inclusión de la propuesta de Parham y Fastovsky (1997), deriva en una politomía para los quelonini que ofrece menor resolución que el resultado obtenido anteriormente, sin embargo, sigue considerando la inclusión de *Syllomus* entre los quelonini (Fig. 74, nodo 7) y la conformación de un taxon monofilético por *Syllomus* y *Natator* (fig. 74, nodo 8).

Según la propuesta del cladograma mostrado en la figura 74, las sinapomorfías para queloninae son las mismas que en la propuesta de la fig. 72, excepto por que se considera la presencia de la cresta sinfisal visible en vista lateral e incluyen la morfología del ischium (equívoca) y de los trocantes femorales. Considerar la presencia de la cresta sinfisal visible en vista lateral requiere reversiones del carácter para *Natator*, *Eretmochelys* y *Carettini*. Considerar la morfología del Ischium en un estado muy derivado como sinapomórfico para queloninae, resulta en una sinapomorfía equívoca que requiere una reversión en el taxon *Syllomus* + *Natator*. Y la morfología relativa la morfología femoral, requiere reversiones en *Syllomus* + *Natator* y Nov. Gen; así mismo, el considerar este carácter sinapomórfico en este nivel y no en el nivel de los queloninis actuales, como es el caso de la Fig. 72, genera la politomía para todos los quelonini (fig. 74, nodo 7) y no permite separar a los quelónidos actuales en un solo grupo (fig. 72, nodo 9).

Según el resultado del análisis incluyendo la propuesta de Parham y Fastovsky (1997), *Syllomus* y *Natator* forman un taxon monofilético por compartir los caracteres relativos al proceso lateral del ischium reducido, trocantes femorales separados por un surco (no fosa), trocante mayor del fémur más elevado que el caput femoris y presencia de la fosa tibial. Los caracteres autapomórficos para *Syllomus* son la pseudodentición y el foramen obturador confluyente pequeño y los característicos para *Natator* son la cresta labial visible en vista lateral, el proceso surangular extendiéndose suavemente sobre el dentario y la periferal libre entre las costillas sexta y séptima. El soporte estadístico para la monofilia del grupo formado por *Syllomus* y *Natator* disminuye en el resultado que incluye la propuesta de Parham y Fastovsky (1997), debido a que asigna diferentes estados de carácter en la morfología de la mandíbula (ausencia de cresta sinfisal y presencia del proceso surangular sobre el dentario para *Natator*).

Considerar la propuesta de Parham y Fastovsky (1997), sobre asignar a *Natator* el mismo estado de carácter primitivo en la altura de los trocantes femorales (carácter 58), resulta en una politomía para todos los quelonines, exepcto los carettini, sin embargo, no excluye a *Syllomus* de este grupo (resultados no mostrados). Según este resultado, el presente análisis considerará la propuesta de Hirayama (1994), sobre asignar a *Natator* el estado derivado en este carácter, según se observa también en las figuras 61 b y c.

Nov. Gen; es un género intermedio entre los Natatorini y los quelónidos actuales excepto *Natator*, cuyas relaciones filogenéticas no están totalmente resueltas y se presentan como una politomía de la que surgen *Syllomus* + *Natator*; Nov Gen; *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Lepidochelys* + *Caretta*.

El quelónido del Mioceno de La Misión, se asocia con:

Natatorini por la ausencia proceso surangular extendiéndose sobre el dentario (caracter 36) y por presentar los trocantes femorales separados por la fosa intertrocantérica (caracter 57).

Natator, *Chelonia* y *Carettini* por no presentar la cresta lingual del dentario denticulada (caracter 34).

Natatorini, *Eretmochelys* y *Chelonia* por presentar una superficie del dentario angosta (carácter 31) y la cresta lingual y sinfisal del dentario visibles en vista lateral (caracter 32 y 35), por presentar un ángulo escapular mayor a 110° (caracter 46). Aun que los caracteres 31 y 35 se presentan desde los quelónidos del Cretácico y Paleógeno y requieren reversiones para el nivel de los carettini.

Los quelonines excepto *Natatorini* por presentar los trocantes femorales a la misma altura (caracter 58) y la fosa tibial poco desarrollada (caracter 59).

Las relaciones que este nuevo género guarda con el resto de los géneros que conforman el grupo de los quelonines, no pueden resolverse y se presentan como una politomía que surge del nodo 7 (fig. 72), debido a que los caracteres 30, 40, 44, 53 y 54 se registraron como datos perdidos y corresponden a caracteres diagnósticos para el grupo formado por los quelónidos del neógeno. Según lo anterior, el registro de los estados de caracter para el nuevo género de la Mesa La Misión, cuenta con un 64% de los datos diagnósticos para este nivel, lo que no cumple con el criterio de Rowe (1988), sobre considerar taxa con al menos un 88% de datos para el análisis y por lo tanto, resta validez estadística a la filogenia propuesta y si se considera el porcentaje de los caracteres informativos para las tortugas marinas quelónidas, el porcentaje de datos con que se cuenta es de un 46%.

Las afinidades del nuevo género del Mioceno de La Misión, podrán establecerse al definir el estado de carácter relativo al proceso lateral del ischium (carácter 54), lo que permitirá asignar su afinidad hacia los natatorini o hacia el resto de los quelonini. Los rasgos craneales, excepto por la morfología del foramen caroticum laterale relativa al canalis cavernosum (carácter 30), no son diagnósticos en el nivel de la Subfamilia Cheloniini, por lo que la falta de estos caracteres no es un factor que aminore la resolución de las relaciones filogenéticas del nuevo género del Mioceno de La Misión en este nivel.

A pesar de contar con un registro pobre de los caracteres del nuevo género de quelónido de la Mesa La Misión, la distribución de los estados de carácter registrados para los especímenes UABC - FCM - 1620, 1621 y sus topotipos, no concuerda con la de ningún género de tortuga marina reportado a la fecha (Anexo IV, tabla IX y figura 72), por lo que se comprueba que estos especímenes representan un nuevo género de tortuga marina de la Familia Cheloniidae.

Mesocheloni misionica, gen. et sp. nov.

Se propone este nombre para referirse al grupo monogénico conformado por el quelonini del Mioceno de La Misión.

Etimología: *Meso*, se refiere al género que se caracteriza por presentar una morfología intermedia con respecto a los principales grupos de la Subfamilia Cheloninae; *cheloni* se refiere a un género que forma parte de la Subfamilia Cheloninae; *misionica*, se refiere a la localidad La Misión.

Los quelónidos actuales, excepto *Natator*, forman un grupo no necesariamente monofilético, al que se asigna un valor estadístico muy reducido (BPs = 56). *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*, forman un grupo por compartir las siguientes características:

Proceso surangular extendiéndose prominentemente sobre el dentario (carácter 36), proceso lateral del ischium rudimentario (carácter 54) y trocantes femorales conectados por un puente óseo (carácter 57).

Esta propuesta concuerda con la de Hirayama (1994), quien además considera la ausencia de la fosa tibial; al incluir al nuevo género del Mioceno de La Misión; este carácter se vuelve sinapomórfico para queloninae (fig. 72, nodo 7), y requiere una reversión para *Natator* + *Syllomus* (fig. 72, nodo 8).

De una politomía surgen los géneros *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Caretta* + *Lepidochelys*, siendo *Chelonia* el género que se presenta más cercanamente asociado con el grupo de los caretini, tal como lo propusiera Hirayama (1994).

Zangerl y Turnbull (1955), Mlynarsky (1976), Gaffney y Meylan (1988), Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988), proponen a *Eretmochelys* y *Chelonia* como géneros que conforman la Tribu Chelonini, por presentar en común un coracoide largo, un ángulo escapular ancho y un puente ancho en el peto. La distribución de estos caracteres, particularmente en los géneros *Natator*, *Syllomus* y Nov. Gen., generan que los dos primeros caracteres sean sinapomórficos para la Subfamilia Cheloninae (fig. 72, nodo 7) y el último para los quelónidos del Eoceno, Mioceno y actuales (fig. 72, nodo 6). La existencia de un grupo formado por *Chelonia* y *Eretmochelys* ha sido cuestionada en diversas publicaciones (Carr 1942, 1952; Parsons 1968; Frair 1979; Pritchard y Trebau 1984; Bowen et al., 1993; Parham y Fastovsky 1997).

En el presente análisis no se presenta un grupo formado por *Chelonia* y *Eretmochelys*; ambos géneros comparten una politomía, en la que se observa a *Chelonia* como el género mayormente relacionado con *Carettini*. Estos géneros comparten la ausencia de denticulación en la cresta lingual del dentario (carácter 34) y una extensión prominente del proceso surangular sobre el dentario (carácter 36).

Publicaciones previas proponen a *Eretmochelys* como el género más similar a los caretini, (Carr 1942, 1952; Parsons 1968; Frair, 1979; Pritchard y Trebau 1984); Parham y Fastovsky (1997), los asocian con base en la presencia de dos escudos prefrontales.

Según lo anterior, Chelonini es un taxa parafilético cuyas relaciones filogenéticas no han sido establecidas a la fecha.

Tribu Carettini (Gray 1825, como Carettidae; Zangerl y Turnbull 1955; Zangerl 1958): *Caretta* + *Lepidochelys*. Taxon apoyado por un valor estadístico que representa una evidencia de monofilia altamente significativa (BPs = 100), y que se caracteriza por presentar las siguientes sinapomorfías inequívocas:

Surcos de escudos craneales prominentes, pérdida del proceso medial del jugal, superficie triturante del dentario ensanchada y aplanada, carente de crestas lingual y sinfusal (caracteres 31, 32 y 35), coracoide más largo que el húmero en menor grado que en el resto de los quelonines (caracter 44), ángulo escapular menor que 110° (caracter 46), elementos periferales y marginales adicionales y subdivisión de las placas costales (caracteres 70 y 70).

El establecimiento de este grupo como un taxon monofilético requiere las reversiones de los caracteres relativos a la morfología mandibular, así como de la morfología de las cinturas pélvica y escapular.

La monofilia de este taxon fue propuesta por Gray (1825), Zangerl y Turnbull (1955) y corroborada por Zangerl (1958), Frair (1977), Gaffney y Meylan (1988), Bowen et al. (1993), Hirayama (1994), Dutton et al. (1996) y Parham y Fastovsky (1997).

Sistemática de otros quelonioideos de la Mesa La Misión

Debido al escaso registro de restos fósiles identificables para los quelonioideos de la Mesa La Misión, así como de la falta de material para su comparación, se establecen las siguientes afinidades para los restos óseos que presentan caracteres morfológicos identificables.

UABC-FCM-2611; húmero derecho completo de 78 mm de largo (fig. 20). Presenta columna recta, el proceso medial del húmero muy elevado con relación al caput humerus y también con relación a otros quelónidos, proceso lateral en forma de "v" bien desarrollado a la mitad de la columna, ensanchamiento en la porción distal, foramen

ectepicondilar continuo hasta la porción distal del hueso. Estas características concuerdan con las descritas por Weems (1974) e Hirayama (1992) para el género *Syllomus* (Lámina 3, fig. 2 y 3 de Weems, 1974; fig. 75).

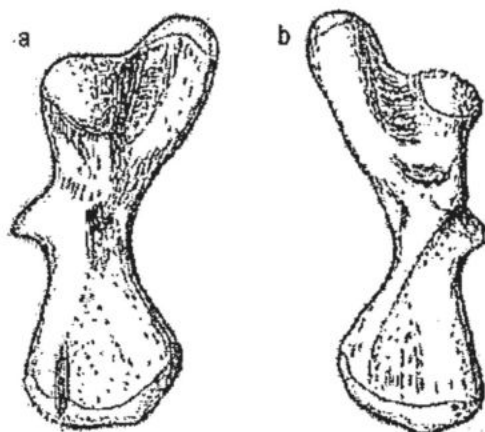


Figura 75. Húmero de *Syllomus aegyptiacus*. A, vista dorsal, USNM24878, 83 mm; b, vista ventral, USNM357168, 103 mm. Tomado de Hirayama (1992).

Los fragmentos de placas costales con número de catálogo UABC-FCM-2544 y 2574 (fig. 29), presentan un ensanchamiento lateral al contacto con las placas neurales que se relaciona con quillas laterales en el caparazón, caracter que corresponde también a la morfología de *Syllomus*, según reporta Weems (1974) (figura 4 y lámina 2, fig. 1).

La presencia del género *Syllomus* en los sedimentos marinos del Mioceno Medio de la Mesa La Misión, representan el primer reporte para el género en el Océano Pacífico Occidental. Este reporte sustenta la distribución cosmopolita del género, tal como sucede con las tortugas marinas actuales, así como la idea de una conexión interoceánica por la submergencia de la zona del istmo de Centroamérica, que permitía el libre flujo de las especies por ambos océanos (Aranda-Manteca, 1994, 2001).

El fragmento de plastron UABC-FCM-2450, las placas óseas del caparazón UABC-FCM-2509, 2508 y 2507 y el húmero UABC-FCM-2564 (figs. 21, 28 y 37), son elementos óseos que presentan las mismas características morfológicas que las reportadas para *Psephophorus* o *Dermochelys* (Volker, 1913, Hirayama 1994). Sin embargo, estas piezas se asignan al género *Psephophorus*, ya que es éste el género asignado a los dermoquelídeos del neógeno.

El género *Syllomus* ha sido relacionado por Weems (1974), como un quelónido de hábitos pelágicos por presentar el proceso medial elevado y la cresta deltopectoral a la mitad de la columna. Probablemente, tal como es el caso de los elementos afines a *Psephophorus* sp., la escasez de piezas de *Syllomus* se debe a que los ambientes sedimentarios representan zonas de plataforma somera y no de mar profundo, que corresponde al habitat de estos géneros. Según lo anterior, la presencia de estos géneros en la asociación de la Mesa La Misión, indica que esta era una zona de alimentación y resguardo en la que coincidían especies de hábitos diferentes.

Las placas costales semiarticuladas del espécimen UABC-FCM-2525, presentan un patrón de surcos de escudos córneos con ángulos muy rectos, tal como corresponde al patrón de las tortugas de los géneros *Lepidochelys* y *Caretta* (fig. 68; figs. 92 y 93, Zangerl y Turnbull, 1955). Al no contar con ningún otro elemento diagnóstico que permita identificar estos elementos óseos, se asignarán como afines a las tortugas marinas de tipo *Carettini*.

ALGUNOS ASPECTOS SOBRE LA BIOGEOGRAFÍA
DE LAS TORTUGAS MARINAS DE TIPO CHELONINI.

El género más antiguo reportado para las tortugas del Microorden Chelonioidea es *Santanachelys gaffneyi* (Hirayama, 1998) (Fig. 14, 70, 71), el cual se encontró en sedimentos de la Formación Santana del Este de Brasil, correspondientes al Cretácico Temprano, (Aptiano - Albiano; 110 millones de años), sin embargo, descubrimientos de húmeros con morfologías de tipo toxoquelídeo, quelónido y protosteguídeo, indican la diversificación de las tortugas marinas en las familias Protostegidae, Dermochelyidae y Cheloniidae debió ocurrir durante el Aptiano Tardío o Albiano Temprano y que el origen del microorden puede trazarse hasta el Neocomiano (Cretácico Temprano, 144-115 millones de años) (Shaffer et al., 1997; Hirayama, 1998). Así mismo, indican que la radiación básica de la Familia Cheloniidae ocurrió desde su origen Hirayama (1992, 1994).

Los géneros *Toxochelys* y *Ctenochelys* son los representantes más primitivos de la Familia Cheloniidae, ambos reportados para el Gran Mar Interior de Norte América durante el Cretácico. *Osteopygis* se ha reportado para el Sureste del Gran Mar Interior para el Maastrichtiano y Paleoceno y *Erquelinnesia* se reporta para el Mar del Norte en Europa Occidental para las épocas Paleoceno y Eoceno.

Puppigerus, *Eochelone* y *Argillochelys* son géneros reportado para los mares del Eoceno de Europa Occidental y según muestra la hipótesis filogenética para la Familia Cheloniidae (Fig. 72), el internodo que se presenta entre estos géneros eocénicos y los Cheloniinae, representa la especie ancestral previa al evento de especiación (Wiley et al., 1991) a partir del cual se originaron los géneros que conforman el grupo de la Subfamilia Cheloniinae (*Syllomus*, *Mesocheloni* nov. gen., *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Lepidochelys*).

El ancestro común más reciente para los Cheloniinae puede ubicarse en el Oligoceno, época correspondiente al tiempo ocurrido entre el registro de los quelónidos del Eoceno (*Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*; nodo 6, figura 72) y el primer registro para *Syllomus*, que corresponde al Mioceno Temprano (Fig. 76); propuesta que concuerda con Zangerl y

Turnbull (1955). Y puede asumirse que durante el Mioceno tuvo lugar la diversificación del grupo natural de los Cheloniinae, según indican los nodos de la figura 76.

Zangerl y Turnbull (1955) y Weems (1974), reportan la presencia del género *Procolpochelys* en la costa oriental de Estados Unidos y en Italia para el Eoceno Tardío - Mioceno Temprano. Los autores indican que *Procolpochelys* corresponde a una tortuga de tipo Carettini, según características de su cráneo, húmero y concha.

A reservas de contar con una mejor descripción de *Procolpochelys*, que permita integrarlo en una hipótesis filogenética, éste género podría asignarse como una forma ancestral a partir de la cual se diversificaron los géneros del grupo Cheloniinae. Diversificación que debió tener lugar durante el Mioceno temprano, siendo un reflejo de ello la presencia de los géneros *Syllomus*, *Mesocheloni* y *Procolpochelys* para el Mioceno Medio y la posterior diversificación de los Euecheloniines durante el Mioceno Tardío.

Según indica la distribución del grupo de los quelónidos del Eoceno y de los géneros *Syllomus* y *Procolpochelys*, el origen de los Cheloniinae tuvo lugar en el Atlántico Oriental de Europa y el Norte de África, seguido por un evento de especiación durante el Mioceno Temprano que dio lugar a la dispersión del género *Syllomus* hacia la costa Nororiental de América, probablemente siguiendo las corrientes templadas del ecuador en el Atlántico Norte. O por el registro de *Procolpochelys* en los depósitos del Eoceno Tardío de Carolina del Sur, E. U., pudo tener lugar una migración previa de *Procolpochelys* siguiendo la corriente templada del golfo del Atlántico Occidental hacia Europa.

El posterior origen del género *Mesocheloni* nov. gen., y la extensión del intervalo geográfico de *Syllomus* en el océano Pacífico tuvo lugar por dispersión a través del paso interoceánico de Centroamérica y por las corrientes templadas del pacífico ecuatorial durante el Mioceno Medio (Figs. 76, 78 y 79).

El género *Syllomus*, y sus sinónimos *Trachyaspis*, *Peritresius*, *Kurobechelys* y *Cehlonia marilandica*, han sido reportados para el Mioceno y Plioceno temprano en el Pacífico Occidental japonés, el mar tethiano en Egipto y el Atlántico Occidental en Virginia,

Maryland y Carolina del Norte, USA (Figs. 77-80). El hallazgo de los elementos óseos UABC-FCM-2611 y UABC-FCM-2574, representan el primer reporte para el género *Syllomus* en el Pacífico Oriental y con esto se confirma la distribución cosmopolita en latitudes templadas propuesta por Weems (1974) para este género, tal como sucede con los actuales *Euchelonini* (Marquez, 1990).

Los géneros miocénicos, debieron seguir los patrones de paleocorrientes, aprovechando las conexiones interoceánicas de Centro América y Arabia, debidas a la subsidencia de Centro América y la separación del entonces Continente Africano del Euroasiático. Con base en la hipótesis filogenética aquí presentada (fig. 72), se observa que los *Cheloniinae* actuales, excepto *Natator*, tienen un ancestro común más reciente que se ubica en el Mioceno Medio. Se propone que existió un evento de especiación o radiación dispersiva durante el Mioceno Tardío, ya que según demostraron Dodd y Morgan (1992), estos géneros ya se habían establecido para el Plioceno Temprano (Figs. 76 y 80).

El cierre de las conexiones interoceánicas del Plioceno truncó la continuidad del flujo génico y permitió la estabilización de las especies *Chelonia mydas* y *Lepidochelys kempii* en el océano Atlántico, Indico y Pacífico Occidental y *C. agassizii* y *L. olivacea* en el Océano Pacífico Oriental, como resultado de una dinámica dispersiva vicariante.

Según la filogenia de los quelonines propuesta en la figura 72, todos los quelonines (nodo 7), comparten un ancestro común que puede asumirse presentaba una distribución cosmopolita, si se sigue el criterio de Willey et al. (1991), quienes asumen que los intervalos geográficos de los ancestros son los intervalos aditivos de sus descendientes. Esto, según Brooks (1985) indica que todos los quelonines presentan una asociación de área geográfica por descendiente, en la que los taxa correspondientes presentan una distribución geográfica global en latitudes templadas, porque evolucionaron en el área que ocupaban sus ancestros comunes.

Por otro lado, como lo muestra la hipótesis filogenética (fig. 72), el género *Syllomus* corresponde al género ancestral o parental del actual *Natator*, mismo que es el único género con distribución regional. Según lo anterior, el patrón evolutivo de *Syllomus* hacia

el actual *Natator*, representa un proceso de evolución simpátrica, en donde tiene lugar una especialización ecológica en una porción de la distribución de la especie parental (Mayr, 1995).

Natator presenta una asociación de área geográfica por colonización Brooks (1985) pues siguiendo el criterio de Wiley et al., (1991), su ancestro presentó distribución global en latitudes templadas y esta especie en particular pudo evolucionar en cualquier lugar y se dispersó en el área que corresponde a su intervalo geográfico actual.

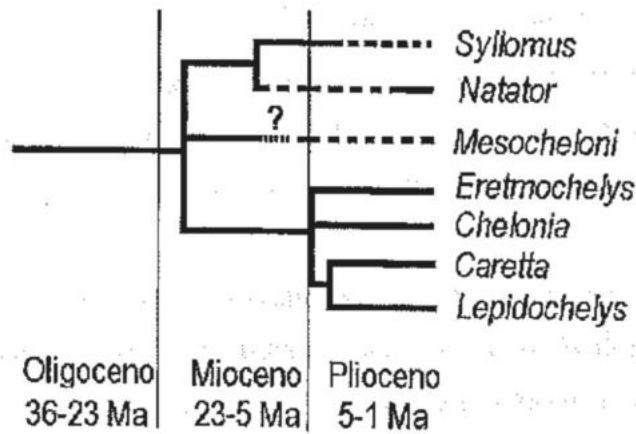


Figura 76. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de los quelonines con una escala de referencia en el tiempo geológico.



Figura 77. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Temprano (Aquitaniense-Burdigaliense, 23.7-16.6 millones de años), mostrando la distribución conocida para los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Calvert) y *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Rudies y Fm. Calvert). Tomado de Smith, Smith y Funnell (1994).

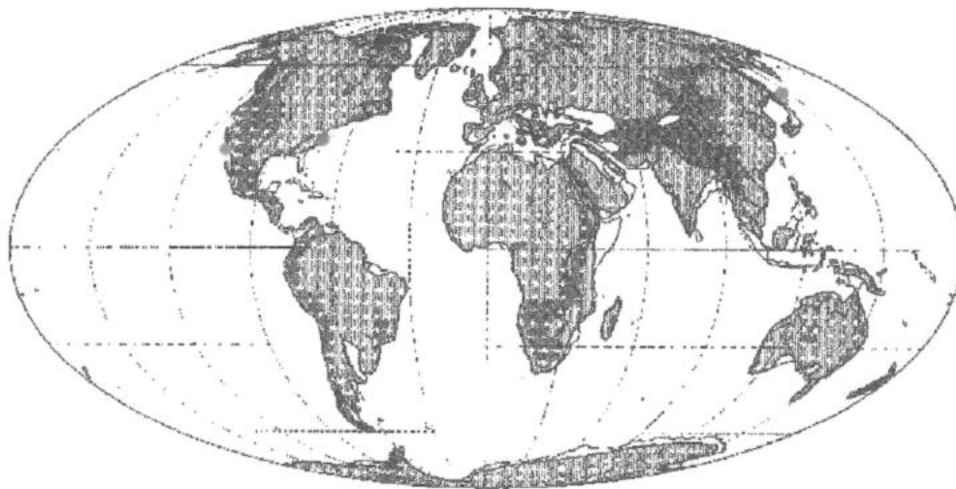


Figura 78. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Medio (Langhiano-Serravaliano, 16.6-11.2 millones de años), mostrando la distribución conocida para de los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Round Mountain Silt, Rosarito Beach, Calvert, Yorktown), *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Calvert, Sogi, Nagura e Hirachi) y *Mesocheloni nisionica* (verde, Fm. Rosarito Beach). Tomado de Smith, Smith y Funnell (1994).



Figura 79. Mapa de la paleolínea de costa durante el Mioceno Tardío (Tortoniano-Messiniano, 11.2-6.3 millones de años), mostrando la distribución conocida para los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Berchem) y *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Senhata). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).



Figura 80. Mapa de la paleolínea de costa durante el Plioceno (Zancleano, 5 millones de años), mostrando la distribución geográfica conocida para los géneros *Psephophorus* sp. (amarillo, Fm. Bone valley), *Syllomus* sp. (rojo, Fm. Yorktown) y euquelonines (naranja, Fm. Bone valley). Modificado de Smith, Smith y Funnell (1994).

CONCLUSIONES

Los resultados del análisis filogenético del Microorden Chelonioida incluyendo todos los taxa propuestos por Hirayama (1994) y el Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión, muestran las siguientes agrupaciones principales:

- a) Familia Cheloniidae, formando tres grupos principales que surgen de politomías no resueltas:
 1. *Toxochelys*, *Ctenochelys*, Osteopyginae y *Allopleuron*.
 2. Quelónidos del Eoceno.
 3. Quelónidos del Neógeno.
- b) Epifamilia Dermoquelioidea, incluyendo Protostegidae y Dermochelyidae y el género *Corsochelys* presentándose como grupo hermano de ambas familias.

La topología de la Familia Cheloniidae no es consistente con las propuestas de Fastovsky (1985), Gaffney y Meylan (1988), Hirayama y Chitoku (1996), Parham y Fastovsky (1997) o Hirayama (1994, 1998), por lo que se siguió la propuesta de Parham y Fastovsky (1997) sobre excluir a *Allopleuron* del análisis.

La politomía para Protostegidae propuesta por Hirayama (1994) es resuelta en el presente análisis y la propuesta corresponden con la de Hirayama (1998), excepto por que en el presente análisis se relaciona más cercanamente *Desmatochelys* con *Protostega* + *Archelon* y a *Chelosphargis* con *Notochelone*, esta diferencia en las agrupaciones puede deberse a que Hirayama (1988) excluyó a los géneros *Rhinochelys* y *Archelon* de su análisis.

La filogenia de la Familia Dermochelyidae, corresponde con las propuestas de Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994), Hirayama y Chitoku (1996), pero difiere de las propuestas de estos dos últimos, por presentar a *Corsochelys* como un grupo hermano de los dermoquelioideos en conjunto, sin embargo, este resultado está apoyado por una evidencia estadística marginal y por lo tanto no debe considerarse definitivo.

Los resultados de los análisis de la filogenia del Microorden Chelonioidea, excluyendo al género *Allopleuron* mostraron:

1. Un mayor soporte estadístico a la consideración de la Familia Cheloniidae y la Epifamilia Dermochelyioidea como grupos hermanos monofiléticos que conforman el Microorden Chelonioidea.
2. No representa un factor que modifique la decisión sobre considerar a *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Osteopyginae* como taxa que forman parte de la Familia Cheloniidae.
3. Genera una mayor resolución de las relaciones entre quelónidos, resolviendo múltiples politomías y resultando en un mayor soporte estadístico para las relaciones internas.
4. La consideración del grupo formado por *Protostega* y *Archelon* como un taxon intermedio entre las Familias Protostegidae y Dermochelyidae, indica que es necesario incluir al genero *Allopleuron* en un estudio enfocado en las relaciones filogenéticas de los dermoquelioideos, tanto entre sí como con los quelonioideos.

El mayor soporte estadístico en la resolución de las relaciones filogenéticas de los quelónidos al excluir al género *Allopleuron* y el resultado de topologías inconsistentes con las propuestas recientes para dermoquelioidea, evidenciaron que la inclusión del nuevo género de quelónido de la Mesa La Misión es relevante solo para la filogenia de la Familia Cheloniidae, por lo que se procedió a realizar un análisis considerando solo los taxa que integran esta familia.

Los análisis filogenéticos realizados independientemente para el Microorden Chelonioidea sin considerar a *Allopleuron* y la Familia Cheloniidae resultan en topologías idénticas para los quelónidos del Cretácico y Paleógeno, pero en el segundo caso las propuestas presentan mayor soporte estadístico. Con esto se comprueba que excluir a los dermoquelioideos no afecta las relaciones filogenéticas internas de la Familia Cheloniidae.

La exclusión de los dermoquelídeos en el análisis filogenético permite la resolución de una politomía para los quelónidos del Neógeno, ofreciendo entonces una mejor opción para resolver las relaciones internas de la Familia Cheloniidae.

Incluir los estados de carácter registrados para los especímenes UABC – FCM – 1620, 1621 y sus topotipos en las series de transformación de caracteres para el Microorden Cheloniidea y su estudio en el contexto del análisis filogenético, resulta en cladogramas que demuestran que estos especímenes representan un nuevo género de tortuga marina de la Familia Cheloniidae, que se relaciona de manera más cercana con el género *Syllomus* y las tortugas marinas actuales, que con cualquier otro grupo de quelónidos.

El resultado del análisis de la filogenia de la Familia Cheloniidae, incluyendo al nuevo género miocénico y excluyendo a *Allopleuron* concuerda con la propuesta de Parham y Fastovsky (1997) con respecto a los quelónidos del Cretácico y Paleógeno, lo que indica que la inclusión del nuevo género de La Misión no aporta información que permita resolver las relaciones de estos grupos, tanto entre sí como con los quelónidos del Neógeno.

La inclusión del nuevo género del Mioceno de La Misión, aporta información con base en la cual se pueden definir las relaciones filogenéticas que guardan entre sí los quelónidos del Neógeno y Cuaternario, particularmente, permite establecer una propuesta sobre los géneros que conforman la subfamilia Cheloninae y la forma en que éstos se relacionan, particularmente la posición de *Syllomus* y *Natator* con respecto al resto de los quelonines.

El análisis filogenético de la Familia Cheloniidae, excluyendo al género *Allopleuron* e incluyendo al nuevo género de la Mesa La Misión, resulta en las siguientes agrupaciones taxonómicas, que pueden definirse filogenéticamente con base en el nodo (de Queiroz y Gautier, 1990):

Familia Cheloniidae (Fig. 73, nodo 2): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Toxochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Taxon sin nombre (Fig. 73, nodo 3): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Ctenochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Taxon sin nombre (Fig. 73, nodo 4): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Osteopygis*, *Erquelinnesia* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Subfamilia Osteopyginae Zangerl 1953 (Fig. 73, nodo 5): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Osteopygis* y *Erquelinnesia* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Osteopygis* y *Erquelinnesia*.

Taxon sin nombre (Fig. 73, nodo 6): Se refiere al grupo conformado por las tortugas marinas que comparten un ancestro común con *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys* y las tortugas marinas actuales, así como todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Grupo de quelónidos del Eoceno (Parham y Fastovsky, 1997) (Fig. 73; definición con base en el punto de surgimiento (de Queiroz y Gauthier, 1990): Se refiere al grupo de quelónidos del Eoceno que surgen de una politomía en el cladograma y cuyas relaciones no han podido definirse por falta de un carácter diagnóstico que los identifique como grupo monofilético. Conformado en la presente hipótesis por *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*.

Subfamilia Cheloniinae (Zangerl, 1958) (Fig. 73, nodo 7): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Syllomus* y *Caretta* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Syllomus*, *Natator*, Nov. Gen., *Eretmochelys*,

Chelonia, *Lepidochelys* y *Caretta*. Si su definición se establece como el Grupo Coronario (Jefferies, 1979; Parham y Fastovsky, 1997), este taxon se refiere a aquellos taxa que comparten el ancestro común más reciente de los quelónidos actuales.

Tribu Natatorini (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson 1988) (Nodo 8): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Syllomus* y *Natator* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Syllomus* y *Natator*.

Taxon sin nombre (Fig. 73; definición con base en el punto de surgimiento (de Queiroz y Gauthier, 1990): *Mesocheloni misionica*, gen. et sp. nov. Se propone este nombre para referirse al grupo monogénico conformado por el quelonini del Mioceno de La Misión, que surge de una politomía a partir del nodo 8 y cuyas relaciones filogenéticas con el resto de los géneros de la Subfamilia Cheloniinae no han podido resolverse por la ausencia de datos codificados en su serie de transformación.

Etimología: *Meso*, se refiere al género que se caracteriza por presentar una morfología intermedia con respecto a los principales grupos de la Subfamilia Cheloniinae; *cheloni* se refiere a un género que forma parte de la Subfamilia Cheloniinae; *misionica*, se refiere a la localidad La Misión.

Supertribu Euchelonini (Nuevo taxon) (Nodo 9): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Eretmochelys* y *Caretta* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Eretmochelys*, *Chelonia*, *Lepidochelys* y *Caretta*.

Tribu Carettini Zangerl y Turnbull, 1965 (Nodo 10): Se refiere al grupo conformado por el ancestro común más reciente de *Caretta* y *Lepidochelys* y todos sus descendientes. Conformado en la presente hipótesis por *Lepidochelys* y *Caretta*.

Las relaciones filogenéticas de las tortugas marinas de tipo quelonioideo se expresan gráficamente en el cladograma de la fig. 73, en donde se observan las siguientes agrupaciones:

Familia Cheloniidae (Nodo 2), puede considerarse como un grupo monofilético asociado a un valor estadístico que representa una evidencia marginal a la monofilia del grupo (BPs = 88). Conformada por los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*, *Erquelinnesia*, *Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, Nov. Gen., *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*, mismos que comparten de manera inequívoca las siguientes sinapomorfias:

Ausencia del contacto parietal/escamoso; palato secundario envolviendo a los palatinos; presencia anterior del contacto vomer/palatino; superficie ventral del basiesfenoide con una cresta prominente en forma de "V"; cresta lingual del dentario presente; vértebras cervicales más alargadas con articulaciones centrales más anchas; contacto ulna/radio que presenta rugosidades distales.

Familia Cheloniidae excluyendo *Toxochelys* (Nodo 3) puede considerarse como un grupo monofilético asociado a un valor estadístico altamente significativo (BPs = 91); caracterizada por presentar las siguientes sinapomorfias inequívocas (excepto por * que se presenta como ambigua):

Ausencia del hueso nasal; emarginación temporal superior ocultando el foramen stapedio temporale en vista anterior (*); palato secundario envolviendo al vomer y palatinos; osificación tubular del rostrum basiesfenoidal.

Familia Cheloniidae excluyendo a *Ctenochelys* (Nodo 4); caracterizada por presentar las siguientes sinapomorfias inequívocas (excepto por * que se presenta como ambigua); presenta un valor estadístico que representa una evidencia de monofilia altamente significativa (BPs = 90):

Presencia de surcos de escudos craneales; pérdida del foramen palatinum posterius (*); foramen caroticum laterale con diámetro menor que el foramen anterius canalis carotici interni; presencia de la articulación central cervical doble entre los centra séptimo y octavo.

La presencia de un Osteopyginae monofilético, como una subfamilia parte de la Familia Cheloniidae es consistente, aún que su soporte estadístico es marginal (BPs ≈ 75). El mayor soporte estadístico para este grupo (BPs = 81), se encontró cuando se asignó el mismo

estado para ambos géneros en la forma del palato secundario (caracter 12); según lo anterior, el trabajar con morfoclinas sí afecta los resultados en términos estadísticos. Un análisis que incluya en conjunto los caracteres propuestos por Fastovsky (1985), Gaffney y Meylan (1988), Hirayama (1994) y Parham y Fastovsky (1997), puede mejorar la evidencia de monofilia para esta subfamilia.

Subfamilia Osteopyginae (Nodo 5); *Osteopygis* + *Erquelinnesia* conforman un grupo monofilético que presenta como una sinapomorfia inequívoca una superficie triturante del dentario prominente, así como un palato secundario envolviendo vomer y palatinos de manera extensiva (transformaciones ambiguas).

Los quelónidos del Eoceno y Neógeno (*Puppigerus*, *Eochelone*, *Argillochelys*, *Syllomus*, Nov. Gen, *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys* y *Caretta*), forman un taxon monofilético apoyado por una evidencia marginal de monofilia (BPS = 88) y comparten entre sí las siguientes sinapomorfias inequívocas (Nodo 6):

Ausencia de articulaciones móviles en los dígitos I y II; coracoide más largo que el húmero; presencia de la morfología humeral de tipo quelónido, con el proceso lateral como una estructura en forma de "V"; reducción del proceso lateral del ischium; fosa tibial prominente por la inserción de los músculos pubotibialis y flexortibialis; presencia de una protuberancia en la placa nugal producto de el agarre de la octava vértebra cervical; plastron largo con puente ancho.

Los quelónidos del Eoceno (*Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*): Se presentan como una politomía en la que no se presenta ningún carácter en común, excepto por la fosa tibial prominente en estos tres géneros, que se enlista como una sinapomorfia en el nivel anterior (nodo 6) y que requiere una reversión para el grupo de los quelonines y una nueva transformación para el grupo formado por *Syllomus* y *Natator*.

Subfamilia Cheloniinae (*Syllomus*, Nov. Gen, *Natator*, *Chelonia*, *Eretmochelys*, *Caretta* y *Lepidochelys*). Taxon cuya evidencia de monofilia puede considerarse marginal (BPs = 80; fig. 73, nodo 7) y que caracteriza por presentar las siguientes sinapomorfias inequívocas:

Presencia del foramen caroticum laterale confluyente con el canalis cavernosum, crestas lingual y sinfisal del dentario visibles en vista lateral, articulación central cervical platycoelous entre los centra sexto y séptimo, coracoide más largo que el húmero, ángulo escapular mayor que 100°, húmero de tipo quelónido con una estructura en forma de "v" muy pronunciada en el proceso lateral, ausencia de la fosa tibial.

Tribu Natatorini, (Zangerl, Hendrickson y Hendrickson 1988). *Syllomus* + *Natator*, grupo al que se asocia una evidencia de monofilia marginal (BPs = 87; fig. 73, nodo 8) y se caracteriza por compartir las siguientes sinapomorfías inequívocas:

Trocante mayor del fémur más elevado que el caput femoris y fosa tibial con una morfología intermedia entre los quelónidos del Eoceno y los actuales + Nov. Gen.

Incluyendo la propuesta de Parham y Fastovsky (1997), este grupo se sigue manteniendo como un taxon monofilético por las sinapomorfías antes mencionadas, así como por poseer un proceso lateral del ischium reducido y los trocantes femorales separados por un surco.

Nuevo género del Mioceno de La Misión:

Género intermedio entre los natatorini y quelónidos actuales que según la hipótesis filogenética desarrollada en este trabajo, Natatorini es el taxon hermano de un grupo formado por Nov. Gen + Quelónidos actuales.

El quelónido del Mioceno de La Misión, se asocia con:

Natatorini por la ausencia proceso surangular extendiéndose sobre el dentario y por presentar los trocantes femorales separados por la fosa intertrocantérica .

Natator, **Chelonia** y **Carettini** por no presentar la cresta lingual del dentario denticulada.

Natatorini, **Eretmochelys** y **Chelonia** por presentar una superficie del dentario angosta y la cresta lingual y sinfisal del dentario visibles en vista lateral, así como por presentar un ángulo escapular mayor a 110°.

Los quelonines excepto *Natatorini* por presentar los trocantes femorales a la misma altura y la fosa tibial poco desarrollada.

Las afinidades del nuevo género del Mioceno de La Misión y por lo tanto las interrelaciones de los quelonines, podrán establecerse con mayor certeza cuanto mayor sea el registro de sus estados de carácter; particularmente, al definir el estado de carácter relativo al proceso lateral del ischium, será posible asignar definir su afinidad hacia los *natatorini* o hacia el resto de los quelonini.

Integrar los caracteres del húmero y plastron, particularmente entoplastron y xhipiplastron, propuestos por Hirayama (1992, 1998) e Hirayama y Chitoku (1996), podrían ser muy útiles en elucidar la posición filogenética de este nuevo género del Mioceno de La Misión y la filogenia de los queloninae, sin embargo, estos caracteres no han sido registrados de manera extensiva para los quelónidos.

Quelónidos actuales, excepto *Natator*:

La parafilia de *Chelonini* es corroborada y se presenta una nueva propuesta sobre las relaciones entre los quelónidos actuales, tal que:

Chelonia y *Eretmochelys* son géneros cercanamente relacionados entre sí que forman en conjunto con los *caretini*, un grupo monofilético con soporte estadístico limitado (BPs = 56) y que comparten las siguientes características de manera inequívoca:

presencia del proceso surangular extendiéndose prominentemente sobre el dentario (excepto *Eretmochelys*), el proceso lateral del ischium rudimentario y los trocantes femorales conectados por un puente óseo.

Chelonia es el taxon hermano de los *caretini*, por la ausencia de denticulación en la cresta lingual del dentario y una extensión prominente del proceso surangular sobre el dentario.

Tribu Carettini (Gray 1825): Conformada por *Caretta* + *Lepidochelys*. Taxon apoyado por un valor estadístico que representa una evidencia de monofilia altamente significativa (BPs = 100), y que se caracteriza por presentar las siguientes sinapomorfias inequívocas:

Surcos de escudos craneales prominentes, pérdida del proceso medial del jugal, superficie triturante del dentario ensanchada y aplanada, carente de crestas lingual y sinfisal, coracoide más largo que el húmero en menor grado que en el resto de los quelonines, ángulo escapular menor que 110°, elementos periferales y marginales adicionales y subdivisión de las placas costales.

SISTEMÁTICA DE OTROS QUELONIOIDEOS DE LA MESA LA MISIÓN

El húmero UABC-FCM-2611 y los fragmentos de placas costales UABC-FCM-2544 y 2574, pueden asignarse al género *Syllomus*, cuya presencia en la asociación fosilífera de la Mesa La Misión representa el primer reporte para este género en el Océano Pacífico, lo que indica una distribución cosmopolita para este género tal como ocurre con los quelónidos actuales.

El fragmento de plastron UABC-FCM-2450, las placas óseas del caparazón UABC-FCM-2509, 2508 y 2507 y el húmero UABC-FCM-2564 se asignan al género *Psephophorus*, que corresponde a todos los dermoquelídeos reportados entre el Eoceno y Plioceno.

Las placas costales semiarticuladas del espécimen UABC-FCM-2525 presentan afinidad con los géneros *Lepidochelys* y *Caretta*, por lo que se puede asignar como aff. carettini.

ASPECTOS SOBRE LA BIOGEOGRAFÍA

El origen del Microorden Chelonioidea puede trazarse hasta el Neocomiano (Cretácico Temprano, 144-115 millones de años).

La diversificación de las tortugas marinas en las familias Protostegidae, Dermochelyidae y Cheloniidae debió ocurrir durante el Aptiano Tardío o Albiano Temprano.

La radiación básica de la Familia Cheloniidae ocurrió desde su origen, en el límite Aptiano - Albiano, durante el Cretácico.

No se ha encontrado evidencia que relacione a los géneros *Toxochelys*, *Ctenochelys* y *Osteopygis*, reportados para el Gran Mar Interior de Norte América durante el Cretácico, así como *Erquelinnesia*, reportado para el Mar del Norte en Europa Occidental durante las épocas Paleoceno y Eoceno, con el origen y dispersión de las tortugas marinas de la Familia Cheloniidae reportadas para el Neógeno y Cuaternario.

El internodo que se presenta entre los géneros *Puppigerus*, *Eochelone* y *Argillochelys*, reportados para los mares del Eoceno de Europa Occidental, y los Cheloniinae del Mioceno, Plioceno y Cuaternario, representa la especie ancestral previa al evento de especiación o radiación que dio origen a los géneros que conforman el grupo de la Subfamilia Cheloniinae (*Syllomus*, *Mesocheloni* nov. gen., *Natator*, *Eretmochelys*, *Chelonia* y *Lepidochelys*).

El origen de los Cheloniinae tuvo lugar en el Atlántico Oriental de Europa y el Norte de Africa, seguido por un evento de especiación durante el Mioceno Temprano que dio lugar a la dispersión del género *Syllomus* hacia la costa Nororiental de América, probablemente siguiendo las corrientes templadas del ecuador en el Atlántico Norte.

Como una hipótesis alterna al origen de los Cheloniinae, pudo tener lugar una migración previa de *Procolpochelys* siguiendo la corriente templada del golfo del Atlántico Occidental hacia Europa.

El posterior origen del género *Mesocheloni* nov. gen., y la extensión del intervalo geográfico de *Syllomus* en el océano Pacífico tuvo lugar por dispersión a través del paso interoceánico de Centroamérica y por las corrientes templadas del pacífico ecuatorial durante el Mioceno Medio.

El hallazgo del espécimen UABC-FCM-2611, es el primer reporte para el género *Syllomus* en el Pacífico Oriental y con éste, se confirma la distribución cosmopolita en latitudes templadas para este género propuesta por Weems (1974), tal como sucede con los Chelonines actuales.

Debido a que el presente trabajo representa el primer reporte del género *Mesocheloni*, probablemente posterior a su publicación, se presenten nuevos reportes de este género para las asociaciones fosilíferas del Neógeno, por lo tanto, no puede asumirse que este género sea endémico para el Pacífico Oriental.

Siguiendo los criterios de Brooks (1985) y Willey et al. (1991), los natatorini, euquelonines y quelonines en general (nodos 8, 9 y 7 de la fig. 73), comparten ancestros en común que presentaron distribución geográfica global en latitudes templadas, y todos los taxa que conforman los quelonines, presentan una asociación de área geográfica por descendiente debido a que evolucionaron en el área que ocupaban sus ancestros comunes, excepto *Natator* que por ser el único género de distribución geográfica restringida, debe corresponder a una asociación de área geográfica por colonización en la que su ancestro presentó distribución global en latitudes templadas y esta especie en particular pudo evolucionar en cualquier lugar y dispersarse en el área que corresponde a su intervalo geográfico actual.

Los Cheloniinae actuales, excepto *Natator*, tienen un ancestro común más reciente que se ubica en el Mioceno Medio. Se propone que existió un evento de especiación o radiación dispersiva durante el Mioceno Tardío, favorecido por las conexiones interoceánicas de Centro América y Arabia, debidas a la subsidencia de Centro América y la separación del entonces Continente Africano del Euroasiático.

El cierre de las conexiones interoceánicas del Plioceno truncó la continuidad del flujo génico y permitió la estabilización de las especies *Chelonia mydas* y *Lepidochelys kempii* en el océano Atlántico, Indico y Pacífico Occidental y *C. agassizzii* y *L. olivacea* en el Océano Pacífico Oriental, como resultado de una dinámica dispersiva vicariante.

Los quelonines presentan una asociación de área geográfica por descendiente, en la que los taxa correspondientes presentan una distribución geográfica global en latitudes templadas, porque evolucionaron en el área que ocupaban sus ancestros comunes.

El género *Syllomus* corresponde al género ancestral o parental del actual *Natator*, al cual puede asignarse un proceso de evolución simpátrica, en donde tiene lugar una especialización ecológica en una porción de la distribución de la especie parental.

Natator presenta una asociación de área geográfica por colonización ya que este género pudo evolucionar en cualquier lugar y se dispersó en el área que corresponde a su intervalo geográfico actual.

LITERATURA CITADA

Agassiz, L. 1857. North American Testudinata. Pages 233-452. In Contributions to the natural history of the United States. Volume 1, part 2. Little, Brown and Co., Boston.

Albrech, 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 Stud. Zool.* 14:81-99.

Albrecht, P. W. 1976. The cranial arteries of turtles and their evolutionary significance. *J. Morphol.* 149:159-182.

Aranda - Manteca, F. J. 1990. Aspectos Paleooceanográficos y Paleoecológicos de los fósiles del Mioceno, La Mesa La Misión, Baja California, México. *Rev. Soc. Mex. Paleont.* 3(1):97-116.

Aranda-Manteca, F. J. 1994. Vertebrados marinos fósiles de La Misión, Baja California, México. Tesis de Maestría. U. A. B. C. - F. C. M. México. 204 pp.

Aranda - Manteca, F. J. 2000. Observations on the evolution of herbivorous marine mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3(20):27A.

Aranda - Manteca, F. J. 2001. Análisis paleoecológico y paleoambiental de la asociación de vertebrados marinos fósiles de La Misión, Baja California, México. Tesis de Doctorado. U. A. B. C. - F. C. M. México. 211 pp.

Aranda - Manteca, F. J., D. P. Domning and L. G. Barnes. 1994. A new Middle Miocene sirenian of the genus *Metaxytherium* from Baja California and California: Relationships and paleogeographic implications. pp. 191-204. In Berta, A. and T. A. Deméré (eds.). Contributions in Marine Mammal Palaeontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr. *Proc. San Diego Society of Natural History.* 29.

Ashby Jr, J. R. 1989. Miocene tectonostratigraphic history of the Rosarito Beach basin, northwestern Baja California: Implications for the early tectonic development of the southern California continental borderland. Thesis Master of Science in Geology. Univ. of Calif. Los Angeles. 150 p.

Baird, D. 1964. A fossil sea-turtle from New Jersey. *Invest. New Jersey State Mus.* 1, 3-26.

Barbour, T. 1914. On some Australasian reptiles. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 27:201-206.

Behrensmeyer, A. K. 1975. Taphonomy and paleoecology of the Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Mus. Comp. Zool. Bull.* 146:473-578.

Bickham, J. W. 1975. A cytosystematic study of turtles in the genera *Clemmys*, *Mauremys* and *Sacalia*. *Herpetologica* 31: 198-204.

Bickham, J. W. 1981. Two hundred million year old chromosomes: Deceleration of the rate of karyotypic evolution in turtles. *Science* 212:1291-1293.

Bickham, J. W. 1983. Patterns and modes of chromosomal evolution in reptiles. In: *Chromosomes in evolution of eukaryotic groups*, Vol. II. A. K. Sharma and A. Sharma (eds.). CRC Press, Inc., Boca Raton.

Bickham J. W. and R. J. Baker. 1976. Chromosome homology and evolution of emydid turtles. *Chromosoma* 54:201-219.

Bickham, J. W. and J. L. Carr. 1983. Taxonomy and phylogeny of the higher categories of cryptodiran turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. *Copeia*. 1983:918-932.

Boaz, N. T. and A. K. Behrensmeyer. 1976. Hominid taphonomy: Transport of human skeletal parts in an artificial fluvial environment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45:53-60.

- Bour, R. and A. Dubois. 1985. Nomenclature ordinale et familiale des tortues (Reptilia). *Stud. Geol. Salamanticens. Stud. Palaeocheloniol.* 1:77-86.
- Bowen, B. W., W. S. Nelson, and J. C. Avise. 1993. A molecular phylogeny for marine turtles: Trait mapping, rate assessment, and conservation relevance, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 90:5574-5577.
- Bräm, H. 1965. Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. Schweiz. *Paläontol. Abh.* 83:1-190.
- Brand, L. R., H. T. Goodwin, P. D. Ambrose and H. P. Buchheim. 2000. Taphonomy of turtles in the Middle Eocene Bridger Formation, SW Wyoming. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162 (200): 171-189.
- Brinkman, D. B. 2000. A primitive cheloniid from the campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20(3):31A.
- Brongniart, A. 1805. *Essay d'une classification naturelle des reptiles.* Paris.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72:660-680.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svenska Vetenskap. Handl.* 11: 1-472.
- Bull, J. J. and J. M. Legler. 198.. Karyotypes of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira) *Can. J. Zool.* 58:828-841.
- Bustard, R. and C. Limpus. 1969. Observations on the flatback turtle *Chelonia depressa* Garman. *Herpetologica* 25:29-34.

Capellini, G. 1884. Il chelonio veronese *Protosphargis veronensis*. Mem. Reale Acad. dei Lincei, Rome (sci. nat.), 36 pp.

Capellini, G. 1898. Le piastre marginale della *Protosphargis veronensis*. R. Accad. Della Scienze dell' Instituto di Bologna.

Carr, A. 1942. Notes on sea turtles. *Proc. New England Zool. Club.* 21:1-16.

Carr, A. 1952. Handbook of turtles. The turtles of the United States, Canada, and Baja California. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

Carr, J. L. and Bickham, J. W. 1986. Phylogenetic implications of karyotypic variation in the Batagurinae (Testudines: Emydidae). *Genetica* 70:98-106.

Case, E. C. 1898. *Toxochelys*. *Univ. Kansas Geol. Surv., Pal.*, 4:370-385.

Casier, E. 1968. Le squelette cephalique de *Eochelone brabantica* L. Dollo du Bruxellien (Lutétien inférieur) de Belgique, et sa comparación avec celui de *Chelone mydas* Linné. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.* 44:1-22.

Chen, B. Y., S. H. Mao, and Y. H. Ling. 1980. Evolutionary relationships of turtles suggested by immunological cross-reactivity of albumins. *Comp. Biochem. Physiol.* 66B:421-425.

Chkhvadze, V. M. 1970. Subclass classification of the testudinales. Tezisy Dokladov, 16 Nauchnaia Sessia, Inst. Paleobiol., Posviasdennaia 50, Letiiu Sovetskoi Gruzii I Kommunist. Partii Gruzii, 10-11 Dekobria: 7-8.

Cogger, H. G. and D. A. Lindner. 1969. Marine turtles in northern Australia. *Aust. Zool.* 15(2):150-159.

Collins, J. I. 1970. The chelonian *Rhinochelys* Seeley from the Upper Cretaceous of England and France. *Palaeontology* 13:355-378.

Collins, T. M., Wimberger, P., and G. J. P. Naylor. 1994. Compositional bias, character-state bias, and character-state reconstruction using parsimony. *Systematic Biology* v. 43, n.4, p. 482-496.

Cope, E. D. 1871. On the homologies of some of the cranial bones of the Reptilia, and on the systematic arrangement of this class. *Proc. Am. Assoc. Adv. Sci.* 194-247.

Cope, E. D. 1872. A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 12:422-433.

Cope, E. D. 1875. The vertebrata of the Cretaceous formations of the west. *Rept. U. S. Geol. Surv. Terr.*, (Hayden), 2:99-113.

Cuvier, G. 1817. Le regne animal distribue d'apres son organisation. Tome 2. Deterville Libraire, Paris.

De Broin, F. y Jiménez - Fuentes (eds.). 1985. *Studia Palaeocheloniologica*, *Stud. Geol. Univ. Salamanca*. Ediciones Universidad de Salamanca.

De Lange, S. J. 1911. Das Vorderhirn der Reptilien. *Folia neurobiológica*, 5:548-597.

Deméré, T. A. 1994. The Family Odobenidae: A Phylogenetic Analysis of Fossil and Living Taxa. In: Berta, A. and T. A. Deméré (eds.). *Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr.* *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 29:99-123.

Deméré, T. A., Roeder, M. A., Chandler, R. M. and Minch, J. 1984. Paleontology of the Middle Miocene Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation, Northwestern Baja California, México. En Minch, J. Y Ashby, J.R. (eds). *Miocene and Cretaceous Depositional*

Environments, Northwestern Baja California, México. *Pacific Section, American Association of Petroleum Geologist*.

De Queiroz, K., and J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool.*, 39(4):307-322.

De Vis, C. W. 1911. On some Mesozoic fossils. *Ann. Queensland Mus.*, 10:3-11.

Dodd C. K. and Morgan G. S. 1992. Fossil sea turtles from the Early Pliocene Bone Valley Formation, Central Florida. *Journal of Herpetology*. 26:1-8.

Dollo, L. 1888. Premiere note sur les Cheloniens oligocenes et neogenes de la Belgique. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Bel.*, 5:59-96.

Dollo, L. 1909. The fossil vertebrates of Belgium. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 19(4):99-119.

Dowler, R. C. and J. W. Bickham. 1982. Chromosomal relationships of the tortoises (family Testudinidae). *Genetica* 58:189-197.

Dumeril, A. M. C. 1806. Zoologie analytique, ou methode naturelle de classification des animaux. Allais Libraire, Paris.

Dumeril, A. M. C., and G. Bibron. 1835. Erpetologie general ou histoire naturelle complete des reptiles. Paris.

Dutton, P. H., S. K. Davis, T. Guerra y D. Owens. 1996. Molecular Phylogeny for Marine Turtles Based on Sequences of the ND4-Leucine tRNA and Control Regions of Mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 5(3):511-521.

Edinger, T. 1929. Die fossilen Gehirne. *Zschr. Ges Anat., Abt. III*, 28, 249 pp.

- Edinger, T. 1934. Anton Fritsch's "Grosshirn von Polyptychodon" ist der Steinkern eines Schildkrötenschädels. *Psych. En Neurol. Bladen*, nos. 3, 4: 9pp.
- Engelmann, G. F., and E. O. Wiley. 1977. The place of ancestor - descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Syst. Zool.*, 19:83-92.
- Farris, J. S. 1980. The information content of the phylogenetic system. *Syst. Zool.* 28:483-519.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool.*, 31:328-334.
- Fastovsky, D. E., 1985. A skull of the Cretaceous chelonioid turtle *Osteopygis* and the classification of the Osteopyginae. *Investigation; New Jersey State Museum*, 3:1-28.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*. 39:783-791.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.*, 20:406-416.
- Fitzinger, L. J. 1826. *Neue Classification der Reptilien*. J. G. Heubner Verlag, Wien.
- Flores - Trujillo, J. G. 2002. Morfología y morfometría del cráneo y del oído interno (hueso periótico en odontocetos delphinoidea. Tesis de Maestría en Ciencias. U. A. B. C. - F. C. M. México. 168 pp.
- Foster, D. E. 1980. *Osteopygis* sp., a marine turtle from the Late Cretaceous Moreno Formation of California. *PaleoBios*, 34:1-15.
- Fraas, E. 1903. *Thalassemys marina* E. Fraas aus dem oberen weissen Jura von Schneithelm nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. *Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ.*, 59:72-104.

Frair, W. 1972. Taxonomic relations among chelydrid and kinosternid turtles elucidated by serological test. *Copeia* 1971:97-108.

Frair, W. 1979. Taxonomic relations among sea turtles elucidated by serological test. *Herpetologica* 35(3):239-244.

Fry, D. B. 1913. On the status of *Chelonia depressa*, Garman. *Rec. Aust. Mus.* 10(7):159-185.

Gaffney, E. S. 1972. The systematics of the North American family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 147:241-320.

Gaffney, E. S. 1975a. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 155, 387-436.

Gaffney, E. S. 1975b. A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *Am. Mus. Novit.* 2547:1-19.

Gaffney, E. S. 1979b. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 164:65-375.

Gaffney, E. S. 1979c. Fossil chelid turtles of Australia. *Am. Mus. Novit.* 2681:1-23.

Gaffney 1979d. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. In: Craft, J. and N. Eldredge (eds.). *Phylogenetic analysis and palenotology*. Columbia University Press. New York, pp. 79-111.

Gaffney, E. S., 1981. A review of the fossil turtles of Australia. *Am. Mus. Novitates* 2720:1-38.

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(4): 363-479.

Gaffney, E. S. 1984. Historical analysis of theories of chelonian relationships. *Syst. Zool.* 33:283-301.

Gaffney, E. S., 1990. The comparative osteology of the Triassic Turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. New York. 263 p.

Gaffney, E. S. 1991. The fossil turtles of Australia. In: Vickers-Rich, P., J.M. Monaghan, R. F. Baird and T. H. Rich (eds.), *Vertebrate Palaeontology of Australasia*, pp. 704-720. Pioneer Design Studio, Australia. 1437 pp.

Gaffney, E. S. 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 229:165 p.

Gaffney, E. S., and Meylan P. A. 1988. A phylogeny of turtles. pp. 157-219. In: Benton, M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of Tetrapods*, Clarendon Press. Oxford. Vol. 1. Amphibians, reptiles and birds. Systematics Association Special Volume No. 35A, Clarendon Press, Oxford.

Gaffney, E. S., and Meylan, P. A. 1992. The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous age. *Am. Mus. Novitates* 3048:13 pp.

Gaffney, E. S., P. A. Meylan y A. R. Wyss. 1991. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics*. 7:313-335.

Garman, S. 1880. On certain species of Chelonioidae. *Bull Mus. Comp. Zool.* 6:123-126.

Gascón - Romero. 1991. Una nueva evidencia en la evolución de las ballenas del Mioceno Medio de Baja California. Tesis de licenciatura. U. A. B. C. - F. C. M. México. 80 pp.

Gascón - Romero. 1997. Ballenas Barbadas Cetacea: Mysticeti del Mioceno de dos Localidades en Baja California, México. Tesis de Maestría. U. A. B. C. - F. C. M. México. 241 pp.

Gasparini, Z. y Biro-Bagoczky, L. 1986. *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae) Tortuga fósil de la Formación Quiriquina, Cretácico Superior sur de Chile. *Revista Geológica de Chile*. 27: 85-90.

Gastil, R. G., Phillips, R. P. y Allison, E. C. 1975. Reconnaissance Geology of the State of Baja California. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 52.

Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia: xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:672-705.

Gilmore, C. W. 1937. A new marine turtle from the Miocene of California. *Calif. Acad. of Sci.* XXIII(10): 171-174 .

González - Barba, G. 1990. Descripción de la Fauna Selácea del Mioceno Medio del Miembro Los Indios de la Formación Playa Rosarito, Baja California, México. Tesis de licenciatura. U. A. B. C. - F. C. M. México. 89 pp.

Goodrich, E. S. 1916. On the classification of the Reptilia. *Proc. R. Soc. London*. 89:261-276.

Gray, J. E. 1825. A synopsis of the genera of reptiles and amphibian with a description of some new species. *Ann. Philos.*, 10:193-217.

Gray, J. E. 1831. Synopsis reptilium or short descriptions of the species of reptiles. I. *Cataphracta*, tortoises, crocodiles and enaliosaurians. London.

- Haiduk, M. W. and J. W. Bickham. 1982. Chromosomal homologies and evolution of testudinoid turtles with emphasis on the systematic placement of *Platysternon*. *Copeia* 1982:60-66.
- Hay, O. P. 1895. On certain portions of the skeleton of *Protostega gigas*. *Field Columb. Mus., Zool. Ser.*, 1:57-62.
- Hay, O. P. 1898. On *Protostega*, the systematic position of *Dermochelys*, and the morphogeny of the chelonian carapace and plastron. *Amer. Nat.*, 32:936 pp.
- Hay, O. P. 1908. Fossil turtles of North America. *Carnegie Inst. Washington, Pub.* 75, 568p.
- Hay, O. P. 1923. Oligocene sea turtles of South Carolina. *Pan-American Geol.* 40: 29-31.
- Henning, W. 1966. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:23-42.
- Hirayama, R. 1991. Phylogenetic relationship of *Chinemys nigricans* (Family Bataguridae; Superfamily Testudinoidea); an example of cladistic analysis. *Journal of the Teikyo University of Technology*, 3(1):63-69.
- Hirayama, R. 1992a. Humeral morphology of chelonioid sea-turtles; its functional analysis and phylogenetic implications. *Bulletin of the Hobetsu Museum*, 8:17-57.
- Hirayama, R. 1994. Phylogenetic systematics of chelonioid sea turtles. In, Barnes, L. G., Inuzuka, N. and Hasegawa, Y. (eds.). Evolution and Migration of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm. *The Island Arc*, 3(4):270-284.

Hirayama, R. 1997. Distribution and diversity of Cretaceous chelonioids. pp. 225-241. *In* Callaway, J. M. and Nicholls, E. L. (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, Academic Press, San Diego.

Hirayama, R. 1998a. Oldest known sea turtle. *Nature*, 392(6677):705-708.

Hirayama, R. 1998b. Fossil turtles from the Mifune Group (Late Cretaceous) of Kumamoto Prefecture, Western Japan. *In*: Report of the research on the distribution of important fossils in Kumamoto Prefecture. Mifune Town Education Board.

Hirayama, R. and T. Chitoku. 1996. Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, 184:597-622.

Hirayama, R., M. Goto and M. Morisaku. 1997. Fossil turtle from Ikuridani, Yatsuo Town, Toyama Prefecture, Central Japan. *Bulletin of the Toyama Science Museum*, 20:1-6.

Hirayama, R. and Y. Hikida. 1998. *Mesodermochelys* (Testudines; Chelonioidea; Dermochelyidae) from the Late Cretaceous of Nakagawa-cho, Hokkaido, North Japan. *Bulletin of the Nakagawa Museum*, 1:69-76.

Hirayama, R., A. Shibata, S. Akagi and T. Kamei. 1983. Miocene turtle from the Bihoku Group, Okayama Prefecture, Japan. *Journal of Geological Society of Japan*, 89(4):239-241.

Hirayama, R. and Suzuki, S., 1985. Upper Cretaceous sea turtles from the Hakobuchi Group, Central Hokkaido, Japan; a preliminary report. *Bulletin of the Hobetsu Museum*, 2:17-24.

Hutchison, J. H. 1991. Early Kinosterninae (Reptilia: Testudines) and their phylogenetic significance. *J. Vertebr. Paleontol.* 11:145-167.

- Jefferies, R. P. S. 1979. The origin of chordates -A methodological essay. P. 443-477. In: M. R. House (ed.), *The origin of major invertebrate groups*. Academic Press, London.
- Kälin, J. A. 1945. Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen. *Bull. Soc. Frib. Sci. Nat.* 37:5-31.
- Korth, W. W. 1979. Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Ann. Carnegie Mus.* 48: pp.
- Lamb, T. and C. Lyderard. 1994. A molecular phylogeny of the gopher tortoises, with comments on familial relationships within the Testudinoidea. *Mol. Phylogenet. Evol.* 3:283-291.
- Leidy, J. 1851. Descriptions of a number of fossil reptilian and mammalian remains. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 5:325-327.
- Leidy, J. 1865. Cretaceous reptiles of the United States. *Smithsonian Contr. Knowl.*, 14:104-105.
- Limpus, C. J. 1987. A turtle fossil on Raine Island, *Great Barrier Ref. Search* 18(5):254-256.
- Limpus, C. J., E. Gyuris, J. D. Miller- 1988. Reassessment of the taxonomic status of the sea turtle genus *Natator* McCulloch 1908, with a redescription of the genus and species. *Transactions of the Royal Society of South Australia.* 112:1-9.
- Linnaeus, C. 1766. *Sistema Naturae*. Editio duodecima. Holmiae.
- Longman, H. A. 1915. On a giant turtle from the Queensland Lower Cretaceous. *Mem. Queensland Mus.*, 3:24-29.
- Lydekker, R. 1889b. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). III. The Order Chelonia. British Museum Natural History, London.

Maddison, W. P., M. J. Donoghue and D. R. Maddison. 1984. Outgroup Analysis and Parsimony. *Systematic Zoology* 33(1): 83-103.

Mannen, H., S. Steven and L. Li. 1999. Molecular Evidence for a Clade of Turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 13(1):1-9.

Márquez, R. 1990. Sea Turtles of the World. Species Catalogue. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Fisheries Synopsis No. 125. Vol. 11. 81 pp.

Mayr, E. 1995. This is Biology. 326 p. Editorial Debate. España.

Mc Culloch, A. R. 1908. A new genus and species of turtle from North Australia. *Rec. Aust. Mus.* 7(2):126-128.

McDowell, S. B. 1961. On the major arterial canals in the ear of testudinoid turtles and the classification of the Testudinoidea *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 125:23-39.

Mc Dowell, S. B. 1983. The genus *Emydura* (Testudines: Chelidae) in New Guinea with notes on the penial morphology of Pleurodira. pp. 169-189. In: A. G. J. Rhodin and K. Miyata (eds.). *Advances in herpetology and evolutionary biology*. Cambridge Univ. Press, New York.

Meyer, Ch. 1991. Burial Experiments with Marine Turtle Carcasses and Their Paleocological Significance. *Palaios*, 6: 89-96.

Meylan, P. A. 1988. *Peltochelys* Dollo and the relationships among the genera of the Carettochelyidae (Testudines: Reptilia). *Herpetologica* 44:440-450.

Meylan, P. A. 1996. Morphology and relationships of the early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoi* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae) from the Santana Formation of Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* 16:20-33.

- Meylan, P. A. and E. S. Gaffney. 1989. The skeletal morphology of the Cretaceous turtle, *Adocus*, and the relationships among the Trionychoidea. *Am. Mus. Novit.* 2941:1-60.
- Minch, J. 1967. Stratigraphy and structure of the Tijuana Rosarito Beach area, Northwestern Baja California, México. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 78:1155-117.
- Minch, J., Schulte, K. C. y Hoffman, G. 1970. A Middle Miocene age for the Rosarito Beach Formation in Northwestern Baja California México. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 81:3149-3154.
- Minch, J., Ashby, J. R., Deméré, T. A. y Kuper, H. T. 1984. Correlation and depositional environments of the Middle Miocene Rosarito Beach Formation of Northwestern Baja California, México. In: Minch, J. Y Ashby, J.R. (eds.). Miocene and Cretaceous Depositional Environments, Northwestern Baja California, México. *Pacific Section, American Association of Petroleum Geologist.* 54.
- Misuri, A. 1910. Sopra un novo chelonio del calcare miocenico de Lecce. *Palaeontogr. Ital.*, 16:119-136.
- Mlynarski, M. 1976. Testudines. pp. 1-130 In: Kuhn, O. (ed.). *Encyclopedia of Paleoherpitology.* Gustav Fischer Verlag. New York.
- Moody, R. T. J. 1968. A turtle, *Eochelys crassicosata* (Owen), from the London Clay of the Isle of Sheppey. *Proc. Geol. Ass., London*, 79(2):129-140.
- Moody, R. T. J. 1974. The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (Gray), an Eocene sea turtle from northern Europe. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 25(2):153-186.
- Nelson, G., and N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance.* Columbia Univ. Press, New York.

- Nessov, L. A. 1987. The Paleogene sea turtles of Southern Kazakhstan and the phylogenetic relationships between Toxochelyidae and the Cheloniidae. *Paleont. Jour.* 4:3-84.
- Nicholls, E. L. 1988. New material of *Toxochelys latiremis* Cope, and a revision of the genus *Toxochelys* (Testudines, Chelonioidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 8(2):181-187.
- Nick, L. 1912. Das Kopfskelett von *Dermochelys coriacea*. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, 33:1-238.
- Nielsen, E. 1959. Eocene turtles from Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 14:96-114.
- Nielsen, E. 1963. On the post-cranial skeleton of *Eosphargis breineri* Nielsen. *Meddel Dansk geol. Forening*, 15:281-313.
- Nielsen, E. 1963. On the post - cranial skeleton of *Eosphargis breineri* Nielsen. *Meddel. Dansk geol. Forening*, 15:281-313.
- Nopsca, F. Von. 1923. Die Familien der Reptilien. *Fortschr. Geol. Paläont.*, 2:1-210.
- Oertel, W. 1914. *Toxochelys gigantea* nov. sp., eine neue Schildkröte aus dem Aptien von Hannover. *Jahresb. Niedersächs. Geol. Ver. Hannover*, 7:91-106.
- Owen, R. 1849-1884. A history of British fossil reptiles. London. Vols. I and II. 657 pp.
- Owen, R. 1851. Fossil reptilia of the Cretaceous formations. *Mon. Palaeontogr. Soc.*, pt. I:4-8.
- Owen, R. and T. Bell. 1849. Monograph of the fossil reptiles of the London Clay. I. *Chelonia*. *Palaeontographical Soc. London (Monogr.)* 1:1-79.
- Parham, J. F. and D. E. Fastovsky. 1997. The Phylogeny of Cheloniid Sea Turtles Revisited. *Chelonian Conservation and Biology*. 2(4):548-554.

- Parham, J. F. and T. A. Stidham. 1999. Late Cretaceous sea turtles from the Chico Formation of California. *PaleoBios* 19(3): 1-7.
- Parsons. 1968. Variation in the choanal structure of recent turtles. *Can. J. Zool.* 46:1235-1263.
- Piveteau, J. *Traité de Paléontologie*. Masson et Cie. Ed. Paris. V.
- Portis, A. 1879. Di alcuni fossili terziarii del Piemonte e della Liguria. *Mem. Della Reale Accad. Delle Sci. Di Torino*, ser. II, 32: 22 pp.
- Pritchard, P. C. H. 1967. *Living turtles of the world*. T. F. H. Publications, Jersey City, New Jersey.
- Pritchard, P. C. H. 1979. Taxonomy, evolution and zoogeography. pp. 1-42. In: M. Harless and H. Morelock (eds.). *Turtles, perspectives and research*. Wiley, New York.
- Pritchard, P. C. H. 1985. Evolutionary relationships, osteology, morphology and zoogeography of Kemp's ridley sea turtle. *Proceedings of the First International Symposium on Kemp's Ridley Sea Turtle Biology, Conservation and Management*, October 1-4, 1985, Galveston, Texas., pp. 157-164.
- Pritchard, P. H. C. and P. Trebbau. 1984. *Turtles of Venezuela*. *Soc. Study Amphib. Reptiles Spec. Publ.* 2.
- Raup, D. y Stanley, S. 1978. *Principios de Paleontología*. Ed. Ariel. México. 456 pp.
- Renger, J. J. 1935. Excavation of Cretaceous reptiles in Alabama. *Sci. Monthly*, 41:560-565.
- Rieppel, O. 1980. The skull of the Upper Jurassic cryptodire turtle *Thalassemys*, with a reconsideration of the chelonian braincase. *Palaeontographica* A171:105-140.

- Romer, A. S. 1966. Vertebrate paleontology. Third edition. Univ. Chicago Press. Chicago.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:201-264.
- Rüschkamp, F. 1926. Die Seeschildkröte der Maastrichter Kreide. Ein Schädel von *Allopleuron (Chelone) hoffmani* Gray. *Pal. Zschr.*, 7:122-140.
- Sánchez - Gutiérrez. 1994. I Congreso Estudiantil de Oceanología. F. C. M. - U. A. B. C. México. No publ.
- Sánchez-Gutiérrez. 1995. Características mandibulares de una tortuga miocénica de La Misión, B. C. Memorias del III Congreso Estudiantil de Oceanología. F. C. M. - U. A. B. C. México. Aranda - Manteca y Sánchez - Gutiérrez Eds.
- Sánchez-Gutiérrez. 1996. Las tortugas miocénicas bajacalifornianas en la evolución de los quelónidos. Memorias del IV Congreso Estudiantil de Oceanología. F. C. M. - U. A. B. C. México.
- Sánchez - Gutiérrez, S. J. 1998. Aspectos paleoecológicos y evolutivos de fósiles de la Familia Cheloniidae en La Misión, Baja California, México. Tesis de Licenciatura. F. C. M. - U. A. B. C. México. 72 p.
- Sánchez-Villagra, M. R., R. J. Burnham, D. C. Campbell, R. M. Feldman, E. S. Gaffney, R. F. Kay, R. Lozsán, R. Purdy, and J. G. M. Thewissen. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of Northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology*. 74:957-968.
- Sanderson, M. J., and M. J. Donoghue. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution* 43:1781-1795.

- Seddon, J. M., A. Georges, P. R. Baverstock, and W. McCord. 1997. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7:55-61.
- Shaffer, H. B., Meylan, P. y McKnight, M.L. 1997. Tests of Turtle Phylogeny: Molecular, Morphological, and Paleontological Approaches. *Syst. Biol.* 46(2):235-268.
- Shipman, P. 1981. Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleocology. Harvard University Press. Cambridge. 222 pp.
- Shotwell, J. A. 1958. Intercommunity relationships in Hemiphillian (mid-Pliocene) mammals. *Ecology* 39: 271-282 pp.
- Simpson, G. G. 1938. *Crossochelys*, Eocene horned turtle from Patagonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 74:221-254.
- Smith, A. G., D. G. Smith, and B. M. Funnell. 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sternberg, C. H. 1905. *Protostega gigas* and other Cretaceous reptiles and fishes from the Kansas Chalk. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 19(4):123-128.
- Stock, A. D. 1972. Kariological relationships in turtles (Reptilia: Chelonia). *Canad. J. Genet. Cytol.* 14:859-868.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4.0beta10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Swofford, D. L. and W. P. Maddison. 1992. Parsimony, character-state reconstructions, and evolutionary inferences. P. 186-223. In R. L. Mayden (ed.), *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes* (Stanford University Press: Stanford).

Tong, H., E. Buffetaut, H. Thomas, J. Roger, M. Halawani, A. Memesh and P. Lebret. 1999. A new dermochelyid turtle from the late Paleocene – Early Eocene of Saudi Arabia. *C.R. Acad. Sci., Sci. terre et planets* 329:913-919.

Ubaghs, J. C. 1879. Description géologique et paléontologique du sol du Limbourg, avec catalogue general des fósiles du terrain Crétacé et description de quelques grands vertébrés de la Craie supérieure de Maastricht. Ruremonde, 275 pp.

Ubaghs, J. C. 1888. Le crane de *Chelone hoffmanni*. *Bull. Soc. Belge Geol., Pal., Hydrol.*, Brussels, 2:383-392.

Völker, H. 1913. Ueber das Stamm-, Gliedmassen- und Hautskelet von *Dermochelys coriacea* L. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere*, 33(3):431-552.

Voorhies, M. R. 1969. Taphonomy and population dynamics of the early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contrib. Geol. Spec. Paper*, no. 1.

Wagler, J. 1830. Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification del Säugetiere und Vögel-Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie. J. G. Cotta'sche Buchhandlung.

Walker, W. F., Jr. 1973. The locomotor apparatus of testudines. pp. 1-100. *In*: Gans and Parsons (ed), *Biology of Reptilia*.

Weems, R. E. 1974. Middle Miocene Sea Turtles (*Syllomus*, *Procolpochelys*, *Psephophorus*) from the Calvert Formation. *Journal of Paleontology*, 48(2):278-30.

Weems, R. E. 1980. *Syllomus aegyptiacus*, a Miocene pseudodont sea turtle. *Copeia*, 1980(4): 621-625.

- Weems, R. E. 1988. Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 101(1): 109-145.
- Wegner, T. 1918. *Chelonia gwinneri* Wegner aus dem Rupelton von Flörsheim a. M. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 36:359-372.
- Wegner, R. N. 1959. Der Schädelbau der Lederschildkröte *Dermochelys coriacea* Linné (1766). Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem., Geol. Biol. 4:3-80.
- Weigelt, J. 1927. Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications (trans. J. Schaefer, 1989): University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 188 pp.
- Weisrock, D. W., and F. J. Janzen. 2000. Comparative molecular phylogeography of North American softshell turtles (*Apalone*): Implications for regional and wide-scale historical evolutionary forces. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 14(1):152-164.
- Wieland, G. R. 1896. *Archelon ischyros*: a new gigantic cryptodire testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. *Amer. Jour. Sci.*, 4(2):399-415.
- Wieland, G. R. 1898. The protostegan plastron. *Amer. Jour. Sci.*, 4(5):15-20.
- Wieland, G. R. 1900. The skull, pelvis and probable relationships of the huge turtles of the genus *Archelon* from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. *Amer. Jour. Sci.*, 4(9):237-251.
- Wieland, G. R. 1902. Notes on the Cretaceous turtles *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata. *Amer. Jour. Sci.*, 4(14):95-108.
- Wieland, G. R. 1903. Notes on the marine turtle *Archelon*. I: On the structure of the carapace. II: Associated fossils. *Amer. Jour. Sci.*, 4(15):211-216.

- Wieland, G. R. 1904a. Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey: *Adocus*, *Osteopygis* and *Propleura*. *Amer. Jour. Sci.*, 4(17):112-132.
- Wieland, G. R. 1904b. Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey *Lytoloma*. *Amer. Jour. Sci.* 4(18):183-196.
- Wieland, G. R. 1905. A new *Niobara Toxochelys*. *Amer. Jour. Sci.* 4(20):325-343.
- Wieland, G. R. 1906a. Plastron of the Protosteginae. *Ann. Carnegie Mus.* 4:8-14.
- Wieland, G. R. 1906b. The osteology of *Protostega*. *Mem. Carnegie Mus.* 2(7):279-298.
- Wieland, G. R. 1909. Revision of the Protostegidae. *Amer. Jour. Sci.*, 4(27):276-278.
- Wiley, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics, and classification- A reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.* 24:233-243.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The complete cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. *The University of Kansas Museum of Natural History. Special Publication No. 19*, 158 pp.
- Williams, E. E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 94:505-562.
- Williams, E. E., A. G. C. Grandison and A. F. Carr. 1967. *Chelonia depressa* Garman re-investigated. *Breviora* 271:1-15.
- Williston, S. W. 1898. *Desmatochelys lowii*. *Univ. Geol. Surv. Kansas.* 4:353-368.
- Williston, S. W. 1902. On the hind limb of *Protostega*. *Amer. Jour. Sci.*, 4(76):276-278.
- Winkler, T. C. 1869. Des tortues fossils conserves dans le Musée Teyler. Harlem. 1476 pp.

- Wood, Johnson-Gove, Gaffney and Maley. 1996. Evolution and phylogeny of the leatherback turtles (Dermochelyidae), with descriptions of new fossil taxa. *Chelonian Conservation and Biology*. 2(2):266-286.
- Zangerl, R. 1953a. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama III. The turtles of the family Protostegidae. *Fieldiana Geol. Mem.* 3(3): 56-133.
- Zangerl, R. 1953b. The vertebrate fauna of Selma Formation of Alabama IV. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana Geol. Mem.* 3(4): 137-277.
- Zangerl, R. 1958. Die oligocänen Meerschilddrüsen von Glarus. Schweiz. *Palaeontol. Abh.* 73:1-56.
- Zangerl, R., 1960. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part V. An advanced cheloniid sea turtle. *Fieldiana, Geology, Memoirs*, 3(5): 281-312.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. pp. 311-339. In: Gans, C. et al. (eds.) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Zangerl, R. 1971. Two toxochelyid sea turtles from the Landenian Sands of the Erquelinnes (Hainaut), of Belgium. *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Beig.*, 169:1-32.
- Zangerl, R. 1980. Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and cheloniid sea turtles. *American Zoologist*. 20,585-596.
- Zangerl, R., Hendrickson L. P. and J. R. Hendrickson. 1988. A redescription of the Australian Flatback Sea Turtle, *Natator depressus*. *Bishop Museum Bulletins in Zoology I*. Bishop Museum Press. Honolulu. 69 pp.
- Zangerl, R., and E. S. Richardson. 1963. The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales. *Fieldiana Geological Memoirs*. 4:1-352.

Zangerl, R. and R. E. Sloan. 1960. A new specimen of *Desmatochelys lowi* Williston- A primitive cheloniid sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana Geol.* 14(2):7-40.

Zangerl, R. y W. D. Turnbull. 1955. *Procolpochelys grandaeva* (Leidy), an early caretine sea turtle. *Fieldiana Zool.* 37:345-382. (k.P.Schmidt Anniv. Vol.).

Zug, G. R. 1966. The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. *Occas. Pap. Mus. Zool., Univ. Mich.*, 647:1-24.

Zug, G. R. 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic gridle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. *Mus. Zool. Univ. Mich. Misc. Publ.* 142:1-98.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA
LABORATORIO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS MARINOS

**Sistemática de las Tortugas Marinas Fósiles de la
Mesa La Misión, Baja California, México.**

ANEXOS AL DOCUMENTO DE TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA
PRESENTA: SUSY JACKELINE SÁNCHEZ GUTIÉRREZ

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO
SEPTIEMBRE DEL 2003

ANEXO I

**Catálogo de tortugas marinas fósiles del Microorden Chelonioidea, resguardados en la
Colección Paleontológica de Referencia del Estado de Baja California
y otros especímenes utilizados para comparación.**

TORTUGAS MARINAS FÓSILES DEL MICROORDEN CHELONIOIDEA DE LA
MESA LA MISIÓN, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.

COLECCIÓN PALEONTOLÓGICA DE REFERENCIA DEL ESTADO DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

Clase Reptilia Blainville, 1816
Orden Testudines Linnaeus, 1766
Suborden Cryptodira Cope, 1870
Microorden Chelonioidea Agassiz, 1857
Familia Cheloniidae Gray, 1825
Subfamilia Cheloniinae Zangerl, 1958

Holotipo Cheloniidae gen et sp nov
Número de Catálogo UABC-FCM-1621

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Descripción:

Mandíbula

Fragmento.

Dentario y rama mandibular derecha preservados.

Pico labial, proceso coronoides y surangular izquierdo no preservados.

Rama mandibular derecha con longitud media de (61.9 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Campaña 1996/2

Caparazón

Fragmentos Misceláneos

Placa Nucal:

Fragmentada en la porción central.

Muestra la protuberancia correspondiente a la 8^{va} vértebra cervical.

Placas Neurales:

1, 2, 3, 4 y 8.

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha: Abril 16, 1995.

Placa Suprapygal.

Placas Costales:

1, 2, 3, 4, 5, 6 y 8 izquierdas.

1, 2, 3, 5, 6 y 8 derechas.

Placas Marginales:

1, 3, 4, 5, 7 y 10 izquierdas.

1, 3, 4, 6, 7 y 10 derechas.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca

Fechas: Febrero 18, 1995 (3 y 4 I), Abril 26 de 1996 (6 y 7 D) y Agosto 6 de 1995 (10 D).

Plastron

Fragmentos Misceláneos.

Epiplastron.

Hipoplastron Derecho.

Xiphiplastron Derecho:

Longitud media: 53.2 mm (estimada).

Cintura escapular

Coracoides (fragmento).

Escápulas izquierda y derecha (completas).

Extremidades anteriores

Húmeros (completos):

Longitud media: 65.8 mm (Izquierdo) y 68.1 mm (Derecho).

Elemento carpal (completo).

Elemento tarsal (completo).

Garra (completo).

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha: Agosto 31 de 1997.

Cintura Pélvica

Ischium Derecho (fragmento).

Extremidades posteriores

Fémur Izquierdo (completo):

Longitud media: 48.7mm.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Agosto 6 de 1995.

Fémur Derecho (completo).

Longitud media: 47.2 mm.

Cubito o Ulna Izquierdo (completo).

Longitud Media: 33.3 mm.

Cubito o Ulna Derecho (completo).

Longitud media: 33.0 mm.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Marzo 25 de 1995.

Paratipo Cheloniidae gen et sp nov
Número de Catálogo UABC-FCM-1620

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Descripción:

Caparazón

Fragmentos Misceláneos.

Placas Neurales:

2 (fragmentada) .

3 (completa):

Longitud media 47.1 mm.

Placa Suprapygial.

Placa Pygal.

Placas Costales:

1, 2, 3, 4 y 8 Izquierdas (fragmentadas).

1, 2, 3, 5, 6, 7 y 8 Derechas (fragmentadas).

Placas Periferales:

2, 3, 9 y 10 Izquierdas.

3, 4, 5, 6, 8 y 9 Derechas.

Plastron

Fragmentos Misceláneos.

Epiplastron Derecho (fragmento).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca .

Fecha: Marzo 25 de 1995.

Epiplastron Izquierdo.

Fragmento con espina.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Marzo 31 de 1994.

Hyoplastron Izquierdo (fragmento).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Octubre 13 de 1994.

Hyoplastron Derecho (fragmento).

Hipoplastron Derecho (fragmento).

Xiphiplastron Derecho.

Cintura escapular

Escápula Izquierda (fragmento).

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha: Marzo 31 de 1994.

Escápula Derecha (fragmento).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Octubre 13 de 1994.

Extremidades anteriores

Húmeros (completos):

Longitud media: 84.2 mm (I) y 89.8 mm (D).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha: Marzo 25 de 1995.

Topotipos; listado por elementos

Cráneo y Mandíbula

Número de Catálogo: UABC-FCM-2545; NGS-LM98-2545

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Cráneo

Descripción: Cóndilo supramaxilar izquierdo. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2546; NGS-LM98-2546

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Mandíbula.

Descripción: Rama mandibular derecha. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2547; NGS-LM98-2547

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Mandíbula.

Descripción: Pico mandibular. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 13 de 1998.

Caparazón

Número de Catálogo: UABC-FCM-2461

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas marginales derechas articuladas.
8va y 9na completas (30.3mm y 31.3 mm respectivamente), 10ª fragmento.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2462

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

1ª Placa Marginal Derecha Completa (27.9 mm).

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Junio 16 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2463

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

3ª Placa Marginal Derecha completa (34.9 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2464

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Marginal Derecha. Completa (30.8 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2465

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

3ª Placa Marginal Izquierda. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Agosto 6 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2466

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

3ª Placa Marginal.

Fragmento: Porción distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Septiembre 7 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2467

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

10ª Placa Marginal Izquierda. Completa (27.7 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2469

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Marginal Derecha. Completa (27.7 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2470

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Marginal Izquierda. Completa (33.4 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2471

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

5ª Placa Marginal Izquierda. Completa (29.0 mm).

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Agosto 6 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2472

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Número de Catálogo: UABC-FCM-2484

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

5ª Placa Marginal Izquierda. Fragmento Proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Agosto 6 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2485

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Derecha. Rota (54.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2486

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

2ª Placa Marginal Izquierda. Fragmento distal externo.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2487

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

1ª Placa Marginal Derecha. Fragmento proximal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2488

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Derecha. Rota (54.3 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2489

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal Izquierda. Rota (52.2 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2490

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

11ª Placa Marginal Derecha. Completa (50.8 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2491

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

6ª Placa Marginal Derecha. Completa (54.9 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Octubre 13 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2492

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Derecha. Fragmentos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 16 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2493

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal Izquierda. Rota (59.0 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2494

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Derecha. Rota (51.2 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2495

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal Derecha. Rota (45.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 31 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2496

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

3ª Placa Marginal Derecha. Fragmento proximal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2497

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Izquierda. Fragmento Distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2498

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

2ª Placa Marginal Izquierda. Fragmento proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 31 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2500

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Marginal Izquierda. Completa (50.2 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2501

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Marginal Derecha. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2510

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos de costillas.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2511

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmento de costilla.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2512

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmento de Costilla.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 31 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2513

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmento de costilla.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2514

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos de placas neurales. Individuos juveniles.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2515

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Nugal. Fragmento.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2517

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos de placas neurales.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2518

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

1ª Placa Neural. Completa (53.5 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2519

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Neural. Rota (42.4 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2520

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Neural. Completa (41.4 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2521

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

1ª Placa Neural. Rota (45.1 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Junio 16 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2522

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Neural. Completa (32.6 mm).

Colectores: Lawrence G. Barnes.

Fecha de Colecta: Marzo 23 de 1990.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2526

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa costal y placa pygal (?). Fragmentos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2527

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Número de Catálogo: UABC-FCM-2538

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Pygal. Completa (42.6 mm).

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2539

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Costal. Fragmentos.

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2540

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Costal. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Agosto 31 de 1997.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2541

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas Costales. Fragmentos misceláneos de individuos juveniles.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2567; NGS-LM98-2567

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa nucal. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2569; NGS-LM98-2569

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa neural. Completa (47.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2570; NGS-LM98-2570

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa neural. Completa (46.5 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2571; NGS-LM98-2571

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa neural. Completa (30.7 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2576; NGS-LM98-2576

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª placa marginal derecha. Fragmento distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2577; NGS-LM98-2577

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

3ª Placa marginal derecha. Completa (49.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2578; NGS-LM98-2578

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

2ª placa marginal derecha. Fragmento distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2573; NGS-LM98-2573

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa marginal. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2580; NGS-LM98-2580

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

11ª Placa marginal derecha. Rota (52.8 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2581; NGS-LM98-2581

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

11ª Placa marginal izquierda. Completa (42.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2582; NGS-LM98-2582

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

5ª Placa marginal izquierda. Fragmento distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2583; NGS-LM98-2583

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa marginal derecha. Fragmento distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2584; NGS-LM98-2584

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa marginal izquierda. Completa (28.5 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2585; NGS-LM98-2585

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

10ª Placa marginal izquierda. Completa (26.8 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2586; NGS-LM98-2586

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

1ª Placa marginal izquierda. Fragmento proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2587; NGS-LM98-2587

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas marginales. Fragmentos misceláneos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero - Marzo de 1998.

Plastron

Número de Catálogo: UABC-FCM-2446

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Fragmento: Puente plastral.

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.

Fecha de Colecta: Junio 16 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2448

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Xiphiplastron Izquierdo.

Fragmento: Proximal interno.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2449

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Xiphiplastron Derecho.

Fragmento: Proximal interno.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2451

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Hypoplastron izquierdo. Fragmento: Espina interna

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Sofía Gómez Vallarta.

Fecha de Colecta: Septiembre 7 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2452

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Epiplastron. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Sofía Gómez Vallarta.

Fecha de Colecta: Septiembre 7 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2453

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Entoplastron. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Sofía Gómez Vallarta.

Fecha de Colecta: Septiembre 7 de 1994.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2454

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Puente plastral. Fragmentos misceláneos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2455

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Epiplastron Izquierdo. Fragmentos misceláneos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2456

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Puente plastral. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Agosto 6 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2457

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Epiplastron Derecho. Fragmento.

Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2458

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Hipoplastron Izquierdo. Fragmento: Porción articular con Xiphiplastron.

Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2459

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Xiphiplastron Izquierdo. Fragmento.

Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2460

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Puente plastral. Fragmento.

Colector: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez.
Fecha de Colecta: Agosto 31 de 1997.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2565; NGS-LM98-2565
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Plastron.
Descripción:
Xiphiplastron Izquierdo. Fragmento proximal.
Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Escápula

Número de Catálogo: UABC-FCM-2441
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Escápula.
Descripción:
Derecha. Fragmento: Cóndilo anterior y porción de la rama dorsal.
Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996

Número de Catálogo: UABC-FCM-2443
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Escápula.
Descripción:
Derecha. Fragmento: Cóndilo.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2444
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Escápula
Descripción:
Izquierda. Fragmento: Cóndilo.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2555; NGS-LM98-2555
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Escápula.

Descripción:

Izquierda. Fragmento: Cóndilo y porción proximal de ambas ramas.
Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2556; NGS-LM98-2556

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Escápula.

Descripción:

Fragmento: Cóndilo.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Coracoides

Número de Catálogo: UABC-FCM-2445

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Coracoides.

Descripción:

Fragmento columnar.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2554; NGS-LM98-2554

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Coracoides.

Descripción:

Fragmento proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Húmero

Número de Catálogo: UABC-FCM-2422

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmeros.

Descripción:

Completos. Longitud media: I (80.3 mm), D (80.1 mm)

Número de Catálogo: UABC-FCM-2425

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Fragmento: cóndilo proximal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2426

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Cóndilo proximal y columna.

Longitud media estimada: 40.26 mm.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2548; NGS-LM98-2548

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Izquierdo. Completo (68.9 mm) .

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2549; NGS-LM98-2549

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Completo (56.8 mm) .

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2550; NGS-LM98-2550

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2551; NGS-LM98-2551

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Cóndilo distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2552; NGS-LM98-2552

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2553; NGS-LM98-2553

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Ulna o Cubito

Número de Catálogo: UABC-FCM-2561; NGS-LM98-2561

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Ulna.

Descripción:

Fragmento proximal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Manus

Número de Catálogo: UABC-FCM-2557; NGS-LM98-2557
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: *Manus*.
Descripción:
Elemento carpal (?). Fragmento.
Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Pubis

Número de Catálogo: UABC-FCM-2559; NGS-LM98-2559
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Pubis.
Descripción:
Izquierdo. Fragmento: Columna.
Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Ilium

Número de Catálogo: UABC-FCM-2560; NGS-LM98-2560
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Ilium.
Descripción:
Izquierdo. Fragmento distal.
Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Fémur

Número de Catálogo: UABC-FCM-2430
Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Fémur.

Descripción:

Izquierdo. Completo. Presenta deformación por lo que la cabeza y trocante inferior no pueden ser unidos al resto de la porción proximal. (57.9 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Febrero 18 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2431

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2432

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2433

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2434

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: columna.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2558; NGS-LM98-2558

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Cóndilo distal.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Tibia

Número de Catálogo: UABC-FCM-2562; NGS-LM98-2562

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Tibia.

Descripción:

Derecha. Rota (48.5 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2563; NGS-LM98-2563

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Tibia.

Descripción:

Derecha. Completa (32.8 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Fíbula

Número de Catálogo: UABC-FCM-2437

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fíbula.

Descripción:

Fragmento: Cóndilo distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2440

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa E, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fíbula.

Descripción:

Derecha. Fragmento: Cóndilo anterior.

Colectores: Gustavo Adolfo Paredes Ríos.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Familia Cheloniidae
Subfamilia Cheloniinae
Tribu Chelonini
Gen et sp. nov (?)

Número de Catálogo: UABC-FCM-2423

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Fragmento: Cresta deltopectoral.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2427

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2428

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento: Cóndilo proximal y medial.

Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2429

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Cóndilo proximal y medial.

Colectores: Susy Jacqueline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2435

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Fémur.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Proceso distal.
Colector: Gustav Winterfeld.
Fecha de Colecta: Mayo 23 de 1992.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2436
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Tibia.
Descripción:

Izquierda. Fragmento: Cóndilo proximal.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Abril de 1990.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2438
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Fíbula.
Descripción:

Izquierda. Fragmento: Cóndilo anterior

Número de Catálogo: UABC-FCM-2439
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Fíbula.
Descripción:

Fragmento: Porción distal de la rama dorsal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2468
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción:

9ª Placa Marginal. Completa (20.6 mm).

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2501
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción:

Placa Neural. Fragmento.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2502

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

11ª Placa Marginal Derecha. Completa (56.0 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2503

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal Izquierda. Completa (56.0 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2504

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal. Fragmento distal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2505

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

2ª Placa Marginal Derecha. Fragmento proximal.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2529

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas Costales. Fragmentos de individuos juveniles.

Colector: Gustav Winterfeld.

Fecha de Colecta: Mayo 23 de 1992.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2590; NGS-LM98-2590

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas marginales:

4ª izquierda, completa (45.1 mm); 5ª izquierda, rota (53.2 mm); 11ª izquierda, completa (43.6 mm) y 9ª derecha, fragmento distal.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998

Número de Catálogo: UABC-FCM-2591; NGS-LM98-2591

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción: 9ª placa marginal derecha, completa (20.7 mm).

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2592; NGS-LM98-2592

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª placa marginal derecha, fragmento distal.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2593; NGS-LM98-2593

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción: 5ª placa marginal izquierda, fragmento distal.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2594; NGS-LM98-2594

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción: 2ª placa marginal, fragmento.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2595; NGS-LM98-2595
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción: Fragmentos misceláneos.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2596; NGS-LM98-2596
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción: Placa nucal, fragmento.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2597; NGS-LM98-2597
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción: Placa costal, fragmento proximal.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2598; NGS-LM98-2598
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Caparazón.
Descripción: Placas costales, fragmentos misceláneos.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2599; NGS-LM98-2599
Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Plastron.
Descripción: Fragmentos misceláneos.
Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2601; NGS-LM98-2601

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción: Placa costal, fragmento.

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca y Anett Catalina Moreno Flores

Fecha de Colecta: Enero 15 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2602; NGS-LM98-2602

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción: Puente plastral, fragmento.

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca y Anett Catalina Moreno Flores

Fecha de Colecta: Enero 15 de 1998.

Familia Cheloniidae
Subfamilia Cheloniinae
Tribu Chelonini
Género y Especie indeterminados

Número de Catálogo: UABC-FCM-2475

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

9ª Placa Marginal Derecha. Completa (52.9 mm).

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Mayo 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2476

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

7ª Placa Marginal Izquierda. Completa (55.0 mm).

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Mayo 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2516

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos de placas neurales.

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Mayo 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2523

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Neural. Fragmento.

Colector: Gustavo Adolfo Paredes Ríos.

Fecha de Colecta: Marzo 25 de 1995.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2531

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa costal. Fragmentos.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Abril de 1990.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2543

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placas Costales. Fragmentos de Individuos juveniles.

Colector: Juan Gabriel Flores Trujillo.

Fecha de Colecta: Junio 26 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2566; NGS-LM98-2566

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Fragmentos misceláneos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero - Marzo de 1998

Número de Catálogo: UABC-FCM-2568; NGS-LM98-2568

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos de placas neurales.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero - Marzo de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2572; NGS-LM98-2572

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa neural. Fragmentos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Enero de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2573; NGS-LM98-2573

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Fragmentos misceláneos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero - Marzo de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2575; NGS-LM98-2575

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa costal. Fragmentos.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero - Marzo de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2588; NGS-LM98-2588

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa I, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa neural. Fragmento.

Colector: Juan Gabriel Flores Trujillo.

Fecha de Colecta: Enero 24 de 1998.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2447

Localidad de Colecta: UABC-FCM-109. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa E, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Epiplastron. Fragmentos.

Colectores: Francisco Javier Aranda Manteca y Héctor Barradas.

Fecha de Colecta: Enero de 1993.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2573; NGS-LM98-2573

Localidad de Colecta: 104. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero.

Descripción:

Derecho. Fragmento distal.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero 13 de 1998.

Familia Cheloniidae
Género *Syllomus* (?), (Cope 1896)
Especie Indeterminada

Número de Catálogo: UABC-FCM-2544

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa Costal. Fragmentos.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2574; NGS-LM98-2574

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa G, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Placa costal. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 de 1998.

Familia Cheloniidae
Subfamilia Cheloniinae
Tribu Carettini, Zangerl y Turnbull, 1955
Género y Especie Indeterminados

Número de Catálogo: UABC-FCM-2525

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa E, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

4ª Placa Neural. Rota (45.9 mm).

4ª Placa Costal Derecha. Rota (148.8 mm); 5ª y 8ª Placa Costal Derecha.

2ª y 4ª Placa Costal Izquierda. Fragmento.

Colectores: Susy Jackeline Sánchez Gutiérrez y Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Familia Cheloniidae
Género y Especie Indeterminados

Número de Catálogo: UABC-FCM-2611

Localidad de Colecta: UABC-FCM-101. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C - D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Húmero izquierdo.

Descripción:

Completo.

Longitud media 78 mm.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Marzo 2 del 2001.

Familia Dermochelyidae Gray, 1825
Género y Especie Indeterminados

Número de Catálogo: UABC-FCM-2450

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Plastron.

Descripción:

Puente plastral. Fragmento

Número de Catálogo: UABC-FCM-2508

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Plaqueta. Completa (30.6 mm).

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2509

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Plaqueta. Completa (24.6 mm).

Número de Catálogo: UABC-FCM-2506

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa E, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Plaqueta. Completa (20.8 mm).

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Junio 25 de 1996.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2507

Localidad de Colecta: UABC-FCM-103. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa F, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción:

Plaqueta. Completa (29.8 mm).
Colector: Gustavo Alejandro Gascón Romero.
Fecha de Colecta: Agosto 31 de 1997.

Número de Catálogo: UABC-FCM-2564; NGS-LM98-2564
Localidad de Colecta: UABC-FCM-104. Mesa La Misión, Baja California, México.
Horizonte: Capa E, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.
Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).
Elemento: Húmero.

Descripción:

Izquierdo. Fragmento: Cresta deltopectoral, columna y cóndilo distal.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.
Fecha de Colecta: Febrero 28 de 1998.

Orden Chelonioidea
Familia, tribu, género y especie indeterminados

Número de Catálogo: UABC-FCM-2600; NGS-LM98-2600

Localidad de Colecta: UABC-FCM-102. Mesa La Misión, Baja California, México.

Horizonte: Capa C-D, Miembro Los Indios, Formación Rosarito Beach.

Edad: Mioceno Medio (14-16 Millones de años).

Elemento: Caparazón.

Descripción: Placa neural, fragmento.

Colector: Francisco Javier Aranda Manteca.

Fecha de Colecta: Enero 15 de 1998.

CHELONIOIDEOS ACTUALES DE LA
COLECCIÓN PALEONTOLÓGICA DE REFERENCIA DEL ESTADO DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

Tribu Chelonini Zangerl y Turnbull, 1955
Género *Chelonia* Brongniart, 1800
Especie *Ch. mydas* (Linnaeus, 1758)

Número de Catálogo: UABC-FCM-AC-0001

Descripción: Esqueleto completo. Caparazón fragmentado.

Longitud del caparazón sobre la curvatura (CCL): 574 mm (aprox); húmero (117 mm);
Cúbito (58.6 mm); fémur (71.4 mm); Xiphiplastron (138.4 mm).

Estadío de vida: Adulto.

Datos de colecta desconocidos.

Especie *Ch. agassizii* Bocourt, 1868

Número de Catálogo: UABC-FCM-AC-0002

Descripción: Cráneo, mandíbula, vértebras cervicales y caparazón completos. Plastron
carente de epiplastron y entoplastron. *Manus* incompletas. Carente de cintura pélvica, *pes*
y vértebras caudales.

Longitud del caparazón sobre la curvatura (CCL): 422 mm; húmero (79.7 mm); cubito (50.3
mm); xiphiplastron (86.4 mm).

Estadío de vida: Juvenil.

Datos de colecta desconocidos.

Número de Catálogo: UABC-FCM-AC-0003

Descripción: Esqueleto completo, desarticulado. CCL (548 mm); húmero (190 mm); cubito
(54.9 mm); fémur (65.9 mm); xiphiplastron (112.7 mm).

Estadío de vida: Juvenil.

Localidad de Colecta: La Freidera, Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México

Colector: Noé García Cruz

Fecha: Abril del 2000.

Número de Catálogo: UABC-FCM-AC-0004

Descripción: Peto. Xiphiplastron (109.7 mm).

Estadío de vida: Juvenil.

Datos de colecta desconocidos.

Número de Catálogo: UABC-FCM-AC-0005

Descripción: Mandíbula, cintura escapular y *manus*. Húmero (98.5 mm); cubito (50.3 mm).

Estadío de vida: Juvenil.

Datos de colecta desconocidos.

CHELONIOIDEOS FÓSILES DE
SHARK TOOTH HILL, KERN COUNTY, CALIFORNIA, U.S.A.

VERTEBRATE PALEONTOLOGY COLLECTION,
LOS ANGELES COUNTY, NATURAL HISTORY MUSEUM

Superfamilia Chelonioidea
Familia Cheloniidae

Especimen No. LACM 103351

Taxon Cheloniidae (Caretini ?).

Elemento: Cráneo completo y mandíbula fusionada.

Edad: Barstoviano.

Formación: Round Mountain Silt.

Localidad: LACM 3162/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A.

Colectores: Quarless y Osborn.

Especimen No. LACM 5939-E-9

Taxon: Cheloniidae.

Elemento: Húmero. Completo.

Edad: Barstoviano.

Formación: Round Mountain Silt.

Localidad: LACM 4874/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A.

Especimen No. LACM A 10770.82-1 / 5-C-28

Taxon: Cheloniidae.

Elemento: Fémur derecho. Completo.

Edad: Barstoviano.

Formación: Round Mountain Silt.

Localidad: LACM 4956/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A.

Colector: Lawrence G. Barnes.

Superfamilia Chelonioidea
Familia Dermochelyidae

Especimen No. LACM 122224 / LGB 3261

Taxon Dermochelyidae; *Psephophorus* sp.

Elemento: Plaquetas articuladas del caparazón.

Edad: Barstoviano.

Formación: Round Mountain Silt.

Localidad: LACM 4867/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A.

Colector: Archer H. Warne.

Especimen No. LACM 148523

Taxon: Dermochelyidae; *Psephophorus* sp.

Elemento: Húmero derecho. Completo.

Edad: Barstoviano.

Formación: Round Mountain Silt.

Localidad: LACM 4956/ Sharktooth Hill, Kern Co. CA. U.S.A.

Colector: Clark Robert L.

Fecha: Abril de 1982.

CHELONIOIDEOS ACTUALES DEL
MUSEO DE HISTORIA NATURAL DE LA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

Superfamilia Chelonioidea
Familia Cheloniidae
Subfamilia Cheloniinae
Tribu Chelonini
Género *Chelonia*
Especie *Ch. Agassizii*

Número de Catálogo:

Descripción: Caparazón con escudos córneos.

Estadío de vida: Juvenil.

Localidad de Colecta:

Colector:

Fecha:

Número de Catálogo:

Descripción: Caparazón con escudos córneos.

Estadío de vida: Adulto.

Localidad de Colecta:

Colector:

Fecha:

Género *Eretmochelys* Fitzinger, 1843
Especie *E. imbricata* (Linnaeus, 1766)

Número de Catálogo:

Descripción: Organismo completo disecado.

Estadío de vida: Juvenil.

Localidad de Colecta:

Colector:

Fecha:

Familia Dermochelyidae
Género *Dermochelys* Blainville, 1816
Especie *D. coriacea* (Vandelli, 1761)

Número de Catálogo:

Descripción: Cráneo y mandíbula. Completos.

Estadío de vida: Adulto.

Localidad de Colecta:

Colector:

Fecha:

ANEXO II

Series de transformación de caracteres morfológicos.

Tabla IV. Series de transformación utilizadas por Gaffney (1996).

Tabla V. Series de transformación utilizadas por Hirayama (1998a).

Tabla VI. Series de transformación propuestas por Hirayama (1994).

Lista de caracteres analizados por Gaffney (1996) y sus estados de carácter (Tabla IV).

1. **Huesos Nasales:** Presente = 0; Ausente = 1.
2. **Prefrontales:** No presentan contacto medial = 0; Presentan contacto medial = 1.
3. **Contacto prefrontal/vomer:** Contacto ausente = 0; Contacto presente = 1.
4. **Extensión vertical en el processus pterygoideus externus:** Ausente = 0; Presente = 1.
5. **Foramen palatinum posterius:** Relativamente pequeño = 0; Relativamente grande = 1.
6. **Vacuidad interpterigoidal:** Abierta = 0; Cerrada = 1.
7. **Processus trochlearis oticum:** Ausente = 0; Presente = 1.
8. **Oído medio con piso osificado formado por el proceso posteromedial del pterigoide:** Proceso del pterigoide ausente = 0; Proceso del pterigoide presente = 1.
9. **Canalis caroticus internus al menos parcialmente formado por el pterigoide:** No formado por el pterigoide en ningún grado = 0; Parcial o completamente formado por el pterigoide = 1.
10. **Canalis caroticus internus formado completamente por el pterigoide en posición distal:** No formado por el pterigoide o parcialmente formado por el pterigoide = 0; Formado completamente por el pterigoide = 1.
11. **Canalis caroticus internus y canalis caroticus lateralis completamente embebidos en el hueso:** Ambos canales abiertos ventralmente = 0; ambos canales embebidos en el hueso = 1.
12. **Grosor del piso pterigoidal del canalis caroticus internus:** Delgado o ausente = 0; Grueso = 1.
13. **Canalis caroticus lateralis versus canalis caroticus internus:** Canalis caroticus lateralis igual a o más largo que el canalis caroticus internus = 0; Canalis caroticus lateralis más pequeño que el canalis caroticus internus = 1.
14. **Foramen posterius canalis carotici interni:** No formado por el basiesfenoide y el pterigoide = 0; Formado por el basiesfenoide y el pterigoide, en la posición media de la sutura basiesfenoide/pterigoide = 1.
15. **Fenestra perilinfática:** Relativamente grande = 0; Relativamente pequeña = 1.

16. Fosas pareadas en la superficie ventral del basiesfenoide: Fosas ausentes = 0; Fosas presentes = 1.
17. Emarginación posterior del temporal: No desarrollada = 0; Al menos parcialmente desarrollada = 1.
18. Contacto parietal/escamoso: Presente = 0; Ausente = 1.
19. Contacto postorbital/escamoso: Presente = 0; Ausente = 1.
20. Articulaciones centrales de las vértebras cervicales: No formadas (Platycoelous o amphicoelous) = 0; Formadas (Cóncavo-convexas) = 1.
21. Proceso transversal de las vértebras cervicales: En medio del centrum = 0; en la porción anterior del centrum = 1.
22. Cervicales posteriores con un proceso ventral prominente: Ausente = 0; Presente = 1.
23. Costillas cervicales: Presente = 0; Ausente = 1.
24. Cuarta articulación central cervical (desordenado): Amphicoelous = 0; Biconvexo = 1; Opisthocelous = 2.
25. Articulación central de la octava cervical (desordenado): Amphicoelous = 0; procoelous = 1; biconvexa = 2.
26. Doble (i.e., transversalmente pareada) articulaciones centrales entre las cervicales séptima y octava: Ausente = 0; Presente = 1.
27. Vértebras cervicales con un proceso doble transversal diferente, i.e., diapófisis y parapófisis: Presente en al menos algunas cervicales = 0; Ausente en todas las cervicales = 1.
28. Espina neural en la octava cervical: Alta = 0; Baja = 1.
29. Caudal biconcava cerca de la base de la cola: Ausente = 0; Presente = 1.
30. Articulaciones centrales caudales: Todos los centra amphicoelous u opisthocelous = 0; Al menos las primeras dos caudales procoelous = 1.
31. Chevrones: Bien desarrollados y presentes en casi todas las caudales = 0; Pequeños o ausentes (si se presentan, solo en algunas caudales posteriores) = 1.
32. Primera costilla torácica: Extendiéndose hacia las periferales o cercana a ellas y reposando detrás del tip del cartílago axilar de la pelvis = 0; Extendiéndose a menos de la mitad de la longitud sobre la primera costal = 1.

33. **Articulación anterior del primer centrum forácico:** De cara anterior o ligeramente anteroventral = 0; de cara fuertemente anteroventral = 1.
34. **Mesoplastra:** Presente = 0; Ausente = 1.
35. **Agarre ligamentoso del caparazón y plastron:** Suturado = 0; ligamentoso = 1.
36. **Escamas supramarginales:** Presentes = 0; Ausentes = 1.
37. **Proceso dorsal en el epiplastron:** Presente = 0; Ausente = 1.
38. **Entoplastron separando el epiplastron:** Si = 0; No = 1.
39. **Epiplastron:** Ancho = 0; angosto = 1.
40. **Pérdida del grupo 2 de escamas plastrales (gulares o extragulares):** grupos de escamas 1 y 2 completos (gular, extragular fide Hutchison y Bramble, 1981; igual a intergular, gular en terminología más antigua) = 0; un grupo de escamas ausente (grupo 2 de escamas de Hutchison y Bramble 1981) = 1.

Tabla V. Continuación. Codificación de caracteres multiestado: a={01}, b={12}, c={02}, d={012}, e={123}.

Taxa	Caracter	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78
<i>Plesioiochelyidae</i>		0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xinjiangchelys</i>		0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0
<i>Sinemydidae</i>		0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chelydridae</i>		1	1	0	a	0	1	1	0	0	0	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chelomacryptodira</i>		1	1	a	1	1	1	2	a	0	0	a	0	0	a	a	0	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Toxochelys</i>		0	1	?	?	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Ctenochelys</i>		0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Osteopygis</i>		1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Puppigerus</i>		1	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Chelonia mydas</i>		1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Santanachelys</i>		0	0	0	?	1	1	?	1	1	1	1	?	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Notochelone</i>		?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Desmatochelys</i>		0	0	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Chelosphargis</i>		?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	0	1	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?
<i>Protostega gigas</i>		0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Corsochelys</i>		0	0	?	?	?	?	?	1	1	0	1	?	0	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	1	1	?
<i>Mesodermochelys</i>		0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	1	1	1
<i>Dermochelys</i>		0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1

Lista de caracteres analizados por Hirayama (1998) y sus estados de caracter (Tabla V).

1. **Surcos de escudos craneales en los elementos superiores del cráneo:** Ausente = 0; Presente = 1.
2. **Nasales:** Presente = 0; Ausente = 1.
3. **Contacto medial de los prefrontales:** Ausente = 0; Presente = 1.
4. **Contacto prefrontal postorbital:** Ausente = 0; Presente = 1.
5. **Dirección orbital:** Lateral = 0; Dorsolateral = 1.
6. **Processus inferior parietalis:** Reducido o ausente = 0; Prominente = 1.
7. **Contacto parietal/escuamoso:** Presente = 0; Ausente = 1.
8. **Emarginación temporal posterior:** Foramen stapedio temporale oculto en vista dorsal = 0; f.s.t. expuesto en vista dorsal = 1; Processus trochlearis oticum expuesto completamente = 2.
9. **Contacto jugal/cuadrato:** Ausente = 0; Presente = 1.
10. **Proceso medial del jugal:** Presente = 0; Ausente = 1.
11. **Contacto jugal/pteroideo:** Presente = 0; Ausente = 1.
12. **Emarginación inferior del "cachete":** Ausente o somera con el processus pterygoideus externus oculto en vista lateral = 0; Prominente con el processus pterygoideus externus expuesto en vista lateral = 1.
13. **Premaxila en forma de gancho:** Ausente = 0; Presente = 1.
14. **Foramen praepalatinum:** Ausente = 0; Presente = 1.
15. **Superficie triturante superior envolviendo el palatino:** Ausente = 0; Presente = 1.
16. **Superficie triturante superior envolviendo el vomer:** Ausente = 0; Presente = 1.
17. **Pilar vomerino:** Ausente = 0; Presente = 1.
18. **Contacto vomer/palatino anterior a la apertura narium interna:** Ausente = 0; Presente = 1.
19. **Cresta lingual de la maxila alta, expuesta en vista lateral:** Ausente = 0; Presente = 1.
20. **Contacto medial de los palatinos:** No = 0; Si = 1.
21. **Foramen palatinum posterius:** oculto y pequeño a moderado = 0; abierto posterolateralmente = 1; encubierto y alargado = 2; ausente = 3.

22. **Processus pterygoideus externus con prominencia vertical:** Presente = 0;
Ausente = 1.
23. **Cresta medial ventral de los pterigoides:** Ausente = 0; presente = 1.
24. **Pterigoide alcanzando la cara articular mandibular del cuadrato:** No = 0; Si = 1.
25. **Pterigoide agudo en forma de C:** No = 0; Si = 1.
26. **Processus trochlearis oticum del cuadrato prominente:** Ausente = 0; Presente = 1.
27. **Processus trochlearis oticum formado por el prootico:** Prominente = 0;
Reducido = 1.
28. **Crista supraoccipitalis no o ligeramente extendiéndose más allá del condylus occipitalis:** Si = 0; No = 1.
29. **Foramina anterius canalis carotici interni pareadas descansando juntas:** No = 0;
Si = 1.
30. **Arteria carotida interna posterior a la conjunción con la arteria palatina:** Fuera del cráneo = 0; parcialmente embebida en los huesos = 1; completamente embebida en los huesos = 2.
31. **Cresta en forma de V en la superficie ventral del basiesfenoide emarginada en vista posterior:** Ausente = 0; Presente = 1.
32. **Basiesfenoide en forma de V con una proyección basipterigoidal:** Ausente = 0;
Presente = 1.
33. **Dorsum sellae alta y separada del sella turcica y foramen canalis carotici interni:**
No = 0; Si = 1.
34. **Rostrum basiesfenoidal en forma tubular:** Trabeculae lateral fusionada (no) = 0;
trabeculae lateral subdividida (si) = 1.
35. **Rostrum basiesfenoidal corto:** No = 0, Si = 1.
36. **Subdivisión de la arteria palatina y arteria carotida interna:** Fuera del cráneo = 0;
embebida en el hueso = 1.
37. **Foramen caroticum laterale mayor que el foramen anterius canalis carotici interni:** No = 0; Si = 1.
38. **Foramen caroticum laterale confluyente con el canalis cavernosus:** No = 0; Si = 1.
39. **Superficie triturante ancha y baja con la sínfisis extendiéndose a lo largo o mayor que un tercio del total de la longitud mandibular:** No = 0; Si = 1.
40. **Dentario en forma de gancho:** Ausente = 0; Presente = 1.

41. Cresta sinfival del dentario: Ausente = 0; Presente = 1.
42. Cresta sinfival alta expuesta en vista lateral por encima de la cresta labial del dentario: Cresta sinfival más baja que la cresta labial = 0; presente = 1.
43. Cresta lingual del dentario: Presente = 0; Reducida o ausente = 1.
44. Proceso surangular extendiéndose anteriormente sobre el dentario: Ausente = 0; Presente = 1.
45. Esplénial: Presente = 0; Perdido = 1.
46. Proceso transversal de las cervicales: Doble = 0; Sencillo = 1.
47. Proporción de las articulaciones centrales cervicales: Tan altas como anchas en todas las cervicales = 0; más anchas que altas en las cervicales posteriores = 1.
48. Quilla ventral delgada en el centro de las cervicales posteriores: Ausente = 0; Presente = 1.
49. Articulación central cervical: Amphicoelous y no formada = 0; mas o menos formada = 1.
50. Centrum cervical anterior biconvexo: Ausente = 0; Tercera o segunda = 1; Cuarta = 2.
51. Octava cervical: Amphicoelous = 0; Procoelous = 1; Biconvexa = 2; Opistocoelous = 3.
52. Centrum de la octava cervical más corto que el de la séptima: No = 0; Si = 1.
53. Articulación cervical doble entre las cervicales séptima y octava: Ausente = 0; Presente = 1.
54. Primera vértebra torácica: Con su articulación anterior de cara anterior = 0; de cara ventral o anteroventral = 1.
55. Primera costilla torácica: Terminación distal extendiéndose al margen lateral de la primera costal = 0; Terminación distal limitada dentro del ancho del nugal = 1.
56. Décima costilla torácica: Alcanzando la octava pleural = 0; Libre del caparazón = 1.
57. Chevrones: Presente = 0; Ausente = 1.
58. Porción anterior de las caudales: Amphicoelous = 0; Procoelous = 1.
59. Porción posterior de las caudales: Amphicoelous = 0; Opistocoelous = 1; Procoelous = 2.
60. Coracoide: Más corto que el húmero = 0; Tan largo o más largo que el húmero = 1.

61. **Angulo escapular formado por el prong escapular y el acromion:**
Cercano a $90^\circ = 0$; cercano o mayor a $110^\circ = 1$.
62. **Proceso lateral del pubis o proceso pectineal:** Pequeño = 0; Grande, extendiéndose anteriormente más allá de la porción medial de pubis = 1.
63. **Fenestra tiroidea:** Grande y confluyente = 0; pequeña a moderada subdividida por el contacto pubis/ischium = 1.
64. **Proceso lateral del ischium o proceso metiequial:** Prominente, extendiéndose lateralmente con el mismo grosor que la totalidad del ishium = 0; pequeño pero distintivo = 1; rudimentario o perdido = 2.
65. **Pelvis larga aproximándose al coracoide:** No = 0; Si = 1.
66. **Húmero:** Más corto que el fémur = 0; Más largo que el fémur = 1.
67. **Proceso lateral del húmero:** Localizado al nivel del caput humeri = 0; Localizado distal al caput humeri = 1; Localizado en la porción media de la columna humeral = 2.
68. **Protuberancia del caput humeri:** Presente = 0; Ausente = 1.
69. **Cicatriz del M. latissimus dorsi y teres mayor:** localizada anterior a la columna humeral = 0; Localizada en la parte media de la columna = 1.
70. **Proceso lateral del húmero en forma de V:** Ausente = 0; Presente = 1.
71. **Expansión del proceso lateral del húmero limitado dentro de la porción anterior de la columna:** No, expandiéndose hacia la porción ventral = 0; Si = 1.
72. **Concavidad medial del proceso lateral del húmero:** Ausente = 0; Presente = 1.
73. **Proceso lateral del húmero elongado con una proyección anterior prominente:** Ausente = 0; Presente = 1.
74. **Contacto ulna/radio mediante crestas y rugosidades:** Ausente = 0; Presente = 1.
75. **Radio con curvatura en dirección anterior:** Ausente = 0; Presente = 1.
76. **Elementos carpales y tarsales aplanados:** Ausente = 0; Presente = 1.
77. **Tercero a quinto dígitos modificados en remos sin articulaciones móviles:**
No = 0; Si = 1.
78. **Primer y segundo dígitos modificados en remos sin articulaciones móviles:**
No = 0; Si = 1.
79. **Trocantes femorales:** Separados = 0; Conectados por un puente óseo = 1.
80. **Surcos de escudos en el caparazón:** Presentes = 0; Ausentes o rudimentarios = 1.

81. **Fontanelas nucales posteriores:** Ausente = 0; Presente = 1.
82. **Escudos cervicales:** Sobre menos de la mitad del ancho del nugal = 0; sobre más de la mitad del ancho del nugal = 1.
83. **Primer vertebral alcanzando la segunda marginal:** No = 0; Si = 1.
84. **Neurales gruesas con quillas mediales:** No = 0; Si = 1.
85. **Número de neurales:** Ocho o menos = 0; Nueve por la duplicación de la séptima u octava neural = 1; Más de diez = 2.
86. **Forma de las placas neurales:** Hexagonal acortada anterior o posteriormente = 0; Hexagonal de lados regulares = 1; Rectangular = 2.
87. **Reducción neural:** Ausente = 0; Neurales séptima y octava reducidas o perdidas = 1; Neurales completamente perdidas = 2.
88. **Suprapygal:** Subdividida en dos o tres con la primera suprapygal moderadamente larga = 0; Primera suprapygal ausente o mucho menor que la segunda = 1.
89. **Reducción pleural:** Ausente = 0; Más de la mitad de las pleurales retenidas = 1; Pleurales rudimentarias o perdidas = 2; Ausentes = 3.
90. **Novena placa pleural:** Ausente = 0; Presente = 1.
91. **Surcos de escudos plastrales:** Presentes = 0; Ausente o rudimentarios = 1.
92. **Cartílago (buttress) axilar:** Alcanzando la primera pleural = 0; Alcanzando solo la periferal = 1.
93. **Cartílago (buttress) inguinal:** Alcanzando la quinta o sexta pleural = 0; Alcanzando solo la periferal = 1.
94. **Surcos de escudos anales y femorales alcanzando el hypoplastron:** No = 0; Si = 1.
95. **Índice plastral:** Mayor que 100 = 0; Entre 100 y 60 = 1; Menor que 60 = 2.
96. **Plastron de forma estelada:** Ausente = 0; Presente = 1.
97. **Fontanelas plastrales entre hyo e hypoplastra:** Ausentes = 0; Pequeñas = 1.
98. **Epiplastra angosto:** Ausente = 0; Presente = 1.
99. **Entoplastron firmemente suturado con el hypoplastron:** Si = 0; No = 1.
100. **Epiplastron y entoplastron fusionados:** No = 0; Si = 1.
101. **Entoplastron con una proyección lateral elongada:** Ausente = 0; Presente = 1.
102. **Xiphiplastra angosto:** Ausente = 0; Presente = 1; Presente con las porciones laterales paralelas = 2.

103. **Contacto medial del xiphiplastra:** Suturado a lo largo de toda su longitud = 0; Más o menos perdido = 1.
104. **Xiphiplastra corto con curvaturas laterales:** Ausente = 0; Presente = 1.

Tabla VI. Series de transformación para los caracteres morfológicos del Microorden Chelonioidea, propuestas por Hirayama (1994).

Caracter \ Taxa	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z
1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	0
2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	1
3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	?	?	1	1	1
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?	1	1	1
5	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	1	1	1
6	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	1	1	1
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1	0	?	1	1	1
8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1
9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	?	1	1	1	?	?	1	1	1
10	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1
11	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0
12	0	1	2	3	1	2	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	0	0	0
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	?	2	2	2
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1	?	?	0	0	0
16	0	1	2	2	1	2	2	2	?	2	2	2	23	2	0	0	0	?	2	2	2	0	?	2	2	2
17	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	?	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	?	0	?	?	?	1
24	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1
26	0	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	?	?	1

Tabla VI. Continuación.

Taxa	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z
27	0	1	1	?	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	0	?	?	?	0	
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	?	?	?	2	
29	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	1	
30	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	1
31	0	0	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	1	1	
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	1
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	?	1
38	1	?	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0
39	1	0	1	?	1	1	?	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
41	1	?	?	?	1	?	1	?	?	1	1	1	1	1	0	?	?	?	0	?	0	0	0	?	?	0
42	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
43	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	?	1
44	0	0	?	0	2	1	1	?	2	2	2	2	1	1	2	?	2	2	2	2	2	2	2	?	2	2
45	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1
46	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	1	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1
47	0	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	2	3	3	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	2	2	2
50	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0
51	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	?	1	?	1	2	2	0	0	0	?	0
52	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	1	?	1	1	?	1
53	1	1	1	0	1	1	?	?	1	1	1	1	1	1	0	?	?	?	0	0	0	?	0	0	?	0

Lista de caracteres propuestos por Hirayama (1994) y sus estados de caracter (Tabla VI).

1. **Surcos de escudos craneales en los elementos dermales del cráneo:** Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
2. **Huesos nasales:** Presente = 0; Perdidos = 1.
3. **Contacto nasal/frontal:** Presente = 0; Perdido = 1.
4. **Contacto prefrontal/postorbital:** Ausente = 0, Presente = 1.
5. **Contacto parietal/escuamoso:** Ausente = 0; Presente = 1.
6. **Emarginación ligera en la porción superior del temporal:** Ausente = 0; Presente = 1.
7. **Contacto jugal/cuadrato:** Ausente = 0; Presente = 1.
8. **Contacto jugal/escuamoso:** Ausente = 0; Presente = 1.
9. **Proceso medial del jugal:** Presente = 0; Perdido = 1.
10. **Foramen palatinum:** Presente = 0; Perdido = 1.
11. **Palato secundario envolviendo palatinos:** Ausente = 0; Presente = 1.
12. **Palato secundario envolviendo al vomer y a los palatinos:** Ausente = 0; Ligeramente = 1; Evidente = 2, Prominente = 3.
13. **Contacto anterior vomer/palatinos:** Ausente = 0; Presente = 1.
14. **Palato primario envolviendo al vomer:** Ausente = 0; Presente = 1.
15. **Contacto medial de los palatinos:** Ausente = 0; Presente = 1.
16. **Foramen palatinum posterius:** Presente = 0; Reducido = 1; Perdido = 2.
17. **Apertura lateral del foramen palatinum posterius:** Ausente = 0; Presente = 1.
18. **Processus pterygoideus externus:** Presente = 0; Perdido = 1.
19. **Pterygoide extendiéndose hacia la superficie articular mandibular del cuadrato:** Ausente = 0, Presente = 1.
20. **Porción media de los pterigoides aguda:** Ausente = 0; Presente = 1.
21. **Processus trochlearis oticum:** Corto = 0; Largo = 1.
22. **Crista supraoccipitalis proyectándose más allá del parietal:** Presente = 0; Ausente = 1.
23. **Foramen posterius canalis carotici interni entre el basiesfenoide y el pterigoide:** Ausente = 0; Presente = 1.

24. Superficie ventral del basiesfenoide con una cresta prominente en forma de V:
Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
25. Basiesfenoide grande, descansando sobre una porción significativa de los pterigoides: Ausente = 0; Presente = 1.
26. Dorsum sellae alta, que no oculta la porción posterior del sella turcica:
Ausente = 0; Presente = 1.
27. Rostrum basiesfenoidal osificado de forma tubular: Ausente = 0, Presente = 1.
28. Osificación del rostrum basiesfenoidal: Grande = 0; Reducida = 1; Fuertemente reducida = 2.
29. Foramen caroticum laterale mayor que el foramen anterius canalis carotici interni: Ausente = 0; Presente = 1.
30. Foramen caroticum laterale confluyente con el canalis cavernosum: Ausente = 0; Presente = 1.
31. Superficie triturante ancha y aplanada con una concavidad lateral profunda y alargada del dentario, en donde se fija el músculo abductor: Ausente = 0; Ligera = 1; Evidente = 2; Prominente = 3.
32. Cresta lingual sinfisal del dentario alta, visible en vista lateral: Ausente = 0; Presente = 1.
33. Cresta labial del dentario denticulada: Ausente = 0; Presente = 1.
34. Cresta lingual del dentario denticulada: Ausente = 0; Ligeramente = 1; Prominente = 2.
35. Cresta lingual del dentario: Presente = 0; Reducida o ausente = 1.
36. Proceso surangular extendiéndose anteriormente sobre el dentario: Ausente = 0; Ligeramente = 1; Prominente = 2.
37. Huesos coronoides y articulares: Presentes = 0; Perdidos = 1.
38. Vértebras cervicales más largas con articulaciones centrales mucho más anchas: Ausente = 0; Presente = 1.
39. Articulación central cervical doble entre los centra séptimo y octavo: Ausente = 0; Presente = 1.
40. Articulación central cervical platycoelous entre los centra sexto y séptimo: Ausente = 0; Presente = 1.

41. Primera vértebra torácica con la articulación anterior de cara anteroventral:
Ausente = 0; Presente = 1.
42. Dígitos tercero a quinto de manus y pes elongados, sin articulaciones móviles; elementos carpales y tarsales aplanados, con superficies de unión restringidas; humero tan largo como el fémur, con columna prácticamente recta y el proceso lateral localizado distal al caput humeri: Ausente = 0; Presente = 1.
43. Articulaciones móviles en los dígitos primero y segundo: Presente = 0; Ausente = 1.
44. Coracoide más largo que el húmero: No = 0; Sí = 1; Prominente = 2.
45. Coracoide elongado y engrosado mostrando una apariencia columnar:
Ausente = 0; Presente = 1.
46. Angulo escapular mayor a 110°: Ausente = 0; Presente = 1.
47. Húmero de tipo quelonioideo con la estructura del proceso lateral en forma de V:
Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
48. Húmero de tipo protostegúideo con el proceso lateral restringido a la porción anterior, que no puede apreciarse completamente en vista ventral, con una concavidad medial: Ausente = 0; Ligeramente = 1; Evidente = 2; Prominente = 3.
49. Húmero de tipo dermoquelúideo con el proceso lateral elongado anteroposteriormente, con una proyección anterior: Ausente = 0; Evidente = 1; Prominente = 2.
50. Contacto ulna/radio por medio de rugosidades distales: Ausente = 0; Presente = 1.
51. Radio que presenta la porción media con una rotación hacia la cara anterior:
Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
52. Proceso lateral del pubis grande, proyectándose anteriormente más allá de la porción medial del pubis: Ausente = 0; Presente = 1.
53. Foramen obturador largo y confluyente: Ausente = 0; Presente = 1.
54. Proceso lateral del ischium reducido: Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
55. Lámina iliaca con una curvatura medial: Ausente = 0; Presente = 1.
56. Cintura pélvica grande, prácticamente tocando los coracoides: Ausente = 0; Presente = 1.
57. Trocantes femorales conectados por un puente: Ausente = 0; Presente = 1.

58. Trocante mayor del fémur mucho más grande que el menor: Ausente = 0;
Presente = 1.
59. Fosa tibial del M. pubotibialis y M. flexortibialis internus: Ausente = 0;
Presente = 1; Prominente = 2.
60. Surcos de escudos en la concha: Presentes = 0; Perdidos = 1.
61. Emarginación anterior del nugal: Ausente = 0; Presente = 1.
62. Nugal con una protuberancia ventral que corresponde con la octava vértebra cervical: Ausente = 0; Presente = 1.
63. Quillas neurales gruesas y paralelas: Ausente = 0; Presente = 1.
64. Elementos epineurales aquillados: Ausente = 0; Presente = 1.
65. Elementos neurales reducidos por lo que hay un encuentro medial de las pleurales: Ausente = 0; Presente = 1.
66. Osificación pleural: Presente = 0; Con fontanelización marginal = 1; Reducida = 2, Perdida = 3.
67. Osificación epitecal del caparazón: Ausente = 0; Presente = 1.
68. Elementos óseos del caparazón: Presentes = 0; Perdidos = 1.
69. Serración medial de las periferales: Ausente = 0; Presente = 1.
70. Elementos periferales y marginales adicionales: Ausentes = 0; Presentes = 1.
71. Subdivisión de las costales: Ausente = 0; Presente = 1.
72. Plastron grande con puente ancho: Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
73. Plastron de forma estelada: Ausente = 0; Presente = 1; Prominente = 2.
74. Elementos plastrales reducidos y elongados con fontanela central amplia: Ausente = 0; Presente = 1.
75. Fusión del epiplastron y el entoplastron: Ausente = 0; Presente = 1.
76. Entoplastron: Presente = 0; Perdido = 1.

Taxa: a *Toxochelys*, b *Ctenochelys*, c *Osteopygis*, d *Erquelinnesia*, e *Allopleuron*, f *Puppigerus*, g *Eochelone*, h *Argillochelys*, i *Syllomus*, j *Natator*, k *Eretmochelys*, l *Chelonia*, m *Lepidochelys*, n *Careita*, o *Santanachelys*, p *Rhinochelys*, q *Chelosphargis*, r *Notochelone*, s *Desmatochelys*, t *Protostega*, u *Archelon*, v *Corsochelys*, w *Mesodermochelys*, x *Eosphargis*, y *Psephophorus*, z *Dermochelys*.

ANEXO III

Tablas de Polaridad

[The following table contains extremely faint and illegible text, likely bleed-through from the reverse side of the page. The text is too light to transcribe accurately.]

Tabla VII. Comparación extra-grupo según el algoritmo para caracteres multiestado desordenados de Maddison et al. (1988), para los caracteres e hipótesis de polaridad de Gaffney (1996), (Anexo 1, tabla I y fig. 6, respectivamente). La figura 24, muestra el mecanismo con el que se siguió el algoritmo. El vector del nodo 8, contiene los estados de carácter que se consideran plesiomórficos para la Superfamilia Chelonioidea.

Serie de Transformación	Nodo en el Cladograma								Polaridad
	2	3	4	5	6	7	8		
1	0, ?	0	0, ?	0	0	0	0, 1	Equívoca	
2	1, ?	1, 0, ?	0, 1	0	0	0, 1	1	Decisiva	
3	1, ?	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
4	1, ?	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
5	0, ?	0	1	1, 0	0	0	0	Decisiva	
6	0, ?	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
7	1, ?	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
8	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
9	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
10	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva	
11	0	0	0	0	0	0, 1	1	Decisiva	
12	0	0, 1	0	0	0	0, 1	1	Decisiva	
13	0	0, ?	0, ?, 0	0	0, ?	0, 1, ?	0, 1, ?	Equívoca	
14	0	0	0	0	0	0	0	Decisiva	
15	0, ?	0	0, ?	?	0, ?	?	0, ?	Equívoca	
16	0, ?	0	1	1	1, 0	1	1, 0	Equívoca	
17	1	1, 0	1	1	1	1	1	Decisiva	
18	0, ?	0	1	1	0, 1	1	1	Decisiva	
19	0, ?	0	1, ?	1, ?, 0	0	0	0	Decisiva	
20	0	0, 1	1	1	1	1	1	Decisiva	

Tabla VII. Continuación.

Serie de Transformación	Nodo en el cladograma							Polaridad
	2	3	4	5	6	7	8	
21	0,1	0	0,1	1	0,1	1	1	Decisiva
22	0	0	0	0	0	0,1	1	Decisiva
23	1,0	0	0,?	0	0	0,1	1	Decisiva
24	0	0,1	2	2,1	1	1	1	Decisiva
25	0	0,1	2	2	0,1,2	1	1	Decisiva
26	0	0	0	0	0	0	0	Decisiva
27	1,0	0	1,0	0	0	0,1	1	Decisiva
28	?,0	0	?,0	0	0	0	0,1	Equívoca
29	0,?	0	1,?	1	0,1	1	1	Decisiva
30	0,?	0	1,?	1	0,1	1	1	Decisiva
31	0,?	0	0,?	0	0	0	0	Decisiva
32	0,1	0	0	0	0	0,1	1	Decisiva
33	0	0	0	0	0	0	0,1	Equívoca
34	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva
35	0,1	0	0	0	0	0	0	Decisiva
36	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva
37	1	1,0	1	1,0	1,0	1	1	Decisiva
38	1	1	1	1	1	1	1	Decisiva
39	0	0	1	1,?	0,1,?	1	1	Decisiva
40	0	0	1	1,2	0,1,?	1	1	Decisiva

Tabla VIII. Comparación extra-grupo según el algoritmo para caracteres multiestado desordenados de Maddison et al. (1988), para los caracteres y la hipótesis de polaridad de Hirayama (1988) (Anexo 1, tabla II y fig. 13, respectivamente). El vector del nodo 4 contiene los estados de carácter que se consideran plesiomórficos para la Superfamilia Chelonioidea.

Serie de Transformación	Nodo en el Cladograma			Polaridad
	2	3	4	
1	1, ?	1, 0	1	Decisiva
2	0, ?	0	0, 1	Equívoca
3	0, 1, ?	0, 1	1	Decisiva
4	0, ?	0	0, 1	Equívoca
5	0	0, 1	0, 1	Equívoca
6	1	1	1	Decisiva
7	0, 1, ?	1	1	Decisiva
8	0, 1, 2	1, 2	2	Decisiva
9	0, ?	0	0	Decisiva
10	0, 1, ?	0	0	Decisiva
11	1, ?	1, 0	0	Decisiva
12	1, ?	1	1	Decisiva
13	0, ?	0	0, 1	Equívoca
14	0, ?	0	0	Decisiva
15	0, ?	0	0	Decisiva
16	0, ?	0	0	Decisiva
17	0, ?	0	0	Decisiva
18	0, ?	0	0	Decisiva
19	0, 1, ?	0	0	Decisiva
20	1, ?	1, ?, 0	0	Decisiva
21	0, 1, ?	0, 1, ?, 2	0, 2	Equívoca
22	0, ?	0	0	Decisiva
23	0, ?	0	0	Decisiva

Tabla VIII. Continuación

Serie de Transformación	Nodo en el Cladograma			Polaridad
	2	3	4	
24	0, ?	0	0	Decisiva
25	0	0	0	Decisiva
26	0	0	0	Decisiva
27	0	0	0	Decisiva
28	1	1	1	Decisiva
29	0, 1, ?	0	0	Decisiva
30	1	1	1, 2	Equívoca
31	0	0	0	Decisiva
32	0	0	0	Decisiva
33	1, ?	1, ?, 0	0	Decisiva
34	0, ?	0	0	Decisiva
35	0, ?	0, ?, 1	0	Decisiva
36	0	0	0, 1	Equívoca
37	0, ?	0	0	Decisiva
38	0, ?	0	0	Decisiva
39	0	0	0	Decisiva
40	0	0	0, 1	Equívoca
41	0	0	0	Decisiva
42	0	0	0	Decisiva
43	0	0, 1	1	Decisiva
44	0, ?	0	0	Decisiva
45	0, ?	0, ?, 1	1	Decisiva
46	1	1, 0	1	Decisiva
47	0	0	0, 1	Equívoca
48	0	0	0, 1	Equívoca
49	0	0, 1	1	Decisiva
50	0	0, 2	2	Decisiva

Tabla VIII. Continuación

Serie de Transformación	Nodo en el Cladograma			Polaridad
	2	3	4	
51	0,1	1	1	Decisiva
52	0	0	0,1	Equívoca
53	0	0	0,1	Equívoca
54	0	0	0,1	Equívoca
55	0	0	0	Decisiva
56	0	0,1	0,1	Equívoca
57	?,0	0	0	Decisiva
58	0,1	1	1	Decisiva
59	0,1	1	1	Decisiva
60	0	0	0	Decisiva
61	0	0	0	Decisiva
62	0	0	0	Decisiva
63	0	0	0	Decisiva
64	0	0	0	Decisiva
65	0	0	0	Decisiva
66	0	0	0	Decisiva
67	0	0	0	Decisiva
68	0	0	0	Decisiva
69	0	0	0	Decisiva
70	0	0	0	Decisiva
71	0	0	0	Decisiva
72	0	0	0	Decisiva
73	0	0	0	Decisiva
74	0	0	0	Decisiva
75	0	0	0	Decisiva
76	0,?	0	0	Decisiva
77	0	0	0	Decisiva

Tabla VIII. Continuación

Serie de Transformación	Nodo en el Cladograma			Polaridad
	2	3	4	
78	0	0	0	Decisiva
79	0	0	0	Decisiva
80	0	0	0	Decisiva
81	0	0	0	Decisiva
82	0	0	0	Decisiva
83	0,1	1	1,0	Equívoca
84	0	0	0	Decisiva
85	0	0	0	Decisiva
86	0	0	0	Decisiva
87	0	0	0	Decisiva
88	0	0	0	Decisiva
89	0	0	0	Decisiva
90	0	0	0	Decisiva
91	0	0	0	Decisiva
92	0,1	1	1	Decisiva
93	0,1	1	1	Decisiva
94	0,1	1	1	Decisiva
95	0,1	1	1	Decisiva
96	0	0	0	Decisiva
97	0	0	0,1	Equívoca
98	0	0,1	1	Decisiva
99	0	0	0	Decisiva
100	0	0	0	Decisiva
101	0	0	0	Decisiva
102	0	0,1	0,1	Equívoca
103	0	0	0	Decisiva
104	0	0	0	Decisiva

ANEXO IV

Series de Transformación de caracteres para el Microorden Chelonioidea utilizadas para el análisis filogenético del microorden, con las adiciones de los especímenes fósiles de la Mesa La Misión, B. C., México.

Series de transformación basadas en los caracteres morfológicos propuestos por Hirayama (1994), con las correcciones propuestas por diversos autores y la adición de los estados de caracter correspondientes a los especímenes de la Mesa La Misión, B.C., México.

Tabla IX. Series de Transformación de caracteres para el Microorden Chelonioidea propuestas por Hirayama (1994), con las correcciones propuestas por diversos autores y las adiciones del Cheloniidae gen et sp nov. de la Mesa La Misión. Las columnas corresponden a los taxa y los renglones a los caracteres. Los caracteres que presentan (-), han sido modificados de Hirayama (1994), según se indica en la lista de caracteres. Cuando (-) se presenta en el número de caracter, se refiere a un cambio de polaridad respecto a la propuesta de Hirayama (1994), con base en los resultados del análisis de polaridad.

Taxa	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	aa	
1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	?	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	0	0	0	?	0	0	0	
2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	1	
3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	?	?	1	1	1	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?	1	1	1	
5	1	1	1	1	0	1	1	1	1	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	1	1	1	
6	1-	2-	2-	2-	1-	2-	2-	2-	2-	?	2-	2-	2-	2-	2-	3-	3-	3-	3-	3-	3-	3-	3-	0-	?	1-	1-	1-
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1	0	?	1	1	0-	
8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1
9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	1-	1	1	1	1-	?	1	1	1	
10	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1
11	1	1	1	1	1	1	0	1	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0
12	0	1	2	3	1	2	0	1	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	0	0	0
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	?	2	2	2
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1	?	?	0	0	0	
16	0	1	2	2	1	2	2	2	?	?	2	2	2	2	2	0	0	0	?	2	2	2	0	?	2	2	2	
17	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	?	0	0	0	
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0-	?	1	1	1
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-	1	1	1	1	1	1	1	0-	0	?	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1-	?	0	0	0	0

El superíndice indica modificaciones en los estados de caracter propuestos por Hirayama (1994), según propuestas que se indican en la lista de caracteres. Los números en negritas dentro de la matriz, corresponden a los especímenes UABC-FCM-16202 y 1621.

Tabla IX. Continuación.

Taxa Caracter	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	aa
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
22	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	?	0	?	?	?	1
24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1
26	0	1	1	?	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	1
27	0	1	1	?	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	?	?	?	0
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	1
29	0	0	1	1	0	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	1
30	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1
31	0	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
35	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	0	0
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	1
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	?	1
38	1	1	1	?	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0
39	0	0	1	?	1	1	?	0	1	?	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
41	0	0	?	?	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	?	?	?	1	1	1	1	1	?	?	1
42	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
43	0	0	0	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	?	1	?	1	1	1	1	1	1	?	1
44	0	0	?	0	2	1	1	?	2	?	2	2	2	1	1	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	?	2
45	0	0	?	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1
46	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1
47	0	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	2	3	3	0	0	0	0	0

Lista de Taxa: **a**, *Toxochelys*; **b**, *Ctenochelys*; **c**, *Osteopygis*; **d**, *Erquelinnesia*; **e**, *Allopleuron*; **f**, *Puppigerus*; **g**, *Eochelone*; **h**, *Argillochelys*; **i**, *Syllomus*; **j**, *Novgen*^o; **k**, *Natator*; **l**, *Eretmochelys*; **m**, *Chelonia*; **n**, *Lepidochelys*; **o**, *Caretta*; **p**, *Santanachelys*; **q**, *Rhinochelys*; **r**, *Chelosphargis*; **s**, *Notochelone*; **t**, *Desmatochelys*; **u**, *Protostega*; **v**, *Archelon*; **w**, *Corsochelys*; **x**, *Mesodermochelys*; **y**, *Eosphargis*; **z**, *Psephophorus*; **aa**, *Dermochelys*.

Ver Lista de caracteres y su información correspondiente a morfología, condición primitiva, distribución taxonómica y discusión en la sección de caracteres morfológicos.

ANEXO V

Caracteres morfológicos utilizados por Weems (1988), Zanger, Hendrickson y
Hendrickson (1988) y Parham y Fastovsky (1997).

Lista de caracteres derivados compartidos propuestos por Weems (1988). Los números corresponden a los del cladograma de la figura 9.

1. Arterias palatina y carotida interna iguales en diámetro, trabeculae basiesfenoidal descansando juntas, foramina anterioris canalis carotici interni descansando juntas y separadas por una barra delgada de hueso; dorsum sellae alta y separada del sella turcica y foramina carótidas por una superficie prominente de hueso; porción posterior del cella turcica no oculta por el sobreposicionamiento del dorsum sellae (Gaffney 1975b, 1984).
2. Arteria palatina y canalis caroticus laterales mayor que la arteria carótida interna y el canalis caroticus internus; extremidad anterior con dígitos elongados y metacarpales formando una aleta con elementos orientados en un plano (Gaffney 1975b, 1994).
3. Hyoplastra e hypoplastra reducidos por una constricción anteroposterior a través de un eje medial transversa.
4. Neurales aserradas, formando una quilla dorso medial; periferales moderada a fuertemente aserradas; conexión entre la pygal y suprapygal muy angosta o rota, hyoplastron, hypoplastron y xiphiplastron con quillas ventrales conspicuas; elementos epineurales presentes en los géneros avanzados (Zangerl, 1953).
5. Palato secundario presente; fontanelas postnucuales perdidas al menos en etapa adulta.
6. Proceso posterior extendido del prefrontal que excluye total o parcialmente al frontal de la órbita ocular; dissuria ethmoidalis profunda; palato plano con cresta tomial baja; comer con un contacto recto con los premaxilares, palato secundario alargado con estructura diferente que la de Cheloniinae (Fastovsky 1985).

7. Palato secundario completamente desarrollado, extremidades posteriores marcadamente modificadas para el nado.
8. Palato secundario perdido, márgenes mandibulares con crenulaciones pseudodontes, cresta deltopectoral del húmero movida distalmente hacia el medio de la columna del húmero.
9. Gran cantidad del hueso dermal ausente en el caparazón, resultando en costillas costales libres del hueso suprayacente; aletas frontales muy largas en relación con el cuerpo; cresta radial del húmero larga, desplazada distalmente; tendencia del húmero a desarrollar chondroepifisis vascularizadas; cráneo parcialmente cartilaginoso en adultos (Wieland 1906, Zangerl 1953, Gaffney 1984, Rhodin 1985).
10. Pico puntiagudo y curvado; elementos nasales perdidos; costales ampliamente reducidas, extendiéndose no más allá del eje de la costilla que una distancia igual a su ancho (Zangerl 1953).
11. Hyoplastra e hypoplastra reducidos por constricción lateral con tendencia a dos ejes paralelos anteroposteriormente.
12. Nucal elongado que se proyecta más allá de la región del cuello, neurales más largas que anchas.
13. Elementos nucleares profundamente emarginados; neurales tan anchas o más anchas que largas.
14. Elementos normales de la concha reducidos o sustituidos por un mosaico de huesos dermales interconectados por suturas.

Caracteres relativos al análisis de Zangerl, Hendrickson y Hendrickson (1988); los números se refieren a aquellos caracteres compartidos para la figura 11.

1. Patrón de escamas de la cabeza (sinapomórfico para *Lepidochelys* y *Caretta*).
2. Patrón de escamas del caparazón (sinapomórfico para *Lepidochelys* y *Caretta*).
3. Forma de los escudos vertebrales en adultos (sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia*).
4. Número de huesos periferales (sinapomórfico para *Lepidochelys* y *Caretta*).
5. Series de huesos neurales (sinapomórfico para *Natator*, *Lepidochelys* y *Caretta*).
6. Suturas hyo-huypoplastrales (sinapomórfico e intermedio entre los extremos observados para *Caretta*).
7. Distancia axilar-inguinal (sinapomórfico y relativamente especializado para *Natator*).
8. Proporción largo-ancho del cráneo (sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia*).
- 9a. Hueso frontal (relativamente especializado para *Natator* y *Caretta*).
- 9b. Pterigoide (intermedio entre los extremos observados para *Caretta* y *Eretmochelys* y autapomórfico para *Chelonia*).
10. Aparato hyoide (relativamente especializado para *Natator*).
11. Vértebras Cervicales (autapomórfico para *Natator*).

12. Proporciones de la escápula (relativamente especializado para *Natator*, intermedio entre los extremos observados para *Lepidochelys* y sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia*).
13. Longitud del coracoides (intermedio entre los extremos observados para *Natator* y sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia*).
15. Ancho distal del coracoides (intermedio entre los extremos observados para *Caretta* y sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia*).
- 15a. Talla del ischium relativa al pubis (Sinapomórfico para *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia*).
- 15b. Proceso posterior ischial (Sinapomórfico para *Lepidochelys*, *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia* y autapomórfico para este último).
16. Estructura del pubis (Sinapomórfico para *Lepidochelys*, *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia*).
17. Cicatrices de agarre del tendón en el húmero (Autapomórfico para *Natator*).
18. Trocantes femorales (Sinapomórfico para *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia* e intermedio entre los extremos observados para *Lepidochelys*).
19. Longitud del fémur relativa al húmero (Sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia* e intermedio entre los extremos observados para *Natator*).
20. Proporciones de los huesos zygopodiales relativas a la longitud del húmero (Sinapomórfico para *Eretmochelys* y *Chelonia* y autapomórfico para *Caretta*).

21. Cicatriz de agarre del tendón tibial (Sinapomórfico para *Lepidochelys*, *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia*).

22. Proporciones de los huesos de las aletas anteriores (sinapomórfico para *Natator*, *Lepidochelys*, *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia*).

23. Proporción de los huesos de las aletas anteriores (sinapomórfico para *Natator*, *Lepidochelys*, *Caretta*, *Eretmochelys* y *Chelonia*).

Caracteres utilizados en el análisis filogenético de la Familia Cheloniidae por Parham y Fastovsky (1997). El resultado del análisis se muestra en la figura 13.

1. Palato secundario envolviendo al vomer: 0 ausente; 1 presente; 2 extensivo (ordenado).
2. Foramen palatinum posterius: 0 ancho; 1 ámpliamente reducido; 2 perdido (ordenado).
3. Contacto vomer/premaxila: 0 ancho; 1 reducido.
4. Foramen caroticum laterale mucho más largo que el foramen anterius canalis caroticus interni: 0 ausente, 1 presente.
5. Orientación y posición de las foramina orbito-nasale: 0 con un componente vertical; 1 con tendencia horizontal y con contacto extensivo con los prefrontales.
6. Dentario: 0 superficie triturante plana; 1 crestas linguales presente; 2 crestas a lo largo de la sínfisis (ordenado).
7. Cresta tomial: 0 pronunciada; 1 baja.
8. Surangular extendiéndose anteriormente sobre el dentario: 0 ausente; 1 presente.
9. Forma del vomer: 0 de ancho constante; 1 de ancho variable.
10. Escudos prefrontales: 0 un par, 1 dos pares.
11. Proceso dorsal de la escápula formando un ángulo relativamente ancho con el acromion: 0 ausente, 1 presente.
12. Proceso metisquial: 0 pronunciado, 1 reducido.

13. Trocantes femorales: 0 separados por una fosa; 1 separados por una hendidura; 2 conectados por un puente (ordenado).
14. Protuberancia ventral del nuchal por la articulación con la octava vértebra cervical: 0 presente; 1 ausente.
15. Fosa tibial por el agarre de los músculos pubotibialis y flexortibialis internus: 0 ausente; 1 presente.
16. Centra de la séptima vértebra cervical: 0 procoelous; 1 platycoelous.
17. Articulaciones de los dígitos primero y segundo: 0 móviles; 1 inmóviles.
18. Húmero recto con proceso lateral en forma de V o triangular: 0 ausente, 1 presente.
19. Longitud del coracoides en relación con el húmero: 0 más corto; 1 más largo.
20. Plastron alargado con puente ancho: 0 ausente; 1 presente.
21. Periferiales libres de costillas: 0 anterior y posterior a las costillas; 1 entre las costillas séptima y octava; 2 entre las costillas sexta y séptima (desordenado).
22. Fontanelas postnuchales: 0 presente; 1 ausente.
23. Elementos adicionales del caparazón: 0 ausente, 1 presente.
24. Forma de la placa pygal: 0 hendiduras posteriores, 1 sin hendiduras.

ANEXO VI

Archivos de entrada y salida para el análisis filogenético asistido por ordenador,
usando el programa Phylogenetic Análisis Using Parsimony and Other Methods
(PAUP*) v.4b10, Swofford (1991)

#NEXUS

[Characters list based on Hirayama, R. (1994), corrected with Hirayama (1998), Gaffney and Meylan (1988) and excluding autapomorphic characters; rooting trees with hypothetical ancestor and considering Toxochelys and Ctenochelys as outgroup sister taxon]

begin taxa;

dimensions ntax=27;
taxlabels

Toxochelys Ctenochelys Osteopygis Erquelinnesia Allopleuron
Puppigerus Eochelone Argillochelys Syllomus Novgen
Natator Eretnochelys Chelonia Lepidochelys Caretta
Santanachelys Rhinochelys Chelosphargis Notochelone
Desmatochelys Protostega Archelon Corsochelys
Mesodermochelys Eosphargis Psephophorus Dermochelys;
end;

begin characters;

dimensions
nchar=76;
format
datatype=standard
symbols="0123";

charstatelabels

1 'cranial scute sulci on dermal roofing elements'/absent present prominent,
2 'nasal bone'/present lost,
3 'medial meeting of prefrontals'/present lost,
4 'prefrontal-postorbital contact'/absent present,
5 'parietal-squamosal contact'/present absent,
6 'shallow superior temporal emargination'/totallyexposedpto fstdorsallyexposed
pasqcontactpresent pasqcontactlost,
7 'jugal-quadrate contact'/absent present,
8 'jugal-squamosal contact'/absent present,
9 'medial process of jugal'/present lost,
10 'foramen palatinum'/present lost,
11 'secondary palate involving palatines'/absent present,
12 'secondary palate involving vomer in addition to palatines'/absent slightly evident
prominent,
13 'anterior vomer-palatine contact'/absent present,
14 'primary palate involving vomer'/absent slightly prominent,
15 'palatines medially meeting'/absent present,
16 'foramen palatinum postrius'/present reduced lost,
17 'laterally open foramen palatinum posterius'/absent present,
18 'processus pterygoideus externus'/present lost,
19 'pterygoid extending onto mandibular articulating surface of quadrate'/absent present,
20 'narrow middle portion of pterygoids'/absent present,
21 'processus trochlearis oticum'/short large,
22 'crista supraoccipitalis projecting beyond parietal'/present absent,
23 'foramen posterius canalis carotici interni between pterygoid and basisphenoid'/absent
present,
24 'ventral surface of basisphenoid with prominent v-shaped crest'/absent present,
25 'large basisphenoid, lying beneath the significant portion of pterygoids'/reduced
large,
26 'high dorsum selleae, not concealing posterior portion of sella turcica'/absent
present,
27 'rod-like ossification of rostrum basisphenoidale'/subdividedtrabeculae
fusedtrabeculae,
28 'ossification of rostrum basisphenoidale'/large reduced,
29 'foramen caroticum laterale larger than foramen anterius canalis carotici
interni'/present fclsmallerthanfaci,
30 'foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum'/absent present,
31 'broad and flat lower triturating surface, with enlarged, deep lateral concavity of
dentary where adductor mandibular muscle attaches'/absent present prominent,
32 'high lingual and symphyseal ridge of dentary, visible from lateral view'/absent
present,
33 'denticulated labial ridge of dentary'/absent present,
34 'denticulated lingual ridge of dentary'/absent smooth prominent,
35 'lingual ridge of dentary'/reducedorabsent present,
36 'surangular process extending anteriorly onto dentary'/absent slightly prominent,
37 'coronoid and articular bones'/present lost,

38 'longer cervical vertebrae with much wider central articulations'/absent present,
 39 'double cervical central articulation between 7th and 8th centra'/absent present,
 40 'platycoelous cervical central articulation between 6th and 7th centra'/procoelous
 platycoelous,
 41 'first thoracic vertebra with anterior articulation facing
 anteroventrally'/present or ventral anterior,
 42 'elongate 3rd to 5th digit of manus and pes, without movable articulation...'/absent
 present,
 43 'movable articulations of first and second digits'/present absent,
 44 'coracoid longer than humerus'/not yes prominent,
 45 'elongate coracoid thickened, showing column-like appearance'/absent present,
 46 'scapular angle larger than 110 degrees'/absent present,
 47 'chelonid humerus with v-shaped structure of lateral process'/absent present
 prominent,
 48 'protostegid humerus with the lateral process restricted onto the anterior portion not
 well visible from ventral with a medial concavity'/absent slightly evident prominent,
 49 'dermochelyid humerus, with lateral process antero-posteriorly elongate, with anterior
 projection'/absent present prominent,
 50 'ulna-radius contact through distal rugosities'/absent present,
 51 'radius with middle portion bent toward anterior'/absent present prominent,
 52 'huge lateral process of pubis, projecting anteriorly beyond medial portion of
 pubis'/absent present,
 53 'confluent obturator foramen'/large small,
 54 'lateral process of ischium'/present reduced rudimentary,
 55 'iliac blade with medial curvature'/absent present,
 56 'large pelvic girdle, early touching coracoids'/absent present,
 57 'femoral trochanters connected by ridge'/absent present,
 58 'major trochanter of femur vs caput femoris'/major trochanter same than caput
 major trochanter higher than caput,
 59 'tibia pit for M. pubotibialis and M. lexotibialis internus'/absent present
 prominent,
 60 'shell scute sulci'/present lost or rudimentary,
 61 'nuchal with anterior emargination'/absent present,
 62 'nuchal with ventral knob for 8th cervical vertebra'/absent present,
 63 'thick keeled neurals equal sided'/absent present,
 64 'keeled epineural elements'/absent present,
 65 'neural elements-medial meeting of pleurals'/present reduced lost,
 66 'pleural ossification'/present smooth reduced lost,
 67 'epithecal ossification of carapace'/absent present,
 68 'bony elements of carapace'/present reduced or lost,
 69 'medial serrations of peripherals'/absent present,
 70 'additional peripheral and marginal elements'/absent present,
 71 'subdivision of costals'/absent present,
 72 'large plastron with broad bridge'/thin bridge present different morphology,
 73 'huge star-shaped plastron'/absent present prominent,
 74 'reduced elongate plastral elements with central fontanel as huge as hyo or
 hypoplastron'/absent present,
 75 'fusion of eiplastron and entoplastron'/sutured fused,
 76 'entoplastron'/present lost;

P A U P *
Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows
Thu Feb 13 22:51:28 2003

-----NOTICE-----

This is a beta-test version. Please report any crashes,
apparent calculation errors, or other anomalous results.
There are no restrictions on publication of results obtained
with this version, but you should check the WWW site
frequently for bug announcements and/or updated versions.
See the README file on the distribution media for details.

Character-exclusion status changed:

7 characters excluded
Total number of characters now excluded = 7
Number of included characters = 69

Outgroup status changed:

2 taxa transferred to outgroup
Total number of taxa now in outgroup = 2
Number of ingroup taxa = 25

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
5 characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 64
Initial upper bound: unknown (compute heuristically)
Addition sequence: furthest
Initial 'MaxTrees' setting = 100
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 165
Number of trees retained = 85
Time used = 00:12:52.3

Bootstrap method with heuristic search:

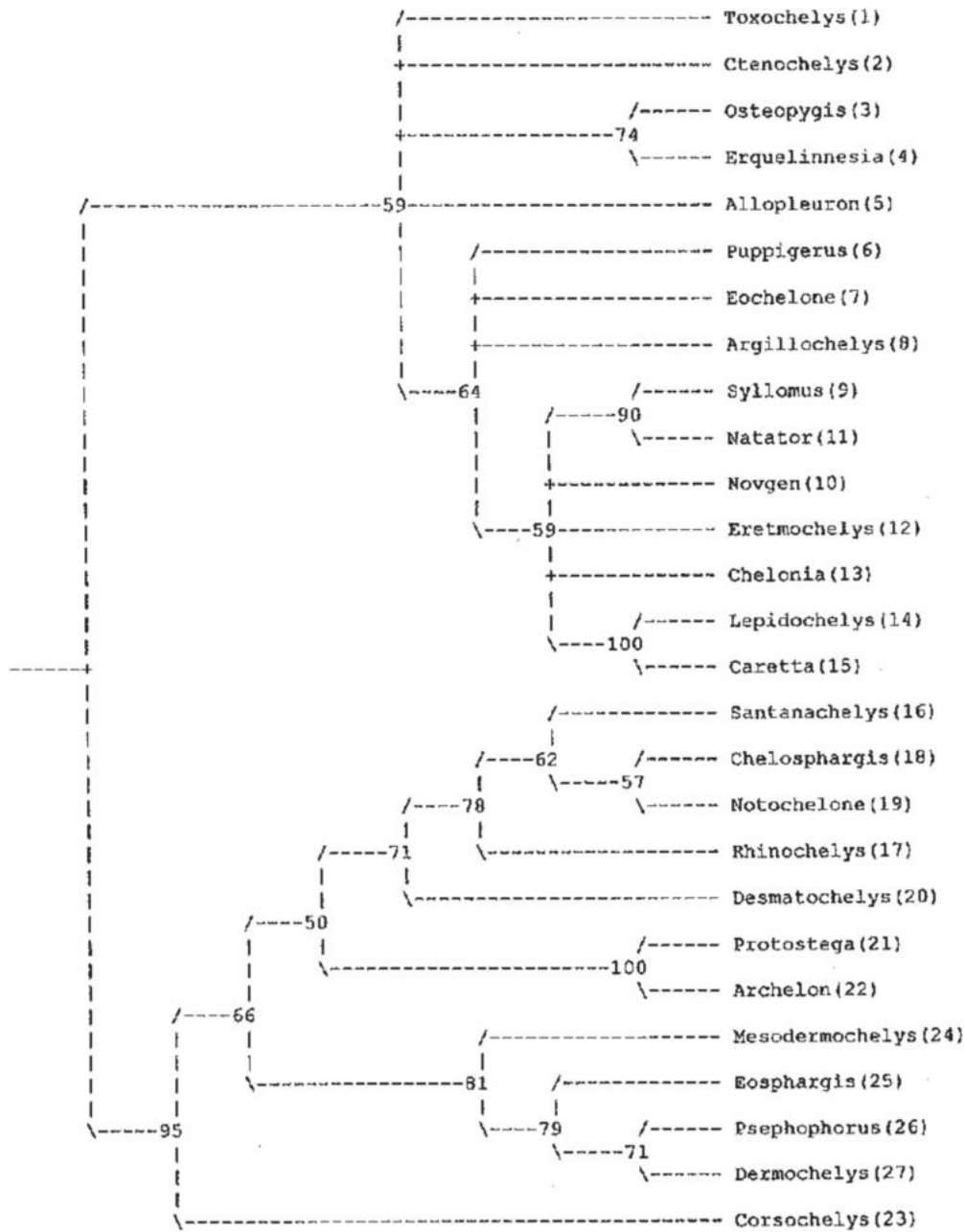
Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 365916794
Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
5 characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 64
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = ancestor "ancestor")
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 500
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

100 bootstrap replicates completed

Note: Effectiveness of search may have been diminished due to tree-buffer overflow.

Time used = 00:11:28.3

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree



Groups found in one or more trees and frequency of occurrence (bootstrap support values):

1		2		2	Freq
123456789012345678901234567		123456789012345678901234567		1234567	
.....**.....	*			100.00
.....*	*			100.00
.....*****	*			94.52
.....*,*	*			90.36
.....*	***			81.19
.....*	***			79.45
.....****	*			78.34
.....**	*			73.79
.....*	*			71.32
.....*****	*			70.59
.....*****	*			66.31
.....*****	*			64.35
.....*	**			61.56
.....*****	*			59.14
.....*****	*			58.59
.....**	*			56.87
.....*****	*			50.03
.....*****	*			49.88
.....****	*			46.40
.....**	****			41.88
.....****	*			39.58
.....**	*****			38.73
.....*****	*			36.24
.....****	*			34.62
.....*	*****			33.45
.....**	*			31.82
.....**	*			29.23
.....*****	*			28.68
.....*****	*			27.35
.....**	*			24.29
.....*****	*			24.06
.....*****	*			24.07
.....*****	*			24.02
.....**	*			20.50
.....**	*			20.27
.....*****	*			19.08
.....**	*			18.47
.....**	*			17.70
.....*	*			17.64
.....*	*			15.79
.....*	*			15.67
.....*	*			15.56
.....*	*			14.30
.....*	*			13.72
.....*	*			13.39
.....*****	*			11.86
.....*	*			11.61
.....**	*			11.20
.....*	*			9.55
.....*	*			8.50
.....*	*			8.45
.....*	*			7.68
.....*	*			7.43
.....*****	*			7.38
.....**	*			7.35
.....*	*			7.35
.....*****	*			7.30
.....**	*			6.86
.....**	*			6.22
.....*****	*			6.20
.....*	*			5.86
.....*****	*			5.50
.....**	*			5.41
.....**	*			5.00

269 groups at (relative) frequency less than 5% not shown

Tree description:

Optimality criterion = parsimony
 Character-status summary:
 7 characters are excluded
 Of the remaining 69 included characters:
 All characters are of type 'unord'
 All characters have equal weight
 5 characters are parsimony-uninformative
 Number of (included) parsimony-informative characters = 64
 Character-state optimization: Delayed transformation (DELTRAN)
 AncStates = "ancestor"

Tree number 1:

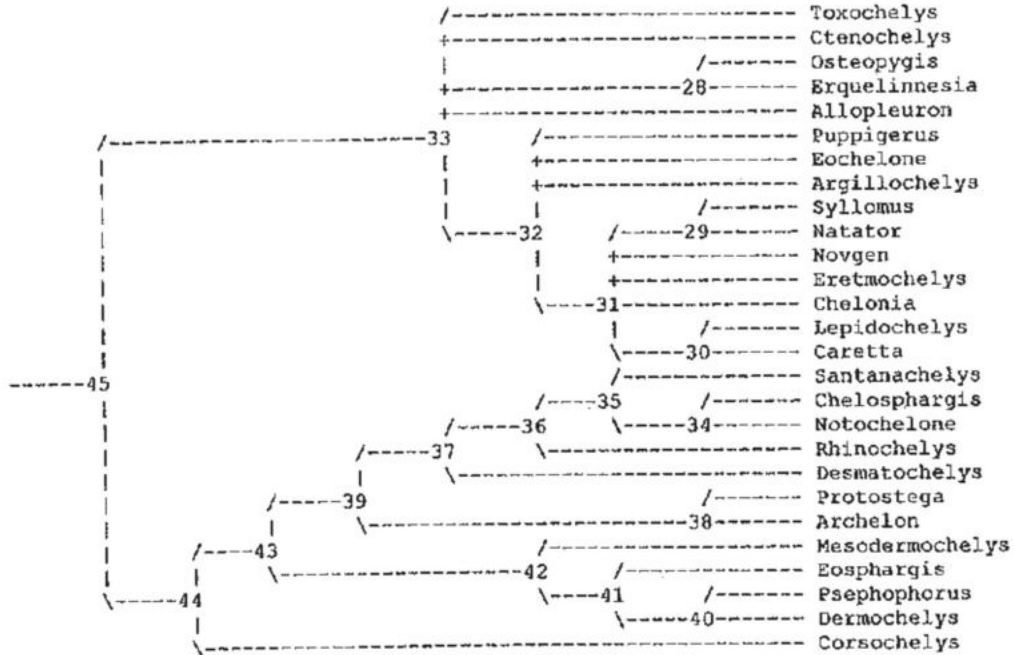
Reconstructed states for internal nodes:

Taxon/Node	1111111112222222233333333444444445555555666666
	1234567890123456789012345678901234567890123456789012356
28	110012000111100200000101010102001010001000000010000000000000
29	11001200011110020000010101010101010111011201200100010011001000
30	210012001111002000001010101110002111011100200100020100001000
31	1100120001111002000001010101101010111011201200100020000001000
32	1100120001111002000001010101000010100011100100100000002001000
33	0100120001111000000001010100000010100010000000100000000000000
34	101103101101001010100110010000000000011201020011110100000100
35	101003101101001010100110010000000000011201020011110100000100
36	101003101101001010100110010000000000011201020011110100000000
37	101003101101001200100110010000000000011201020011110100000000
38	01011310110101120111110010000000000011211030021121100101002
39	010003101101001200100110010000000000011201000001120100100000
40	01011111100020201000010100000000100011201002001120100101003
41	01011111100020201000010100000000100011201002001120100101000
42	010000101100000200000010000000000100011201000001120100101000
43	010000101100000200000011000000000000011201000001120100100000
44	010000001100000000000100000000000001120100000100100100000
45	010000001000000000000100000000000000010000000000000000000000

Reconstructed states for internal nodes (continued):

Taxon/Node	66777777 79012345
28	00000000
29	00001000
30	00111000
31	00001000
32	00001000
33	00000000
34	00002100
35	00002100
36	00002100
37	00002000
38	00002201
39	00002000
40	10002010
41	00002010
42	00002000
43	00002000
44	00002000
45	00000000

Tree length = 180
 Consistency index (CI) = 0.5111
 Homoplasy index (HI) = 0.4889
 CI excluding uninformative characters = 0.4913
 HI excluding uninformative characters = 0.5087
 Retention index (RI) = 0.7507
 Rescaled consistency index (RC) = 0.3837



Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
root --> node_45	2 (nasal bone)	1	0.333	0 ==> 1
	10 (foramen palati)	1	1.000	0 ==> 1
	22 (crista supracc)	1	0.500	0 ==> 1
	42 (elongate 3rd t)	1	1.000	0 ==> 1
node_45 --> node_33	5 (parietal-squamo)	1	0.250	0 --> 1
	6 (shallow superio)	1	0.600	0 ==> 2
	11 (secondary pala)	1	0.500	0 ==> 1
	12 (secondary pala)	1	0.429	0 --> 1
	13 (anterior vomer)	1	1.000	0 ==> 1
	24 (ventral surfac)	1	1.000	0 ==> 1
	27 (rod-like ossif)	1	0.333	0 ==> 1
	35 (lingual ridge)	1	0.333	0 ==> 1
	38 (longer cervica)	1	1.000	0 ==> 1
node_33 --> Toxochelys	50 (ulna-radius co)	1	1.000	0 ==> 1
	2 (nasal bone)	1	0.333	1 ==> 0
	6 (shallow superio)	1	0.600	2 ==> 1
	12 (secondary pala)	1	0.429	1 ==> 0
	27 (rod-like ossif)	1	0.333	1 ==> 0
node_33 --> Ctenochelys	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0 ==> 1
	16 (foramen palati)	1	0.333	0 --> 1
	63 (thick keeled n)	1	0.250	0 ==> 1
node_33 --> node_28	1 (cranial scute s)	1	0.500	0 ==> 1
	16 (foramen palati)	1	0.333	0 --> 2
	29 (foramen caroti)	1	0.250	0 ==> 1
	31 (broad and flat)	1	0.667	0 ==> 2
node_28 --> Osteopygis	12 (secondary pala)	1	0.429	1 --> 2
	39 (double cervica)	1	0.250	0 --> 1
node_28 --> Erquellnesia	12 (secondary pala)	1	0.429	1 --> 3
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0 ==> 1

node_33 --> Allopleuron	5 (parietal-squamo)	1	0.250	1	==>	0
	6 (shallow superio)	1	0.600	2	==>	1
	8 (jugal-squamosal)	1	0.500	0	==>	1
	9 (medial process)	1	0.250	0	==>	1
	16 (foramen palati)	1	0.333	0	-->	1
	39 (double cervica)	1	0.250	0	-->	1
	43 (movable articu)	1	0.250	0	==>	1
	44 (coracoid longe)	1	0.400	0	==>	2
	46 (scapular angle)	1	0.250	0	==>	1
	47 (cheloniid hume)	1	0.667	0	==>	1
	54 (lateral proces)	1	0.333	0	==>	2
	60 (shell scute su)	1	0.333	0	==>	1
	61 (nuchal with an)	1	0.500	0	==>	1
	63 (thick keeled n)	1	0.250	0	==>	1
	66 (pleural ossifi)	1	0.500	0	==>	1
	72 (large plastron)	1	0.667	0	==>	1
node_33 --> node_32	1 (cranial scute s)	1	0.500	0	==>	1
	16 (foramen palati)	1	0.333	0	-->	2
	29 (foramen caroti)	1	0.250	0	==>	1
	43 (movable articu)	1	0.250	0	==>	1
	44 (coracoid longe)	1	0.400	0	==>	1
	47 (cheloniid hume)	1	0.667	0	==>	1
	59 (tibia pit for)	1	0.667	0	==>	2
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	==>	1
	72 (large plastron)	1	0.667	0	==>	1
node_32 --> Puppigerus	12 (secondary pala)	1	0.429	1	==>	2
	31 (broad and flat)	1	0.667	0	==>	1
	39 (double cervica)	1	0.250	0	-->	1
	54 (lateral proces)	1	0.333	0	-->	1
node_32 --> Eochelone	11 (secondary pala)	1	0.500	1	==>	0
	12 (secondary pala)	1	0.429	1	==>	0
node_32 --> Argillochelys	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	==>	1
node_32 --> node_31	32 (high lingual a)	1	0.250	0	==>	1
	30 (foramen caroti)	1	0.500	0	==>	1
	32 (high lingual a)	1	0.250	0	==>	1
	39 (double cervica)	1	0.250	0	-->	1
	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	==>	1
	44 (coracoid longe)	1	0.400	1	==>	2
	46 (scapular angle)	1	0.250	0	==>	1
	47 (cheloniid hume)	1	0.667	1	==>	2
	54 (lateral proces)	1	0.333	0	-->	2
node_31 --> node_29	59 (tibia pit for)	1	0.667	2	==>	0
	54 (lateral proces)	1	0.333	2	==>	1
	56 (major trochant)	1	1.000	0	==>	1
	59 (tibia pit for)	1	0.667	0	==>	1
node_29 --> Syllomus	34 (denticulated l)	1	1.000	0	==>	2
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0	==>	1
node_31 --> Eretmochelys	34 (denticulated l)	1	1.000	0	==>	1
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	==>	1
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	-->	1
node_31 --> Chelonia	36 (surangular pro)	1	0.500	0	==>	2
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	-->	1
node_31 --> node_30	1 (cranial scute s)	1	0.500	1	==>	2
	9 (medial process)	1	0.250	0	==>	1
	31 (broad and flat)	1	0.667	0	==>	1
	32 (high lingual a)	1	0.250	1	==>	0
	35 (lingual ridge)	1	0.333	1	==>	0
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	==>	2
	44 (coracoid longe)	1	0.400	2	==>	1
	46 (scapular angle)	1	0.250	1	==>	0
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	-->	1
	70 (additional per)	1	1.000	0	==>	1
	71 (subdivision of)	1	1.000	0	==>	1
node_30 --> Caretta	4 (prefrontal-post)	1	0.250	0	==>	1

node_45 --> node_44	9 (medial process)	1	0.250	0	=> 1
	41 (first thoracic)	1	1.000	0	=> 1
	43 (movable articu)	1	0.250	0	=> 1
	44 (coracoid longe)	1	0.400	0	=> 2
	46 (scapular angle)	1	0.250	0	=> 1
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0	=> 1
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	=> 1
	60 (shell scute su)	1	0.333	0	=> 1
	72 (large plastron)	1	0.667	0	=> 2
node_44 --> node_43	7 (jugal-quadrata)	1	0.500	0	=> 1
	16 (foramen palati)	1	0.333	0	=> 2
	23 (foramen poster)	1	1.000	0	=> 1
	52 (huge lateral pl)	1	1.000	0	=> 1
	54 (lateral proces)	1	0.333	0	=> 2
node_43 --> node_39	6 (shallow superio)	1	0.600	0	=> 3
	12 (secondary pala)	1	0.429	0	=> 1
	15 (palatines medi)	1	1.000	0	=> 1
	19 (pterygoid exte)	1	1.000	0	=> 1
	27 (rod-like ossif)	1	0.333	0	=> 1
node_39 --> node_37	1 (cranial scute s)	1	0.500	0	=> 1
	2 (nasal bone)	1	0.333	1	=> 0
	3 (medial meeting)	1	0.500	0	=> 1
	48 (protostegid hu)	1	1.000	0	=> 2
	51 (radius with mi)	1	1.000	0	=> 1
	54 (lateral proces)	1	0.333	2	=> 1
	60 (shell scute su)	1	0.333	1	=> 0
node_37 --> node_36	16 (foramen palati)	1	0.333	2	=> 0
	17 (laterally open)	1	1.000	0	=> 1
	73 (huge star-shap)	1	1.000	0	=> 1
node_36 --> node_35	63 (thick keeled n)	1	0.250	0	=> 1
node_35 --> Santanachelys	9 (medial process)	1	0.250	1	=> 0
	43 (movable articu)	1	0.250	1	=> 0
	48 (protostegid hu)	1	1.000	2	=> 1
	53 (confluent obtu)	1	0.250	1	=> 0
node_35 --> node_34	4 (prefrontal-post)	1	0.250	0	=> 1
node_34 --> Notochelone	3 (medial meeting)	1	0.500	1	=> 0
node_37 --> Desmatochelys	14 (primary palate)	1	0.667	0	=> 1
	20 (narrow middle)	1	0.500	0	=> 1
	21 (processus troc)	1	0.500	0	=> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.500	0	=> 1
node_39 --> node_38	4 (prefrontal-post)	1	0.250	0	=> 1
	5 (parietal-squamo)	1	0.250	0	=> 1
	14 (primary palate)	1	0.667	0	=> 1
	18 (processus ppte)	1	0.500	0	=> 1
	20 (narrow middle)	1	0.500	0	=> 1
	21 (processus troc)	1	0.500	0	=> 1
	45 (elongate corac)	1	0.500	0	=> 1
	48 (protostegid hu)	1	1.000	0	=> 3
	51 (radius with mi)	1	1.000	0	=> 2
	56 (large pelvic g)	1	1.000	0	=> 1
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	=> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.500	0	=> 2
	73 (huge star-shap)	1	1.000	0	=> 2
	75 (fusion of epip)	1	1.000	0	=> 1
node_38 --> Protostega	63 (thick keeled n)	1	0.250	0	=> 1
node_43 --> node_42	22 (crista supraoc)	1	0.500	1	=> 0
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	=> 1
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	=> 1
node_42 --> Mesodermochelys	32 (high lingual a)	1	0.250	0	=> 1
	35 (lingual ridge)	1	0.333	0	=> 1
	49 (dermochelyid h)	1	1.000	0	=> 1
	65 (neural element)	1	1.000	0	=> 1
	69 (medial serrati)	1	1.000	0	=> 1

```

node_42 --> node_41      4 (prefrontal-post)      1 0.250 0 --> 1
                        5 (parietal-squamo)    1 0.250 0 --> 1
                        6 (shallow superio) 1 0.600 0 --> 1
                        8 (jugal-squamosal) 1 0.500 0 --> 1
                        14 (primary palate) 1 0.667 0 --> 2
                        18 (processus ppte) 1 0.500 0 --> 1
                        25 (large basisphe) 1 1.000 0 --> 1
                        49 (dermochelyid h) 1 1.000 0 --> 2
                        74 (reduced elonga) 1 1.000 0 ==> 1
node_41 --> Eosphargis  61 (nuchal with an)      1 0.500 0 ==> 1
                        66 (pleural ossifi) 1 0.500 0 --> 2
node_41 --> node_40    66 (pleural ossifi) 1 0.500 0 --> 3
                        67 (epithecal ossi) 1 1.000 0 ==> 1
node_40 --> Dermochelys 7 (jugal-quadrate) 1 0.500 1 ==> 0
                        28 (ossification o) 1 0.500 0 --> 1
                        29 (foramen caroti) 1 0.250 0 --> 1
                        30 (foramen caroti) 1 0.500 0 --> 1
                        40 (platycoelous c) 1 0.250 0 ==> 1
                        45 (elongate corac) 1 0.500 0 --> 1
                        65 (neural element) 1 1.000 0 ==> 2
node_44 --> Corsochelys 28 (ossification o) 1 0.500 0 --> 1
                        29 (foramen caroti) 1 0.250 0 --> 1
                        40 (platycoelous c) 1 0.250 0 ==> 1
                        66 (pleural ossifi) 1 0.500 0 ==> 1

```

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1 (cranial scute s)	2	2	4	12	0.500	0.800	0.400	0.500	0.600
2 (nasal bone)	1	1	3	7	0.333	0.667	0.222	0.667	0.600
3 (medial meeting)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
4 (prefrontal-post)	1	1	4	8	0.250	0.571	0.143	0.750	0.500
5 (parietal-squamo)	1	1	4	8	0.250	0.571	0.143	0.750	0.500
6 (shallow superio)	3	3	5	14	0.600	0.818	0.491	0.400	0.600
7 (jugal-quadrate)	1	1	2	8	0.500	0.857	0.429	0.500	0.750
8 (jugal-squamosal)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
9 (medial process)	1	1	4	13	0.250	0.750	0.188	0.750	0.500
10 (foramen palati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
11 (secondary pala)	1	1	2	12	0.500	0.909	0.455	0.500	0.750
12 (secondary pala)	3	3	7	9	0.429	0.333	0.143	0.571	0.429
13 (anterior vomer)	1	1	1	11	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
14 (primary palate)	2	2	3	6	0.667	0.750	0.500	0.333	0.750
15 (palatines medi)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
16 (foramen palati)	2	2	6	8	0.333	0.333	0.111	0.667	0.429
17 (laterally open)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
18 (processus ppte)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
19 (pterygoid exte)	1	1	1	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
20 (narrow middle)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
21 (processus troc)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
22 (crista supraoc)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
23 (foramen poster)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
24 (ventral surfac)	1	1	1	12	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
25 (large basisphe)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
27 (rod-like ossif)	1	1	3	4	0.333	0.333	0.111	0.667	0.600
28 (ossification o)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
29 (foramen caroti)	1	1	4	10	0.250	0.667	0.167	0.750	0.500
30 (foramen caroti)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
31 (broad and flat)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
32 (high lingual a)	1	1	4	7	0.250	0.500	0.125	0.750	0.500
34 (denticulated l)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
35 (lingual ridge)	1	1	3	12	0.333	0.818	0.273	0.667	0.600
36 (surangular pro)	2	2	4	6	0.500	0.500	0.250	0.500	0.600
38 (longer cervica)	1	1	1	10	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
39 (double cervica)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
40 (platycoelous c)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
41 (first thoracic)	1	1	1	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
42 (elongate 3rd t)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
43 (movable articu)	1	1	4	6	0.250	0.400	0.100	0.750	0.500
44 (coracoid longe)	2	2	5	8	0.400	0.500	0.200	0.600	0.500

45 (elongate corac)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
46 (scapular angle)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
47 (cheloniid hume)	2	2	3	11	0.667	0.889	0.593	0.333	0.750
48 (protostegid hu)	3	3	3	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
49 (dermochelyid h)	2	2	2	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
50 (ulna-radius co)	1	1	1	10	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
51 (radius with mi)	2	2	2	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
52 (huge lateral p)	1	1	1	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
53 (confluent obtu)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
54 (lateral proces)	2	2	6	10	0.333	0.500	0.167	0.667	0.429
56 (large pelvic g)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
57 (femoral trocha)	1	1	4	11	0.250	0.700	0.175	0.750	0.500
58 (major trochant)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
59 (tibia pit for)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
60 (shell scute su)	1	1	3	8	0.333	0.714	0.238	0.667	0.600
61 (nuchal with an)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
62 (nuchal with ve)	1	1	4	7	0.250	0.500	0.125	0.750	0.500
63 (thick keeled n)	1	1	4	6	0.250	0.400	0.100	0.750	0.500
65 (neural element)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
66 (pleural ossifi)	3	3	6	8	0.500	0.400	0.200	0.500	0.500
67 (epithecal ossi)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
69 (medial serrati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
70 (additional per)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
71 (subdivision of)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
72 (large plastron)	2	2	3	16	0.667	0.929	0.619	0.333	0.750
73 (huge star-shap)	2	2	2	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
74 (reduced elonga)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
75 (fusion of epip)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

Character-status summary:

Current optimality criterion = parsimony

7 characters are excluded

Of the remaining 69 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

5 characters are parsimony-uninformative

Number of (included) parsimony-informative characters = 64

Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1 (cranial sc)	Unord	-	1	012
2 (nasal bone)	Unord	-	1	01
3 (medial mee)	Unord	-	1	01
4 (prefrontal)	Unord	-	1	01
5 (parietal-s)	Unord	-	1	0123
6 (shallow su)	Unord	-	1	01
7 (jugal-quad)	Unord	-	1	01
8 (jugal-squa)	Unord	-	1	01
9 (medial pro)	Unord	-	1	01
10 (foramen pa)	Unord	U	1	01
11 (secondary)	Unord	-	1	0123
12 (secondary)	Unord	-	1	01
13 (anterior v)	Unord	-	1	012
14 (primary pa)	Unord	-	1	01
15 (palatines)	Unord	-	1	012
16 (foramen pa)	Unord	-	1	01
17 (laterally)	Unord	-	1	01
18 (processus)	Unord	-	1	01
19 (pterygoid)	Unord	-	1	01
20 (narrow mid)	Unord	-	1	01
21 (processus)	Unord	-	1	01
22 (crista sup)	Unord	-	1	01
23 (foramen po)	Unord	-	1	01
24 (ventral su)	Unord	-	1	01
25 (large basi)	Unord	-	(1)	01
26 (high dorsu)	Unord	- X	1	01
27 (rod-like o)	Unord	-	1	01
28 (ossificati)	Unord	-	1	01
29 (foramen ca)	Unord	-	1	01

30 (foramen ca)	Unord	-	1	01
31 (broad and)	Unord	-	1	012
32 (high lingu)	Unord	-	1	01
33 (denticulat)	Unord	U X	(1)	01
34 (denticulat)	Unord	U	1	012
35 (lingual ri)	Unord	-	1	01
36 (surangular)	Unord	-	1	012
37 (coronoid a)	Unord	U X	(1)	01
38 (longer cer)	Unord	-	1	01
39 (double cer)	Unord	-	1	01
40 (platycoelo)	Unord	-	1	01
41 (first thor)	Unord	-	1	01
42 (elongate 3)	Unord	U	1	01
43 (movable ar)	Unord	-	1	01
44 (coracoid l)	Unord	-	1	012
45 (elongate a)	Unord	-	1	01
46 (scapular a)	Unord	-	1	01
47 (chelonid)	Unord	-	1	012
48 (protostegi)	Unord	-	1	0123
49 (dermochely)	Unord	-	1	012
50 (ulna-radiu)	Unord	-	1	01
51 (radius wit)	Unord	-	1	012
52 (huge later)	Unord	-	1	01
53 (confluent)	Unord	-	1	01
54 (lateral pr)	Unord	-	1	012
55 (iliac blad)	Unord	U X	(1)	01
56 (large pelv)	Unord	-	1	01
57 (femoral tr)	Unord	-	1	01
58 (major troc)	Unord	-	1	01
59 (tibia pit)	Unord	-	1	012
60 (shell scut)	Unord	-	1	01
61 (nuchal wit)	Unord	-	1	01
62 (nuchal wit)	Unord	-	1	01
63 (thick keel)	Unord	-	1	01
64 (keeled epi)	Unord	U X	(1)	01
65 (neural ele)	Unord	U	1	012
66 (pleural os)	Unord	-	1	0123
67 (epithecal)	Unord	-	1	01
68 (bony eleme)	Unord	- X	(1)	01
69 (medial ser)	Unord	U	1	01
70 (additional)	Unord	-	1	01
71 (subdivisio)	Unord	-	1	01
72 (large plas)	Unord	-	1	012
73 (huge star-)	Unord	-	1	012
74 (reduced el)	Unord	-	1	01
75 (fusion of)	Unord	-	1	01
76 (entoplastr)	Unord	U X	(1)	01

0 trees saved to file "C:\paupWin32\tesis maestria\chelonov.tre"

Processing of file "C:\paupWin32\tesis maestria\chelonov.nex" completed.

Processing of file "C:\paupWin32\tesis maestria\chelonovallo.nex" begins...

Data matrix has 27 taxa, 76 characters
 Valid character-state symbols: 0123
 Missing data identified by '?'

0 trees read from TREES block
 Time used = 0.00 sec

#NEXUS

[Characters list based on Hirayama, R. (1994), corrected with Hirayama (1998), Gaffney and Meylan (1988) and excluding autapomorphic characters and Allopleuron; rooting trees with hypothetical ancestor and considering Toxochelys and Ctenochelys as outgroup sister taxon]

```
begin taxa;
      dimensions ntax=27;
      taxlabels
Toxochelys Ctenochelys Osteopygis Erquelinnesia Allopleuron
Puppigerus Eochelone Argillochelys Syllomus Novgen
Natator Eretmochelys Chelonia Lepidochelys Caretta
Santanachelys Rhinochelys Chelosphargis Notochelone
Desmatochelys Protostega Archelon Corsochelys
Mesodermochelys Eosphargis Psephophorus Dermochelys;
end;

begin characters;
      dimensions
      nchar=76;
      format
      datatype=standard
      symbols="0123";
charstatelabels
1 'cranial scute sulci on dermal roofing elements'/absent present prominent,
2 'nasal bone'/present lost,
3 'medial meeting of prefrontals'/present lost,
4 'prefrontal-postorbital contact'/absent present,
5 'parietal-squamosal contact'/present absent,
6 'shallow superior temporal emargination'/totallyexposedpto fstdorsallyexposed
pasqcontactpresent pasqcontactlost,
7 'jugal-quadrata contact'/absent present,
8 'jugal-squamosal contact'/absent present,
9 'medial process of jugal'/present lost,
10 'foramen palatinum'/present lost,
11 'secondary palate involving palatines'/absent present,
12 'secondary palate involving vomer in addition to palatines'/absent slightly evident
prominent,
13 'anterior vomer-palatine contact'/absent present,
14 'primary palate involving vomer'/absent slightly prominent,
15 'palatines medially meeting'/absent present,
16 'foramen palatinum posterius'/present reduced lost,
17 'laterally open foramen palatinum posterius'/absent present,
18 'processus pterygoideus externus'/present lost,
19 'pterygoid extending onto mandibular articulating surface of quadrata'/absent present,
20 'narrow middle portion of pterygoids'/absent present,
21 'processus trochlearis oticum'/short large,
22 'crista supraoccipitalis projecting beyond parietal'/present absent,
23 'foramen posterius canalis carotici interni between pterygoid and basisphenoid'/absent
present,
24 'ventral surface of basisphenoid with prominent v-shaped crest'/absent present,
25 'large basisphenoid, lying beneath the significant portion of pterygoids'/reduced
large,
26 'high dorsum selleae, not concealing posterior portion of sella turcica'/absent
present,
27 'rod-like ossification of rostrum basisphenoidale'/subdividedtrabeculae
fusedtrabeculae,
28 'ossification of rostrum basisphenoidale'/large reduced,
29 'foramen caroticum laterale larger than foramen anterius canalis carotici
interni'/present fclsmallerthanfaci,
30 'foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum'/absent present,
31 'broad and flat lower triturating surface, with enlarged, deep lateral concavity of
dentary where adductor mandibular muscle attaches'/absent present prominent,
32 'high lingual and symphyseal ridge of dentary, visible from lateral view'/absent
present,
33 'denticulated labial ridge of dentary'/absent present,
34 'denticulated lingual ridge of dentary'/absent smooth prominent,
35 'lingual ridge of dentary'/reducedorabsent present,
36 'surangular process extending anteriorly onto dentary'/absent slightly prominent,
37 'coronoid and articular bones'/present lost,
```

38 'longer cervical vertebrae with much wider central articulations'/absent present,
 39 'double cervical central articulation between 7th and 8th centra'/absent present,
 40 'platycoelous cervical central articulation between 6th and 7th centra'/procoelous
 platycoelous,
 41 'first thoracic vertebra with anterior articulation facing
 anteroventrally'/present or ventral anterior,
 42 'elongate 3rd to 5th digit of manus and pes, without movable articulation...'/absent
 present,
 43 'movable articulations of first and second digits'/present absent,
 44 'coracoid longer than humerus'/not yes prominent,
 45 'elongate coracoid thickened, showing column-like appearance'/absent present,
 46 'scapular angle larger than 110 degrees'/absent present,
 47 'cheloniid humerus with v-shaped structure of lateral process'/absent present
 prominent,
 48 'protostegid humerus with the lateral process restricted onto the anterior portion not
 well visible from ventral with a medial concavity'/absent slightly evident prominent,
 49 'dermochelyid humerus, with lateral process antero-posteriorly elongate, with anterior
 projection'/absent present prominent,
 50 'ulna-radius contact through distal rugosities'/absent present,
 51 'radius with middle portion bent toward anterior'/absent present prominent,
 52 'huge lateral process of pubis, projecting anteriorly beyond medial portion of
 pubis'/absent present,
 53 'confluent obturator foramen'/large small,
 54 'lateral process of ischium'/present reduced rudimentary,
 55 'iliac blade with medial curvature'/absent present,
 56 'large pelvic girdle, early touching coracoids'/absent present,
 57 'femoral trochanters connected by ridge'/absent present,
 58 'major trochanter of femur vs caput femoris'/major trochanters a methan caput
 major trochanter higher than caput,
 59 'tibia pit for M. pubotibialis and M. lexortibialis internus'/absent present
 prominent,
 60 'shell scute sulci'/present lost or rudimentary,
 61 'nuchal with anterior emargination'/absent present,
 62 'nuchal with ventral knob for 8th cervical vertebra'/absent present,
 63 'thick keeled neurals equal sided'/absent present,
 64 'keeled epineural elements'/absent present,
 65 'neural elements-medial meeting of pleurals'/present reduced lost,
 66 'pleural ossification'/present smooth reduced lost,
 67 'epithelial ossification of carapace'/absent present,
 68 'bony elements of carapace'/present reduced or lost,
 69 'medial serrations of peripherals'/absent present,
 70 'additional peripheral and marginal elements'/absent present,
 71 'subdivision of costals'/absent present,
 72 'large plastron with broad bridge'/thin bridge present different morphology,
 73 'huge star-shaped plastron'/absent present prominent,
 74 'reduced elongate plastral elements with central fontanel as huge as hyo or
 hypoplastron'/absent present,
 75 'fusion of epiplastron and entoplastron'/sutured fused,
 76 'entoplastron'/present lost;

P A U P *
Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows
Thu Feb 13 23:19:01 2003

-----NOTICE-----

This is a beta-test version. Please report any crashes, apparent calculation errors, or other anomalous results. There are no restrictions on publication of results obtained with this version, but you should check the WWW site frequently for bug announcements and/or updated versions. See the README file on the distribution media for details.

Taxon-deletion status changed:

1 taxon deleted
Total number of taxa now deleted = 1
Number of nondeleted taxa = 26

Character-exclusion status changed:

7 characters excluded
Total number of characters now excluded = 7
Number of included characters = 69

Outgroup status changed:

2 taxa transferred to outgroup
Total number of taxa now in outgroup = 2
Number of ingroup taxa = 25 (of which 24 are nondeleted)

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
6 characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 63
Initial upper bound: unknown (compute heuristically)
Addition sequence: furthest
Initial 'MaxTrees' setting = 500
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 152
Number of trees retained = 111
Time used = 00:01:03.1

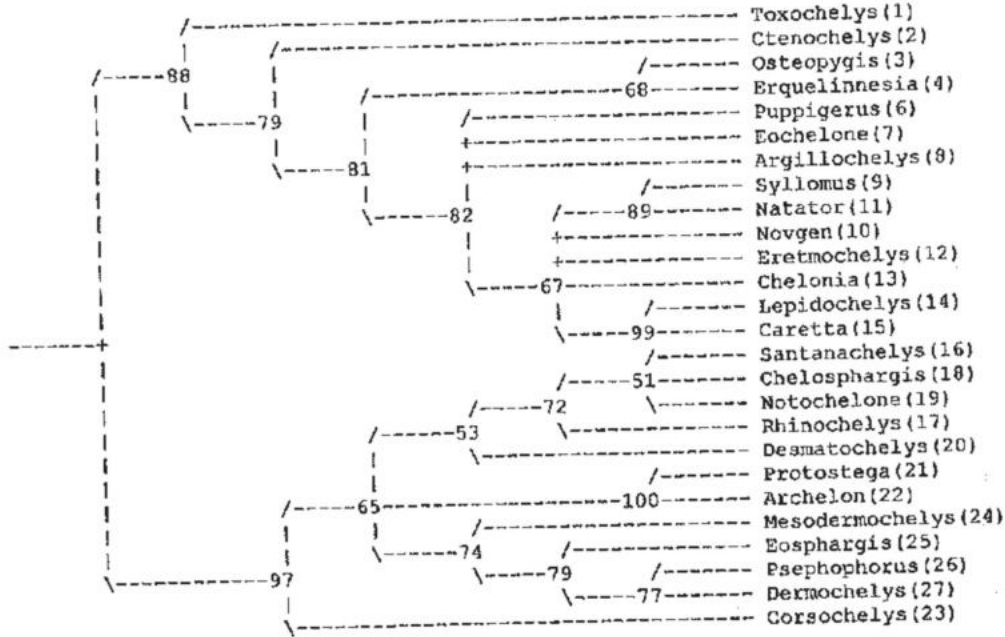
Bootstrap method with heuristic search:

Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 1178213024
Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
6 characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 63
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = ancestor "ancestor")
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 500
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced

Ancestor "ancestor" included in analysis
 Trees are rooted

100 bootstrap replicates completed
 Note: Effectiveness of search may have been diminished due to tree-buffer
 overflow.
 Time used = 00:15:01.5

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree



Groups found in one or more trees and frequency of occurrence (bootstrap support values):

111111111122222222	12346789012345678901234567	Freq
.....**.....	99.87
.....**.....	99.40
.....*****	97.34
.....*.....	88.66
.....*****	88.24
.....*****	81.72
.....*****	81.41
.....***	79.31
.....*****	78.90
.....**	76.93
.....****	74.35
.....****	71.80
.....**	68.15
.....*****	67.03
.....***** ****	65.05
.....*****	53.47
.....* **	51.38
.....*****	46.83
.....** ****	44.56
.....*****	41.76
.....*****	41.69
.....**	41.52
.....**	40.68
.....* *****	32.86
.....***	29.92
.....*****	28.01
.....***	23.95
.....***	22.82

```

.....***** 22.37
.....**.* 19.68
.....** 19.29
.....*.* 19.29
.....***** 17.80
.....***** 16.92
.....**.* 16.14
.....**.* 16.02
.....**.* 16.01
.....**.* 14.66
.....***** 14.07
.....**.* 13.02
.....**.* 12.79
.....***** 12.31
.....***** 11.88
.....**.* 10.07
.....**.* 9.96
.....**.* 9.60
.....***** 9.36
.....**.* 9.17
.....***** 9.04
.....**.* 8.46
.....**.* 7.51
.....***** 7.43
.....***** 7.36
.....**.* 6.97
.....**.* 6.94
.....**.* 6.85
.....**.* 6.15
.....***** 5.75
.....**.* 5.58
.....***** 5.39
.....***** 5.21

```

220 groups at (relative) frequency less than 5% not shown

Tree description:

Optimality criterion = parsimony

Character-status summary:

7 characters are excluded

Of the remaining 69 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

6 characters are parsimony-uninformative

Number of (included) parsimony-informative characters = 63

Character-state optimization: Delayed transformation (DELTRAN)

AncStates = "ancestor"

Tree number 1:

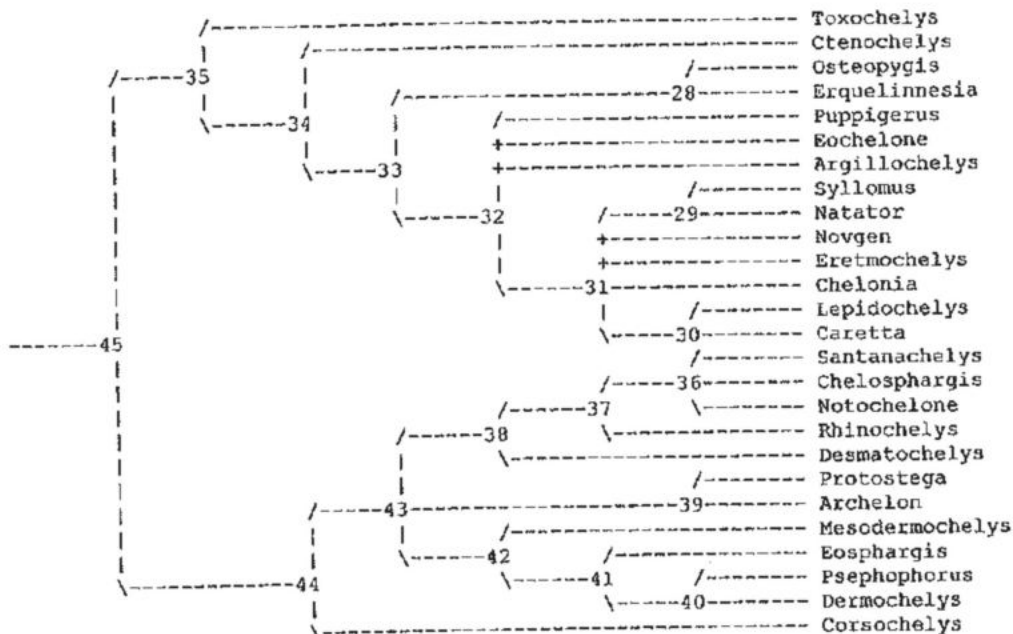
Reconstructed states for internal nodes:

Taxon/Node	111111111222222222333333334444444455555555666666
28	110012000111100200000101010102001011001000000010000000000000
29	1100120001111002000001010101101010111011201200100010011001000
30	2100120011111002000001010101110002111011100200100020100001000
31	1100120001111002000001010101101010111011201200100020000001000
32	1100120001111002000001010101000010110011100100100000002001000
33	110012000111100200000101010100001011001000000010000000000000
34	010012000111100000000101010000001010001000000010000000000000
35	0000100001010000000010100000001810001000000100000000000000
36	1010031011010010101001100100000000000111201020011110100000100
37	1010031011010010101001100100000000000111201020011110100000000
38	1010031011010012001001100100000000000111201020011110100000000
39	01011310110101120111110000000000000111211030021121100101002
40	010111111000202010000101000000001000111201002001120100101003
41	010111111000202010000101000000001000111201002001120100101000
42	0000031011000002000000100000000001000111201000001120100101000
43	000003101100000200000110000000000000111201000001120100100000
44	0000000011000000000010000000000000011120100000100100100000
45	0000000010000000000100000000000001000000000000000000000000

Reconstructed states for internal nodes (continued):

Taxon/Node	66777777 79012345
28	00000000
29	00001000
30	00111000
31	00001000
32	00001000
33	00000000
34	00000000
35	00000000
36	00002100
37	00002100
38	00002000
39	00002201
40	10002010
41	00002010
42	00002000
43	00002000
44	00002000
45	00000000

Tree length = 163
 Consistency index (CI) = 0.5644
 Homoplasy index (HI) = 0.4356
 CI excluding uninformative characters = 0.5419
 HI excluding uninformative characters = 0.4581
 Retention index (RI) = 0.7887
 Rescaled consistency index (RC) = 0.4452



Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
root --> node_45	10 (foramen palati)	1	1.000	0 ==> 1
	22 (crista supraoc)	1	0.500	0 ==> 1
	42 (elongate 3rd t)	1	1.000	0 ==> 1
node_45 --> node_35	5 (parietal-squamo)	1	0.333	0 --> 1
	11 (secondary pala)	1	0.500	0 ==> 1
	13 (anterior vomer)	1	1.000	0 ==> 1
	24 (ventral surfac)	1	1.000	0 ==> 1
	35 (lingual ridge)	1	0.333	0 ==> 1
	38 (longer cervica)	1	1.000	0 ==> 1
	50 (ulna-radius co)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> Toxochelys	6 (shallow superio)	1	0.750	0 --> 1
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0 ==> 1
node_35 --> node_34	2 (nasal bone)	1	0.333	0 --> 1
	6 (shallow superio)	1	0.750	0 --> 2
	12 (secondary pala)	1	0.429	0 --> 1
	27 (rod-like ossif)	1	0.333	0 ==> 1
node_34 --> Ctenochelys	16 (foramen palati)	1	0.500	0 --> 1
	63 (thick keeled n)	1	0.333	0 ==> 1
node_34 --> node_33	1 (cranial scute s)	1	0.667	0 ==> 1
	16 (foramen palati)	1	0.500	0 --> 2
	29 (foramen caroti)	1	0.333	0 ==> 1
	39 (double cervica)	1	0.500	0 ==> 1
node_33 --> node_28	31 (broad and flat)	1	0.667	0 ==> 2
node_28 --> Osteopygis	12 (secondary pala)	1	0.429	1 --> 2
node_28 --> Erquelinnesia	12 (secondary pala)	1	0.429	1 --> 3
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0 ==> 1

node_33 --> node_32	43 (movable articu)	1	0.333	0	=> 1
	44 (coracoid longe)	1	0.500	0	=> 1
	47 (chelonid hume)	1	1.000	0	=> 1
	59 (tibia pit for)	1	0.667	0	=> 2
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	=> 1
	72 (large plastron)	1	1.000	0	=> 1
node_32 --> Puppigerus	12 (secondary pala)	1	0.429	1	=> 2
	31 (broad and flat)	1	0.667	0	=> 1
	54 (lateral proces)	1	0.400	0	--> 1
node_32 --> Eocheleone	11 (secondary pala)	1	0.500	1	=> 0
	12 (secondary pala)	1	0.429	1	=> 0
	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	=> 1
node_32 --> Argillochelys	32 (high lingual a)	1	0.250	0	=> 1
	39 (double cervica)	1	0.500	1	=> 0
node_32 --> node_31	30 (foramen caroti)	1	0.500	0	=> 1
	32 (high lingual a)	1	0.250	0	=> 1
	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	=> 1
	44 (coracoid longe)	1	0.500	1	=> 2
	46 (scapular angle)	1	0.333	0	=> 1
	47 (chelonid hume)	1	1.000	1	=> 2
	54 (lateral proces)	1	0.400	0	--> 2
	59 (tibia pit for)	1	0.667	2	=> 0
node_31 --> node_29	54 (lateral proces)	1	0.400	2	=> 1
	58 (major trochant)	1	1.000	0	=> 1
	59 (tibia pit for)	1	0.667	0	=> 1
node_29 --> Syllomus	34 (denticulated l)	1	1.000	0	=> 2
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0	=> 1
node_31 --> Eretmochelys	34 (denticulated l)	1	1.000	0	=> 1
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	=> 1
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	--> 1
node_31 --> Chelonia	36 (surangular pro)	1	0.500	0	=> 2
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	--> 1
node_31 --> node_30	1 (cranial scute s)	1	0.667	1	=> 2
	9 (medial process)	1	0.333	0	=> 1
	31 (broad and flat)	1	0.667	0	=> 1
	32 (high lingual a)	1	0.250	1	=> 0
	35 (lingual ridge)	1	0.333	1	=> 0
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	=> 2
	44 (coracoid longe)	1	0.500	2	=> 1
	46 (scapular angle)	1	0.333	1	=> 0
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	--> 1
	70 (additional per)	1	1.000	0	=> 1
	71 (subdivision of)	1	1.000	0	=> 1
node_30 --> Caretta	4 (prefrontal-post)	1	0.200	0	=> 1
node_45 --> node_44	9 (medial process)	1	0.333	0	=> 1
	41 (first thoracic)	1	1.000	0	=> 1
	43 (movable articu)	1	0.333	0	=> 1
	44 (coracoid longe)	1	0.500	0	=> 2
	46 (scapular angle)	1	0.333	0	=> 1
	53 (confluent obtu)	1	0.250	0	=> 1
	57 (femoral trocha)	1	0.250	0	=> 1
	60 (shell scute su)	1	0.500	0	=> 1
	72 (large plastron)	1	1.000	0	=> 2
node_44 --> node_43	6 (shallow superio)	1	0.750	0	=> 3
	7 (jugal-quadrata)	1	0.500	0	=> 1
	16 (foramen palati)	1	0.500	0	=> 2
	23 (foramen poster)	1	1.000	0	=> 1
	52 (huge lateral p)	1	1.000	0	=> 1
	54 (lateral proces)	1	0.400	0	--> 2
node_43 --> node_38	1 (cranial scute s)	1	0.667	0	=> 1
	3 (medial meeting)	1	0.500	0	=> 1
	12 (secondary pala)	1	0.429	0	--> 1
	15 (palatines medl)	1	0.500	0	--> 1
	19 (pterygoid exte)	1	0.500	0	--> 1
	27 (rod-like ossif)	1	0.333	0	--> 1
	48 (protostegid hu)	1	1.000	0	=> 2
	51 (radius with mi)	1	1.000	0	=> 1
	54 (lateral proces)	1	0.400	2	=> 1
	60 (shell scute su)	1	0.500	1	=> 0

node_38 --> node_37	16 (foramen palati)	1	0.500	2	=> 0
	17 (laterally open)	1	1.000	0	=> 1
	73 (huge star-shap)	1	1.000	0	=> 1
node_37 --> node_36	63 (thick keeled n)	1	0.333	0	=> 1
node_36 --> Santanachelys	9 (medial process)	1	0.333	1	=> 0
	43 (movable articu)	1	0.333	1	=> 0
	48 (protostegid hu)	1	1.000	2	=> 1
	53 (confluent obtu)	1	0.250	1	--> 0
node_36 --> Chelosphargis	4 (prefrontal-post)	1	0.200	0	--> 1
node_36 --> Notochelone	3 (medial meeting)	1	0.500	1	=> 0
	4 (prefrontal-post)	1	0.200	0	--> 1
node_38 --> Desmatochelys	14 (primary palate)	1	0.667	0	--> 1
	20 (narrow middle)	1	0.500	0	=> 1
	21 (processus troc)	1	0.500	0	=> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.600	0	=> 1
node_43 --> node_39	2 (nasal bone)	1	0.333	0	--> 1
	4 (prefrontal-post)	1	0.200	0	--> 1
	5 (parietal-squamo)	1	0.333	0	--> 1
	12 (secondary pala)	1	0.429	0	--> 1
	14 (primary palate)	1	0.667	0	--> 1
	15 (palatines medi)	1	0.500	0	--> 1
	18 (processus ppte)	1	0.500	0	--> 1
	19 (pterygoid exte)	1	0.500	0	--> 1
	20 (narrow middle)	1	0.500	0	=> 1
	21 (processus troc)	1	0.500	0	=> 1
	45 (elongate corac)	1	0.500	0	=> 1
	48 (protostegid hu)	1	1.000	0	=> 3
	51 (radius with mi)	1	1.000	0	=> 2
	56 (large pelvic g)	1	1.000	0	=> 1
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	--> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.600	0	=> 2
	73 (huge star-shap)	1	1.000	0	=> 2
	75 (fusion of epip)	1	1.000	0	=> 1
node_39 --> Protostega	27 (rod-like ossif)	1	0.333	0	--> 1
	63 (thick keeled n)	1	0.333	0	=> 1
node_43 --> node_42	22 (crista supraoc)	1	0.500	1	=> 0
	36 (surangular pro)	1	0.500	0	=> 1
	62 (nuchal with ve)	1	0.250	0	--> 1
node_42 --> Mesodermochelys	32 (high lingual a)	1	0.250	0	=> 1
	35 (lingual ridge)	1	0.333	0	=> 1
	49 (dermochelyid h)	1	1.000	0	--> 1
	65 (neural element)	1	1.000	0	=> 1
	69 (medial serrati)	1	1.000	0	=> 1
node_42 --> node_41	2 (nasal bone)	1	0.333	0	--> 1
	4 (prefrontal-post)	1	0.200	0	--> 1
	5 (parietal-squamo)	1	0.333	0	--> 1
	6 (shallow superio)	1	0.750	3	--> 1
	8 (jugal-squamosal)	1	1.000	0	--> 1
	14 (primary palate)	1	0.667	0	--> 2
	18 (processus ppte)	1	0.500	0	--> 1
	25 (large basisphe)	1	1.000	0	--> 1
	49 (dermochelyid h)	1	1.000	0	--> 2
	74 (reduced elonga)	1	1.000	0	=> 1
node_41 --> Eosphargis	61 (nuchal with an)	1	1.000	0	=> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.600	0	--> 2
node_41 --> node_40	66 (pleural ossifi)	1	0.600	0	--> 3
	67 (epithecal ossi)	1	1.000	0	=> 1
node_40 --> Dermochelys	7 (jugal-quadrate)	1	0.500	1	=> 0
	28 (ossification o)	1	0.500	0	--> 1
	29 (foramen caroti)	1	0.333	0	--> 1
	30 (foramen caroti)	1	0.500	0	--> 1
	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	=> 1
	45 (elongate corac)	1	0.500	0	--> 1
	65 (neural element)	1	1.000	0	=> 2
node_44 --> Corsochelys	28 (ossification o)	1	0.500	0	=> 1
	29 (foramen caroti)	1	0.333	0	=> 1
	40 (platycoelous c)	1	0.250	0	=> 1
	66 (pleural ossifi)	1	0.600	0	=> 1

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1 (cranial scute s)	2	2	3	11	0.667	0.889	0.593	0.333	0.750
2 (nasal bone)	1	1	3	7	0.333	0.667	0.222	0.667	0.600
3 (medial meeting)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
4 (prefrontal-post)	1	1	5	8	0.200	0.429	0.086	0.800	0.429
5 (parietal-squamo)	1	1	3	7	0.333	0.667	0.222	0.667	0.600
6 (shallow superio)	3	3	4	13	0.750	0.900	0.575	0.250	0.750
7 (jugal-quadrate)	1	1	2	8	0.500	0.857	0.429	0.500	0.750
8 (jugal-squamosal)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
9 (medial process)	1	1	3	12	0.333	0.818	0.273	0.667	0.600
10 (foramen palati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
11 (secondary pala)	1	1	2	11	0.500	0.900	0.450	0.500	0.750
12 (secondary pala)	3	3	7	9	0.429	0.333	0.143	0.571	0.429
13 (anterior vomer)	1	1	1	11	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
14 (primary palate)	2	2	3	6	0.667	0.750	0.500	0.333	0.750
15 (palatines medi)	1	1	2	6	0.500	0.800	0.400	0.500	0.750
16 (foramen palati)	2	2	4	7	0.500	0.600	0.300	0.500	0.600
17 (laterally open)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
18 (processus ppte)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
19 (pterygoid exte)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
20 (narrow middle)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
21 (processus troc)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
22 (crista supraoc)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
23 (foramen poster)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
24 (ventral surfac)	1	1	1	12	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
25 (large basisphe)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
27 (rod-like ossif)	1	1	3	4	0.333	0.333	0.111	0.667	0.600
28 (ossification o)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
29 (foramen caroti)	1	1	3	9	0.333	0.750	0.250	0.667	0.600
30 (foramen caroti)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
31 (broad and flat)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
32 (high lingual a)	1	1	4	7	0.250	0.500	0.125	0.750	0.500
34 (denticulated l)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
35 (lingual ridge)	1	1	3	12	0.333	0.818	0.273	0.667	0.600
36 (surangular pro)	2	2	4	6	0.500	0.500	0.250	0.500	0.600
38 (longer cervica)	1	1	1	10	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
39 (double cervica)	1	1	2	8	0.500	0.857	0.429	0.500	0.750
40 (platycoelous c)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
41 (first thoracic)	1	1	1	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
42 (elongate 3rd t)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
43 (movable articu)	1	1	3	6	0.333	0.600	0.200	0.667	0.600
44 (coracoid longe)	2	2	4	8	0.500	0.667	0.333	0.500	0.600
45 (elongate corac)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
46 (scapular angle)	1	1	3	9	0.333	0.750	0.250	0.667	0.600
47 (chelonid hume)	2	2	2	10	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
48 (protostegid hu)	3	3	3	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
49 (dermochelyid h)	2	2	2	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
50 (ulna-radius co)	1	1	1	10	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
51 (radius with mi)	2	2	2	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
52 (huge lateral p)	1	1	1	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
53 (confluent obtu)	1	1	4	9	0.250	0.625	0.156	0.750	0.500
54 (lateral proces)	2	2	5	10	0.400	0.625	0.250	0.600	0.500
56 (large pelvic g)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
57 (femoral trocha)	1	1	4	10	0.250	0.667	0.167	0.750	0.500
58 (major trochant)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
59 (tibia pit for)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
60 (shell scute su)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
61 (nuchal with an)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
62 (nuchal with ve)	1	1	4	6	0.250	0.400	0.100	0.750	0.500
63 (thick keeled n)	1	1	3	5	0.333	0.500	0.167	0.667	0.600
65 (neural element)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
66 (pleural ossifi)	3	3	5	7	0.600	0.500	0.300	0.400	0.600
67 (epithec al ossi)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
69 (medial serrati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
70 (additional per)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

71 (subdivision of)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
72 (large plastron)	2	2	2	15	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
73 (huge star-shap)	2	2	2	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
74 (reduced elonga)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
75 (fusion of epip)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

Character-status summary:

Current optimality criterion = parsimony

7 characters are excluded

Of the remaining 69 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

6 characters are parsimony-uninformative

Number of (included) parsimony-informative characters = 63

Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1 (cranial sc)	Unord	-	1	012
2 (nasal bone)	Unord	-	1	01
3 (medial mee)	Unord	-	1	01
4 (prefrontal)	Unord	-	1	01
5 (parietal-s)	Unord	-	1	01
6 (shallow su)	Unord	-	1	0123
7 (jugal-quad)	Unord	-	1	01
8 (jugal-squa)	Unord	-	1	01
9 (medial pro)	Unord	-	1	01
10 (foramen pa)	Unord	U	1	01
11 (secondary)	Unord	-	1	01
12 (secondary)	Unord	-	1	0123
13 (anterior v)	Unord	-	1	01
14 (primary pa)	Unord	-	1	012
15 (palatines)	Unord	-	1	01
16 (foramen pa)	Unord	-	1	012
17 (laterally)	Unord	-	1	01
18 (processus)	Unord	-	1	01
19 (pterygoid)	Unord	-	1	01
20 (narrow mid)	Unord	-	1	01
21 (processus)	Unord	-	1	01
22 (crista sup)	Unord	-	1	01
23 (foramen po)	Unord	-	1	01
24 (ventral su)	Unord	-	1	01
25 (large basi)	Unord	-	1	01
26 (high dorsu)	Unord	- X	(1)	01
27 (rod-like o)	Unord	-	1	01
28 (ossificati)	Unord	-	1	01
29 (foramen ca)	Unord	-	1	01
30 (foramen ca)	Unord	-	1	01
31 (broad and)	Unord	-	1	012
32 (high lingu)	Unord	-	1	01
33 (denticulat)	Unord	U X	(1)	01
34 (denticulat)	Unord	U	1	012
35 (lingual ri)	Unord	-	1	01
36 (surangular)	Unord	-	1	012
37 (coronoid a)	Unord	U X	(1)	01
38 (longer cer)	Unord	-	1	01
39 (double cer)	Unord	-	1	01
40 (platycoelo)	Unord	-	1	01
41 (first thor)	Unord	-	1	01
42 (elongate 3)	Unord	U	1	01
43 (movable ar)	Unord	-	1	01
44 (coracoid l)	Unord	-	1	012
45 (elongate c)	Unord	-	1	01
46 (scapular a)	Unord	-	1	01
47 (chelonid)	Unord	-	1	012
48 (protostegi)	Unord	-	1	0123
49 (dermochely)	Unord	-	1	012
50 (ulna-radiu)	Unord	-	1	01
51 (radius wit)	Unord	-	1	012
52 (huge later)	Unord	-	1	01

#NEXUS

{Characters list based on Hirayama, R. (1994), corrected with Hirayama (1998), Gaffney and Meylan (1988) and excluding autapomorphic characters, incomplete taxa (except for *La Mision* Nov. gen) and Dermochelyioidea; rooting trees with hypothetical ancestor and considering *Toxochelys* and *Ctenochelys* as outgroup sister taxon}

begin taxa;

dimensions ntax=27;

taxlabels

Toxochelys Ctenochelys Osteopygis Erquelinnesia Allopleuron
Puppigerus Eochelone Argillochelys Syllomus Novgen
Natator Eretmochelys Chelonia Lepidochelys Caretta
Santanachelys Rhinochelys Chelosphargis Notochelone
Desmatochelys Protostega Archelon Corsochelys
Mesodermochelys Eosphargis Psephophorus Dermochelys;
end;

begin characters;

dimensions

nchar=76;

format

datatype=standard

symbols="0123";

charstatelabels

1 'cranial scute sulci on dermal roofing elements'/absent present prominent,
2 'nasal bone'/present lost,
3 'medial meeting of prefrontals'/present lost,
4 'prefrontal-postorbital contact'/absent present,
5 'parietal-squamosal contact'/present absent,
6 'shallow superior temporal emargination'/totallyexposedpto fstdorsallyexposed
pasqcontactpresent pasqcontactlost,
7 'jugal-quadrate contact'/absent present,
8 'jugal-squamosal contact'/absent present,
9 'medial process of jugal'/present lost,
10 'foramen palatinum'/present lost,
11 'secondary palate involving palatines'/absent present,
12 'secondary palate involving vomer in addition to palatines'/absent slightly evident
prominent,
13 'anterior vomer-palatine contact'/absent present,
14 'primary palate involving vomer'/absent slightly prominent,
15 'palatines medially meeting'/absent present,
16 'foramen palatinum postrius'/present reduced lost,
17 'laterally open foramen palatinum posterius'/absent present,
18 'processus pterygoideus externus'/present lost,
19 'pterygoid extending onto mandibular articulating surface of quadrate'/absent present,
20 'narrow middle portion of pterygoids'/absent present,
21 'processus trochlearis oticum'/short large,
22 'crista supraoccipitalis projecting beyond parietal'/present absent,
23 'foramen posterius canalis carotici interni between pterygoid and basisphenoid'/absent
present,
24 'ventral surface of basisphenoid with prominent v-shaped crest'/absent present,
25 'large basisphenoid, lying beneath the significant portion of pterygoids'/reduced
large,
26 'high dorsum selleae, not concealing posterior portion of sella turcica'/absent
present,
27 'rod-like ossification of rostrum basisphenoidale'/subdividedtrabeculae
fusedtrabeculae,
28 'ossification of rostrum basisphenoidale'/large reduced,
29 'foramen caroticum laterale larger than foramen anterius canalis carotici
interni'/present fcismallerthanfaci,
30 'foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum'/absent present,
31 'broad and flat lower triturating surface, with enlarged, deep lateral concavity of
dentary where adductor mandibular muscle attaches'/absent present prominent,
32 'high lingual and symphyseal ridge of dentary, visible from lateral view'/absent
present,
33 'denticulated labial ridge of dentary'/absent present,
34 'denticulated lingual ridge of dentary'/absent smooth prominent,
35 'lingual ridge of dentary'/reducedorabsent present,
36 'surangular process extending anteriorly onto dentary'/absent slightly prominent,
37 'coronoid and articular bones'/present lost,

38 'longer cervical vertebrae with much wider central articulations'/absent present,
 39 'double cervical central articulation between 7th and 8th centra'/absent present,
 40 'platycoelous cervical central articulation between 6th and 7th centra'/procoelous
 platycoelous,
 41 'first thoracic vertebra with anterior articulation facing
 anteroventrally'/present or ventral anterior,
 42 'elongate 3rd to 5th digit of manus and pes, without movable articulation...'/absent
 present,
 43 'movable articulations of first and second digits'/present absent,
 44 'coracoid longer than humerus'/not yes prominent,
 45 'elongate coracoid thickened, showing column-like appearance'/absent present,
 46 'scapular angle larger than 110 degrees'/absent present,
 47 'chelonid humerus with v-shaped structure of lateral process'/absent present
 prominent,
 48 'protostegid humerus with the lateral process restricted onto the anterior portion not
 well visible from ventral with a medial concavity'/absent slightly evident prominent,
 49 'dermochelyid humerus, with lateral process antero-posteriorly elongate, with anterior
 projection'/absent present prominent,
 50 'ulna-radius contact through distal rugosities'/absent present,
 51 'radius with middle portion bent toward anterior'/absent present prominent,
 52 'huge lateral process of pubis, projecting anteriorly beyond medial portion of
 pubis'/absent present,
 53 'confluent obturator foramen'/large small,
 54 'lateral process of ischium'/present reduced rudimentary,
 55 'iliac blade with medial curvature'/absent present,
 56 'large pelvic girdle, early touching coracoids'/absent present,
 57 'femoral trochanters connected by ridge'/absent present,
 58 'major trochanter of femur vs caput femoris'/major trochanters a methan caput
 major trochanter higher than caput,
 59 'tibia pit for M. pubotibialis and M. lexotibialis internus'/absent present
 prominent,
 60 'shell scute sulci'/present lost or rudimentary,
 61 'nuchal with anterior emargination'/absent present,
 62 'nuchal with ventral knob for 8th cervical vertebra'/absent present,
 63 'thick keeled neurals equal sided'/absent present,
 64 'keeled epineural elements'/absent present,
 65 'neural elements-medial meeting of pleurals'/present reduced lost,
 66 'pleural ossification'/present smooth reduced lost,
 67 'epithecral ossification of carapace'/absent present,
 68 'bony elements of carapace'/present reduced or lost,
 69 'medial serrations of peripherals'/absent present,
 70 'additional peripheral and marginal elements'/absent present,
 71 'subdivision of costals'/absent present,
 72 'large plastron with broad bridge'/thin bridge present different morphology,
 73 'huge star-shaped plastron'/absent present prominent,
 74 'reduced elongate plastral elements with central fontanel as huge as hyo or
 hypoplastron'/absent present,
 75 'fusion of epiplastron and entoplastron'/sutured fused,
 76 'entoplastron'/present lost;

P A U P *
Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows
Thu Feb 13 23:42:34 2003

-----NOTICE-----
This is a beta-test version. Please report any crashes,
apparent calculation errors, or other anomalous results.
There are no restrictions on publication of results obtained
with this version, but you should check the WWW site
frequently for bug announcements and/or updated versions.
See the README file on the distribution media for details.

Taxon-deletion status changed:

13 taxa deleted
Total number of taxa now deleted = 13
Number of nondeleted taxa = 14

Character-exclusion status changed:

7 characters excluded
Total number of characters now excluded = 7
Number of included characters = 69

Outgroup status changed:

2 taxa transferred to outgroup
Total number of taxa now in outgroup = 2
Number of ingroup taxa = 25 (of which 12 are nondeleted)

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
29 characters are constant
12 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 28
Initial upper bound: unknown (compute heuristically)
Addition sequence: furthest
Initial 'MaxTrees' setting = 1000
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'Multrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 65
Number of trees retained = 111
Time used = 0.00 sec

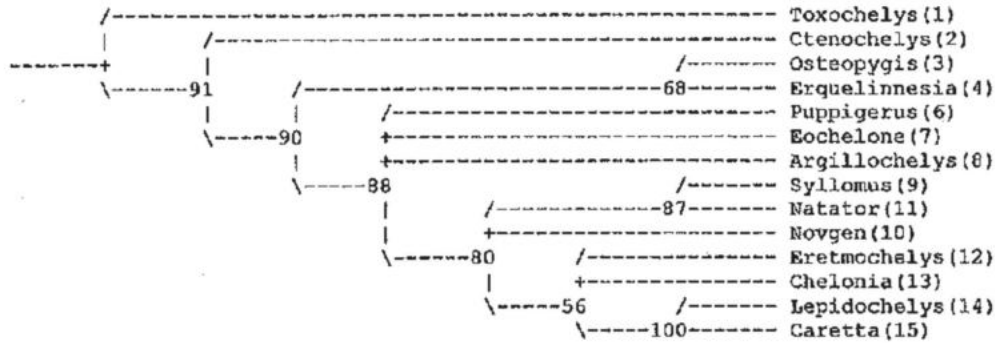
Bootstrap method with heuristic search:

Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 636545534
Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
7 characters are excluded
Of the remaining 69 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
29 characters are constant
12 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 28
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = ancestor "ancestor")
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 1000
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero

'Multrees' option in effect
 Topological constraints not enforced
 Ancestor "ancestor" included in analysis
 Trees are rooted

100 bootstrap replicates completed
 Note: Effectiveness of search may have been diminished due to tree-buffer
 overflow.
 Time used = 00:01:01.9

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree



Groups found in one or more trees and frequency of occurrence (bootstrap support values):

111111 12346789012345	Freq
.....**	100.00
*****	91.29
.....*	90.46
.....*	87.82
.....*	87.49
.....*	79.95
.....*	68.27
.....*	55.51
.....*	39.05
.....*	38.63
.....*	36.76
.....*	28.61
.....*	21.93
.....*	20.23
.....*	19.79
.....*	17.05
.....*	16.11
.....*	15.51
.....*	14.99
.....*	14.49
.....*	13.44
.....*	13.12
.....*	11.89
.....*	6.74
.....*	5.61
.....*	5.61

103 groups at (relative) frequency less than 5% not shown

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
root --> node_36	5 (parietal-squamosal)	1	1.000	0 ==> 1
	10 (foramen palatinum)	1	1.000	0 ==> 1
	11 (secondary palate i)	1	0.500	0 ==> 1
	13 (anterior vomer-pal)	1	1.000	0 ==> 1
	22 (crista supraoccipi)	1	1.000	0 ==> 1
	24 (ventral surface of)	1	1.000	0 ==> 1
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	0 ==> 1
	38 (longer cervical ve)	1	1.000	0 ==> 1
	42 (elongate 3rd to 5t)	1	1.000	0 ==> 1
	50 (ulna-radius contac)	1	1.000	0 ==> 1
node_36 --> Toxochelys	6 (shallow superior te)	1	1.000	0 --> 1
	62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1
node_36 --> node_35	2 (nasal bone)	1	1.000	0 ==> 1
	6 (shallow superior te)	1	1.000	0 --> 2
	12 (secondary palate i)	1	0.600	0 ==> 1
	27 (rod-like ossificat)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> Ctenochelys	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 1
	63 (thick keeled neura)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> node_34	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	0 ==> 1
	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 2
	29 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1
	39 (double cervical ce)	1	0.500	0 ==> 1
node_34 --> node_28	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 2
node_28 --> Osteopygis	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 --> 2
node_28 --> Erquelinnesia	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 --> 3
	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1
node_34 --> node_33	43 (movable articulati)	1	1.000	0 ==> 1
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	0 ==> 1
	47 (cheloniid humerus)	1	1.000	0 ==> 1
	54 (lateral process of)	1	1.000	0 ==> 1
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 2
	62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1
	72 (large plastron wit)	1	1.000	0 ==> 1
node_33 --> Puppigerus	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 2
	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 1
node_33 --> Eochelone	11 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 0
	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 0
	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1
node_33 --> Argillochelys	32 (high lingual and s)	1	0.333	0 ==> 1
	39 (double cervical ce)	1	0.500	1 ==> 0
node_33 --> node_32	30 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1
	32 (high lingual and s)	1	0.333	0 ==> 1
	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	1 ==> 2
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	0 ==> 1
	47 (cheloniid humerus)	1	1.000	1 ==> 2
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	2 ==> 0
node_32 --> node_29	58 (major trochanter o)	1	1.000	0 ==> 1
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 1
node_29 --> Syllomus	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0 ==> 2
	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1
node_32 --> node_31	36 (surangular process)	1	1.000	0 ==> 2
	54 (lateral process of)	1	1.000	1 ==> 2
	57 (femoral trochanter)	1	1.000	0 ==> 1
node_31 --> Eretmochelys	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0 ==> 1
	36 (surangular process)	1	1.000	2 ==> 1
node_31 --> node_30	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	1 ==> 2
	9 (medial process of j)	1	1.000	0 ==> 1
	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 1
	32 (high lingual and s)	1	0.333	1 ==> 0
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	1 ==> 0
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	2 ==> 1
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	1 ==> 0
	70 (additional periphe)	1	1.000	0 ==> 1
	71 (subdivision of cos)	1	1.000	0 ==> 1
node_30 --> Caretta	4 (prefrontal-postorbi)	1	1.000	0 ==> 1

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1 (cranial scute s)	2	2	2	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
2 (nasal bone)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
4 (prefrontal-post)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
5 (parietal-squamo)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
6 (shallow superio)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
9 (medial process)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
10 (foramen palati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
11 (secondary pala)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
12 (secondary pala)	3	3	5	6	0.600	0.333	0.200	0.400	0.600
13 (anterior vomer)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
16 (foramen palati)	2	2	2	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
22 (crista supraoc)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
24 (ventral surfac)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
27 (rod-like ossif)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
29 (foramen caroti)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
30 (foramen caroti)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
31 (broad and flat)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
32 (high lingual a)	1	1	3	6	0.333	0.600	0.200	0.667	0.600
34 (denticulated l)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
35 (lingual ridge)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
36 (surangular pro)	2	2	2	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
38 (longer cervica)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
39 (double cervica)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
40 (platycoelous c)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
42 (elongate 3rd t)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
43 (movable articu)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
44 (coracoid longe)	2	2	3	8	0.667	0.833	0.556	0.333	0.750
46 (scapular angle)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
47 (chelonid hume)	2	2	2	8	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
50 (ulna-radius co)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
53 (confluent obtu)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
54 (lateral proces)	2	2	2	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
57 (femoral trocha)	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
58 (major trochant)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
59 (tibia pit for)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
62 (nuchal with ve)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
63 (thick keeled n)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
70 (additional per)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
71 (subdivision of)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
72 (large plastron)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

(29 constant characters not shown)

Character-status summary:

Current optimality criterion = parsimony
 7 characters are excluded
 Of the remaining 69 included characters:
 All characters are of type 'unord'
 All characters have equal weight
 29 characters are constant
 12 variable characters are parsimony-uninformative
 Number of (included) parsimony-informative characters = 28

Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1 (cranial sc)	Unord	-	1	012
2 (nasal bone)	Unord	-	1	01
3 (medial mee)	-	UC	1	0
4 (prefrontal)	Unord	U	1	01
5 (parietal-s)	Unord	U	1	01
6 (shallow su)	Unord	U	1	012
7 (jugal-quad)	-	UC	1	0
8 (jugal-squa)	-	UC	1	0
9 (medial pro)	Unord	-	1	01
10 (foramen pa)	Unord	U	1	01

11 (secondary)	Unord	-	1	01
12 (secondary)	Unord	-	1	0123
13 (anterior v)	Unord	U	1	01
14 (primary pa)	-	UC	1	0
15 (palatines)	-	UC	1	0
16 (foramen pa)	Unord	-	1	012
17 (laterally)	-	UC	1	0
18 (processus)	-	UC	1	0
19 (pterygoid)	-	UC	1	0
20 (narrow mid)	-	UC	1	0
21 (processus)	-	UC	1	0
22 (crista sup)	Unord	U	1	01
23 (foramen po)	-	UC	1	0
24 (ventral su)	Unord	U	1	01
25 (large basi)	-	UC	1	0
26 (high dorsu)	Unord	- X	(1)	01
27 (rod-like o)	Unord	-	1	01
28 (ossificati)	-	UC	1	0
29 (foramen ca)	Unord	-	1	01
30 (foramen ca)	Unord	-	1	01
31 (broad and)	Unord	-	1	012
32 (high lingu)	Unord	-	1	01
33 (denticulat)	Unord	U X	(1)	01
34 (denticulat)	Unord	U	1	012
35 (lingual ri)	Unord	-	1	01
36 (surangular)	Unord	-	1	012
37 (coronoid a)	-	UCX	(1)	0
38 (longer cer)	Unord	U	1	01
39 (double cer)	Unord	-	1	01
40 (platycoelo)	Unord	-	1	01
41 (first thor)	-	UC	1	0
42 (elongate 3)	Unord	U	1	01
43 (movable ar)	Unord	-	1	01
44 (coracoid l)	Unord	-	1	012
45 (elongate c)	-	UC	1	0
46 (scapular a)	Unord	-	1	01
47 (cheloniid)	Unord	-	1	012
48 (protostegi)	-	UC	1	0
49 (dermochely)	-	UC	1	0
50 (ulna-radiu)	Unord	U	1	01
51 (radius wlt)	-	UC	1	0
52 (huge later)	-	UC	1	0
53 (confluent)	Unord	-	1	01
54 (lateral pr)	Unord	-	1	012
55 (iliac blad)	-	UCX	(1)	0
56 (large pelv)	-	UC	1	0
57 (femoral tr)	Unord	-	1	01
58 (major troc)	Unord	-	1	01
59 (tibia pit)	Unord	-	1	012
60 (shell scut)	-	UC	1	0
61 (nuchal wit)	-	UC	1	0
62 (nuchal wit)	Unord	-	1	01
63 (thick keel)	Unord	U	1	01
64 (keeled epi)	Unord	U X	(1)	01
65 (neural ele)	-	UC	1	0
66 (pleural os)	-	UC	1	0
67 (epithecal)	-	UC	1	0
68 (bony eleme)	-	UCX	(1)	0
69 (medial ser)	-	UC	1	0
70 (additional)	Unord	-	1	01
71 (subdivisio)	Unord	-	1	01
72 (large plas)	Unord	-	1	01
73 (huge star-)	-	UC	1	0
74 (reduced el)	-	UC	1	0
75 (fusion of)	-	UC	1	0
76 (entoplastr)	-	UCX	(1)	0

0 trees saved to file "C:\paupWin32\tesis maestria\euchnovallo.tre"

Processing of file "C:\paupWin32\tesis maestria\euchnovallo.nex" completed.

#NEXUS

[Characters list based on Hirayama, R. (1994), corrected with Hirayama (1998), Gaffney and Meylan (1988) and excluding autapomorphic characters; rooting trees with hypothetical ancestor and considering Toxochelys and Ctenochelys as outgroup sister taxon]

```
begin taxa;
  dimensions ntax=27;
  taxlabels
Toxochelys Ctenochelys Osteopygia Erquelinnesia Allopleuron
Puppigerus Eochelone Argillochelys Syllomus Novgen
Natator Eretmochelys Chelonia Lepidochelys Caretta
Santanachelys Rhinochelys Chelosphargis Notochelone
Desmatochelys Protostega Archelon Corsochelys
Mesoder mochelys Eosphargis Psosphorus Dermochelys;
end;

begin characters;
  dimensions
  nchar=76;
  format
  datatype=standard
  symbols="0123";
charstatelabels
1 'cranial scute sulci on dermal roofing elements'/absent present prominent,
2 'nasal bone'/present lost,
3 'medial meeting of prefrontals'/present lost,
4 'prefrontal-postorbital contact'/absent present,
5 'parietal-squamosal contact'/present absent,
6 'shallow superior temporal emargination'/totallyexposedpto fstdorsallyexposed
pasqcontactpresent pasqcontactlost,
7 'jugal-quadrate contact'/absent present,
8 'jugal-squamosal contact'/absent present,
9 'medial process of jugal'/present lost,
10 'foramen palatinum'/present lost,
11 'secondary palate involving palatines'/absent present,
12 'secondary palate involving vomer in addition to palatines'/absent slightly evident
prominent,
13 'anterior vomer-palatine contact'/absent present,
14 'primary palate involving vomer'/absent slightly prominent,
15 'palatines medially meeting'/absent present,
16 'foramen palatinum posterius'/present reduced lost,
17 'laterally open foramen palatinum posterius'/absent present,
18 'processus pterygoideus externus'/present lost,
19 'pterygoid extending onto mandibular articulating surface of quadrate'/absent present,
20 'narrow middle portion of pterygoids'/absent present,
21 'processus trochlearis oticum'/short large,
22 'crista supraoccipitalis projecting beyond parietal'/present absent,
23 'foramen posterius canalis carotici interni between pterygoid and basisphenoid'/absent
present,
24 'ventral surface of basisphenoid with prominent v-shaped crest'/absent present,
25 'large basisphenoid, lying beneath the significant portion of pterygoids'/reduced
large,
26 'high dorsum selleae, not concealing posterior portion of sella turcica'/absent
present,
27 'rod-like ossification of rostrum basisphenoidale'/subdividedtrabeculae
fusedtrabeculae,
28 'ossification of rostrum basisphenoidale'/large reduced,
29 'foramen caroticum laterale larger than foramen anterius canalis carotici
interni'/present fclsmallerthanfaci,
30 'foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum'/absent present,
31 'broad and flat lower triturating surface, with enlarged, deep lateral concavity of
dentary where adductor mandibular muscle attaches'/absent present prominent,
32 'high lingual and symphyseal ridge of dentary, visible from lateral view'/absent
present,
33 'denticulated labial ridge of dentary'/absent present,
34 'denticulated lingual ridge of dentary'/absent smooth prominent,
35 'lingual ridge of dentary'/reducedorabsent present,
36 'surangular process extending anteriorly onto dentary'/absent slightly prominent,
37 'coronoid and articular bones'/present lost,
38 'longer cervical vertebrae with much wider central articulations'/absent present,
```

39 'double cervical central articulation between 7th and 8th centra'/absent present,
 40 'platycoelous cervical central articulation between 6th and 7th centra'/procoelous
 platycoelous,
 41 'first thoracic vertebra with anterior articulation facing
 anteroventrally'/present or ventral anterior,
 42 'elongate 3rd to 5th digit of manus and pes, without movable articulation...'/absent
 present,
 43 'movable articulations of first and second digits'/present absent,
 44 'coracoid longer than humerus'/not very prominent,
 45 'elongate coracoid thickened, showing column-like appearance'/absent present,
 46 'scapular angle larger than 110 degrees'/absent present,
 47 'chelonid humerus with v-shaped structure of lateral process'/absent present
 prominent,
 48 'protostegid humerus with the lateral process restricted onto the anterior portion not
 well visible from ventral with a medial concavity'/absent slightly evident prominent,
 49 'dermochelyid humerus, with lateral process antero-posteriorly elongate, with anterior
 projection'/absent present prominent,
 50 'ulna-radius contact through distal rugosities'/absent present,
 51 'radius with middle portion bent toward anterior'/absent present prominent,
 52 'huge lateral process of pubis, projecting anteriorly beyond medial portion of
 pubis'/absent present,
 53 'confluent obturator foramen'/large small,
 54 'lateral process of ischium'/present reduced rudimentary,
 55 'iliac blade with medial curvature'/absent present,
 56 'large pelvic girdle, early touching coracoids'/absent present,
 57 'femoral trochanters connected by ridge'/absent present,
 58 'major trochanter of femur vs caput femoris'/major trochanters as methan caput
 major trochanter higher than caput,
 59 'tibia pit for M. pubotibialis and M. lexotibialis internus'/absent present
 prominent,
 60 'shell scute sulci'/present lost or rudimentary,
 61 'nuchal with anterior emargination'/absent present,
 62 'nuchal with ventral knob for 8th cervical vertebra'/absent present,
 63 'thick keeled neurals equal sided'/absent present,
 64 'keeled epineural elements'/absent present,
 65 'neural elements-medial meeting of pleurals'/present reduced lost,
 66 'pleural ossification'/present smooth reduced lost,
 67 'epithecal ossification of carapace'/absent present,
 68 'bony elements of carapace'/present reduced or lost,
 69 'medial serrations of peripherals'/absent present,
 70 'additional peripheral and marginal elements'/absent present,
 71 'subdivision of costals'/absent present,
 72 'large plastron with broad bridge'/thin bridge present different morphology,
 73 'huge star-shaped plastron'/absent present prominent,
 74 'reduced elongate plastral elements with central fontanel as huge as hyc or
 hypoplastron'/absent present,
 75 'fusion of epiplastron and entoplastron'/sutured fused,
 76 'entoplastron'/present lost;

P A U P *
Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows
Fri Feb 14 02:30:56 2003

-----NOTICE-----
This is a beta-test version. Please report any crashes,
apparent calculation errors, or other anomalous results.
There are no restrictions on publication of results obtained
with this version, but you should check the WWW site
frequently for bug announcements and/or updated versions.
See the README file on the distribution media for details.

Taxon-deletion status changed:

13 taxa deleted
Total number of taxa now deleted = 13
Number of nondeleted taxa = 14

Character-exclusion status changed:

6 characters excluded
Total number of characters now excluded = 6
Number of included characters = 70

Outgroup status changed:

2 taxa transferred to outgroup
Total number of taxa now in outgroup = 2
Number of ingroup taxa = 25 (of which 12 are nondeleted)

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
6 characters are excluded
Of the remaining 70 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
29 characters are constant
13 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 28
Initial upper bound: unknown (compute heuristically)
Addition sequence: furthest
Initial 'MaxTrees' setting = 100
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'Multrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 65
Number of trees retained = 111
Time used = 4.28 sec

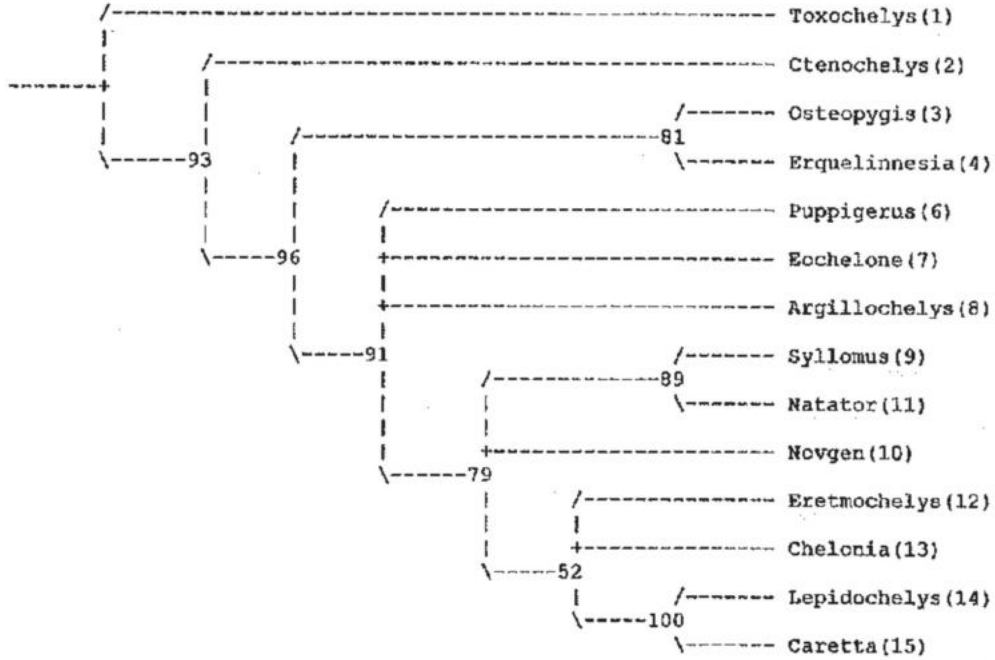
Bootstrap method with heuristic search:

Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 985284016
Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
6 characters are excluded
Of the remaining 70 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
29 characters are constant
13 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 28
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = ancestor "ancestor")
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 500
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero

'Multrees' option in effect
 Topological constraints not enforced
 Ancestor "ancestor" included in analysis
 Trees are rooted

100 bootstrap replicates completed
 Time used = 50.25 sec

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree



Groups found in one or more trees and frequency of occurrence (bootstrap support values):

111111 12346789012345	Freq
.....**	100.00
..*****	95.83
.*****	93.09
...*****	90.91
.....*.*	88.83
..**.....	80.81
.....*****	78.84
.....****	52.36
.....*****	39.32
.....***	36.97
.....**	36.58
.....*.*	32.40
.....***	22.01
.....**	20.49
.....*****	18.67
.....***	17.81
.....*.*	17.44
.....*****	16.19
.....*.*	14.55
.....*.*	13.10
.....**.*	12.12
.....*.*	10.80
.....**	9.07
.....*****	8.86
.....*.*	7.68
.....*.*	5.53
.....*****	5.02

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
root --> node_36	5 (parietal-squamosal)	1	1.000	0 ==> 1
	10 (foramen palatinum)	1	1.000	0 ==> 1
	11 (secondary palate i)	1	0.500	0 ==> 1
	13 (anterior vomer-pal)	1	1.000	0 ==> 1
	22 (crista supraoccipi)	1	1.000	0 ==> 1
	24 (ventral surface of)	1	1.000	0 ==> 1
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	0 ==> 1
	38 (longer cervical ve)	1	1.000	0 ==> 1
	42 (elongate 3rd to 5t)	1	1.000	0 ==> 1
	50 (ulna-radius contac)	1	1.000	0 ==> 1
node_36 --> Toxochelys	6 (shallow superior te)	1	1.000	0 --> 1
	62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1
node_36 --> node_35	2 (nasal bone)	1	1.000	0 ==> 1
	6 (shallow superior te)	1	1.000	0 --> 2
	12 (secondary palate i)	1	0.500	0 ==> 1
	27 (rod-like ossificat)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> Ctenochelys	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 1
	63 (thick keeled neura)	1	1.000	0 ==> 1
	64 (keeled epineural e)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> node_34	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	0 ==> 1
	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 2
	29 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1
	39 (double cervical ce)	1	0.500	0 ==> 1
node_34 --> node_28	12 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 2
	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 2
node_28 --> Erquelinnesia	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1
node_34 --> node_33	43 (movable articulati)	1	1.000	0 ==> 1
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	0 ==> 1
	47 (cheloniid humerus)	1	1.000	0 ==> 1
	54 (lateral process of)	1	1.000	0 ==> 1
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 2
	62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1
	72 (large plastron wit)	1	1.000	0 ==> 1
node_33 --> Puppigerus	12 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 2
	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 2
node_33 --> Eochelone	11 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 0
	12 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 0
	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1
node_33 --> Argillochelys	32 (high lingual and s)	1	0.333	0 ==> 1
	39 (double cervical ce)	1	0.500	1 ==> 0
node_33 --> node_32	30 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1
	32 (high lingual and s)	1	0.333	0 ==> 1
	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	1 ==> 2
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	0 ==> 1
	47 (cheloniid humerus)	1	1.000	1 ==> 2
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	2 ==> 0
node_32 --> node_29	58 (major trochanter o)	1	1.000	0 ==> 1
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 1
node_29 --> Syllomus	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0 ==> 2
	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1
node_32 --> node_31	36 (surangular process)	1	1.000	0 ==> 2
	54 (lateral process of)	1	1.000	1 ==> 2
	57 (femoral trochanter)	1	1.000	0 ==> 1
node_31 --> Eretmochelys	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0 ==> 1
	36 (surangular process)	1	1.000	2 ==> 1
node_31 --> node_30	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	1 ==> 2
	9 (medial process of j)	1	1.000	0 ==> 1
	31 (broad and flat low)	1	0.667	0 ==> 1
	32 (high lingual and s)	1	0.333	1 ==> 0
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	1 ==> 0
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	2 ==> 1
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	1 ==> 0
	70 (additional periphe)	1	1.000	0 ==> 1
	71 (subdivision of cos)	1	1.000	0 ==> 1
node_30 --> Caretta	4 (prefrontal-postorbi)	1	1.000	0 ==> 1

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1 (cranial scute s)	2	2	2	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
2 (nasal bone)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
4 (prefrontal-post)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
5 (parietal-squamo)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
6 (shallow superio)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
9 (medial process)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
10 (foramen palati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
11 (secondary pala)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
12 (secondary pala)	2	2	4	6	0.500	0.500	0.250	0.500	0.600
13 (anterior vomer)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
16 (foramen palati)	2	2	2	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
22 (crista supraoc)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
24 (ventral surfac)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
27 (rod-like ossif)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
29 (foramen caroti)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
30 (foramen caroti)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
31 (broad and flat)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
32 (high lingual a)	1	1	3	6	0.333	0.600	0.200	0.667	0.600
34 (denticulated l)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
35 (lingual ridge)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
36 (surangular pro)	2	2	2	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
38 (longer cervica)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
39 (double cervica)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
40 (platycoelous c)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
42 (elongate 3rd t)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
43 (movable articu)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
44 (coracoid longe)	2	2	3	8	0.667	0.833	0.556	0.333	0.750
46 (scapular angle)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
47 (chelonid hume)	2	2	2	8	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
50 (ulna-radius co)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
53 (confluent obtu)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
54 (lateral proces)	2	2	2	7	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
57 (femoral trocha)	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
58 (major trochant)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
59 (tibia pit for)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
62 (nuchal with ve)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
63 (thick keeled n)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
64 (keeled epineur)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
70 (additional per)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
71 (subdivision of)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
72 (large plastron)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

(29 constant characters not shown)

Character-status summary:

Current optimality criterion = parsimony

6 characters are excluded

Of the remaining 70 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

29 characters are constant

13 variable characters are parsimony-uninformative

Number of (included) parsimony-informative characters = 28

Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1 (cranial sc)	Unord	-	1	012
2 (nasal bone)	Unord	-	1	01
3 (medial mee)	-	UC	1	0
4 (prefrontal)	Unord	U	1	01
5 (parietal-s)	Unord	U	1	01
6 (shallow su)	Unord	U	1	012
7 (jugal-quad)	-	UC	1	0
8 (jugal-squa)	-	UC	1	0

9 (medial pro)	Unord	-	1	01
10 (foramen pa)	Unord	U	1	01
11 (secondary)	Unord	-	1	01
12 (secondary)	Unord	-	1	012
13 (anterior v)	Unord	U	1	01
14 (primary pa)	-	UC	1	0
15 (palatines)	-	UC	1	0
16 (foramen pa)	Unord	-	1	012
17 (laterally)	-	UC	1	0
18 (processus)	-	UC	1	0
19 (pterygoid)	-	UC	1	0
20 (narrow mid)	-	UC	1	0
21 (processus)	-	UC	1	0
22 (crista sup)	Unord	U	1	01
23 (foramen po)	-	UC	1	0
24 (ventral su)	Unord	U	1	01
25 (large basi)	-	UC	1	0
26 (high dorsu)	Unord	- X	(1)	01
27 (rod-like o)	Unord	-	1	01
28 (ossificati)	-	UC	1	0
29 (foramen ca)	Unord	-	1	01
30 (foramen ca)	Unord	-	1	01
31 (broad and)	Unord	-	1	012
32 (high lingu)	Unord	-	1	01
33 (denticulat)	Unord	U X	(1)	01
34 (denticulat)	Unord	U	1	012
35 (lingual ri)	Unord	-	1	01
36 (surangular)	Unord	-	1	012
37 (coronoid a)	-	UCX	(1)	0
38 (longer cer)	Unord	U	1	01
39 (double cer)	Unord	-	1	01
40 (platycoelo)	Unord	-	1	01
41 (first thor)	-	UC	1	0
42 (elongate 3)	Unord	U	1	01
43 (movable ar)	Unord	-	1	01
44 (coracoid l)	Unord	-	1	012
45 (elongate c)	-	UC	1	0
46 (scapular a)	Unord	-	1	01
47 (cheloniid)	Unord	-	1	012
48 (protostegi)	-	UC	1	0
49 (dermochely)	-	UC	1	0
50 (ulna-radiu)	Unord	U	1	01
51 (radius wit)	-	UC	1	0
52 (huge later)	-	UC	1	0
53 (confluent)	Unord	-	1	01
54 (lateral pr)	Unord	-	1	012
55 (iliac blad)	-	UCX	(1)	0
56 (large pelv)	-	UC	1	0
57 (femoral tr)	Unord	-	1	01
58 (major troc)	Unord	-	1	01
59 (tibia pit)	Unord	-	1	012
60 (shell scut)	-	UC	1	0
61 (nuchal wit)	-	UC	1	0
62 (nuchal wit)	Unord	-	1	01
63 (thick keel)	Unord	U	1	01
64 (keeled epi)	Unord	U	1	01
65 (neural ele)	-	UC	1	0
66 (pleural os)	-	UC	1	0
67 (epithecal)	-	UC	1	0
68 (bony eleme)	-	UCX	(1)	0
69 (medial ser)	-	UC	1	0
70 (additional)	Unord	-	1	01
71 (subdivisio)	Unord	-	1	01
72 (large plas)	Unord	-	1	01
73 (huge star-)	-	UC	1	0
74 (reduced el)	-	UC	1	0
75 (fusion of)	-	UC	1	0
76 (entoplastr)	-	UCX	(1)	0

0 trees saved to file "C:\paupWin32\tesis maestria\chelonov.tre"
 Processing of file "chelonoverq.nex" completed.

#NEXUS

[Characters list based on Hirayama, R. (1994), corrected with Hirayama (1998), Gaffney and Meylan (1988) and excluding autapomorphic characters, incomplete taxa (except for La Mision Nov. gen) and Dermochelyioidea; rooting trees with hypothetical ancestor and considering Toxochelys and Ctenochelys as outgroup sister taxon]

begin taxa;

dimensions ntax=27;
taxlabels

Toxochelys Ctenochelys Osteopygis Erquelinnesia Allopleuron
Puppigerus Eochelone Argillochelys Syllomus Novgen
Natator Eretmochelys Chelonia Lepidochelys Caretta
Santanachelys Rhinochelys Chelosphargis Notochelone
Desmatochelys Protostega Archelon Corsochelys
Mesodermodochelys Eosphargis Psephophorus Dermochelys;
end;

begin characters;

dimensions
nchar=79;
format
datatype=standard
symbols="0123";

charstatelabels

1 'cranial scute sulci on dermal roofing elements'/absent present prominent,
2 'nasal bone'/present lost,
3 'nasal-frontal contact'/lost present,
4 'prefrontal-postorbital contact'/absent present,
5 'parietal-squamosal contact'/present absent,
6 'shallow superior temporal emargination'/totallyexposedpto fstdorsallyexposed
pasqcontactpresent pasqcontactlost,
7 'jugal-quadrate contact'/absent present,
8 'jugal-squamosal contact'/absent present,
9 'medial process of jugal'/present lost,
10 'foramen palatinum'/present lost,
11 'secondary palate involving palatines'/absent present,
12 'secondary palate involving vomer in addition to palatines'/absent slightly evident
prominent,
13 'anterior vomer-palatine contact'/absent present,
14 'primary palate involving vomer'/absent slightly prominent,
15 'palatines medially meeting'/absent present,
16 'foramen palatinum posterius'/present reduced lost,
17 'laterally open foramen palatinum posterius'/absent present,
18 'processus pterygoideus externus'/present lost,
19 'pterygoid extending onto mandibular articulating surface of quadrate'/absent present,
20 'narrow middle portion of pterygoids'/absent present,
21 'processus trochlearis oticum'/short large,
22 'crista supraoccipitalis projecting beyond parietal'/present absent,
23 'foramen posterius canalis carotici interni between pterygoid and basisphenoid'/absent
present,
24 'ventral surface of basisphenoid with prominent v-shaped crest'/absent present,
25 'large basisphenoid, lying beneath the significant portion of pterygoids'/reduced
large,
26 'high dorsum selleae, not concealing posterior portion of sella turcica'/absent
present,
27 'rod-like ossification of rostrum basisphenoidale'/subdividedtrabeculae
fusedtrabeculae,
28 'ossification of rostrum basisphenoidale'/large reduced,
29 'foramen caroticum laterale larger than foramen anterius canalis carotici
interni'/present fclsmallerthanfaci,
30 'foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum'/absent present,
31 'broad and flat lower triturating surface, with enlarged, deep lateral concavity of
dentary where adductor mandibular muscle attaches'/absent present prominent,
32 'high lingual and symphyseal ridge of dentary, visible from lateral view'/absent
lingualridgepresent symphysealridgepresent,
33 'denticulated labial ridge of dentary'/absent present,
34 'denticulated lingual ridge of dentary'/absent smooth prominent,
35 'lingual ridge of dentary'/reducedorabsent present,

36 'surangular process extending anteriorly onto dentary'/absent slightly prominent,
 37 'coronoid and articular bones'/present lost,
 38 'longer cervical vertebrae with much wider central articulations'/absent present,
 39 'double cervical central articulation between 7th and 8th centra'/absent present,
 40 'platycoelous cervical central articulation between 6th and 7th centra'/procoelous
 platycoelous,
 41 'first thoracic vertebra with anterior articulation facing
 anteroventrally'/present or ventral anterior,
 42 'elongate 3rd to 5th digit of manus and pes, without movable articulation...'/absent
 present,
 43 'movable articulations of first and second digits'/present absent,
 44 'coracoid longer than humerus'/not yes prominent,
 45 'elongate coracoid thickened, showing column-like appearance'/absent present,
 46 'scapular angle larger than 110 degrees'/absent present,
 47 'chelonid humerus with v-shaped structure of lateral process'/absent present
 prominent,
 48 'protostegid humerus with the lateral process restricted onto the anterior portion not
 well visible from ventral with a medial concavity'/absent slightly evident prominent,
 49 'dermochelyid humerus, with lateral process antero-posteriorly elongate, with anterior
 projection'/absent present prominent,
 50 'ulna-radius contact through distal rugosities'/absent present,
 51 'radius with middle portion bent toward anterior'/absent present prominent,
 52 'huge lateral process of pubis, projecting anteriorly beyond medial portion of
 pubis'/absent present,
 53 'confluent obturator foramen'/large small,
 54 'lateral process of ischium'/present reduced rudimentary,
 55 'iliac blade with medial curvature'/absent present,
 56 'large pelvic girdle, early touching coracoids'/absent present,
 57 'femoral trochanters connection'/fossa notch bony ridge,
 58 'major trochanter of femur vs caput femoris'/major trochanters a than caput
 major trochanter higher than caput,
 59 'tibia pit for M. pubotibialis and M. lexotibialis internus'/absent present
 prominent,
 60 'shell scute sulci'/present lost or rudimentary,
 61 'nuchal with anterior emargination'/absent present,
 62 'nuchal with ventral knob for 8th cervical vertebra'/absent present,
 63 'thick keeled neurals equal sided'/absent present,
 64 'keeled epineural elements'/absent present,
 65 'neural elements-medial meeting of pleurals'/present reduced lost,
 66 'pleural ossification'/present smooth reduced lost,
 67 'epithecal ossification of carapace'/absent present,
 68 'bony elements of carapace'/present reduced or lost,
 69 'medial serrations of peripherals'/absent present,
 70 'additional peripheral and marginal elements'/absent present,
 71 'subdivision of costals'/absent present,
 72 'large plastron with broad bridge'/thin bridge present different morphology,
 73 'huge star-shaped plastron'/absent present prominent,
 74 'reduced elongate plastral elements with central fontanel as huge as hyo or
 hypoplastron'/absent present,
 75 'fusion of epiplastron and entoplastron'/sutured fused,
 76 'entoplastron'/present lost,
 77 'rib-free peripherals'/anterior and posterior or ribs between 7 and 8 between 6 and 7,
 78 'postnuchal fontanelles'/present absent,
 79 'shape of pygal'/notched posteriorly not notched;

P A U P *
Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows
Thu Feb 13 10:15:16 2003

-----NOTICE-----

This is a beta-test version. Please report any crashes, apparent calculation errors, or other anomalous results. There are no restrictions on publication of results obtained with this version, but you should check the WWW site frequently for bug announcements and/or updated versions. See the README file on the distribution media for details.

Taxon-deletion status changed:

13 taxa deleted
Total number of taxa now deleted = 13
Number of nondeleted taxa = 14

Character-exclusion status changed:

6 characters excluded
Total number of characters now excluded = 6
Number of included characters = 73

Outgroup status changed:

2 taxa transferred to outgroup
Total number of taxa now in outgroup = 2
Number of ingroup taxa = 25 (of which 12 are nondeleted)

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
6 characters are excluded
Of the remaining 73 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
28 characters are constant
15 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 30
Initial upper bound: unknown (compute heuristically)
Addition sequence: furthest
Initial 'MaxTrees' setting = 1000
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'Multrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Ancestor "ancestor" included in analysis
Trees are rooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 79
Number of trees retained = 26
Time used = 0.27 sec

Bootstrap method with heuristic search:

Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 1863023676
Optimality criterion = parsimony
Character-status summary:
6 characters are excluded
Of the remaining 73 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
28 characters are constant
15 variable characters are parsimony-uninformative
Number of (included) parsimony-informative characters = 30
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = ancestor "ancestor")
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 1000
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change	
root --> node_34	3 (nasal-frontal conta)	1	1.000	0 ==> 1	
	5 (parietal-squamosal)	1	1.000	0 ==> 1	
	10 (foramen palatinum)	1	1.000	0 ==> 1	
	11 (secondary palate i)	1	0.500	0 ==> 1	
	13 (anterior vomer-pal)	1	1.000	0 ==> 1	
	22 (crista supraoccipi)	1	1.000	0 ==> 1	
	24 (ventral surface of)	1	1.000	0 ==> 1	
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	0 ==> 1	
	38 (longer cervical ve)	1	1.000	0 ==> 1	
	42 (elongate 3rd to 5t)	1	1.000	0 ==> 1	
	50 (ulna-radius contac)	1	1.000	0 ==> 1	
	node_34 --> Toxochelys	6 (shallow superior te)	1	1.000	0 --> 1
		62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1
	node_34 --> node_33	2 (nasal bone)	1	1.000	0 ==> 1
6 (shallow superior te)		1	1.000	0 --> 2	
12 (secondary palate i)		1	0.600	0 ==> 1	
27 (rod-like ossificat)		1	1.000	0 ==> 1	
node_33 --> Ctenochelys	77 (rib-free periferia)	1	0.400	0 ==> 1	
	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 1	
	63 (thick keeled neura)	1	1.000	0 ==> 1	
node_33 --> node_32	64 (keeled epineural e)	1	1.000	0 ==> 1	
	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	0 ==> 1	
node_32 --> Osteopygis	16 (foramen palatinum)	1	1.000	0 --> 2	
	29 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1	
	39 (double cervical ce)	1	0.500	0 ==> 1	
	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 2	
node_32 --> Erquelinnesia	31 (broad and flat low)	1	0.500	0 --> 2	
	77 (rib-free periferia)	1	0.400	1 ==> 0	
	78 (postnuchal fontane)	1	0.500	0 --> 1	
	79 (shape of pygal)	1	0.333	0 --> 1	
	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 3	
	31 (broad and flat low)	1	0.500	0 --> 2	
node_32 --> node_31	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1	
	43 (movable articulati)	1	1.000	0 ==> 1	
node_31 --> Puppigerus	44 (coracoid longer th)	1	0.667	0 ==> 1	
	47 (chelonid humerus)	1	1.000	0 ==> 1	
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 2	
	62 (nuchal with ventra)	1	0.500	0 ==> 1	
	72 (large plastron wit)	1	1.000	0 ==> 1	
	78 (postnuchal fontane)	1	0.500	0 --> 1	
	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 2	
	31 (broad and flat low)	1	0.500	0 ==> 1	
node_31 --> Eochelone	54 (lateral process of)	1	0.667	0 --> 1	
	11 (secondary palate i)	1	0.500	1 ==> 0	
	12 (secondary palate i)	1	0.600	1 ==> 0	
node_31 --> Argillochelys	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1	
	79 (shape of pygal)	1	0.333	0 --> 1	
	32 (high lingual and s)	1	0.400	0 ==> 2	
	39 (double cervical ce)	1	0.500	1 ==> 0	
	79 (shape of pygal)	1	0.333	0 --> 1	
node_31 --> node_30	30 (foramen caroticum)	1	1.000	0 ==> 1	
	32 (high lingual and s)	1	0.400	0 ==> 2	
	40 (platycoelous cervi)	1	0.500	0 ==> 1	
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	1 ==> 2	
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	0 ==> 1	
	47 (chelonid humerus)	1	1.000	1 ==> 2	
	54 (lateral process of)	1	0.667	0 --> 2	
	57 (femoral trochanter)	1	0.667	0 ==> 2	
	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	2 ==> 0	
	54 (lateral process of)	1	0.667	2 ==> 1	
node_30 --> node_28	57 (femoral trochanter)	1	0.667	2 ==> 1	
	58 (major trochanter o)	1	1.000	0 ==> 1	
node_28 --> Syllomus	59 (tibia pit for M. p)	1	0.667	0 ==> 1	
	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0 ==> 2	
	53 (confluent obturato)	1	0.500	0 ==> 1	

node_28 --> Natator	32 (high lingual and s)	1	0.400	2	==>	1
	36 (surangular process)	1	0.500	0	==>	1
	77 (rib-free periferia)	1	0.400	1	-->	2
node_30 --> Novgen	57 (femoral trochanter)	1	0.667	2	==>	1
node_30 --> Eretmochelys	32 (high lingual and s)	1	0.400	2	==>	1
	34 (denticulated lingu)	1	1.000	0	==>	1
	36 (surangular process)	1	0.500	0	==>	1
	77 (rib-free periferia)	1	0.400	1	-->	2
node_30 --> Chelonia	36 (surangular process)	1	0.500	0	==>	2
node_30 --> node_29	1 (cranial scute sulci)	1	1.000	1	==>	2
	31 (broad and flat low)	1	0.500	0	==>	1
	32 (high lingual and s)	1	0.400	2	==>	0
	35 (lingual ridge of d)	1	0.500	1	==>	0
	36 (surangular process)	1	0.500	0	==>	2
	44 (coracoid longer th)	1	0.667	2	==>	1
	46 (scapular angle lar)	1	0.500	1	==>	0
	70 (additional periphe)	1	1.000	0	==>	1
	71 (subdivision of cos)	1	1.000	0	==>	1
	77 (rib-free periferia)	1	0.400	1	-->	2
node_29 --> Lepidochelys	4 (prefrontal-postorbi)	1	1.000	0	==>	1
	9 (medial process of j)	1	1.000	0	==>	1

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1 (cranial scute s)	2	2	2	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
2 (nasal bone)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
3 (nasal-frontal c)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
4 (prefrontal-post)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
5 (parietal-squamo)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
6 (shallow superio)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
9 (medial process)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
10 (foramen palati)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
11 (secondary pala)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
12 (secondary pala)	3	3	5	6	0.600	0.333	0.200	0.400	0.600
13 (anterior vomer)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
16 (foramen palati)	2	2	2	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
22 (crista supraoc)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
24 (ventral surfac)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
27 (rod-like ossif)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
29 (foramen caroti)	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
30 (foramen caroti)	1	1	1	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
31 (broad and flat)	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
32 (high lingual a)	2	2	5	6	0.400	0.250	0.100	0.600	0.500
34 (denticulated l)	2	2	2	2	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
35 (lingual ridge)	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
36 (surangular pro)	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
38 (longer cervica)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
39 (double cervica)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
40 (platycoelous c)	1	1	2	7	0.500	0.833	0.417	0.500	0.750
42 (elongate 3rd t)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
43 (movable articu)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
44 (coracoid longe)	2	2	3	8	0.667	0.833	0.556	0.333	0.750
46 (scapular angle)	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
47 (chelonid hums)	2	2	2	8	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
50 (ulna-radius co)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
53 (confluent obtu)	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
54 (lateral proces)	2	2	3	7	0.667	0.800	0.533	0.333	0.750
57 (femoral trocha)	2	2	3	7	0.667	0.800	0.533	0.333	0.750
58 (major trochant)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
59 (tibia pit for)	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
62 (nuchal with ve)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
63 (thick keeled n)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
64 (keeled epineur)	1	1	1	1	1.000	0/0	0/0	0.000	1.000
70 (additional per)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
71 (subdivision of)	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
72 (large plastron)	1	1	1	5	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
77 (rib-free perif)	2	2	5	7	0.400	0.400	0.160	0.600	0.500
78 (postnuchal fon)	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
79 (shape of pygal)	1	1	3	3	0.333	0.000	0.000	0.667	0.600

(28 constant characters not shown)

Character-status summary:

Current optimality criterion = parsimony

6 characters are excluded

Of the remaining 73 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

28 characters are constant

15 variable characters are parsimony-uninformative

Number of (included) parsimony-informative characters = 30

Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1 (cranial sc)	Unord	-	1	012
2 (nasal bone)	Unord	-	1	01
3 (nasal-fron)	Unord	U	1	01
4 (prefrontal)	Unord	U	1	01
5 (parietal-s)	Unord	U	1	01
6 (shallow su)	Unord	U	1	012
7 (jugal-quad)	-	UC	1	0
8 (jugal-squa)	-	UC	1	0
9 (medial pro)	Unord	U	1	01
10 (foramen pa)	Unord	U	1	01
11 (secondary)	Unord	-	1	01
12 (secondary)	Unord	-	1	0123
13 (anterior v)	Unord	U	1	01
14 (primary pa)	-	UC	1	0
15 (palatines)	-	UC	1	0
16 (foramen pa)	Unord	-	1	012
17 (laterally)	-	UC	1	0
18 (processus)	-	UC	1	0
19 (pterygoid)	-	UC	1	0
20 (narrow mid)	-	UC	1	0
21 (processus)	-	UC	1	0
22 (crista sup)	Unord	U	1	01
23 (foramen po)	-	UC	1	0
24 (ventral su)	Unord	U	1	01
25 (large basi)	-	UC	1	0
26 (high dorsu)	Unord	- X	(1)	01
27 (rod-like o)	Unord	-	1	01
28 (ossificati)	-	UC	1	0
29 (foramen ca)	Unord	-	1	01
30 (foramen ca)	Unord	-	1	01
31 (broad and)	Unord	-	1	012
32 (high lingu)	Unord	-	1	012
33 (denticulat)	Unord	U X	(1)	01
34 (denticulat)	Unord	U	1	012
35 (lingual ri)	Unord	-	1	01
36 (surangular)	Unord	-	1	012
37 (coronoid a)	-	UCX	(1)	0
38 (longer cer)	Unord	U	1	01
39 (double cer)	Unord	-	1	01
40 (platycoelo)	Unord	-	1	01
41 (first thor)	-	UC	1	0
42 (elongate 3)	Unord	U	1	01
43 (movable ar)	Unord	-	1	01
44 (coracoid l)	Unord	-	1	012
45 (elongate c)	-	UC	1	0
46 (scapular a)	Unord	-	1	01
47 (cheloniid)	Unord	-	1	012
48 (protostegi)	-	UC	1	0
49 (dermochely)	-	UC	1	0
50 (ulna-radiu)	Unord	U	1	01
51 (radius wit)	-	UC	1	0
52 (huge later)	-	UC	1	0
53 (confluent)	Unord	-	1	01
54 (lateral pr)	Unord	-	1	012
55 (iliac blad)	-	UCX	(1)	0

56 (large pelv)	-	UC	1	0
57 (femoral tr)	Unord	-	1	012
58 (major troc)	Unord	-	1	01
59 (tibia pit)	Unord	-	1	012
60 (shell scut)	-	UC	1	0
61 (nuchal wit)	-	UC	1	0
62 (nuchal wit)	Unord	-	1	01
63 (thick keel)	Unord	U	1	01
64 (keeled epi)	Unord	U	1	01
65 (neural ele)	-	UC	1	0
66 (pleural os)	-	UC	1	0
67 (epithec al)	-	UC	1	0
68 (bony eleme)	-	UCX	(1)	0
69 (medial ser)	-	UC	1	0
70 (additional)	Unord	-	1	01
71 (subdivisio)	Unord	-	1	01
72 (large plas)	Unord	-	1	01
73 (huge star-)	-	UC	1	0
74 (reduced el)	-	UC	1	0
75 (fusion of)	-	UC	1	0
76 (entoplastr)	-	UCX	(1)	0
77 (rib-free p)	Unord	-	1	012
78 (postnuchal)	Unord	-	1	01
79 (shape of p)	Unord	-	1	01

Processing of file "pharamidaechar.nex" completed.