

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



**LAS TORTUGAS MESOZOICAS DE LA PENINSULA
IBÉRICA**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Adán Pérez García

Bajo la dirección de los doctores
Francisco Javier Ortega Coloma
Xabier Murelaga Bereicua

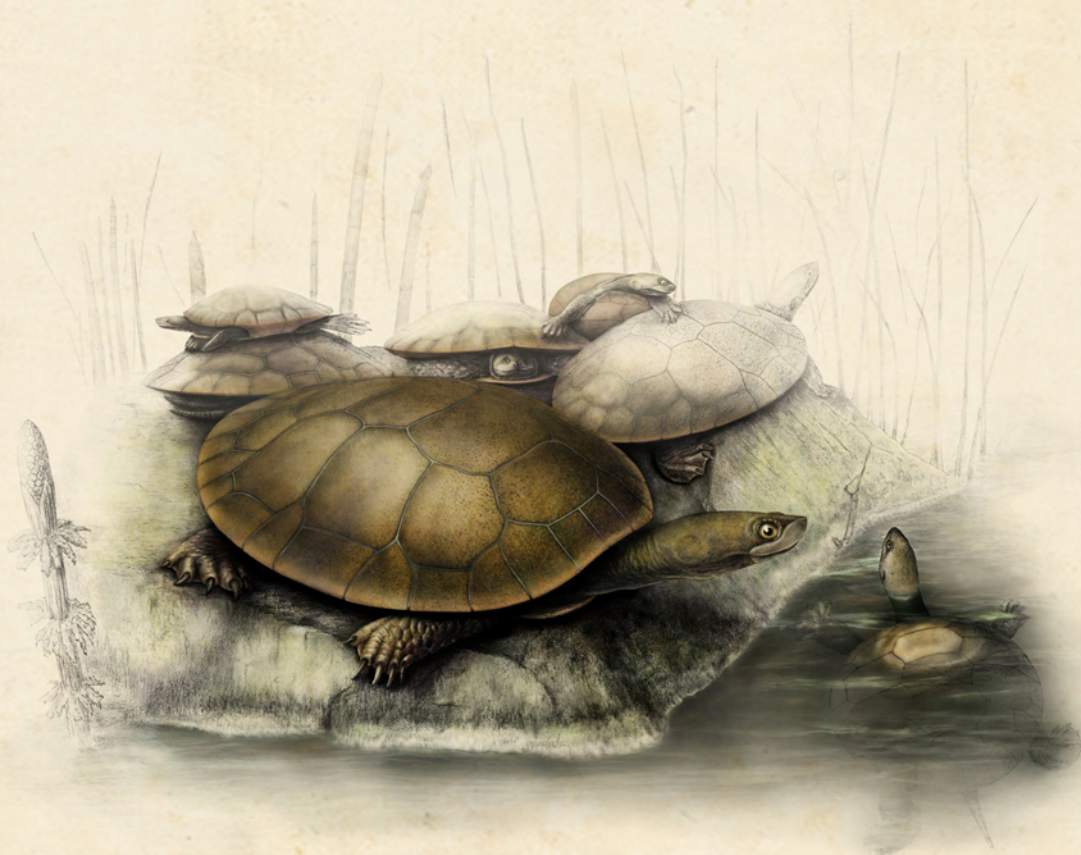
Madrid, 2012



Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Geológicas
Departamento de Paleontología

Las tortugas mesozoicas de la Península Ibérica

Tesis Doctoral



Adán Pérez García

Madrid, 2012

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Geológicas
Departamento de Paleontología

Las tortugas mesozoicas de la Península Ibérica

Memoria para optar al grado de doctor en Geología e Ingeniería Geológica presentada por
Adán Pérez García



Directores

Francisco Javier Ortega Coloma y Xabier Murelaga Bereicua

Tutor

María Ángeles Álvarez Sierra

Madrid, 2012

Imagen de la portada: Reconstrucción del pleurostérnido portugués *Selenemys lusitanica*, realizada por Ivan Gromicho

RESUMEN

Las tortugas son un clado de reptiles dotados de un plan corporal característico. Con un registro comprendido entre el Triásico Superior y la actualidad, este grupo ha experimentado una elevada diversidad, adaptándose a múltiples nichos.

Aunque se han identificado varios taxones de quelonios en el registro mesozoico europeo, el conocimiento sobre muchos de ellos es limitado. Concretamente, el registro ibérico está compuesto por abundante material, en su mayoría inédito.

La presente tesis doctoral persigue analizar el registro de quelonios del Mesozoico de la Península Ibérica. Con el fin de analizar las relaciones filogenéticas y biogeográficas del material ibérico, varios taxones definidos en otras regiones europeas son también revisados.

Este estudio se estructura en cuatro secciones, en las que se analiza registro del Jurásico Superior, Cretácico Inferior, Cretácico Superior y Paleoceno. Cada uno de esos bloques está precedido de una introducción que sintetiza la información más relevante sobre cada lapso temporal analizado. Se expone cómo ha sido la sucesión de taxones de quelonios entre el Jurásico Superior y Paleoceno de Europa en general y de la Península Ibérica en particular.

ABSTRACT

Turtles are a group of reptiles with a characteristic bauplan that is easily distinguishable from that of other vertebrates. With a record that ranges from the Late Triassic to the present, turtles are a very diverse group, with representatives adapted to many habitats, including marine, freshwater, and terrestrial environments.

Although several turtles taxa have been identified in the European Mesozoic record, the knowledge of many is limited. Many of these turtles, names more than a century ago, have barely been reviewed. For this reason, few European Mesozoic taxa have been included in global phylogenetic hypothesis of turtles and the systematic position of many is controversial.

The fossil record of turtles is relatively abundant in the Iberian Peninsula and, in particular, in the outcrops corresponding to the upper half of the Mesozoic, between the Upper Jurassic and the Upper Cretaceous. However, the level of knowledge about the diversity represented, and the paleobiology of the different groups are limited. Almost all determinations that have been performed can be found in faunal lists for which the study of turtle remains was not the main objective and only few identification have been made at specific level. In fact, although turtles are one of the better represented groups of vertebrates in Mesozoic deposits, much of their record has not been published. A systematic study of the Iberian Mesozoic chelonians, however, may help improve the knowledge of other European taxa hitherto poorly known.

The aim of this thesis is to analyze the abundant record of Mesozoic turtles from the Iberian Peninsula. For this purpose, all references to Iberian Mesozoic turtles were collected and analyzed. In addition, abundant new material was studied. A high percentage of this material was found in the last 25 years. Representatives of groups typical of Laurasia and Gondwana were identified, as well as representatives endemic to Europe and Iberia.

This study is divided into four sections, in which the Upper Jurassic, Lower Cretaceous, Upper Cretaceous, and Paleocene record is analyzed. Each of these sections is preceded by an introduction that summarizes the most relevant information on each of the analyzed intervals. This summary allows better understanding the succession of turtle taxa from the Upper Jurassic to the Paleocene in Europe and, more specifically, on the Iberian Peninsula.

The results obtained by the different studies developed in this thesis are intended to provide information related to the general objectives of the thesis. There are the identification and classification of the fossil record of Mesozoic Iberian turtles, the proposal of hypotheses about their relationships, and the interpretation of the stratigraphic succession, paleobiogeographic configuration, and paleoenvironmental factors that influenced their distribution.

Two representatives of Pleurosternidae, an indeterminate member of Platycheilyidae, several members of Plesiochelyidae, and forms probably related to Plesiochelyidae are identified in the Upper Jurassic of the Iberian Peninsula.

A new member of Pleurosternidae, *Selenemys lusitanica*, is identified in the Kimmeridgian. It is the only European genus of Pleurosternidae currently recognized before the upper Tithonian, and is interpreted being more closely related to the European Lower Cretaceous pleurosternids than with the Upper Jurassic American taxa. Abundant cranial and postcranial material is assigned to Plesiochelyidae. This allows recognizing the presence of at least four taxa. The shell of two of them has a sagittal keel, absent in the other two taxa.

The turtle fauna recorded in the Iberian Lower Cretaceous markedly differs from that of the Upper Jurassic. This fauna is composed of an indeterminate member of Dortokidae, two solemydids, and abundant and diverse pan-cryptodiran taxa.

One of the solemydids may correspond to a form closely related to the British genus *Helochelydra*, and the other could be *Plastremys* or a related taxon.

A new Spanish member of Pan-Cryptodira, which cannot be assigned to Cryptodira or Paracryptodira, is named *Larachelus morla*.

A detailed review of the Belgian taxon *Chitracephalus dumonii* allows identifying the Spanish taxon "*Salasemys pulcherrima*" as a junior synonym of it. This taxon, and the new Spanish taxa *Hoyasemys jimenezi* and *Galvechelone lopezmartinezae*, are identified as members of the clade that includes the traditional members of "Macrobaenidae" and "Sinemydidae". In addition, a likely new member of Trionychoidea is identified from the Lower Cretaceous of Spain.

The diversity of continental turtles identified from the Iberian Upper Cretaceous is more limited than that of the Lower Cretaceous. The pan-cryptodiran lineages identified in the Lower Cretaceous are not present in the record of the Upper Cretaceous but two of the three most abundant groups of turtles in the European Upper Cretaceous,

Solemydidae and Dortokidae, are known from Lower Cretaceous as well. The Upper Cretaceous record includes several representatives of Pelomedusoides, a group of African origin. Although the oldest confirmed European previous record of this group is Santonian, it can be identified in the Cenomanian of the Iberian Peninsula. However, the greatest diversity of these turtles is recorded in the Uppermost Cretaceous, when several representatives of Bothremydidae are identified. A new genus of Bothremydidae is recognized in the Upper Cretaceous of Western Europe: *Iberocitanemys*. Moreover, the synchronic and sympatric coexistence of more than one representative of this group of turtles is confirmed. Therefore, many previously made identification of this group based on fragmentary material should be reviewed.

No record of Iberian Paleocene turtles is identified. However, it is possible to carry out a review of abundant materials of continental turtles from several Thanetian sites from Western Europe. None of the continental groups described from the Upper Cretaceous of Western Europe (Solemydidae, Bothremydidae or Dortokidae) are identified in the Paleocene. However, several groups that migrated from other continents, primarily from North America, are recognized. One of them is Paracryptodira, being represented by a new taxon, *Berruchelus russelli*. It is the only member of this lineage identified in Europe after the Neocomian.

ÍNDICE

Primera parte.....	1
Capítulo 1: Introducción.....	1
1.1. Introducción.....	1
1.2. Antecedentes.....	7
Capítulo 2: Objetivos.....	17
Capítulo 3: Materiales y métodos.....	29
3.1. Materiales.....	29
3.2. Métodos.....	31
Segunda parte.....	37
Capítulo 4: Jurásico Superior.....	37
4.1. Introducción.....	37
4.2. <i>Selenemys lusitanica</i> gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal.....	45
Capítulo 5: Cretácico Inferior.....	59
5.1. Introducción.....	59
5.2. <i>Hoyasemys jimenezi</i> gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain.....	73
5.3. <i>Galvechelone lopezmartinezae</i> gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe.....	107
5.4. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain).....	127
5.5. The European Lower Cretaceous <i>Chitracephalus dumonii</i> (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles.....	143
5.6. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe.....	173
5.7. <i>Larachelus morla</i> gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles.....	191
Capítulo 6: Cretácico Superior.....	221
6.1. Introducción.....	221
6.2. New and exceptional discovery in the Upper Cretaceous of the Iberian Peninsula: the palaeontological site of “Lo Hueco”, Cuenca, Spain.....	233

6.3. Ampliación de la distribución geográfica y temporal de <i>Elochelys convenarum</i> (Chelonii, Bothremydidae) en el Cretácico Superior de la Península Ibérica.....	247
6.4. Two synchronic and sympatric Bothremydidae taxa (Chelonii, Panpleurodira) in the Upper Cretaceous site of “Lo Hueco” (Cuenca, Spain).....	259
6.5. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe.....	281
6.6. Preliminary taphonomic approach to “Lo Hueco” palaeontological site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain).....	295
6.7. New interpretations of <i>Dortoka vasconica</i> Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace.....	307
Capítulo 7: Paleoceno.....	321
7.1. Introducción.....	321
7.2. <i>Berruchelus russelli</i> gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe.....	325
Tercera parte.....	359
Capítulo 8: Conocimiento actual.....	359
Capítulo 9: Discusión y conclusiones/Discussion and conclusions.....	369
9.1. Resultados.....	369
9.2. Results.....	385
9.3. Conclusiones.....	401
9.4. Conclusions.....	405
Capítulo 10: Prospectiva.....	407
Capítulo 11: Agradecimientos.....	411

PRIMERA PARTE

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1. INTRODUCCIÓN

Las tortugas son un grupo de reptiles muy diversificado, originado hace más de 220 millones de años, que ha ocupado a multitud de hábitat, ya sean terrestres, dulceacuícolas, costeros o pelágicos. Esto ha provocado pequeñas modificaciones sobre un plan corporal característico, fácilmente distinguible del de otros vertebrados. Aunque son muchas las novedades evolutivas que caracterizan al grupo, la más evidente es la presencia de un caparazón, formado por diferentes placas óseas y escudos córneos. Esta estructura no existe en ningún otro grupo de vertebrados (Burke, 1989), lo que dificulta el establecimiento de su posición filogenética (ver Werneburg y Sánchez-Villagra, 2009; Lyson et al., 2010; Sterli, 2010). Se han planteado numerosas hipótesis sobre el origen de este grupo. Algunos autores sostienen, basándose en datos moleculares y en estudios morfológicos, que la tortugas son reptiles diápsidos, proponiéndose su posición como grupo hermano de Lepidosauria (Li et al., 2009) o de Archosauria (Hugall et al. 2007). No obstante, otras hipótesis más tradicionales mantienen que las tortugas no forman parte de Diapsida, identificándose, por ejemplo, como el grupo hermano de Procolophonoidea (Laurin y Reisz, 1995), Pareiasauria (Lee, 1997) o Captorhinomorpha (Gauthier et al., 1988).

Independientemente de la posición filogenética precisa de los quelonios, se han desarrollado numerosos trabajos que analizan, mediante estudios filogenéticos, la evolución de este grupo y las relaciones de parentescos entre linajes con representantes actuales y extintos. Se puede considerar el trabajo de Gaffney (1975) como pionero en los estudios de sistemática filogenética del grupo, basados en datos morfológicos. A partir de ese trabajo, muchos autores han empleado y modificado el análisis allí realizado, o desarrollado otros más precisos para el estudio de las relaciones de parentesco entre los miembros de linajes concretos. Recientemente Gaffney et al. (2007) han propuesto un análisis filogenético que supone una puesta al día del planteado en 1975. También en 2007, Joyce propuso un nuevo análisis filogenético en el que, a diferencia de los sugeridos por Gaffney, se emplean especies como taxones terminales y

tanto el número de caracteres como de taxones considerados es mayor que el incluido en los análisis de Gaffney. La topología general obtenida mediante ambos análisis es similar, difiriendo en la posición de algunos grupos de quelonios extintos (por ejemplo, Meiolaniidae) y, especialmente, en la de Pan-Pleurodira. Aunque para Joyce (2007) Pan-Pleurodira se sitúa como el grupo hermano del nodo que une a Paracryptodira y Eucryptodira (nodo Pan-Cryptodira), la divergencia entre Pan-Pleurodira y Pan-Cryptodira es más moderna que en la hipótesis de Gaffney et al. (2007). Eso se debe a que Gaffney et al. (2007) identifican a *Proterochersis robusta* como un representante de Pan-Pleurodira, estando Pan-Cryptodira constituida por el nodo que agrupa al antecesor común de *Kayentachelys aprix* y *Mongolochelys efremovi* y a todos sus descendientes. El conocimiento sobre la diversidad de quelonios representada en el registro mesozoico europeo es limitado si se compara con el de otros continentes como Norte América o Asia (Lapparent de Broin, 2001). Varios de los taxones europeos, tales como *Chitracephalus dumonii*, *Brodiechelys brodiei* o *Hylaeochelys belli*, fueron definidos hace más de un siglo (Mantell, 1844; Dollo, 1885; Lydekker, 1889) y no han sido revisados desde un punto de vista actual. De hecho, son pocos los taxones mesozoicos europeos que han sido incluidos en los análisis filogenéticos globales (Gaffney et al., 2007; Joyce, 2007), y la posición sistemática de la mayor parte resultaba controvertida. Los restos fósiles de tortugas son relativamente abundantes en el registro ibérico y, en particular, en los yacimientos distribuidos a lo largo de la mitad superior del Mesozoico, del Jurásico Superior al Cretácico Superior. Sin embargo, el nivel de conocimiento tanto sobre la diversidad representada, como sobre la paleobiología de los diferentes grupos, se encuentran todavía en una fase muy inicial. Casi todas las determinaciones realizadas, pocas veces a nivel específico, proceden de listados faunísticos en los que los restos de quelonios no constituyen el objetivo principal del trabajo. De hecho, gran parte del registro permanece inédito, a pesar de ser uno de los grupos de vertebrados mejor representado en los yacimientos mesozoicos. Aunque no es frecuente hallar esqueletos completos, es muy común la presencia de placas óseas del caparazón aisladas, que pueden aportar información relevante. El estudio sistemático de los quelonios mesozoicos ibéricos requiere de la revisión de la variabilidad y diagnóstico de algunos taxones europeos de los que se dispone de escasa información. Debido a su situación geográfica a lo largo del Mesozoico, en la Península Ibérica se identifican representantes de grupos de tortugas de origen laurasiático, gondwánico e,

incluso, formas endémicas europeas o peninsulares. Estos taxones corresponden tanto a quelonios habitantes de aguas marinas, salobres, dulceacuícolas, como terrestres.

Esta tesis doctoral persigue analizar el abundante registro de quelonios del Mesozoico de la Península Ibérica, cuyos primeros hallazgos confirmados proceden de la segunda mitad del siglo XIX (ver Sánchez Lozano, 1894; Pérez-García, A. y Ortega, F. 2009; Pérez-García et al., 2011a, b), pero que se han sucedido hasta la actualidad, destacando, por la abundancia de material suministrado, los hallazgos realizados durante los últimos 25 años.

Para efectuar el estudio de las tortugas mesozoicas ibéricas, y realizar su integración en el contexto europeo, se ha optado por organizar los análisis realizados en un orden temporal. De esta manera, los trabajos que integran esta tesis doctoral, que respetan en la medida de lo posible el formato de las revistas donde han sido o está previsto que sean publicados, se organizan en cuatro bloques: Jurásico Superior, Cretácico Inferior, Cretácico Superior y Paleoceno. Aunque este último bloque no analiza material Ibérico, por su ausencia de registro, su inclusión permite conocer cómo afectó la crisis finicretácica a algunos grupos de quelonios continentales europeos.

Cada uno de esos cuatro bloques está precedido de una introducción que sintetiza la información más relevante sobre el lapso temporal analizado, lo que permite conocer cómo ha sido la sucesión de taxones de quelonios entre el Jurásico Superior y Paleoceno de Europa en general y de la Península Ibérica en particular.

Referencias

- Burke, A.C. 1989. Development of the Turtle Carapace: Implications for the Evolution of a Novel Bauplan. *Journal of Morphology* 199:363–378.
- Dollo, M.L. 1885. Première note sur les chéloniens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 3:63–79.
- Gaffney E.S. 1975. A phylogeny and classification of the higher category of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155:389–436.
- Gaffney E.S., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Vacca, R. y Kool, L. 2007. Chubutemys, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates* 3599:1–35.

- Gauthier, J., Kluge, A.G. y Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4:105–209.
- Hugall, A.F., Foster, R. y Lee, M.S.Y. 2007. Calibration choice, rate smoothing, and the pattern of tetrapod diversification according to the long nuclear gene RAG-1. *Systematic Biology* 56:543–563.
- Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Laurin M. y Reisz R.R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:165–223.
- Lee, M.S.Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120:197–280.
- Li, C., Wu, X.-C., Rieppel, O., Wang, L.-T. y Zhao, J. 2009. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature* 456:497–501.
- Lydekker, R.A. 1889b. On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia and a tooth of (?) *Ornithopsis*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 45:227–246.
- Lyson, T.R., Bever, G.S., Bhullar, B.-A.S., Joyce, W.G. y Gauthier, J.A. 2010. Transitional fossils and the origin of turtles. *Biology Letters* 6:830–833.
- Mantell, G.A. 1844. *The Medals of Creation: or First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains*. London, Private edition II:587–876.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2009. Juan Vilanova y Piera (1821-1893) y la primera tortuga hallada en el Mesozoico español. *Geogaceta* 47:17–20.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P. y Torcida Fernández-Baldor, F. 2011a. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33:145–158.
- Pérez-García, A., Sánchez Chillón, B. y Ortega, F. 2011b. Spanish Mesozoic reptiles found in the nineteenth century by Juan Vilanova y Piera; p. 24 en Buffetaut, E., Bardet, N., Le Loeuff, J. y Moody, R.T.J. (eds.), *Abstract book of the International Symposium “Dinosaurs, their kith and kin: a historical perspective”*, París, Francia.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.

- Sterli, J. 2010. Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown-group turtles. *Contributions to Zoology* 79:93–106
- Werneburg, I. y Sánchez-Villagra, M.R. 2009. Timing of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology* 9:82.

1.2. ANTECEDENTES

El presente estudio pretende analizar la historia evolutiva de los quelonios representados en el Mesozoico español. Para ello, se recopilan todas las referencias anteriores a la fecha de comienzo de este proyecto de tesis doctoral (2008) en las que se realizaron determinaciones, con distintos grados de precisión. Se han excluido de este listado las alusiones a tortugas indeterminadas (ver por ejemplo Jonet, 1981; García-Ramos et al., 2006; Sánchez-Hernández et al., 2007).

Previamente al comienzo de este proyecto doctoral, se habían reconocido miembros de varios linajes de tortugas en niveles mesozoicos ibéricos, que actualmente podemos identificar como *stem* Testudines y como representantes del *crown-group* Testudines, siendo éstos miembros de los dos linajes con representantes actuales, Pan-Pleurodira y Pan-Cryptodira (sensu Joyce et al., 2004).

En afloramientos del Jurásico Superior (Kimmeridgiense y Titónico) de Portugal se citaron varios taxones de quelonios. La mayor diversidad de este grupo se registró en el Kimmeridgiense de la mina de lignito de Guimarota (Leiria). Allí se identificaron fragmentos de placas, escasas placas desarticuladas y algunos elementos apendiculares, que fueron asignados a varios grupos. Bräm (1973) identificó la presencia de Plesiochelyidae, Carettochelyidae? y de un tercer taxón indeterminado. La revisión del material de esa localidad efectuada por Gassner (2000) también permitió reconocer tres morfotipos, en función del patrón ornamental de las placas. Sin embargo, sus atribuciones sistemáticas difirieron de las propuestas por Bräm (1973). Gassner (2000) atribuyó a Pleurosternidae el material que Bräm (1973) había identificado como perteneciente a un posible representante de Carettochelyidae, atribuyó algunos elementos a Platycheilyidae, y consideró que el tercer morfotipo también podría pertenecer a ese linaje. La presencia de, al menos, un representante indeterminado de Platycheilyidae en Guimarota fue también apoyada en otros trabajos, identificándose como cf. *Platycheily* sp. (Broin, 1988) o como aff. *Platycheily* sp. (Lapparent de Broin, 2001). Lapparent de Broin (2001) notificó la presencia de algunos elementos pertenecientes a un taxón indeterminado de aspecto “quelidroide” y apoyó la identificación de un miembro indeterminado de Pleurosternidae. La presencia de material fragmentario asignado a un representante indeterminado de Pleurosternidae fue

también notificada en el área de Porto das Barcas (Lourinhã, Portugal), en niveles probablemente titónicos (Lapparent de Broin, 2001; Scheyer y Anquetin, 2008).

A pesar de que la identificación de miembros de Plesiochelyidae en Guimarota propuesta por Bräm (1973) no fue refrendada en trabajos posteriores, este grupo ha sido identificado en otras áreas de Portugal. Su presencia fue notificada en el siglo XIX, cuando Sauvage (1897-1898) describió el taxón *Plesiochelys choffati* basándose en un caparazón, relativamente completo, procedente del Titónico de Vila Franca do Rosario (Mafra). Se ha propuesto que este ejemplar podría tratarse de un miembro de *Craspedochelys* (Antunes et al., 1988). Un caparazón parcial proveniente del Kimmeridgiense superior de Romão (Alcobaça, Portugal) fue inicialmente asignado al género *Plesiochelys* (ver Antunes et al., 1988), citándose posteriormente como *Craspedochelys cf. jaccardi* (Antunes et al., 1988) o *Craspedochelys* sp. (Lapparent de Broin et al., 1996).

El registro de tortugas en niveles jurásicos españoles es muy limitado. Royo y Gómez (1927a, 1927b) identificó *Pleurosternon portlandicum?* en Benagéber (Valencia), en niveles probablemente situados en el Jurásico Superior. Esta identificación se basó en el estudio de escaso material, correspondiente a placas desarticuladas y fragmentos de éstas. Recientemente se indicó la presencia de Plesiochelyidae indet. en un listado faunístico de los vertebrados hallados en el Kimmeridgiense de Asturias (Ruiz-Omeñaca et al., 2006). Esta identificación no fue justificada ni se indicó cuales eran los ejemplares en los que basaba.

La única determinación de quelonios del Cretácico Inferior de Portugal corresponde a la cita imprecisa de Pleurodira? pre-Chelidae? en Boca do Chapim (Sesimbra) (Broin, 1988). Sin embargo, se han identificado varios taxones en distintos afloramientos del Cretácico Inferior de la Cordillera Ibérica (España). La presencia de miembros de Pan-Pleurodira fue notificada en el Barremiense de Vallipón (Teruel), mediante la asignación de algunas placas aisladas a un miembro indeterminado de Dortokidae (Murelaga Bereikua, 1998). Esta identificación corresponde a la única referencia de un dortókido conocida en el Cretácico Inferior. Murelaga Bereikua (1998) indicó la presencia de otro taxón en Vallipón, identificado como un miembro indeterminado de Pan-Cryptodira de aspecto “quelidroide”, al que atribuyó algunas placas aisladas y mal preservadas. La presencia de posibles representantes de Pan-Pleurodira fue notificada en otras dos localidades, Salas de los Infantes (Burgos) (Jiménez-Fuentes, 1992) y en Uña

(Cuenca) (Krebs, 1995). En Salas de los Infantes, Jiménez-Fuentes (1992) consideró que dos fragmentos de placas podrían pertenecer a un pelomedúsido. En el Barremiense de Uña, se reconoció material fragmentario de varios tipos de tortugas, interpretándose, de manera preliminar, que pudieran pertenecer a miembros de Pelomedusidae, así como de Pleurosternidae y a un quelonio de aspecto “quelidroide” (Krebs, 1995), citándose posteriormente la presencia de aff. *Platycheilus* sp. en ese yacimiento (Lapparent de Broin, 2001). Pleurosternidae fue preliminarmente reconocida en Torremuña (La Rioja) (Viera y Torres, 1996). Royo y Gómez (1927a, 1927b) identificó *Hylaeochelys* aff. *latiscutata* en el Cretácico Inferior de Los Caños (Soria), a partir de escasas placas aisladas.

En contraste con el registro fragmentario de quelonios proveniente de las localidades del Cretácico Inferior anteriormente referidas, se han identificado dos taxones a partir de esqueletos que conservan un relativamente alto porcentaje de sus elementos. Uno de ellos procede del Barremiense de Las Hoyas (Cuenca). Este taxón indeterminado fue citado en varias publicaciones, en las que se propusieron distintas hipótesis sobre su identificación sistemática. Así pues, se identificó como Toxochelyidae indet (Sanz et al., 1988), como un “toxoquelido” relacionado con Chelonioidea (Jiménez-Fuentes, 1995), como un representante basal de Centrocryptodira (Ortega et al., 1999) o como una nueva forma, de aspecto “quelidroide”, que no comparte las autapomorfias que diagnostican a Chelydridae (Lapparent de Broin, 2001). El otro taxón bien preservado proviene de niveles hauterivienses-barremienses de Salas de los Infantes (Burgos). Fue identificado como un nuevo taxón, *Salasemys pulcherrima*, atribuido, de manera preliminar, a Macrobaenidae (Fuentes Vidarte et al., 2003).

Además de la atribución de material a miembros de Pan-Pleurodira y de Pan-Cryptodira, las identificaciones de quelonios realizadas en el registro español permiten constatar la presencia de Solemydidae, linaje actualmente situado fuera del *crown-group* Testudines (ver Joyce et al., 2011). En 1886, Calderón identificó *Helochelys* en el Cretácico Inferior de Santander, género actualmente atribuido a Solemydidae. Sin embargo, Jiménez et al. (1990) revisaron ese material, refutando su asignación a un quelonio. Sánchez Lozano (1894) atribuyó una placa periferal proveniente del Cretácico Inferior de El Bustar (La Rioja) a *Helochelys* sp. Bergounioux (1957) definió el taxón *Trachyaspis turbulensis* a partir de escasas placas de un caparazón. Dicho autor consideró que ese taxón se trataba de un miembro de Trionychidae, asignándose

posteriormente a Dermatemydidae (Jiménez et al., 1990) y más recientemente a Solemydidae (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). En ese último trabajo se indicó que el citado ejemplar no correspondía a un miembro de *Trachyaspis* sino a un género indeterminado. Royo y Gómez (1927a, 1927b) identificó *Tretosternum punctatum* en el Aptiense inferior de Morella (Castellón), localidad donde ha sido notificada la presencia de *Helochelydra* (Ortega et al., 2006). Se ha propuesto que dos fragmentos de placas procedentes del Albiense de Cabezo de las Eras (Teruel) podrían corresponder a *Trachydermochelys* sp. (Canudo et al., 2005b).

Solemydidae fue también identificado en varios yacimientos del Cretácico Superior de España. Se han identificado representantes indeterminados de este grupo en el Campaniense-Maastrichtiense de Korres (Álava) (Pereda-Suberbiola et al., 1999), de Armuña (Segovia) (Jiménez-Fuentes, 1992; Lapparent de Broin & Murelaga, 1999) y de Cirugeda (Teruel) (Canudo et al., 2005a); en el Maastrichtiense de Fontllonga (Lleida) (Murelaga et al., 1998; Lapparent de Broin & Murelaga, 1999); en el Maastrichtiense medio-superior de Quecedo de Valdivielso (Burgos) (Murelaga et al., 2005) y en el Maastrichtiense superior de Arén (Huesca) (Murelaga y Canudo, 2005). *Solemys vermiculata* fue definida en Laño (Burgos) (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999). En la localidad valenciana de Chera se citó la presencia de *Solemys* cf. *vermiculata* (Company, 2004).

En el Santoniense de San Pantaleón de Losa (Burgos), se identificó un representante de la familia Cheloniidae, cf. *Allopleuron* sp. (Bardet et al., 1993).

El registro de Dortokidae es especialmente abundante en el yacimiento de Laño, localidad tipo de *Dortoka vasconica* (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999). En Chera se citó la presencia de *Dortoka* sp. (Company, 2004).

Bothremydidae ha sido identificado en varios yacimientos del Cretácico Superior ibérico. En Portugal se definió *Rosasia soutoi*, taxón al que se atribuyó material bien preservado, que incluye, entre otros elementos, caparzones prácticamente completos, así como un cráneo. Este taxón fue reconocido en el Campaniense-Maastrichtiense de Vilar (Aveiro), Viso (Montemor-o-Velho) y Taveiro (Coimbra) (Carrington da Costa, 1940; Antunes y Broin, 1988). El registro español de Bothremydidae, proveniente de varias localidades, se compone exclusivamente de elementos desarticulados. Se han identificado botremídidos indeterminados en el Maastrichtiense medio-superior de Quecedo de Valdivielso (Burgos) (Murelaga et al., 2005; Berreteaga Escudero, 2006) y

en el Maastrichtiense superior de Arén y Serraduy (Huesca) (Murelaga y Canudo, 2005). En el Cretácico Superior de Korres (Alava) (Pereda-Suberbiola et al., 1999) y en el Maastrichtiense de Fontllonga y de Biscarri (Lleida) (Murelaga et al., 1998) se ha identificado cf. *Polysternon* sp. *Polysternon atlanticum* fue definido en el yacimiento de Laño (Burgos) (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999), identificándose *Polysternon* cf. *atlanticum* en Chera (Valencia) (Company, 2004). Además de estas referencias a *Polysternon*, se ha citado, de manera imprecisa, la posible presencia de *Elochelys* o *Rosasia* en los yacimientos de Armuña (Segovia) y Laño (Burgos) (Jiménez et al., 1990; Jiménez-Fuentes, 1992), habiéndose retomado, en trabajos posteriores, la hipótesis sobre la posible presencia de miembros de *Elochelys* en Laño (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999).

Referencias

- Antunes, M.T. y Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Antunes, M.T., Becquart, D. y Broin, F. de. 1988. Découverte de “*Plesiochelys*”, Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra* 3:179–195.
- Bardet, N., Corral, J.C. y Pereda, J. 1993. Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 8:27–35.
- Bergounioux, F.M. 1957. *Trachyaspis turbulensis* nov. sp. *Estudios Geológicos* 14:279–286.
- Berreteaga Escudero, A. 2006. Estudio estratigráfico, sedimentológico y paleontológico de los yacimientos con fósiles de vertebrados del Cretácico final de la región Vasco-Cantábrica. Tesis Doctoral de la Universidad del País Vasco, 410 pp.
- Bräm, H. 1973. Chelonia from the Upper Jurassic of Guimarota mine (Portugal). Contribuição para o conhecimento da Fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). *Memorias dos Servicos geológicos de Portugal* 22:135–141.

- Broin, F. de, 1988. Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Cretace. *Studia Geologica Salmanticensia*, volumen especial 2 (*Studia Palaeocheloniologica* 2):103–142.
- Calderón, S. 1886. Note sur le terrain wealdien du Nord de l'Espagne. *Bulletin de la Société Géologique de France* 14:405–407.
- Canudo, J.I., Infante, P. y Murelaga, X. 2005a. Primer registro de vertebrados continentales (Dinosaurios y quelonios) en el Maastrichtiense de Teruel (Cirugeda, Aliaga). *Fundamental* 6:57–62.
- Canudo, J.I., Cobos, A., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Sender, L.M. 2005b. Sobre la presencia de dinosaurios ornitópodos en la Formación Escucha (Cretácico Inferior, Albiense): Redescubierto “*Iguanodon*” en Utrillas (Teruel). *Fundamental* 6:51–56.
- Carrington da Costa, J. 1940. Un novo quelónio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 21:105–125.
- Company, J. 2004. Vertebrados continentales del Cretácico superior (Campaniense-Maastrichtiense) de Valencia. Tesis Doctoral de la Universidad de Valencia, 410 pp.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M. y Meijide Fuentes, F. 2003. Nueva tortuga para el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España): *Salasemys pulcherrima* nv. gen. nv. sp. *Studia Geologica Salmanticensia* 39:109–123.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Lires, J. 2006. Atlas del Jurásico de Asturias. Ediciones Nobel, Oviedo, España, 225 pp.
- Gassner, T. 2000. The turtles from the Guimarota mine; pp. 55–58 en Martin T. y Krebs B. (eds.), *Guimarota: A Jurassic Ecosystems*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Jiménez, E., Martín, S., Mulas, E. y Pérez, E. 1990. Yacimientos con quelonios del Cretácico español; pp. 173–176 en Civis Llovera J. y Flores Villarejo J.A. (eds.), *Actas de Paleontología*, Salamanca, España.
- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Ediciones del Museo de Salamanca, España.
- Jiménez-Fuentes, E. 1995. Turtles; pp. 55–56 en Meléndez, N. (ed.), *Las Hoyas, a lacustrine Konservat-Lagerstätte*. Universidad Complutense de Madrid, España.

- Jonet, S. 1981. Contribution à l'étude des Vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomanién de l'Estremadura. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 67:191–300.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78:989–1013.
- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J. y Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.
- Krebs, B. 1995. The Barremian Vertebrate Locality Uña (Province of Cuenca). Material for a comparison with Las Hoyas. *Libro de resúmenes del II International Symposium on Lithographic Limestones*:95–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de la Academie des Sciences de Paris* 323:729–735.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Lapparent de Broin, F. de, Lange-Badré, B. y Dutrieux, M. 1996. Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique Supérieur du Lot (France) et examen du taxon *Plesiochelyidae*. *Revue de Paléobiologie* 15:533–570.
- Murelaga, X. y Canudo, J.I. 2005. Descripción de los restos de quelonios del Maastrichtiense superior de Arén y Serraduy (Huesca). *Geogaceta* 38:51–54.
- Murelaga, X., García Garmilla, F. y Pereda-Suberbiola, X. 2005. Primeros restos de vertebrados del Cretácico superior de Quecedo de Valdivielso (Burgos). *Geogaceta* 37:195–198.
- Murelaga, X., Pereda Suberbiola, X., Astibia, H. y Lapparent de Broin, F. de. 1998. Primeros datos sobre las tortugas del Cretácico superior de Lleida. *Geogaceta* 24:239–242.

- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Ortega, F., Murelaga X., Gasulla, J. M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella; pp.117–118 en Fernández-Martínez, E. (ed.), Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barbadillo, L.J., Buscalioni, A.D., Diéguez, C., Evans, S.E., Fregenal-Martínez, M.A., Fuente, M. de la, Madero, J., Martín-Closas, C., Martínez-Delclòs, X., Meléndez, N., Moratalla, J.J., Pérez-Moreno, B.P., Pinardo-Moya, E., Poyato-Ariza, F.J., Rodríguez-Lazaro, J., Sanchiz, B. y Wenz, S. 1999. El yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca), un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior; pp. 195–216 in Aguirre, E. (ed.), Patrimonio Paleontológico de Castilla-La Mancha, Junta de Comunidades de Castilla- La Mancha, Toledo, España.
- Pereda-Suberbiola, X., Murelaga, X., Baceta, J.I., Corral, J.C., Badiola, A. y Astibia, H. 1999. Nuevos restos fósiles de vertebrados continentales en el Cretácico Superior de Álava (Región Vasco-Cantábrica): sistemática y posición estratigráfica. *Geogaceta* 26:79-82.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Bardet, N., Bermúdez-Rochas, D.D., Canudo, J.I. y Pereda Suberbiola, X. 2006. Restos directos de vertebrados del Jurásico de Asturias; pp. 171–173 en Fernández-Martínez, E. (ed.), Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Sánchez-Hernández, B., Benton, M.J. y Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249:180–215.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.

- Sanz, J.L., Wenz, S., Yébenes, A., Estes, R., Martínez-Delclós, X., Jiménez-Fuentes, E., Diéguez, C., Buscalioni, A.D., Barbadillo, L.J. y Vía, L. 1988. An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain). *Geobios* 21:611–635.
- Sauvage H.E. 1897–1898. Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. *Memorias Comissão do Serviço Geológico de Portugal* 1897–1898:1–46.
- Scheyer, T. M., y Anquetin, J. 2008. Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia* 41:85–96.
- Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.

CAPÍTULO 2: OBJETIVOS

El objetivo general que persigue esta tesis doctoral es identificar y clasificar el registro fósil de las tortugas del Mesozoico ibérico, proponer hipótesis sobre sus relaciones de parentesco e interpretar tanto la sucesión estratigráfica de taxones, como su configuración paleobiogeográfica y los factores paleoambientales que condicionaron su distribución.

De forma general, muchos de estos objetivos se relacionan con el análisis de la diversidad de quelonios en el Mesozoico ibérico que, agrupándolos de forma cronológica resultarían:

Objetivo 1. Identificación y caracterización de los grupos de quelonios registrados en niveles del Jurásico Superior de la Península Ibérica.

Objetivo 2. Identificación y caracterización de los grupos de quelonios registrados en niveles del Cretácico Inferior de la Península Ibérica.

Objetivo 3. Identificación y caracterización de los grupos de quelonios registrados en niveles del Cretácico Superior de la Península Ibérica.

El objetivo general y los que resultan de su distribución cronológica corresponden al desarrollo de varios objetivos específicos.

Objetivo 1.1. Confirmación de la presencia de miembros de Pleurosternidae en el Jurásico Superior de la Península Ibérica, análisis de su diversidad e integración en el contexto europeo.

Hipótesis 1.1. En el Jurásico Superior de la Península Ibérica se identifica un miembro de Pleurosternidae que podría corresponder a *Pleurosternon portlandicum* (Royo y Gómez, 1927a, 1927b), taxón al que actualmente sólo puede ser asignado su holotipo, procedente del Titónico superior de Gran Bretaña.

Objetivo 1.2. Análisis de la variabilidad intraespecífica de la especie tipo de Pleurosternidae, *Pleurosternon bullockii*, con el fin de establecer los límites en la diagnosis de los miembros de este grupo.

Hipótesis 1.2. La variabilidad intraespecífica de los miembros de Pleurosternidae es notablemente más elevada que lo considerado en la actual sistemática del grupo (ver por ejemplo Milner, 2004).

Objetivo 1.3. Estudio sistemático de un nuevo representante de Pleurosternidae del Jurásico Superior de la Península Ibérica.

Hipótesis 1.3. Los pleurosternidos de ornamentación punteada y de pequeño tamaño presentes en el Kimmeridgiense de la Cuenca Lusitánica no corresponden a individuos juveniles de *Pleurosternon*, sino a un nuevo género (Pérez-García et al., 2009).

Objetivo 1.4. Estudio de la biogeografía de los miembros de Paracryptodira periatlánticos jurásicos y cretácicos.

Hipótesis 1.4. Las agrupaciones supragenéricas de miembros de Paracryptodira del Jurásico Superior de Norte América y Europa y los del Cretácico Inferior de Europa presentan distribuciones transatlánticas (Hirayama, 1997; Brinkman et al., 2000).

Objetivo 1.5. Análisis de la diversidad de Plesiochelyidae en el Jurásico Superior de la Cuenca Lusitánica.

Hipótesis 1.5. Aunque se ha identificado Plesiochelyidae en varias Formaciones del Kimmeridgiense y Titónico de la Cuenca Lusitánica, este grupo está representado exclusivamente por el género *Craspedochelys* (Antunes et al., 1988; Lapparent de Broin, 2001).

Objetivo 1.6. Determinación del grupo o grupos de quelonios a los que pertenece el material del Kimmeridgiense de Asturias que no puede ser asignado a Pleurosternidae.

Hipótesis 1.6. Aunque la presencia de miembros de Plesiochelyidae en el Kimmeridgiense de Asturias no ha sido justificada, algunos ejemplares podrían ser asignados a este grupo (Ruiz-Omeñaca et al., 2006)

Objetivo 1.7. Determinación de los quelonios del Titónico de Galve (Teruel).

Hipótesis 1.7. En el Titónico de Galve se identifica al menos un taxón, que difiere de los que se registran en niveles cretácicos de esa localidad (Sánchez-Hernández et al., 2007).

Objetivo 1.8. Análisis de los restos de *Platycheilyidae* del Jurásico Superior de la Península ibérica.

Hipótesis 1.8. La Península Ibérica forma parte del área de distribución de *Platycheilyidae*, estando allí representados dos taxones indeterminados pertenecientes a este grupo (Gassner, 2000).

Objetivo 2.1. Estudio del taxón presente en el yacimiento Barremiense de Las Hoyas (Cuenca).

Hipótesis 2.1. En Las Hoyas está presente un nuevo miembro de Pan-Cryptodira (Ortega et al., 1999; Lapparent de Broin, 2001).

Objetivo 2.2. Confirmación de la presencia de Pan-Pleurodira en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica y análisis de su diversidad.

Hipótesis 2.2. A pesar de que la presencia de Pan-Pleurodira no ha sido confirmada en el Cretácico Inferior de ningún otro país europeo, este grupo está representado en España por pelomedúsidos y dortókidos (Murelaga-Bereikua, 1998; Jiménez Fuentes, 1992).

Objetivo 2.3. Revisión de la diagnosis del taxón británico *Brodiechelys brodiei*, estudio de su variabilidad y análisis de su posición sistemática.

Hipótesis 2.3. *Brodiechelys brodiei* es un miembro de *Plesiochelyidae* o una forma cercanamente emparentada con este nodo (Lapparent de Broin, 2001).

Objetivo 2.4. Confirmación de la presencia de *Hylaeochelys* en el registro ibérico.

Hipótesis 2.4. En el Cretácico Inferior de España es posible identificar un representante de *Hylaeochelys* afín a *Hylaeochelys latiscutata* (Royo y Gómez, 1927a, 1927b).

Objetivo 2.5. Revisión de la validez de *Hylaeochelys menkei*, estudio de la variabilidad de *Hylaeochelys* y análisis de su posición sistemática.

Hipótesis 2.5. El taxón alemán *Hylaeochelys menkei* es la única especie válida de ese género (Karl et al., 2007).

Objetivo 2.6. Confirmación de la presencia de miembros de Trionychoidea en el Cretácico Inferior de Europa.

Hipótesis 2.6. A pesar de las dudas expresadas por algunos autores (Shaffer et al., 1997; Joyce, 2007; Mateus et al., 2009), los taxones del Cretácico Inferior de Europa *Peltochelys duchastelii* y *Sandownia harrisi* son miembros de Trionychoidea (Meylan, 1988; Meylan et al., 2000).

Objetivo 2.7. Identificación y estudio de los quelonios representados en la Formación Arcillas de Morella (Morella, Castellón).

Hipótesis 2.7. La fauna de tortugas del Aptiense inferior de la Formación Arcilla de Morella está integrada por un miembro de Solemydidae y otras tres formas indeterminadas (Ortega et al., 2006).

Objetivo 2.8. Estudio de los quelonios registrados en los niveles del Cretácico Inferior del área de Galve (Teruel) e identificación de los taxones representados.

Hipótesis 2.8. En los afloramientos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel) podrían estar registrados al menos tres taxones de quelonios (Ruiz-Omeñaca et al., 2004; Sánchez-Hernández et al., 2007).

Objetivo 2.9. Descripción de un nuevo taxón procedente de la Formación Camarillas del área de Galve.

Hipótesis 2.9. Uno de los quelonios identificados en el Cretácico Inferior de Galve (Sánchez-Hernández et al., 2007) corresponde a un nuevo miembro de Pan-Cryptodira.

Objetivo 2.10. Análisis de la presencia de los miembros de Solemydidae previamente identificados en el registro del Cretácico Inferior ibérico.

Hipótesis 2.10. El registro de Solemydidae del Cretácico Inferior de la Península Ibérica está integrado por los taxones *Helochelys*, *Trachyaspis turbulensis*, *Tretosternum punctatum*, *Helochelydra* y *Trachydermochelys* (Sánchez Lozano, 1894; Royo y Gómez 1927a, 1927b; Bergounioux, 1957; Canudo et al. 2005; Ortega et al., 2006).

Objetivo 2.11. Análisis de la presencia de Pleurosternidae en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros.

Hipótesis 2.11. Existe registro de Pleurosternidae en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros (Viera y Torres, 1996).

Objetivo 2.12. Estudio del taxón *Salasemys pulcherrima* (Cretácico Inferior, Burgos) y análisis de su posición sistemática.

Hipótesis 2.12. En el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, sector occidental de la Cuenca de Cameros) se identifica el taxón *Salasemys pulcherrima*, no presente en ninguna otra localidad europea (Fuentes Vidarte et al., 2003).

Objetivo 2.13. Estudio sistemático de un caparazón de tortuga proveniente del Hauteriviense-Barremiense de Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes).

Hipótesis 2.13. Existe un representante de Plesiochelyidae procedente del Hauteriviense-Barremiense de la Formación Pinilla de los Moros en Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes, Burgos).

Objetivo 2.14. Estudio de la sustitución de las faunas de tortugas ibéricas en el tránsito Jurásico-Cretácico Inferior.

Hipótesis 2.14. Los grupos de quelonios identificados en los ecosistemas del Jurásico Superior de la Península Ibérica (Pleurosternidae, Platycheilyidae y Plesiochelyidae), están presentes en el registro del Cretácico Inferior de Europa y algunos de ellos (Pleurosternidae, Platycheilyidae) en la Península Ibérica. Estos grupos conviven con representantes de otros clados (Lapparent de Broin, 2001).

Objetivo 3.1. Análisis de la diversidad de quelonios representados en el yacimiento campano-maastrichtiense de Lo Hueco (Cuenca).

Hipótesis 3.1. La colección de tortugas de Lo Hueco está compuesta por elementos asignables a Solemydidae, Dortokidae y Bothremydidae, como ocurre en los yacimientos sincrónicos de Laño (Burgos) y Chera (Valencia) (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999; Company, 2004).

Objetivo 3.2. Estudio sistemático del registro de Pelomedusoides del yacimiento campano-maastrichtiense de Lo Hueco (Cuenca).

Hipótesis 3.2. Dado que todo el material de Bothremydidae del campano-maastrichtiense español identificado, de manera robusta, a nivel genérico, ha sido asignado a *Polysternon* (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999; Company, 2004), el material de este grupo del yacimiento de Lo Hueco pertenece a dicho género.

Objetivo 3.3. Análisis de la presencia de *Elochelys* en el yacimiento campano-maastrichtiense de Laño (Burgos).

Hipótesis 3.3. En el yacimiento de Laño (Burgos) se registra el taxón *Elochelys* (con dudas en Lapparent de Broin y Murelaga, 1999).

Objetivo 3.4. Análisis de la diversidad de Bothremydidae representada en el yacimiento de Lo Hueco.

Hipótesis 3.4. Atendiendo al registro monoespecífico de Bothremydidae en distintos yacimientos del Cretácico Superior europeo (ver Buffetaut et al., 1996; Antunes y Broin, 1988), se considera que el registro de Lo Hueco está constituido por un único taxón (Ortega et al., 2008).

Objetivo 3.5. Análisis de las relaciones de parentesco entre el material atribuido a *Elochelys perfecta* y a “*Elochelys*” *convenarum*.

Hipótesis 3.5. El género *Elochelys* está constituido por dos especies, *Elochelys perfecta* y *Elochelys convenarum* (Laurent et al., 2002).

Objetivo 3.6. Análisis de la distribución cronoestratigráfica de los representantes de Pelomedusoides mesozoicos europeos.

Hipótesis 3.6. El primer registro del grupo de origen africano Pelomedusoides en Europa se produce en el Santoniense (Rabi et al., en prensa).

Objetivo 3.7. Análisis de los Solemydidae del Cenomaniense español.

Hipótesis 3.7. Como ocurre en afloramientos cenomanienses de Francia (Vullo et al., 2010), en el Cenomaniense de Algora (Guadalajara) se identifican miembros de

Solemydidae que representan taxones diferentes tanto a los identificados en el Cretácico Inferior como en los niveles campano-maastrichtienses.

Objetivo 3.8. Revisión de la anatomía y forma de vida de *Dortoka vasconica*.

Hipótesis 3.8. *Dortoka vasconica* es una tortuga anfibia, siendo su modo de vida similar al de la actual *Pelomedusa* (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999).

Objetivo 3.9. Estudio de la sustitución de las faunas de tortugas ibéricas en el tránsito Cretácico Inferior-Cretácico Superior.

Hipótesis 3.9. Los grupos de quelonios continentales identificados en el Cretácico Superior de la Península Ibérica (Pelomedusoides, Dortokidae y Solemydidae) estaban ya presentes en el Cretácico Inferior de esta región, donde convivían con otros miembros de Pan-Cryptodira (Sánchez Lozano, 1894; Royo y Gómez, 1927a, 1927b; Bergounioux, 1957; Jiménez-Fuentes, 1992; Viera y Torres, 1996; Murelaga Bereikua, 1998; Ortega et al., 1999; Lapparent de Broin, 2001; Canudo et al., 2005; Ortega et al., 2006).

Objetivo 4. A pesar de que actualmente no se identifica registro de quelonios paleocenos ibéricos, se ha estudiado material de este grupo de reptiles procedentes de otras regiones de Europa Occidental, con el fin de analizar la repercusión de la crisis de diversidad finicretácica en los grupos de quelonios continentales europeos. De esta manera, se profundiza en algunas cuestiones que podrían justificar la existencia de grupos de tortugas en el Cenozoico de Europa lejanamente emparentados con los reconocidos en el Mesozoico de este continente.

Objetivo 4.1. Análisis biogeográfico de los grupos de quelonios identificados en el Paleoceno de Europa.

Hipótesis 4.1. Debido a que los miembros de Trionychinae llegan a Europa desde Norte América (Danilov, 2008), los otros grupos de quelonios identificados en el Paleoceno de Europa también proceden de ese continente.

Objetivo 4.2. Análisis de la presencia de *Compsemys* en el Paleoceno de Europa.

Hipótesis 4.2. El taxón norteamericano *Compsemys* está presente en el Thanetiense de Europa (Broin, 1977).

Referencias

- Antunes, M.T. y Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Antunes, M.T., Becquart, D. y Broin, F. de. 1988. Découverte de “*Plesiochelys*”, Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra* 3:179–195
- Bergounioux, F.M. 1957. *Trachyaspis turbulensis* nov. sp. *Estudios Geológicos* 14:279–286.
- Brinkman, D.B., Stadtman, K. y Smith, D. 2000. New material of *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:269–274.
- Broin, F. de. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* C38:1–366.
- Buffetaut, E., Costa, G., Le Loeuff, J., Martin, M., Rage, J.C., Valentin, X. y Tong, H. 1996. An Early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1:1–16.
- Canudo, J.I., Cobos, A., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Sender, L.M. 2005. Sobre la presencia de dinosaurios ornitópodos en la Formación Escucha (Cretácico Inferior, Albiense): Redescubierto “*Iguanodon*” en Utrillas (Teruel). *Fundamental* 6:51–56.
- Company, J. 2004. Vertebrados continentales del Cretácico superior (Campaniense-Maastrichtiense) de Valencia. Tesis Doctoral de la Universidad de Valencia, 410 pp.
- Danilov, I. 2008. An overview of fossil non-marine turtles of Europe; pp. 184–187 en Corti, C. (ed.), *Herpetologia Sardiniae*. Societas Herpetologica Italica/Edizioni Belvedere, Latina, ‘le scienze’ 8.

- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M. y Meijide Fuentes, F. 2003. Nueva tortuga para el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España): *Salasemys pulcherrima* nv. gen. nv. sp. *Studia Geologica Salmanticensia* 39:109–123.
- Gassner, T. 2000. The turtles from the Guimarota mine; pp. 55–58 en Martin T. y Krebs B. (eds.), *Guimarota: A Jurassic Ecosystems*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Hirayama, R. 1997. Paleobiogeography of Cretaceous land turtles and the origin of “modern” cryptodires. *Journal of Vertebrate Paleontology*, supplement to number 3, 17:52A.
- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Ediciones del Museo de Salamanca, España.
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.
- Karl, H.-V., Staesche, U., Tichy, G., Lehmann, J. y Peitz., S. 2007. Systematik der schildkröten (Anapsida: Chelonii) aus Oberjura und Unterkreide von Nordwestdeutschland. *Geologisches Jahrbuch* 98:5–89.
- Krebs, B. 1995. The Barremian Vertebrate Locality Uña (Province of Cuenca). Material for a comparison with Las Hoyas. *Libro de resúmenes del II International Symposium on Lithographic Limestones*:95–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de la Academie des Sciences de Paris* 323:729–735.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Laurent, Y., Tong, H. y Claude, J. 2002. New side-necked turtle (Pleurodira: Bothremydidae) from the Upper Maastrichtian of the Petites-Pyrénées (Haute-Garonne, France). *Cretaceous Research* 23:465–471.

- Mateus, O., Jacobs, L., Polcyn, M., Schulp, A.S., Vineyard, D., Buta Neto, A. y Telles Antunes, M. 2009. The oldest African eucryptodiran turtle from the Cretaceous of Angola. *Acta Palaeontologica Polonica* 54:581–588.
- Meylan, P.A. 1988. *Peltochelys* Dollo and the relationships among the genera of the Carettochelyidae (Testudines: Reptilia). *Herpetologica* 44:440–450.
- Meylan, P.A., Moody, R.T.J., Walker, C.A. y Chapman, S.D. 2000. *Sandownia harrisi*, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the Early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:522–532.
- Milner, A.R. 2004. The turtles of the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Palaeontology* 47:1441–1467.
- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Ortega, F., Murelaga X., Gasulla, J. M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga Helochelydra (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella; pp.117–118 en Fernández-Martínez, E. (ed.), Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barbadillo, L.J., Buscalioni, A.D., Diéguez, C., Evans, S.E., Fregenal-Martínez, M.A., Fuente, M. de la, Madero, J., Martín-Closas, C., Martínez-Delclòs, X., Meléndez, N., Moratalla, J.J., Pérez-Moreno, B.P., Pinarido-Moya, E., Poyato-Ariza, F.J., Rodríguez-Lazaro, J., Sanchiz, B. y Wenz, S. 1999. El yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca), un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior; pp. 195–216 in Aguirre, E. (ed.), Patrimonio Paleontológico de Castilla-La Mancha, Junta de Comunidades de Castilla- La Mancha, Toledo, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Escaso, F., García-Oliva, M. y Marcos Fernández, F. 2008. El yacimiento de macrovertebrados fósiles del Cretácico Superior de “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8:331–344.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Escaso, F. 2009. A small pleurosternid turtle from the Upper Jurassic of Santa Rita (Torres Vedras, Portugal): Juvenile or new form?; p. 56 en Schwarz-Wings, D., Wings, O. y Sattler, F. (eds.), Abstract Volume of the 7th

- Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Berlín, Alemania.
- Rabi, M., Tong, H. y Botfalvai, G. En prensa. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine*.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J.L., Cuenca-Bescós, G. y Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos* 60:179–202.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Bardet, N., Bermúdez-Rochas, D.D., Canudo, J.I. y Pereda Suberbiola, X. 2006. Restos directos de vertebrados del Jurásico de Asturias; pp. 171–173 en Fernández-Martínez, E. (ed.), *Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Sánchez-Hernández, B., Benton, M.J. y Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249:180–215.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.
- Shaffer, H.B., Meylan, P.A. y McKnight, M. 1997. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological and combined approaches. *Systematic Biology* 46:235–268.
- Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.
- Vullo, R., Lapparent de Broin, F. de, Néraudeau, D. y Durrieu, N. 2010. Turtles from the Early Cenomanian paralic deposits (Late Cretaceous) of Charentes, France. *Oryctos* 9:37–48.

CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. MATERIALES

Además del análisis de la información bibliográfica disponible, la revisión crítica del registro Mesozoico ibérico previamente descrito, así como la de algunos taxones europeos, ha requerido del estudio directo de los ejemplares citados por otros autores, depositados en diversas instituciones. Estos ejemplares incluyen varios holotipos. Por otra parte, se han estudiado centenares de especímenes mesozoicos inéditos europeos y, especialmente, ibéricos. Éstos corresponden tanto a ejemplares hallados con anterioridad al comienzo de esta tesis doctoral como a material de tortugas recolectado en recientes campañas de excavación. Para poder cumplir con los objetivos propuestos, también se ha requerido consultar colecciones de tortugas cenozoicas y actuales, acudiendo para ello a varias instituciones. Algunos investigadores, como es el caso de, entre otros, los doctores France de Lapparent de Broin, Emiliano Jiménez Fuentes, Haiyan Tong, Jérémy Anquetin y Torsten M. Scheyer, facilitaron documentación fotográfica detallada de ejemplares tanto fósiles como actuales.

Debido a que esta tesis analiza exclusivamente los restos directos de quelonios, no se tiene en cuenta el registro correspondiente a huellas y huevos que pueden ser asignados a este grupo.

Las principales colecciones paleontológicas analizadas para el estudio de los ejemplares de quelonios del Jurásico Superior ibérico corresponden a: Associação Leonel Trindade-Sociedade de História Natural, Torres Vedras, Portugal (ALTSHN); Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel, Teruel, España (CPT); Museu Geológico do Laboratório Nacional de Energia e Geologia, Lisboa, Portugal (MG LNEG); Museo Paleontológico de Galve, Teruel, España (MPG) y Museo del Jurásico de Asturias, Asturias, España (MUJA). Además, otras colecciones poseen algunos ejemplares ibéricos de ese lapso temporal, que han sido analizados. Entre estas se encuentran: Museu da Comunidade Concelhia da Batalha, Leiria, Portugal (MCCB); Sala de las Tortugas de la Universidad de Salamanca, Salamanca, España (STUS) y Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia (MNHN). Las principales colecciones paleontológicas analizadas para el estudio de los ejemplares de quelonios del Cretácico Inferior ibérico corresponden a: Centro de Interpretación Paleontológico de La Rioja,

Enciso, La Rioja, España (ICIPLR); Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha, Cuenca, España (MCCM); Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Burgos, España (MDS); MPG y material procedente del seguimiento paleontológico en la Mina del Mas de la Parreta (Morella), cuyo depósito se realiza en el Museo de la Valltorta (Castellón, España). También se han analizado ejemplares depositados en: CPT; MG LNEG; Museo Geominero, IGME (Instituto Geológico y Minero de España), Madrid, España (MGM); Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España (MNCN); MNHN; Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, España (UNIZAR) y STUS. Las principales colecciones paleontológicas analizadas para el estudio de los ejemplares de quelonios del Cretácico Superior ibéricos corresponden a: MCCM; Museo de Ciencias Naturales de Álava, Álava, España (MCNA); STUS y Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España (UPUAM). Además, se han analizado ejemplares correspondientes a las colecciones de paleontología de otras instituciones tales como: Institut Català de Paleontologia, Sabadell, España (IPS); MDS; MGM; Museo de Geología de la Universidad de Valencia, Valencia, España (MGUV); MNCN; MPZ y Departamento de Geología de la Universidad de Alcalá de Henares, Madrid, España (UAH). También se ha analizado material proveniente de afloramientos cenozoicos ibéricos, así como el de quelonios actuales, depositados en las citadas instituciones.

El estudio del material ibérico se ha complementado con el de algunos quelonios fósiles y esqueletos actuales de tortugas Europeas y de otros continentes, depositados en varias instituciones: Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence, Aix-en-Provence, Francia (AIX); Sedgwick Museum, Department of Geology, University of Cambridge, Gran Bretaña (CAMSM); Dorset County Museum, Dorchester, Gran Bretaña (DORCM); Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruselles, Bélgica (IRSNB); Isle of Wight County Museum Service, Sandown, Gran Bretaña (IWCMS); Los Angeles County Museum, Los Ángeles, California, Estados Unidos (LACM); Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille, Marseille, Francia (MHNM); MNHN; Natural History Museum, Londres, Gran Bretaña (NHMUK); Oxford University Museum, Gran Bretaña (OXFUM); Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, Canada (TMP) y University Museum of Zoology, University of Cambridge, Cambridge, Gran Bretaña (UMZC).

3.2. MÉTODOS

Para cumplir con los objetivos propuestos es fundamental establecer la morfología y variabilidad morfológica de los elementos óseos de los taxones de tortugas representados en el Mesozoico ibérico. Para ello se ha analizado el mayor número posible de ejemplares de cada taxón, intentado determinar la variabilidad intraespecífica a la que pudieran estar sometidos algunos caracteres. El estudio detallado de los elementos óseos, así como el correspondiente a los límites entre los escudos córneos, y el conocimiento sobre su variabilidad, permiten replantear las diagnósicos de algunos taxones previamente descritos y describir nuevas formas.

Se han analizado taxones de otras regiones europeas y de otros continentes, tanto mesozoicos, como cenozoicos y actuales, para identificar, definir y comparar los caracteres más relevantes de cada grupo que puedan contribuir a los estudios sistemáticos, paleoecológicos o de distribuciones geográficas y temporales.

Los análisis filogenéticos realizados se han basado en diferentes bases de información dependiendo de los objetivos concretos perseguidos. Algunos de estos análisis se basan en matrices de datos previamente propuestas por otros autores, en las que se abarcaba un amplio espectro de la diversidad de quelonios actuales y fósiles, como las propuestas por Gaffney et al. (2007), Joyce (2007) y la modificación de esta propuesta por Sterli y de la Fuente (2011). Ocasionalmente, se han empleado versiones reducidas de esas matrices de datos enfocadas en la resolución de conflictos dentro de grupos concretos, y habiéndose enmendado la codificación de caracteres para algunos taxones (por ejemplo, para *Pleurosternon bullockii*, *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Peltochelys duchastelii*) o incluido tanto taxones no tenidos en cuenta en esos trabajos (por ejemplo *Chitracephalus dumonii*, *Brodiechelys brodiei*, *Hylaeochelys belli*, *Tholemys passmorei*, *Plesiochelys planiceps*, *Compsemys victa*) como nuevas formas (por ejemplo *Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae*, *Larachelus morla*, *Selenemys lusitanica*, *Berruchelus russelli*).

Además, se han empleado otras matrices de caracteres basadas en las propuestas por autores como Gaffney et al. (2006) o Lyson and Joyce (2011), que trataban de establecer las relaciones de parentesco entre grupos más exclusivos, como Bothremyidae o Paracryptodira. Como en los casos anteriores, se ha modificado la codificación de algunos caracteres para algunos taxones procesados (por ejemplo para

Elochelys perfecta, “*Elochelys*” *convenarum* y *Compsemys victa*), codificado taxones no empleados previamente en estos análisis, siendo algunos de ellos nuevas formas (por ejemplo *Selenemys lusitanica* y *Berruchelus russelli*), suprimido algunos taxones ajenos a la problemática analizada, e incluido nuevos estados para algunos caracteres.

Generalmente en estos análisis filogenéticos se consideran todos los caracteres empleados desordenados y de igual peso, aunque en algunos trabajos se han ordenado siguiendo las recomendaciones indicadas en las matrices originales en las que se basan estos análisis (ver por ejemplo Pérez-García, aceptado a). La obtención de árboles filogenéticos de máxima parsimonia se ha realizado más frecuentemente con la versión 1.0 del programa TNT (Goloboff, et al., 2008), si bien algunos de los análisis también se han procesado mediante la versión 4.0b10 de PAUP (Swofford, 2003) (ver por ejemplo Pérez-García et al., en prensa), obteniéndose los mismos resultados.

La determinación de los taxones presentes en el Mesozoico de la Península Ibérica permite su comparación con el registro de otras regiones y, por tanto, realizar consideraciones de carácter biogeográfico y bioestratigráfico. Además, se analiza la sucesión de taxones a lo largo de los distintos lapsos temporales analizados (Jurásico Superior, Cretácico Inferior y Cretácico Superior), y la posible continuidad de los grupos mesozoicos en el Paleoceno europeo.

En ocasiones se han realizado análisis histológicos de algunas muestras concretas.

Para el análisis microestructural de algunos taxones, como es el caso de *Dortoka vasconica*, se han realizado preparaciones histológicas de varias placas diferentes del espaldar y plastrón, seccionadas horizontal, longitudinal y transversalmente. Las láminas delgadas obtenidas se han analizado mediante el uso de un microscopio LEICA DM 2500 M, al que se le ha acoplado una cámara digital LEICA DFC420 C. Las preparaciones histológicas también han permitido realizar análisis de compacidad, tales como los propuestos por Girondot y Laurin (2003) y Canoville y Laurin (2010).

Salvo en los trabajos donde se indica explícitamente, la terminología anatómica para los elementos craneales está basada en el trabajo de Gaffney (1972), mientras que la de las placas y escudos que constituyen el caparazón se basa en la propuesta por Zangerl (1969). La nomenclatura filogenética empleada se basa en la propuesta por Joyce et al. (2004), complementándose esta con la sugerida por Gaffney et al. (2006) en los trabajos en los que se analizan miembros de Bothremyidae. Recientes sugerencias en la denominación de algunos de los nodos empleados se han incorporado en algunos

trabajos que constituyen esta tesis, redactados tras la proposición de éstas, como es el caso del empleo de los términos Pan-Cryptodira y Pan-Pleurodira (Joyce et al., en prensa) en lugar de los términos Pancryptodira y Panpleurodira, previamente sugeridos por Joyce et al. (2004). De la misma forma, el mayor conocimiento sobre algunos grupos de quelonios, debido a la revisión de los mismos o al hallazgo de nuevos ejemplares que aumenten su disponibilidad de caracteres, ha hecho que la posición filogenética de algunos taxones en los últimos trabajos publicados no sea la misma que en los primeros que integran esta tesis. En este sentido, podemos destacar el reciente hallazgo de material craneal de Solemydidae, que ha permitido modificar su posición desde un grupo basal de Pan-Cryptodira (Danilov, 2008) hasta un linaje que no forma parte del *crown-group* Testudines (Joyce et al., 2011); la refutación de *Compsemys victa* como un miembro de Pleurosternidae (Lyson y Joyce, 2011); el hallazgo de miembros de Foxemydina en el Santoniense de Europa (Rabi et al., en prensa); la asignación de los tradicionales miembros de “Sinemydidae” y “Macrobaenidae” a Cryptodira (Sterli y de la Fuente, 2011; Pérez-García, en prensa); o la consideración de Eucryptodira como un grupo no natural (Sterli y de la Fuente, 2011; Pérez-García, 2012).

Referencias

- Canoville, A. y Laurin, M. 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. *Biological Journal of the Linnean Society* 100:384–406.
- Danilov, I.G. 2008. An overview of fossil non-marine turtles of Europe; pp. 184–187 en *Herpetologia Sardiniae*, VII Congresso Nazionale, Societas Herpetologica Italica, Italia.
- Gaffney, E.S. 1972. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates* 2486: 1–33.
- Gaffney E.S., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Vacca, R. y Kool, L. 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates* 3599:1–35.
- Gaffney, E.S., Tong, H. y Meylan, P.A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300:1–700.

- Girondot, M. y Laurin, M. 2003. Bone profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:458–461.
- Goloboff, P., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:1–13.
- Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.
- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J. y Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78:989–1013.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Claude, J., Danilov, I. G., de França, M.A.G., Iverson, J.B., Kear, B., Lyson, T.R. y Sterli, J. En prensa. Phylonyms: A companion to the PhyloCode. Submitted Names: Testudinata, Testudines, Pan-Testudines, Pleurodira, Pan-Pleurodira, Cryptodira, Pan-Cryptodira.
- Lyson, T.R. y Joyce, W.G. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *Journal of Paleontology* 85:789–801.
- Pérez-García, A. Aceptado. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. En prensa. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A. 2012. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Rabi, M., Tong, H. y Botfalvai, G. En prensa. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine*.

- Sterli, J. y Fuente, M.S. de la. 2011. A new turtle from the la Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54:63–78.
- Swofford, D.L., 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4 beta 10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. In: Bellairs, A. d'A. and Parsons, T.S. (Eds.), *The Biology of the Reptilia* 1, 311-339. Academic Press, London and New York.

SEGUNDA PARTE

CAPÍTULO 4: JURÁSICO SUPERIOR

4.1. INTRODUCCIÓN

La presencia de quelonios en afloramientos del Jurásico Superior de la Península Ibérica es conocida desde el siglo XIX (ver Ezquerro del Bayo, 1853; Calderón, 1876; Sauvage, 1897-1898). De hecho, el registro de tortugas es relativamente abundante en algunas formaciones tanto jurásicas portuguesas como españolas, como es el caso de las formaciones Alcobaça y Lourinhã (Kimmeridgiense-Titónico) y de la Formación Freixial (Titónico), en la Cuenca Lusitánica (Sauvage, 1897-1898; Bräm, 1973; Antunes et al., 1988; Gassner, 2000; Pérez-García et al., 2008, 2010a; Pérez-García y Ortega, 2011; Ortega et al., 2009); de las formaciones Tereñes y Lastres (Kimmeridgiense), en la Cuenca de Gijón-Villaviciosa (García-Ramos et al., 2002, 2006; Pérez-García et al., 2010b); o en algunas áreas turolenses de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) (Pérez-García y Murelaga, 2010; Pérez-García et al., 2010c). A pesar de la relativa abundancia de ejemplares hallados, y de que ha transcurrido más de un siglo desde sus primeros estudios, la información publicada sobre los quelonios jurásicos ibéricos ha sido muy limitada en comparación con la de otros países europeos tales como Gran Bretaña, Alemania o Suiza.

La revisión de los ejemplares previamente citados, así como el estudio de nuevo material, han permitido reconocer a Pleurosternidae y Plesiochelyidae como dos grupos bien representados en el registro del Jurásico Superior ibérico, estando ambos integrados por más de un taxón.

El material peninsular previamente atribuido al grupo de tortugas dulceacuícolas Pleurosternidae se basaba en fragmentos de placas que carecían de suficientes caracteres para ser identificados a nivel genérico, por lo que, a excepción de la identificación de *Pleurosternon portlandicum?* en Benagéber (Royo y Gómez, 1927a, 1927b), el resto de elementos atribuidos a este grupo fueron identificados como taxones indeterminados (Viera y Torres, 1996; Gassner, 2000; Scheyer y Anquetin, 2008). Sin embargo, recientemente se ha hallado material bien preservado, correspondiente a un caparazón proveniente de Santa Rita (Torres Vedras), así como a un caparazón fragmentario y

varios elementos desarticulados procedentes de Peralta (Lourinhã), recogidos en niveles del Kimmeridgiense superior de la Cuenca Lusitánica. El estudio de estos ejemplares ha permitido definir un nuevo taxón, *Selenemys lusitanica* (ver capítulo 4.2), confirmándose la presencia, hasta ahora no justificada, de representantes de Pleurosternidae en la Península Ibérica (Pérez-García y Ortega, 2011). Teniendo en cuenta la consideración del taxón del Oxfordiense británico *Protochelys* como *nomen dubium* (Anquetin y Claude, 2008), *Selenemys lusitanica* es el único género de Pleurosternidae identificado en el registro europeo previo al Titónico superior.

Para poder diagnosticar de manera precisa a *Selenemys lusitanica*, se ha analizado el rango de variabilidad al que pueden estar sometidos varios caracteres del caparazón de otros taxones de Pleurosternidae. Esto se ha realizado mediante la revisión de más de una veintena de caparazones relativamente completos, así como de abundantes caparazones parciales de la especie tipo de *Pleurosternon*, *Pleurosternon bullockii*, provenientes del Cretácico Inferior de Swanage (Dorset, Gran Bretaña), depositados en varias instituciones británicas. Aunque el estudio detallado de la variabilidad del mismo está aún en proceso, algunos resultados han sido ya publicados (Pérez-García y Ortega, 2011; Pérez-García, aceptado), observándose que diversidad morfológica de este taxón es relativamente elevada.

El material del Jurásico Superior americano tradicionalmente atribuido a Pleurosternidae es abundante, conociéndose de manera detallada los caparazones de *Dinochelys whitei* y de *Glyptops plicatulus* (ver Gaffney, 1979). Previamente al hallazgo de *Selenemys lusitanica* se había propuesto que *Desmemys bertelsmanni*, un taxón del Cretácico Inferior de Gronau (Alemania) identificado mediante un único ejemplar, juvenil, se trataba de un género que estaba cercanamente emparentado con *Dinochelys whitei* y que *Pleurosternon bullockii* lo estaba con *Glyptops plicatulus* (Brinkman et al., 2000). Esta hipótesis sugería la presencia de relaciones biogeográficas estrechas entre la fauna de tortugas del Jurásico Superior de Norte América y la del Cretácico Inferior de Europa (Hirayama, 1997; Brinkman et al., 2000). Sin embargo, la revisión de varios de los taxones implicados, la comparación entre los mismos y el desarrollo de análisis cladísticos, han permitido refutar esta hipótesis y proponer que *Selenemys lusitanica* se trataba de un taxón más cercanamente emparentado con los pleurosternidos del Cretácico Inferior de Europa, como es el caso de *Pleurosternon bullockii*, que con los taxones americanos sincrónicos *Dinochelys whitei* y *Glyptops*

plicatulus. Por tanto, se ha interpretado un patrón de distribución vicariante a ambos márgenes del Atlántico norte durante el Jurásico Superior. Esta distribución contrasta con la que presentan otros grupos de vertebrados, especialmente algunos taxones de dinosaurios, tales como *Allosaurus* y *Stegosaurus* (Pérez-Moreno et al., 1999; Escaso et al., 2007).

Actualmente se identifica la presencia de *Selenemys* en otros afloramientos del Jurásico Superior de Portugal, siendo el material que puede ser atribuible a este taxón relativamente abundante. Sin embargo, en algunas de estas localidades, como es el caso de su localidad tipo (Santa Rita), está presente un segundo taxón de Pleurosternidae, del que difiere, entre otros caracteres, por su patrón ornamental. La revisión del material de tortugas del Kimmeridgiense de Guimarães, incluyendo los ejemplares analizados por Gassner (2000), también permite identificar la presencia de dos miembros de Pleurosternidae, siendo compatible la ornamentación de cada uno de ellos, punteada y vermiculada, con la de estos dos taxones. En la otra localidad portuguesa donde se había notificado la probable presencia de placas de Pleurosternidae (Scheyer y Anquetin, 2008), Porto das Barcas (Lourinhã), también es posible reconocer dos tipos de ornamentación, compatible con los de esos taxones. Por lo tanto, actualmente podemos afirmar que el registro del Jurásico Superior de Portugal se compone de, al menos, dos taxones de Pleurosternidae, siendo uno de ellos *Selenemys lusitanica* y el otro un nuevo representante aún no definido (Pérez-García y Ortega, 2011).

El análisis preliminar del material de quelonios del Kimmeridgiense superior de Asturias ha permitido identificar la presencia de miembros de Pleurosternidae. El material asignado a este grupo ha sido hallado en la Formación Tereñes. Allí identificamos dos taxones indeterminados, cuyos patrones ornamentales son compatibles con los observados en el material portugués (Pérez-García et al., 2010b). Las placas atribuidas por Royo y Gómez (1927a, 1927b) a *Pleurosternon portlandicum?*, procedentes de Benageber (Valencia), probablemente de la Formación Villar del Arzobispo, están actualmente en paradero desconocido (Pérez-García, 2009). Para su determinación, Royo y Gómez (1927a, 1927b) se basó en su patrón ornamental. Debido a que éste es similar en *Selenemys* y *Pleurosternon*, y dado que el área de distribución confirmada de *Pleurosternon* no incluye Europa suroccidental (Pérez-García y Ortega, 2011), se opta aquí por su identificación como Pleurosternidae indet., no descartándose su asignación a *Selenemys*.

El estudio de material de tortugas del Jurásico Superior de la Península Ibérica ha permitido asignar numerosos ejemplares españoles y portugueses al grupo de quelonios litorales Plesiochelyidae (ver Pérez-García y Murelaga, 2010; Pérez-García et al., 2010a, 2010b). Se identifican como pertenecientes a Plesiochelyidae varios cráneos que preservan porcentajes diferentes de sus elementos, estando algunos de ellos prácticamente completos, así como más de una decena de caparazones relativamente completos y más de un centenar de elementos desarticulados o fragmentos de caparazones. Debido a que el material craneal, así como varios de los caparazones que pueden aportar mayor información, están actualmente en fase de preparación, este grupo no ha sido, por el momento, analizado en detalle. Sin embargo, algunas ideas sobre la diversidad representada pueden ser anticipadas. Ésta es considerablemente superior a la previamente conocida, que proponía la presencia exclusiva del taxón *Craspedochelys*, identificado en afloramientos kimmeridgienses y titónicos portugueses (Antunes et al., 1988; Lapparent de Broin, 2001).

El estudio preliminar de un caparazón incompleto, articulado y ligeramente deformado procedente de la Formación Freixial (Titónico), en Ulsa (Torres Vedras, Portugal), ha permitido confirmar la presencia de un taxón con morfología del caparazón oval alargada y carente de quillas. Estos caracteres no permiten su atribución a *Craspedochelys* pero son compatibles con *Plesiochelys* (Pérez-García et al., 2008). De hecho, el estudio de abundante material desarticulado proveniente de varios afloramientos del Concelho de Torres Vedras ha permitido reconocer la abundancia de material asignable a dos morfotipos de quelonios Plesiochelyidae carentes de quilla (Pérez-García et al., 2010a). Además, en esa zona se ha hallado un fragmento de espaldar que se determina como un miembro de Plesiochelyidae con una marcada quilla sagital, como ocurre en los representantes de *Tropidemys*, taxón identificado en Suiza, Alemania y Francia, o del mal conocido taxón británico *Pelobatochelys*, pero no pudiendo ser asignado a ninguno de ellos. El estudio de material proveniente de afloramientos kimmeridgienses y titónicos de otras localidades de la Cuenca Lusitánica permite confirmar la presencia de más de un taxón.

El registro español está también compuesto por varios taxones. En los municipios asturianos de Colunga, Villaviciosa y Ribadesella se identifica una abundante colección de restos de Plesiochelyidae, procedentes tanto del Miembro superior de la Formación Tereñes, como de la Formación Lastres (Kimmeridgiense). En función de sus

caparazones, se han reconocido dos morfotipos que pudieran pertenecer a dos taxones o representar variabilidad intraespecífica (Pérez-García et al., 2010b). Ninguno de ellos presenta quilla sagital. En algunos afloramientos titónicos de Teruel, especialmente en el área de Galve, también se ha identificado material de este grupo de tortugas (Pérez-García y Murelaga, 2010; Pérez-García et al., 2010c). Allí se registra la presencia de, al menos, dos taxones. Uno de ellos posee una quilla sagital, pero es probable que pertenezca a un taxón diferente al taxón con quilla identificado en el registro portugués. Debido a la escasa disponibilidad de material del taxón o taxones carentes de quilla presente en Teruel, y a que el estudio de los miembros de Plesiochelyidae de otras áreas de la Península Ibérica está en una fase aún preliminar, no es posible conocer, a día de hoy, si existen taxones comunes en estas regiones.

El registro de Pan-Pleurodira europeo previo al Cretácico Superior es muy escaso, comparado con el de los miembros de Pan-Cryptodira. Ese registro no incluye material craneal, por lo que su información es limitada. Uno de los grupos reconocidos es Platychelyidae, del que se ha identificado un único representante, *Platychelys oberndorferi*. Este taxón ha sido reconocido en Kelheim (Alemania) y Solothurn (Suiza), en el Kimmeridgiense superior y Titónico inferior (Lapparent de Broin, 2001). Sin embargo, se ha propuesto que Platychelyidae podría estar registrado en Guimarota. Se ha indicado que en este yacimiento podrían estar presentes uno (Lapparent de Broin, 2001) o dos taxones indeterminados de este grupo (Gassner, 2000). La revisión del material fragmentario de esta localidad nos permite apoyar la presencia de este grupo (Pérez-García et al., 2012). No obstante consideramos que no hay evidencias disponibles que sustenten la hipótesis sobre la presencia de más de una especie de Platychelyidae. Además de la presencia de dos representantes de Pleurosternidae y un probable miembro de Platychelyidae, se identifica en Guimarota un cuarto taxón. Las placas de este taxón están decoradas mediante un patrón irregular y se identifican fontanellas tanto en su espaldar como en su plastrón. Por tanto, esta forma pudiera tratarse de la determinada por Lapparent de Broin (2001) como de aspecto “quelidroide”, pero que, debido a su escasa disponibilidad de caracteres, se atribuye a un taxón indeterminado.

Recientemente se ha definido un nuevo taxón procedente del Oxfordiense de la Sierra de Cazorla (Jaén, España) (Slater et al., 2011). Este taxón, *Hispaniachelys prebetica*, ha sido identificado como un miembro de Testudines indeterminado. A falta de una

revisión detallada del mismo, que implica la necesidad de la enmienda de su diagnosis, consideramos que podría tratarse de una forma estrechamente relacionada con los miembros de Plesiochelyidae o, incluso, ser un miembro de este grupo.

Referencias

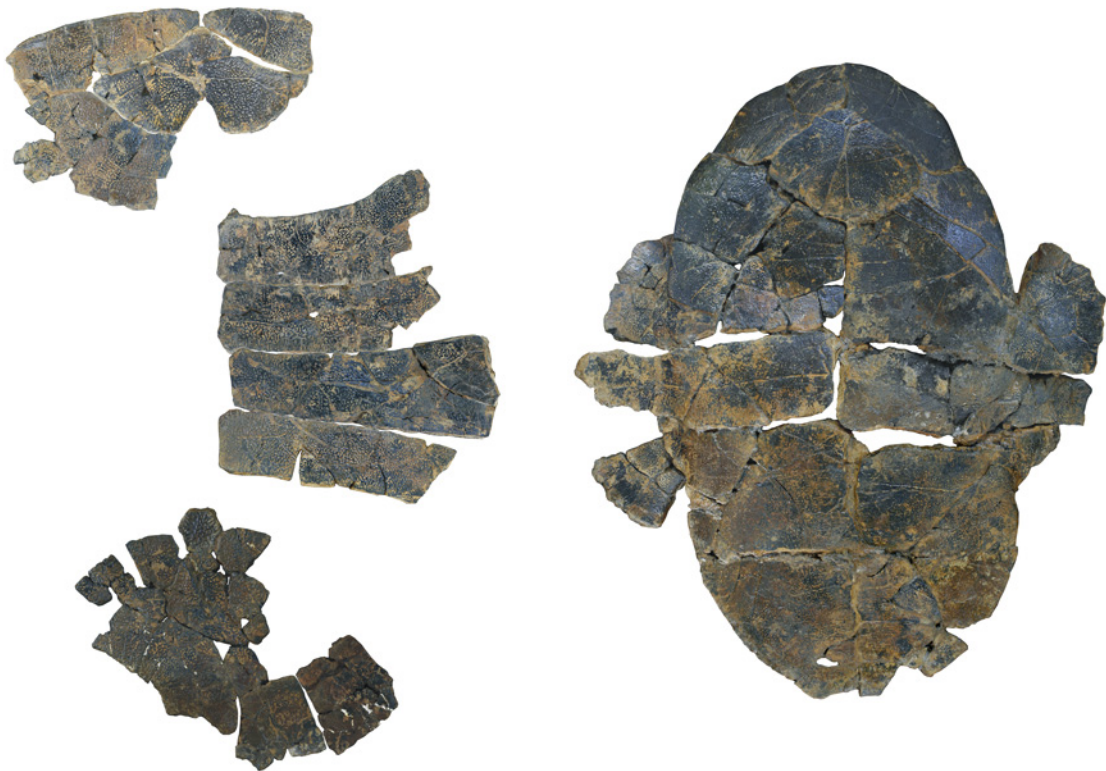
- Anquetin J. y Claude J. 2008. Reassessment of the oldest British turtle: *Protochelys* from the Middle Jurassic Stonesfield Slate of Stonesfield, Oxfordshire, UK. *Geodiversitas* 30:331–344.
- Antunes, M.T. y Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Antunes, M.T., Becquart, D. y Broin, F. de. 1988. Découverte de “*Plesiochelys*”, Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra* 3:179–195.
- Bräm, H. 1973. Chelonia from the Upper Jurassic of Guimarota mine (Portugal). Contribuição para o conhecimento da Fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). *Memorias dos Servicos geológicos de Portugal* 22:135–141.
- Brinkman, D.B., Stadtman, K. y Smith, D. 2000. New material of *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:269–274.
- Calderón, S. 1876. Enumeración de los vertebrados fósiles de España. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* 5:413–42.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften* 94:367–374.
- Ezquerro del Bayo, J. 1853. Ensayo de una descripción general de la estructura geológica del Terreno de España en la Península. *Memorias de la Academia de Ciencias, España*, 184 pp.
- Gaffney, E.S. 1979. The Jurassic turtles of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162:93–135.

- García-Ramos, J.C., Lires, J. y Piñuela, L. 2002. Dinosaurios. Rutas por el Jurásico de Asturias. Lugones: La Voz de Asturias, España, 204 pp.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Lires, J. 2006. Atlas del Jurásico de Asturias. Ediciones Nobel, Oviedo, España, 225 pp.
- Gassner, T. 2000. The turtles from the Guimarota mine; pp. 55–58 en Martin T. y Krebs B. (eds.), Guimarota: A Jurassic Ecosystems. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Hirayama, R. 1997. Paleobiogeography of Cretaceous land turtles and the origin of “modern” cryptodires. *Journal of Vertebrate Paleontology*, supplement to number 3, 17:52A.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Ortega, F., Malafaia, E., Escaso, F., Pérez-García, A. y Dantas, P. 2009. Faunas de répteis do Jurássico Superior de Portugal; pp.43–56 en Pérez-García, A., Silva, B. C., Malafaia, E. y Escaso, F. (eds), *Paleolusitana* 1. Torres Vedras, Portugal.
- Pérez-García, A. Aceptado. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. 2009. Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología* 24:93–104.
- Pérez-García, A. y Murelaga, X. 2010. Análisis preliminar de los quelonios de la Formación Villar del Arzobispo de Galve (Teruel, España); p. 191 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España*, Colunga, España.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2010b. Las tortugas del Kimmeridgiense (Jurásico Superior) de Asturias (España); p. 192 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España*, Colunga, España.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2010c. Turtle diversity from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):145A.

- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. y Dantas, P. 2008. *Plesiochelys* sp. (Testudines; Eucryptodira) de la Fm. Freixial (Jurásico Superior) en Ulsa (Torres Vedras, Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8:331–344.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Silva, B. 2010a. Análisis preliminar de la diversidad de quelonios del Jurásico Superior de Torres Vedras (Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:235–238.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M. y Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., dos Santos, V.F., Dantas, P., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L. y Galopim de Carvalho, A.M. 1999. On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda, Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society* 156:449–452.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Sauvage H.E. 1897–1898. Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. *Memorias Comissão do Serviço Geológico de Portugal* 1897–1898:1–46.
- Scheyer, T. M. y Anquetin, J. 2008. Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia* 41:85–96.
- Slater, B.J., Reolid, M., Schouten, R. y Benton, M.J. 2011. A new Late Jurassic turtle from Spain: phylogenetic implications, taphonomy and palaeoecology. *Paleontology* 54:1393–1414.
- Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.

4.2. *SELENEMYS LUSITANICA* GEN. ET SP. NOV., A NEW PLEUROSTERNID TURTLE (CHELONII, PARACRYPTODIRA) FROM THE UPPER JURASSIC OF PORTUGAL

Referencia: Pérez-García, A. & Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.



ALTSHN.066, holotype of *Selenemys lusitanica*, from the upper Kimmeridgian of Santa Rita (Torres Vedras, Portugal)/ALTSHN.066, holotipo de *Selenemys lusitanica*, procedente del Kimmeridgiense superior de Santa Rita (Torres Vedras, Portugal).

CAPÍTULO 5: CRETÁCICO INFERIOR

5.1. INTRODUCCIÓN

Aunque se han hallado fósiles de tortugas del Cretácico Inferior en varias localidades ibéricas, el conocimiento sobre la diversidad representada es muy limitado. Esto es debido a que apenas han sido estudiadas, en muchos casos por tratarse de material aislado y fragmentario. Además, un alto porcentaje de los taxones reconocidos en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica no han sido figurados, descritos, ni se han justificado las atribuciones realizadas, como es el caso de las referencias a un taxón que pudiera tener relación con el linaje de Chelidae en Boca do Chapim (Sesimbra) (Broin, 1988); de pelomedúsidos en Salas de los Infantes (Burgos) (Jiménez Fuentes, 1992) o Uña (Cuenca) (Krebs, 1995); de Pleurosternidae, de aff. *Platycheilus* sp. y de un taxón de aspecto “quelidroide” en este último yacimiento (Krebs, 1995; Lapparent de Broin, 2001); de Pleurosternidae en Torremuña (La Rioja) (Viera y Torres, 1996); de *Hylaeochelys* aff. *laticutata* en Los Caños (Soria) y de “*Tretosternum*” *punctatum* (Royo y Gómez, 1927a, 1927b) y de *Helochelydra* en Morella (Castellón) (Ortega et al., 2006).

Además, las determinaciones justificadas de otros ejemplares se han realizado, generalmente, a partir de material muy fragmentario y escaso, siendo muchas de ellas imprecisas, como es el caso de la identificación de un miembro indeterminado de Dortokidae en Vallipón (Teruel) (Murelaga Bereikua, 1998), basada en algunas placas desarticuladas; las escasas placas mal preservadas de un taxón indeterminado identificado como de aspecto “quelidroide” de esa misma localidad (Murelaga Bereikua, 1998); una placa periferal proveniente de El Bustar (La Rioja) atribuida a *Helochelys* sp. (Sánchez Lozano, 1894); el taxón “*Trachyaspis*” *turbulensis*, definido a partir de cuatro placas periferales, que fueron erróneamente interpretadas como otros elementos del caparazón en la publicación donde se definió este taxón (Bergounioux, 1957) y dos fragmentos de placas procedentes de Cabezo de las Eras (Teruel), preliminarmente atribuidos a *Trachydermochelys* sp. (Canudo et al. 2005).

Los únicos ejemplares bien preservados que han sido hasta ahora citados en la literatura son dos esqueletos parciales de tortugas, uno hallado en Las Hoyas (Cuenca) y otro en Salas de los Infantes (Burgos). A pesar de que el taxón de Las Hoyas ha sido citado en

varios trabajos desde la década de 1980 (Sanz et al., 1988; Jiménez-Fuentes, 1995; Ortega et al., 1999), la información más reciente sobre el mismo lo situaba como un quelonio indeterminado de aspecto “quelidroide” (Lapparent de Broin, 2001). El ejemplar de Salas de los Infantes fue estudiado por Fuentes Vidarte et al. (2003), identificándose como el holotipo y único espécimen conocido de un nuevo taxón, *Salasemys pulcherrima*. Sin embargo, la revisión del registro de Pan-Cryptodira europeo ha permitido considerarlo como un sinónimo de un taxón definido en el siglo XIX (Pérez-García, en prensa).

La revisión de los ejemplares anteriormente citados y su comparación detallada con los taxones identificados en el registro europeo, combinada con el estudio de material inédito, nos ha permitido incrementar la información sobre la paleoqueloniofauna del Cretácico Inferior de Europa. De hecho, además de proponer varios nuevos taxones para el Cretácico Inferior peninsular, se ha revisado un alto porcentaje de los taxones previamente definidos en el Cretácico Inferior de Europa, mediante el estudio detallado de sus holotipos y el de otros ejemplares que pueden ser asignados a los mismos. Esto ha permitido proponer algunas sinonimias así como nuevas diagnósis para algunos de ellos, como por ejemplo para *Brodiechelys brodiei*, *Hylaeochelys belli* y *Chitracephalus dumonii* (ver Pérez-García, 2012, en prensa).

El taxón presente en el yacimiento barremiense de Las Hoyas (Cuenca) ha sido identificado como perteneciente a un nuevo género y especie de tortuga dulceacuícola (Pérez-García et al., en prensa), *Hoyasemys jimemezi* (ver capítulo 5.2). El estudio de su holotipo, que constituye uno de los pocos esqueletos de tortuga relativamente completos conocidos en el registro del Cretácico Inferior europeo, ha permitido clarificar la posición sistemática de algunas especies de afinidad incierta, a menudo identificadas como de aspecto “quelidroide”. Se ha propuesto que *Hoyasemys jimemezi* forma un grupo monofilético con los tradicionales miembros de “Sinemydidae” y “Macrobaenidae”, taxones conocidos entre el Cretácico Inferior y Paleoceno pero cuya distribución estaba restringida a Norte América y Asia. Estas tortugas se identificaban como miembros basales de Eucryptodira (ver Joyce, 2007; Danilov, 2008). Sin embargo, la inclusión de miembros de Pan-Cryptodira mesozoicos previamente no tenidos en cuenta en los análisis cladísticos, la enmienda en la codificación de algunos caracteres para ciertos taxones, y la propuesta de nuevos caracteres (Sterli y de la Fuente, 2011; Pérez-García et al., aceptado; Pérez-García, 2012), permiten considerar a

“Sinemydidae” y “Macrobaenidae” como miembros del *crown-group* Cryptodira, formando parte de un clado en el que también se incluyen los miembros de Pan-Chelonioidea. Además, en estos análisis Eucryptodira (sensu Joyce et al, 2004; Joyce, 2007) no se obtiene como un grupo natural y la mayoría de los miembros de Pan-Cryptodira se agrupan en dos linajes (ver figura 5b en Pérez-García, 2012 (capítulo 5.6)). De uno de ellos forman parte, entre otros, los miembros tradicionales de Plesiochelyidae así como los de Paracryptodira. El otro linaje agrupa a los miembros de Cryptodira, así como a algunos taxones que forman una politomía basal con ese nodo, y corresponden a los miembros tradicionales de “Xinjiangchelyidae”.

Como resultado de la intensa actividad paleontológica sobre el Aptiense inferior de Morella (Castellón), realizada en distintos periodos a partir del siglo XIX (Gasulla et al., 2009a; Pérez-García et al., 2009a; 2009b), se han hallado restos de vertebrados correspondientes a una fauna abundante y diversa (Gasulla et al., 2009b). En la Formación Arcilla de Morella, Royo y Gómez (1927a, 1927b) recogió ejemplares que identificó como “*Tretosternum*” *punctatum*, proviniendo también de esos niveles los asignados por Ortega et al. (2006) a *Helochelydra*. Aunque el material estudiado por Royo y Gómez estaba en paradero desconocido (Jiménez et al., 1990; Murelaga Bereikua, 1998; Ortega et al., 2006), éste ha sido recientemente hallado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (Pérez-García, 2009). Su revisión nos ha permitido confirmar que se trata del taxón posteriormente identificado por Ortega et al. (2006) como *Helochelydra*. Además de la presencia de un miembro de Solemydidae, Ortega et al. (2006) consideraron que el material de quelonios hallado en la Formación Arcillas de Morella podría corresponder, al menos, a otras tres formas indeterminadas. Su análisis ha permitido considerar que una de ellas puede tratarse de una nueva forma de Pan-Cryptodira que pudiera estar cercanamente emparentada con el taxón *Brodiechelys brodiei* (Pérez-García et al., 2008). Su estudio, actualmente en proceso, ha requerido de la revisión de dicho taxón británico (Pérez-García, 2012), cuya información disponible era muy limitada. Además, se ha identificado otro ejemplar de esta localidad, probablemente procedente del Barremiense de la Formación Artoles, también relacionado con estos taxones (Pérez-García y Ortega, 2009).

Otro de los taxones identificados en el Aptiense inferior de Morella se identifica a partir de material craneal. Se trata de un nuevo miembro de Cryptodira, que ha sido preliminarmente identificado como un miembro indeterminado de Trionychoidea, de

gran tamaño (Pérez-García et al., 2011a). Para efectuar su estudio se han revisado los dos miembros potenciales de ese linaje previamente identificados en el Cretácico Inferior de Europa, *Sandownia harrisi*, al que se ha asignado un único ejemplar, que consiste en un cráneo procedente del Aptiense inferior de la Isla de Wight (Gran Bretaña), y *Peltochelys duchastelii*, taxón al que habían sido asignados varios caparazones del Barremiense-Aptiense de Bernissart (Bélgica). El nuevo quelonio español se identifica como cercanamente emparentado con *Sandownia harrisi*, taxón que ha sido atribuido a Trionychoidea, no formando parte del clado Trionychia (Meylan et al., 2000). La revisión de los ejemplares que componen la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* ha permitido confirmar que únicamente el holotipo puede ser asignado a este taxón (Pérez-García, 2011). Los otros ejemplares se identifican como individuos juveniles correspondientes a uno o más taxones indeterminados. Esta revisión ha permitido enmendar la codificación de algunos de los caracteres que habían sido incorporados en hipótesis filogenéticas previas, respaldándose la asignación de *Peltochelys duchastelii* a Trionychoidea, puesta en duda por algunos autores (Shaffer et al., 1997). Por tanto el conocimiento actual sobre *Peltochelys duchastelii* y *Sandownia harrisi* permiten apoyar la presencia de Trionychoidea en el Cretácico Inferior de Europa. En nuevo taxón español permite ampliar la diversidad de este linaje.

Se identifica una cuarta forma de tortuga en la Formación Arcillas de Morella. No obstante, a ella puede ser asignado únicamente material muy escaso y fragmentario. Estos ejemplares muestran que se trata de al menos un taxón con fontanelas entre las placas costales y las periferales, unión del plastrón con el espaldar ligamentosa, y un patrón ornamental a base de pequeños surcos sinuosos discontinuos. Por tanto, se trata de otro de los tradicionalmente considerados quelonios de aspecto “quelidroide”, pudiendo agruparse bajo esta denominación a quelonios de linajes filogenéticamente muy separados.

Otra de las áreas españolas donde se había notificado la presencia de varios taxones de quelonios del Cretácico Inferior es Galve (Teruel). Al igual que la subcuenca de Morella, la subcuenca de Galve también forma parte de la Cuenca del Maestrazgo (Ruiz-Omeñaca et al., 2004). En niveles del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de esta localidad se han identificado más de cincuenta taxones de vertebrados, incluyendo peces, mamíferos, lisanfibios y reptiles. Sin embargo, como ocurría en Morella, los restos de tortugas, relativamente abundantes, no habían sido objeto de estudio. De

hecho, recientemente se indicó que, en los afloramientos de Galve, podrían estar registrados al menos tres taxones (Ruiz-Omeñaca et al., 2004; Sánchez-Hernández et al., 2007), no habiendo sido determinado ninguno de ellos. La revisión del material de esta localidad permite reconocer una diversidad de quelonios mayor que la previamente considerada. Además de la identificación de al menos dos miembros del grupo jurásico Plesiochelyidae (ver capítulo 4.1), reconocemos elementos correspondientes a varios taxones del Cretácico Inferior, provenientes de las formaciones Castellar (Hauteriviense superior–Barremiense Inferior) y Camarillas (Barremiense inferior). Allí se ha identificado material, generalmente desarticulado y fragmentario, que puede ser asignado a Solemydidae, y a varios miembros de Pan-Cryptodira, entre los que se reconoce tanto un miembro indeterminado de Pleurosternidae como un nuevo representante de Cryptodira (Pérez-García et al., 2010a). Este último taxón, identificado en la Formación Camarillas (ver capítulo 5.3), ha sido denominado como *Galvechelone lopezmartinezae* (Pérez-García y Murelaga, aceptado). *Galvechelone lopezmartinezae* se identifica como una tortuga Cryptodira, que forma parte del nodo que agrupa a los miembros tradicionales de “Macrobaenidae”, “Sinemydidae”, los miembros de Panchelonioidea y al taxón *Hoyasemys jimenezi*. Por tanto, se confirma la presencia de ese grupo de quelonios en el Cretácico Inferior de Europa, ampliándose su diversidad.

En el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros también se identifica un registro diverso de quelonios, procedentes de distintas localidades y formaciones (Pérez-García et al., 2011b; capítulo 5.4). Allí se notificó la presencia de pelomedúsidos, a partir del estudio de material fragmentario procedente de las cercanías de Salas de los Infantes (Burgos) (Jiménez Fuentes, 1992). Sin embargo, aunque la revisión de este material permite confirmar su asignación a Pan-Pleurodira, siendo probable que se trate de al menos un miembro de Bothremydidae, se comprueba que no procede del Cretácico Inferior sino de niveles maastrichtienses, de la Formación Santibáñez del Val (Pérez-García et al., 2011b).

En varias localidades del sector occidental de la Cuenca de Cameros se ha hallado material desarticulado de un taxón de Solemydidae, que puede corresponder al mismo identificado en Morella y en Galve. Debido a la abundancia de material, procedente de las formaciones Castrillo de la Reina y Pantano de la Cuerda del Pozo, la disponibilidad de caracteres es mayor que la hasta ahora aportada por los ejemplares de la Cuenca del Maestrazgo. Esto ha permitido confirmar que se trata de una forma próxima al género

británico *Helochelydra*, pero que no puede ser asignada a éste. Sin embargo, su patrón ornamental contrasta con el del material del Aptiense de Gargallo (Teruel) atribuido a "*Trachyaspis*" *turbulensis* (Bergounioux, 1957) y con el del Albiense de Cabezo de Las Eras (Teruel) identificado como *Trachydermochelys* sp. (Canudo et al., 2005). Debido a que al primero de ellos únicamente se han asignado cuatro placas periferales y al segundo dos fragmentos de placas, no es posible comprobar si ambos se tratan del mismo taxón, si bien su patrón ornamental es compatible con el de "*Trachydermochelys*", recientemente considerado un sinónimo de *Plastremys* (Joyce et al., 2011). Ante tan escaso material, consideramos que, por el momento, no existen suficientes caracteres para confirmar la presencia del género británico *Plastremys* en el registro ibérico. Lo que sí se puede afirmar es que el registro del Cretácico Inferior ibérico está integrado por al menos dos miembros de Solemydidae, estando uno cercanamente emparentado con *Helochelydra*, pero no siendo asignable a este taxón, y otro que podría tratarse de *Plastremys* o de una forma cercana (Pérez-García et al., 2011b). Sánchez Lozano (1894) atribuyó a *Helochelys* sp. una placa periferal hallada en el sector oriental de la Cuenca de Cameros. Sin embargo, su escasa disponibilidad de caracteres no permite su asignación más allá de Solemydidae indet. (Pérez-García et al., 2011b).

Otro de los taxones identificados en la Cuenca de Cameros, concretamente en el sector oriental, podría estar relacionado con la forma basal de Pan-Cryptodira reconocida en la localidad de Morella (Pérez-García et al., 2011b). En esta cuenca se identifican otros dos miembros de Pan-Cryptodira, ambos provenientes del área de Salas de los Infantes, que se han analizado de manera detallada. Se trata del taxón previamente identificado como "*Salasemys pulcherrima*" y de un nuevo taxón. Su estudio ha requerido revisar la diagnosis, ontogenia, variabilidad y posición sistemática de algunos taxones europeos hasta ahora mal conocidos (Pérez-García, 2012, en prensa; Pérez-García y Murelaga, en revisión).

La revisión del material procedente del Barremiense-Aptiense de Torremuña (La Rioja, sector oriental de la Cuenca de Cameros) que fue previamente asignado a Pleurosternidae (Viera y Torres, 1996), permitió su identificación como varias placas desarticuladas de un espaldar de "*Salasemys pulcherrima*" (Pérez-García et al., 2010b). Esto permitió refutar la identificación de la presencia de Paracryptodira en la Cuenca de Cameros.

Con el fin de evaluar la validez del taxón “*Salasemys pulcherrima*”, así como para poder determinar su posición sistemática, se ha revisado el holotipo y único ejemplar previamente atribuido a *Chitracephalus dumonii* (ver capítulo 5.5). Este taxón, proveniente del Barremiense-Aptiense de Bernissart (Bélgica), fue denominado en el siglo XIX (Dollo, 1885), constituyendo su holotipo uno de los esqueletos de tortugas más completos del registro cretácico europeo. Aunque el trabajo en el que se definió fue planteado como una nota preliminar (Dollo, 1885), este taxón no ha sido revisado hasta ahora. Esta falta de información motivó que generalmente se aludiera a él como Testudinata incertae sedis (Gaffney 1979; Carroll 1988; Lapparent de Broin 2001) o atribuyéndose, de manera no justificada, a Pan-Pleurodira o Pan-Cryptodira (ver Pérez-García, en prensa). La revisión de su holotipo nos ha permitido realizar la sinonimia con “*Salasemys pulcherrima*”, atribuyéndose a *Chitracephalus dumonii* tanto el ejemplar de Salas de los Infantes como el de Torremuña. Esto ha permitido caracterizar la variación experimentada por algunas de sus estructuras a lo largo de ciertas etapas ontogenéticas, así como identificar en *Chitracephalus dumonii* un patrón estructural y ornamental singular. Se ha propuesto una nueva diagnosis para este taxón y ha sido incorporado, por primera vez, en un análisis filogenético. El resultado apoya las conclusiones que habíamos obtenido en trabajos previos, ampliando aún más la diversidad en el Cretácico Inferior de Europa del clado que agrupa a taxones tales como *Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae* o los tradicionales miembros de “Macrobaenidae” y “Sinemydidae” (Pérez-García, en prensa).

Para poder tener una visión detallada del registro de Pan-Cryptodira del Cretácico Inferior de Europa, y poder definir el nuevo taxón de Salas de los Infantes, se ha efectuado la revisión de otros dos miembros de Pan-Cryptodira Europeos mal conocidos, *Brodiechelys* e *Hylaeochelys* (ver capítulo 5.6).

Brodiechelys brodiei, es un quelonio del Cretácico Inferior (Weald) de Gran Bretaña. Este taxón ha sido identificado a partir de escaso material, apenas descrito ni figurado. Identificamos más de una docena de caparazones que atribuimos a *Brodiechelys brodiei*, tanto procedentes de su localidad tipo, en el Barremiense-Aptiense inferior de la Isla de Wight, como de Sussex. Estos ejemplares incluyen numerosos caparazones inéditos, así como los holotipos de *Plesiochelys valdensis* y de *Plesiochelys vectensis*. Se identifican individuos en distintas etapas del desarrollo ontogenético. Esto nos ha permitido proponer una nueva diagnosis para el taxón, así como reconocer una alta variabilidad,

que afecta incluso a caracteres empleados previamente para diagnosticar este taxón, y que también se empleaban en la diagnosis de otros miembros de Pan-Cryptodira. Identificamos a *Brodiechelys brodiei* como un miembro de Pan-Cryptodira cercanamente emparentado con los tradicionales miembros de “Xinjiangchelyidae” (Pérez-García, 2012).

El análisis de la tortuga Pan-Cryptodira *Hylaeochelys* también ha permitido constatar su alto rango de variabilidad. Esto permite poner en sinonimia a distintos taxones, reconociendo a *Hylaeochelys belli* como la única especie válida del género. Se atribuye a *Hylaeochelys belli* abundante material tanto del Purbeck de Dorset como del Weald de Sussex (Gran Bretaña). Se ha propuesto una nueva diagnosis para este taxón, identificado como un miembro de nodo que incluye a formas tales como Paracryptodira y Plesiochelyidae, pero sin formar parte de ninguno de estos grupos (Pérez-García, 2012).

El material de tortugas del Hauteriviense-Barremiense de Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes) ha sido identificado como un nuevo taxón, para el que se ha propuesto el nombre de *Larachelus morla* (ver capítulo 5.7). El estudio comparativo y su inclusión en análisis cladísticos revelan que, al igual que *Brodiechelys brodiei*, *Larachelus morla* es un representante de Pan-Cryptodira cercanamente emparentado con los miembros de Cryptodira pero que no forma parte de ese clado (Pérez-García y Murelaga, en revisión).

La revisión del material ibérico previamente analizado por otros autores nos permite confirmar o refutar algunas de las asignaciones. Se confirma la atribución de algunas placas del Barremiense de Vallipón (Teruel) a un miembro indeterminado de Dortokidae (Murelaga Bereikua, 1998), siendo esta la única referencia a este grupo de tortugas en el Cretácico Inferior. Aunque Broin (1988) indicó, con dudas, que en el yacimiento portugués de Boca do Chapim (Sesimbra) podría estar presente un miembro de Pan-Pleurodira, el análisis del nuevo material proveniente de esa localidad no aporta nuevas evidencias que respalden esa identificación, pero sí permite identificar material que puede ser adscrito a Pan-Cryptodira. Como se ha indicado, aunque se ha refutado la presencia de miembros de Pleurosternidae en la Cuenca de Cameros, se confirma la presencia de este grupo de quelonios en otras áreas, como en la localidad de Galve (Pérez-García et al., 2010a). Además, recientemente se ha indicado, con dudas, la presencia de material fragmentario de este grupo en otros afloramientos, tales como en

el Hauteriviense-Barremiense de La Cantalera (Teruel) (Canudo et al., 2010) o en el Barremiense de Buenache de la Sierra (Cuenca) (Buscalioni et al., 2008). La presencia de miembros de Pelomedusidae en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica tampoco puede ser sustentada (Pérez-García et al., 2011b). Aunque las placas desarticuladas procedentes de Los Caños (Soria) que Royo y Gómez (1927a, 1927b) asignó a *Hylaeochelys* aff. *laticutata* están actualmente en paradero desconocido, la identificación de fotografías de estos ejemplares en el Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales, ha permitido refutar esta asignación (Pérez-García, 2009). Debido a la ausencia de caracteres diagnósticos, este material se reasigna a un quelonio indeterminado, no pudiéndose confirmar que la Península Ibérica forme parte del área de distribución del género británico *Hylaeochelys*. Debido a la escasa disponibilidad de caracteres presente en otros ejemplares, o a que algunos de ellos no han sido aun estudiados, actualmente no es posible determinar otros taxones en el registro del Cretácico Inferior Ibérico. Sin embargo, varios de ellos, como por ejemplo algunos de los identificados como de aspecto “quelidroide”, probablemente pertenezcan a taxones diferentes a los considerados actualmente.

Referencias

- Bergounioux, F.M. 1957. *Trachyaspis turbulensis* nov. sp. Estudios Geológicos 14:279–286.
- Broin, F. de, 1988. Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Cretace. Studia Geologica Salmanticensia, volumen especial 2 (Studia Palaeocheloniologica 2):103–142.
- Buscalioni, A.D, Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchíz, B., Báez, A.M., Cambra Moo, O., Martín Closas, C., Evans, S.E. y Marugán Lobón, J. 2008. The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serrania de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology, Cretaceous Research 29:687–710.
- Canudo, J.I., Cobos, A., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Sender, L.M. 2005. Sobre la presencia de

- dinosaurios ornitópodos en la Formación Escucha (Cretácico Inferior, Albiense): Redescubierto “*Iguanodon*” en Utrillas (Teruel). *Fundamental* 6:51–56.
- Canudo, J.I., Gasca, J.M., Aurell, M., Badiola, A., Blain, H.-A., Cruzado-Caballero, P., Gómez-Fernández, D., Moreno-Azanza, M., Parrilla, J., Rabal-Garcés, R. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2010. La Cantalera: an exceptional window onto the vertebrate biodiversity of the Hauterivian-Barremian transition in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 36:205–224
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, 698 pp.
- Danilov, I.G. 2008. An overview of fossil non-marine turtles of Europe; pp. 184–187 en *Herpetologia Sardiniae*, VII Congresso Nazionale, Societas Herpetologica Italica, Italia.
- Dollo, M.L. 1885. Première note sur les chéloniens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 3:63–79.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M. y Meijide Fuentes, F. 2003. Nueva tortuga para el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España): *Salasemys pulcherrima* nv. gen. nv. sp. *Studia Geologica Salmanticensia* 39:109–123.
- Gaffney, E.S. 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164:65–375.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pérez-García, A. y Sanz, J.L. 2009a. Actividad paleontológica en la comarca de Els Ports a finales del siglo XIX y principios del XX; pp. 39-46 en Poza, B., Santos-Cubedo, A., Vila, B. y Suñer, M. (eds.), *Dinosaurios lagartos terriblemente grandes. Un paseo por la exposición*. Fundación Blasco de Alagón, Valencia, España.
- Gasulla, J.M., Ortega F., Pérez-García, A., Sanz, J.L. y Escaso, F. 2009b. The vertebrates from the Arcillas de Morella Formation (Lower Aptian) of Morella, Spain; pp. 169-170 en *Abstracts of the 10th Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Teruel, España.
- Jiménez, E., Martín, S., Mulas, E. y Pérez, E. 1990. Yacimientos con quelonios del Cretácico español; pp. 173–176 en Cívís Llovera J. y Flores Villarejo J.A. (eds.), *Actas de Paleontología*, Salamanca, España.

- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), Vertebrados fósiles de Castilla y León. Ediciones del Museo de Salamanca, España.
- Jiménez-Fuentes, E. 1995. Turtles; pp. 55–56 en Meléndez, N. (ed.), Las Hoyas, a lacustrine Konservat-Lagerstätte. Universidad Complutense de Madrid, España.
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.
- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J. y Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78:989–1013.
- Krebs, B. 1995. The Barremian Vertebrate Locality Uña (Province of Cuenca). Material for a comparison with Las Hoyas. Libro de resúmenes del II International Symposium on Lithographic Limestones:95-97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Meylan, P.A., Moody, R.T.J., Walker, C.A. y Chapman, S.D. 2000. *Sandownia harrisi*, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the Early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:522–532.
- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Ortega, F., Murelaga X., Gasulla, J. M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella; pp.117–118 en Fernández-Martínez, E. (ed.), Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barbadillo, L.J., Buscalioni, A.D., Diéguez, C., Evans, S.E., Fregenal-Martínez, M.A., Fuente, M. de la, Madero, J., Martín-Closas, C., Martínez-

- Delclòs, X., Meléndez, N., Moratalla, J.J., Pérez-Moreno, B.P., Pinardo-Moya, E., Poyato-Ariza, F.J., Rodríguez-Lazaro, J., Sanchiz, B. y Wenz, S. 1999. El yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca), un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior; pp. 195–216 in Aguirre, E. (ed.), Patrimonio Paleontológico de Castilla-La Mancha, Junta de Comunidades de Castilla- La Mancha, Toledo, España.
- Pérez-García, A. En prensa. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A. 2012. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.
- Pérez-García, A. 2011. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica); pp. 249–260 en Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M., Escaso, F. (eds.), Viajando a Mundos Pretéritos, Ayuntamiento de Morella, Morella, Castellón, España.
- Pérez-García, A. 2009. Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología*, 24:93–104.
- Pérez-García, A. y Murelaga, X. En revisión. *Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. y Murelaga, X. Aceptado. *Galvechelone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology*.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2009. Juan Vilanova y Piera (1821-1893) y la primera tortuga hallada en el Mesozoico español. *Geogaceta* 47:17–20.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. y Ortega, F. Aceptado. Turtles of the wetland of Las Hoyas; en *Las Hoyas: A cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil deposit from Spain*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. y Ortega, F. En prensa. *Hoyasemys jimenezi* gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A., Murelaga, X. y Gasulla, J.M. 2008. Una nueva tortuga (Chelonii, Eucryptodira) del Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella (Castellón); pp. 175–176 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), Libro de resúmenes

- de las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Colunga, España.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P. y Torcida Fernández-Baldor, F. 2011b. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33:145–158.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Torres, J.A., Viera, L.I. y Sáez-Benito, F.R. 2010b. Tortugas del Cretácico Inferior (Hauteriviense-Barremiense) de La Rioja (Cuenca de Cameros, España). *Geogaceta* 48:87–90.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Gasulla, J.M. 2009. Revisión histórica y sistemática del primer hallazgo de tetanuros basales (Theropoda) del Cretácico Inferior de Morella (Castellón). *Geogaceta* 47:21–24.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Gasulla, J.M. 2011a. A new large cryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (Supplement to 3): 173A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2010c. Turtle diversity from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):145A.
- Pérez-García, A., Sánchez Chillón, B. y Ortega, F. 2009. Aportaciones de José Royo y Gómez al conocimiento sobre los dinosaurios de España; pp. 339–364 en Pérez-García, A., Silva, B. C., Malafaia, E. y Escaso, F. (eds), *Paleolusitana* 1. Torres Vedras, Portugal.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J.L., Cuenca-Bescós, G. y Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos* 60:179–202.
- Sánchez-Hernández, B., Benton, M.J. y Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249:180–215.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.

- Sanz, J.L., Wenz, S., Yébenes, A., Estes, R., Martínez-Delclós, X., Jiménez-Fuentes, E., Diéguez, C., Buscalioni, A.D., Barbadillo, L.J. y Vía, L. 1988. An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain). *Geobios* 21:611–635.
- Shaffer, H.B., Meylan, P.A. y McKnight, M. 1997. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological and combined approaches. *Systematic Biology* 46:235–268.
- Sterli, J. y Fuente, M.S. de la. 2011. A new turtle from the la Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54:63–78.
- Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.

5.2. *HOYASEMYS JIMENEZI* GEN. ET SP. NOV., A FRESHWATER BASAL EUCRYPTODIRAN TURTLE FROM THE LOWER CRETACEOUS OF SPAIN

Referencia: Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. & Ortega, F. In press. *Hoyasemys jimenezi* gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*.



MCCM-LH 84, holotype of *Hoyasemys jimenezi*, from the upper Barremian of Las Hoyas (Cuenca, Spain)/MCCM-LH 84, holotipo de *Hoyasemys jimenezi*, procedente del Barremiense superior de Las Hoyas (Cuenca, España).

5.3. *GALVECHELONE LOPEZMARTINEZAE* GEN. ET SP. NOV., A NEW
CRYPTODIRAN TURTLE IN THE LOWER CRETACEOUS OF EUROPE

Referencia: Pérez-García, A. & Murelaga, X. Accepted. *Galvechelone lopezmartinezae*
gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe.
Palaeontology.



MPG/CR(m3), holotype of *Galvechelone lopezmartinezae*, from the lower Barremian of the Cerrada-Roya mine (Galve, Teruel, Spain)/ MPG/CR(m3), holotipo de *Galvechelone lopezmartinezae*, procedente del Barremiense inferior de la mina de Cerrada-Roya (Galve, Teruel, España).

5.4. TURTLES FROM THE LOWER CRETACEOUS OF THE CAMEROS BASIN (IBERIAN RANGE, SPAIN)

Referencia: Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P. & Torcida Fernández-Baldor, F.
2011. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range,
Spain). *Cretaceous Research* 33:145–158.



MDS-JTS.V.1–40, holotype of “*Salasemys pulcherrima*”, from the Hauterivian-Barremian of Tenadas del Jabalí (Salas de los Infantes, Burgos, Spain)/MDS-JTS.V.1–40, holotipo de “*Salasemys pulcherrima*”, procedente del Hauteriviense-Barremiense de Tenadas del Jabalí (Salas de los Infantes, Burgos, España).

5.5. THE EUROPEAN LOWER CRETACEOUS *CHITRACEPHALUS DUMONII*
(TESTUDINES: CRYPTODIRA) AND THE DIVERSITY OF A POORLY
KNOWN LINEAGE OF TURTLES

Referencia: Pérez-García, A. In press. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*.



IRSNB R11–12, holotype of *Chitracephalus dumonii*, from the Barremian-Aptian of Sainte Barbe pit, Bernissart (Hainaut, Belgium)/IRSNB R11–12, holotipo de *Chitracephalus dumonii*, procedente del Barremiense-Aptiense del pozo minero de Santa Barbara, Bernissart (Hainaut, Belgica).

5.6. HIGH DIVERSITY OF PANCRYPTODIRAN TURTLES IN THE LOWER CRETACEOUS OF EUROPE

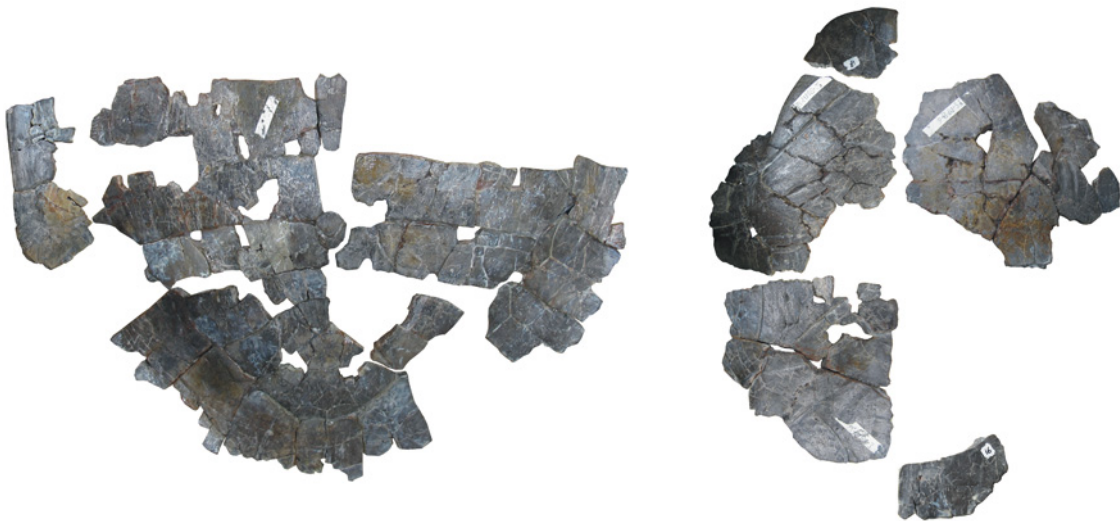
Referencia: Pérez-García, A. In press. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.



NHMUKR11147, specimen of *Brodiechelys brodiei* from the Wealden of Brighstone Bay (Isle of Wight, Great Britain)/NHMUKR11147, ejemplar de *Brodiechelys brodiei* procedente del Weald de la Bahía de Brighstone (Isla de Wight, Gran Bretaña).

5.7. *LARACHELUS MORLA* GEN. ET SP. NOV., A NEW MEMBER OF THE LITTLE-KNOWN EUROPEAN EARLY CRETACEOUS RECORD OF STEM CRYPTODIRAN TURTLES

Referencia: Pérez-García, A. & Murelaga, X. Under review. *Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*.



MDS-MPBS-6, holotype of *Larachelus morla*, from the late Hauterivian–early Barremian of the Monte Puente Ballesta site (Salas de los Infantes, Burgos, Spain)/ MDS-MPBS-6, holotipo de *Larachelus morla*, procedente del Hauteriviense superior–Barremiense inferior de Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes, Burgos, España).

***Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles**

ADÁN PÉREZ-GARCÍA*¹ and XABIER MURELAGA²

¹Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais, 2, 28040 Ciudad Universitaria, Madrid, Spain, paleontologo@gmail.com;

²Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco, Apartado 644, 48080 Bilbao, Spain, xabier.murelaga@ehu.es

*Corresponding author.

ABSTRACT—A relatively diverse record of European Early Cretaceous pan-cryptodiran turtles has been revealed from the analysis of new specimens and from a review of previously defined taxa. However, knowledge about many of these taxa remains relatively limited. We erect the new taxon, *Larachelus morla* gen. et sp. nov. on the basis of a shell from the Late Hauterivian–Early Barremian of the Iberian Range (Spain). The comparative study of this taxon with the continental European Cretaceous pan-cryptodiran representatives and cladistic analyses reveals *L. morla* to be a member of the little-known European Early Cretaceous stem Cryptodira. Stem cryptodirans have been recognized from the Early Cretaceous of several continents. The study of *L. morla* not only confirms the presence of this group in the Early Cretaceous of Europe, it also provides new insights into the European evolution of Pan-Cryptodira. This finding reveals greater diversity in European Early Cretaceous continental pan-cryptodires, highlighting its Hauterivian–Aptian record. This diversity is particularly relevant in the Iberian Range, where several clades of turtles whose coexistence has not been recognized in the Lower Cretaceous of any other region are identified: paracryptodiran members, stem cryptodiran turtles, and representatives of several lineages of the crown group Cryptodira. This very high diversity of continental taxa shows a wide range of morphological diversity that could be related to adaptation to different ecological niches.

INTRODUCTION

Until recently, turtle diversity from the European Early Cretaceous was very poorly known (see Lapparent de Broin, 2001). However, recent analyses shows that it was high (Pérez-García et al., 2010, in press a). Most taxa found are members of Pan-Cryptodira. The limited knowledge on the western Laurasian early pan-cryptodires contrasts with that of its Asian Early Cretaceous representatives (see Rabi et al., 2010; Tong et al., in press).

Traditional non-cryptodiran eucryptodires (sensu Joyce et al., 2004) are abundant and diverse in European Upper Jurassic levels, being represented by taxa that lived in coastal environments: Thalassemydidae, Plesiochelyidae, and Eurysternidae (Pérez-García et al., in press b). Recent studies have reviewed some Early Cretaceous classic taxa whose phylogenetic position was controversial (e.g., *Chitracephalus dumonii* Dollo, 1885), studied taxa found several decades ago but not previously analyzed in detail and not named (e.g., *Sandownia harrisi* Meylan, Moody, Walker and Chapman, 2000, *Hoyasemys jimenezi* Pérez-García, de la Fuente and Ortega, in press b), and defined new taxa by the study of unpublished material (e.g., *Galvechelone lopezmartinezae* Pérez-García and Murelaga, in press). As a result of these studies, it was possible to identify several European Early Cretaceous members of Pan-Cryptodira (Meylan et al., 2000; Pérez-García, in press; Pérez-García et al., in press b) (Fig. 1A).

Pleurosternon bullockii (Owen, 1842) is a member of Paracryptodira, a group to which could also belong the poorly known taxa *Desmemys bertelsmanni* Wegner, 1911 and “*Glyptops*” *typocardium* (Seeley, 1869) (Pérez-García and Ortega, 2011), and the skull and only known specimen of *Dorsetochelys delairi* Evans and Kemp, 1976 (Lyson and Joyce, 2011). The poorly known *Hylaeochelys belli* (Mantell, 1844) (the only valid species of this genus according to Hirayama et al. (2000)) and *Brodiechelys brodiei* (Lydekker, 1889a) have recently been identified as basal members of Eucryptodira (sensu Joyce et al., 2004) (Hirayama et al., 2000; Lapparent de Broin, 2001; Milner, 2004; Karl et al., 2007; Danilov, 2008). The other European Early Cretaceous taxa attributed to Pan-Cryptodira are currently identified as members of the crown group Cryptodira. *Chitracephalus dumonii*, *Hoyasemys jimenezi* and *Galvechelone lopezmartinezae*, are part of a cryptodiran clade that also includes the representatives of

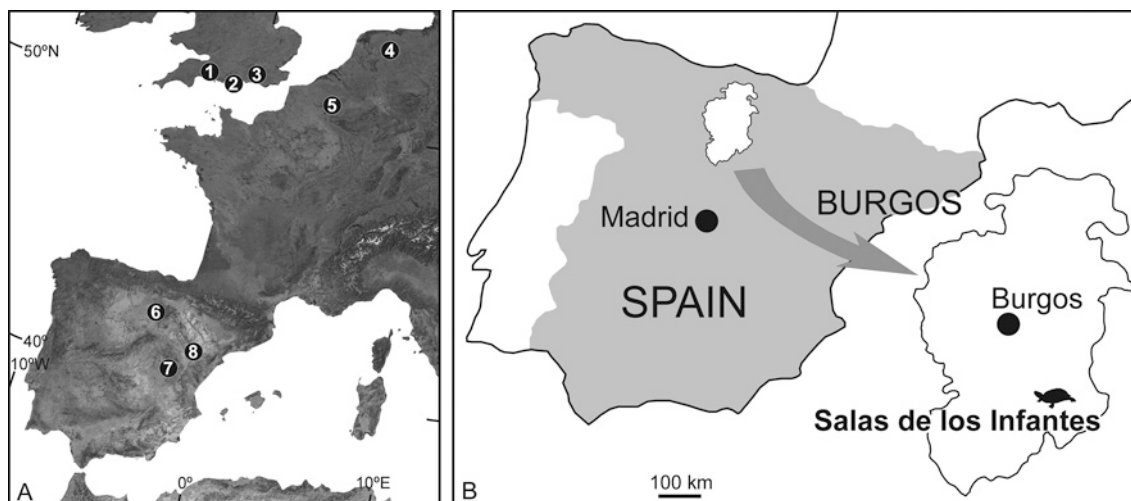


FIGURE 1. **A**, type localities of the European Early Cretaceous pan-cryptodiran turtles: **1**, Dorset (U.K.), type locality of *Pleurosternon bullockii*, “*Glyptops*” *typocardium*, and *Dorsetochelys delairi*; **2**, Isle of Wight (U.K), type locality of *Brodiechelys brodiei*, and *Sandownia harrisi*; **3**, Sussex (U.K.), type locality of *Hylaeochelys belli*; **4**, Gronau (Germany), type locality of *Desmemys bertelsmanni*; **5**, Hainaut (Belgium), type locality of *Chitracephalus dumonii*, and *Peltochelys duchastelii*; **6**, Burgos (Spain), type locality of *Larachelus morla* gen. et sp. nov.; **7**, Cuenca (Spain), type locality of *Hoyasemys jimenezii*; **8**, Teruel (Spain), type locality of *Galvechelone lopezmartinezae*. **B**, detailed geographical location of Salas de los Infantes (Burgos, Spain), where the specimens of *Larachelus morla* have been found.

“Macrobaenidae”, “Sinemydidae”, and Pan-Chelonioidea (Pérez-García, in press; Pérez-García and Murelaga, in press; Pérez-García et al., in press b). *Peltochelys duchastelii* Dollo, 1885 and *Sandownia harrisi* are considered as potential representatives of the trionychian stem lineage (Meylan, 1988; Meylan et al., 2000; Pérez-García, 2011; Sterli and de la Fuente, 2011).

A specimen from the Early Cretaceous of the western Cameros Basin (Spain), recently recognized as a probable new eucryptodiran taxa (sensu Joyce et al., 2004) (Pérez-García and Murelaga, 2010; Pérez-García et al., in press a), is studied here. The Cameros Basin is the most north-western basin of the Iberian rift system. This basin is part of a group of NW-SE basins which were originated by a rift system initially developed during the break-up of Pangea (Salas et al., 2001). During the second rifting phase, related with the opening of the North Atlantic Ocean in the Upper Jurassic-Lower Cretaceous, non-marine deposits started to accumulate in that basin (Floquet, 1998). So, alluvial fan, fluvial, and carbonate-precipitating lacustrine environments were generated in the western Cameros Basin. There have been found fossils of various

groups of vertebrates. Studies have been focused almost exclusively on the dinosaur record, including spinosaurid and dromaeosaurid theropods, diplodocoid and titanosauriform sauropods, stegosaurian and ankylosaurian thyreophorans, basal euornithopods, dryosaurids and basal iguanodontian ornithopods (see Torcida Fernández-Baldor, 2006; Pereda Suberbiola et al., 2011). However, the presence of several turtle taxa has recently been identified, corresponding to both solemydids (stem Testudines sensu Joyce et al., 2011) as members of Pan-Cryptodira (Pérez-García et al., in press a). A partial skeleton of *Chitracephalus dumonii*, and the specimen studied here, have been identified in two outcrops of the town of Salas de los Infantes (province of Burgos, northern Spain), Tenadas del Jabalí and Monte Puente Ballesta (Pérez-García, in press; Pérez-García et al., in press a) (Fig. 1B). Both outcrops are located in the Pinilla de los Moros Formation. On the basis of charophyte biozonation, the fluvial Pinilla de los Moros Formation has been dated in the area of Salas de los Infantes as Late Hauterivian–Early Barremian (Martín-Closas and Alonso Millán, 1998).

The inclusion of the specimen from Monte Puente Ballesta in phylogenetic hypotheses allows its identification as a new representative of the stem group of Cryptodira, *Larachelus morla* gen. et sp. nov. This provides new insights into the European evolution of this lineage, and increases the European Early Cretaceous diversity of Pan-Cryptodira.

Institutional Abbreviations—**CAMSM**, Sedgwick Museum, Department of Geology, University of Cambridge, U.K.; **DORCM**, Dorset County Museum, Dorchester, U.K.; **ICIPLR**, Centro de Interpretación Paleontológico de La Rioja, Igea, Spain; **IRSNB**, Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruselles, Belgium; **IWCMS**, Isle of Wight County Museum Service, Sandown, U.K.; **MCCM**, Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha, Cuenca, Spain; **MDS**, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Burgos, Spain; **MPG**, Museo Paleontológico de Galve, Teruel, Spain; **NHMUK**, Natural History Museum, London, U.K.; **OXFUM**, Oxford University Museum, U.K.

Anatomical Abbreviations—**Ab**, abdominal; **An**, anal; **C**, costal; **Egu**, extragular; **Ep**, epiplastron; **Fm**, femoral; **Gu**, gular; **Hp**, hypoplastron; **Hu**, humeral; **Hy**, hyoplastron; **M**, marginal; **N**, neural; **P**, peripheral; **Pc**, pectoral; **Pl**, pleural; **Py**, pygal; **Spy**, suprapygal; **V**, vertebral; **Xi**, xiphiplastron.

MATERIALS AND METHODS

The specimen MDS-MPBS-6 is studied here and proposed as the holotype of a new taxon, *Larachelus morla*. It is compared with the relatively well-known European Early Cretaceous pan-cryptodiran members in which the shells have been preserved: *Pleurosternon bullockii*, *Hylaeochelys belli*, *Brodiechelys brodiei*, *Hoyasemys jimenezi*, *Chitracephalus dumonii*, *Galvechelone lopezmartinezae*, and *Peltochelys duchastelii* (see Table 1 and Supplementary Data 1). These comparisons are based on personal observation of the holotypes, as well as on other specimens assigned to some of them.

To establish the phylogenetic position of *Larachelus morla*, we used a reduced version of the data matrix proposed by Sterli and de la Fuente (2011), in which all Pan-Pleurodira representatives are excluded. We conducted a first analysis in which we include *Larachelus morla*. Other taxa traditionally interpreted as basal Eucryptodira members (sensu Joyce et al., 2004) are also included in a second analysis. These taxa are *Chengyuchelys baenoides*, from the Asian Middle Jurassic (we use the character coding proposed by Danilov and Parham, 2008); *Tholemys passmorei* and *Plesiochelys planiceps*, from the European Upper Jurassic (based on personal observation of their holotypes, NHMUK R5871 and OXFUM J1582, respectively); and the European Early Cretaceous taxa *Brodiechelys brodiei*, *Hylaeochelys belli*, and *Chitracephalus dumonii* (based on observation of their holotypes, NHMUK R2643, NHMUK 36529, and IRSNB R 11-12 respectively, and on the observation of other specimens attributed to these taxa, deposited in the NHMUK, CAMSM, DORCM, ICIPLR, IRSNB, IWCMS, MDS, and OXFUM) (Appendix 1).

The phylogenetic analyses were conducted using TNT v. 1.0 (Goloboff et al., 2008), with *Sphenodon punctatus* as the outgroup. The modifications on the processing of certain characters in *Pleurosternon bullockii*, *Dinochelys whitei*, and *Glyptops plicatulus* proposed by Pérez-García and Ortega (2011) have been included. All characters were considered unordered and equally weighted.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

TESTUDINES Batsch, 1788

PAN-CRYPTODIRA Joyce, Parham and Gauthier, 2004

LARACHELUS MORLA, gen. et sp. nov.

(Figs. 2–4)

Holotype—MDS-MPBS-6, a left ilium and a partial carapace preserving the fourth and sixth neural plates; the fourth to eighth left, fifth and sixth right, and the distal region of the seventh and eighth right costals; the suprapygal; the pygal; the second, fourth to seventh, and ninth to eleventh left peripherals; the second, fifth, seventh, eighth, ninth and eleventh right peripherals; the right epiplastron; the pair of hyoplastra; the right hypoplastron; and the left xiphiplastron (Figs. 2A–BB; 3A–P).

Paratypes—MDS-MPBS-18, right epiplastron (Fig. 3Q–T); MDS-MPBS-28, right xiphiplastron (Fig. 3U–Y).

Locality and Horizon—Monte Puente Ballesta site, Salas de los Infantes, Burgos, western Cameros Basin, Iberian Range, Spain. Pinilla de los Moros Formation, Late Hauterivian–Early Barremian (Martín-Closas and Alonso Millán, 1998; Pérez-García et al., in press a).

Etymology—The generic name refers to *Los siete infantes de Lara* (*The seven infants of Lara*), a famous medieval Castilian romance from which is derived the name of the town of Salas de los Infantes, and *chelus* (Greek for turtle). The specific name refers to “Morla”, a fictional swamp turtle with a high carapace (the “Tortoise Shell Mountain”) from the fantasy novel *Die Unendliche Geschichte* (*The Neverending Story*) by Michael Ende (1979).

Diagnosis—Pan-cryptodiran turtle with the following autapomorphies: partially ligamentous epiplastron-hyoplastra and hypoplastra-xiphiplastron contacts, with a linear ridge in the anterior margin of the hyoplastra and posterior margin of the hypoplastra that slots into a furrow in the posterior margin of the epiplastron and anterior margin of the xiphiplastron, respectively. It differs from other members of Pan-Cryptodira by the following character combination: high shell; broad plastral lobes; smooth outer surface; absence of fontanelles; six neurals; hexagonal and elongated fourth and fifth neurals (at least); subrounded last neural; medial contact of the last three pairs of costals; robust distal region of the dorsal ribs; single, large, and pentagonal suprapygal; slight thickening of the dorsolateral region of the anterior and middle peripherals; high bridge peripherals; long posterior peripherals and pygal; third vertebral scute significantly wider than the fourth and fifth ones; posterior margin of third and fourth vertebrae

medially directed toward the posterior region; fifth vertebral as wide as the suprapygal; last pair of marginals overlapping onto the posterior region of the suprapygal; marginal scutes not contacting the costal plates except in those in the middle region of the peripheral series; epiplastra slightly wider than long, with much of their visceral surface depressed; epiplastra-hyoplastra suture laterally directed to the anterior region; rhombic, relatively small, and longer than wide entoplastron; partially ligamentous carapace-plastron connection; absence of mesoplastra; hyoplastra and hypoplastra only in contact with peripherals; long bridge; laterally sinuous hypoplastra-xiphiplastra contact; absence of plastral kinesis; straight plastral sagittal sulcus; gular scutes superimposed onto the anterior area of the entoplastron; extragular-humeral sulcus laterally directed towards the anterior region; humeral-pectoral sulcus situated far behind the posterior margin on the entoplastron; numerous small inframarginal scutes; anal scutes anteromedially overlapping the hypoplastra.

DESCRIPTION

The posterior half of the carapace of *Larachelus morla* is subrounded. Its carapace is vaulted because their bridge peripherals are high. The plastral bridge is high. The plastral lobes are broad. The outer shell surface is smooth. However, lightly marked grooves corresponding to growth marks are preserved in some parts of the peripheral and costal plates (Figs. 2, 3, 4).

Dorsal carapace plates

The fourth neural plate of *L. morla* is hexagonal and elongated (Fig. 2V–W). Although the fifth neural is not preserved, its morphology can be inferred because all the plates surrounding it are present. This neural is similar to the previous one, but its posterior end is emarginated. The sixth neural is subrounded, slightly longer than wide. The posterior half of the sixth pair of costals, and the entire medial margin of the seventh and eighth pairs, make contact medially. The length and width of the preserved pairs of costals decrease toward the posterior region of the costal series. Lateromedially, the width of the seventh and eighth pairs of costals is similar to that of the peripherals with which they make contact. The proximal region of the dorsal ribs is relatively well developed; the distal region shows robust processes articulated with the

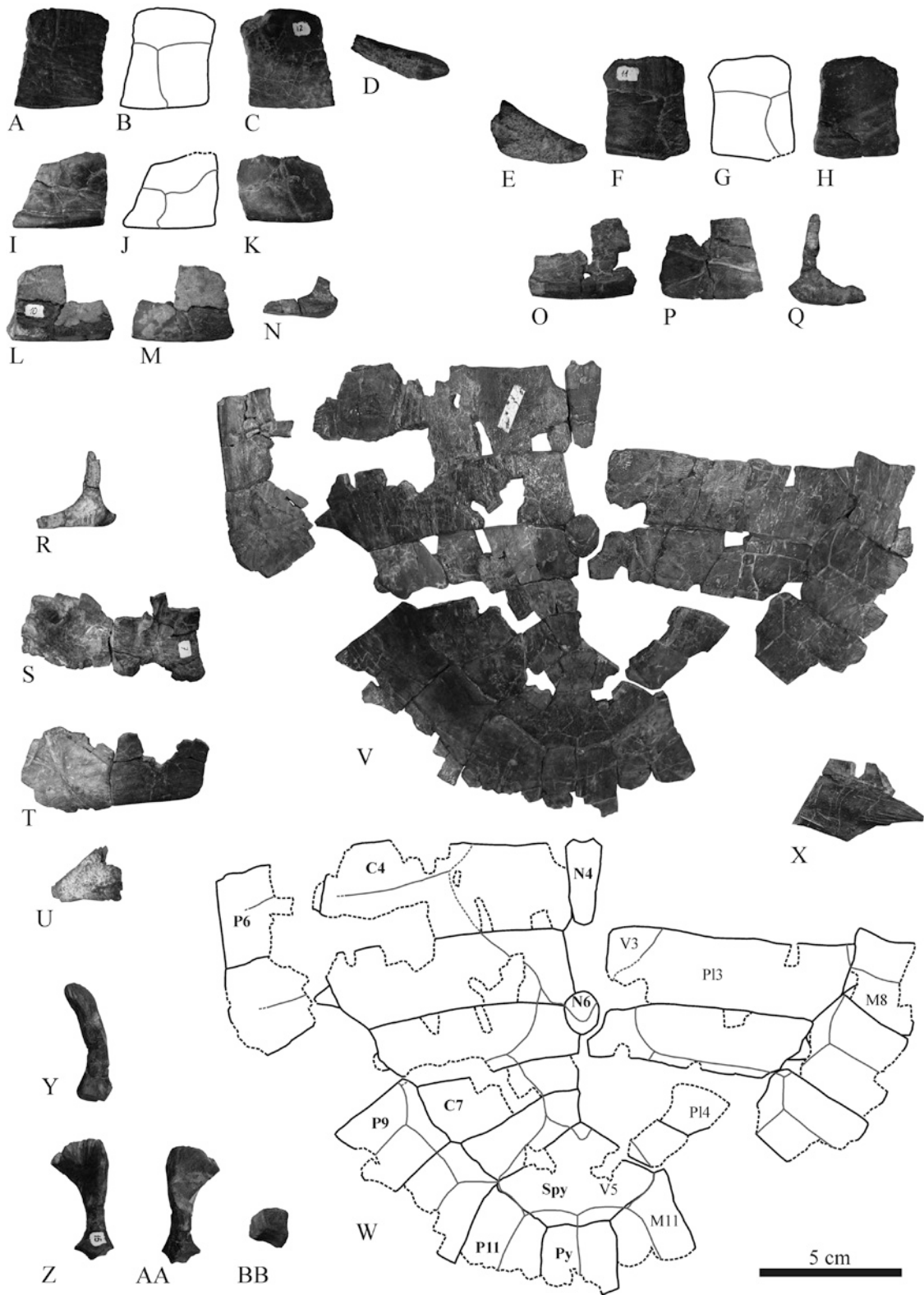


FIGURE 2. Carapace and ilium of the holotype of *Larachelus morla* gen. et sp. nov., MDS-MPBS-6. **A–D**, second left peripheral in dorsal (**A–B**), ventral (**C**), and anterior views (**D**); **E–H**, second right peripheral in posterior (**E**), dorsal (**F–G**), and ventral views (**H**); **I–K**, fourth left peripheral in dorsolateral (**I–J**) and ventral views (**K**); **L–N**, fifth left peripheral in dorso-medial

(L), ventral (M), and anterior views (N); O–Q, fifth right peripheral in dorsal (O), ventral (P), and anterior views (Q); R–U, articulated sixth and seventh left peripheral plates, in anterior (R), medial (S), dorsal (T), and posterior views (U); V–W, posterior half of the carapace including the fourth and sixth neurals, the last five left costals, the fifth, sixth, and fragments of the seventh and eighth right costals, the suprapygal, the pygal, the sixth, seventh, ninth, tenth, and eleventh left peripherals, and the seventh, eighth, ninth, and eleventh right peripherals; X, distal area of the fifth left costal; Y–BB, left ilium in posterior (Y), medial (Z), lateral (AA), and ventral views (BB).

peripherals (Fig. 2X). Therefore, although *L. morla* lacks fontanelles between the costal and peripheral plates, the sutures between them are weak. *Larachelus morla* has a single, large pentagonal suprapygal plate (Fig. 2V–W). This taxon has a slight dorsal thickening in the lateral edges in the anterior and middle peripherals (Fig. 2A–U). The peripherals of the bridge region are high (Fig. 2L–U). Their dorsal and ventral surfaces form an approximate right angle. The posterior peripherals and the pygal are long (Fig. 2V–W).

Dorsal Carapace Scutes

The third vertebral scute is significantly wider than the fourth one (Fig. 2V–W). The fifth vertebral is slightly wider than the fourth one. The length of the preserved scutes decreases toward the posterior region of the vertebral series. The morphology of the known region of the third vertebral scute and that of the fourth are peculiar because the posterior margins of both scutes are not straight but medially directed toward the posterior region. Thus, the third vertebral reaches the posterior half of the sixth neural and the fourth vertebral overlaps the anterior area of the suprapygal plate. Anterolaterally, the fourth vertebral scute narrows, ending in an acute angle. Its lateral margins are not straight, but form an obtuse angle whose vertex coincides with the boundary between the third and fourth pairs of pleurals. Laterally, the fifth vertebral scute covers the entire suprapygal plate, with the width of the two elements being similar. The eleventh pair of marginals is not on the suprapygal. The limit of these scutes with the fifth vertebral is placed over the suture between the suprapygal and the last pair of peripherals. However, the last pair of marginals covers the posterior region of the suprapygal plate. The seventh pair of marginal scutes laterally overlaps the fourth and fifth pairs of costal plates. The marginal scutes do not overlap or make contact with

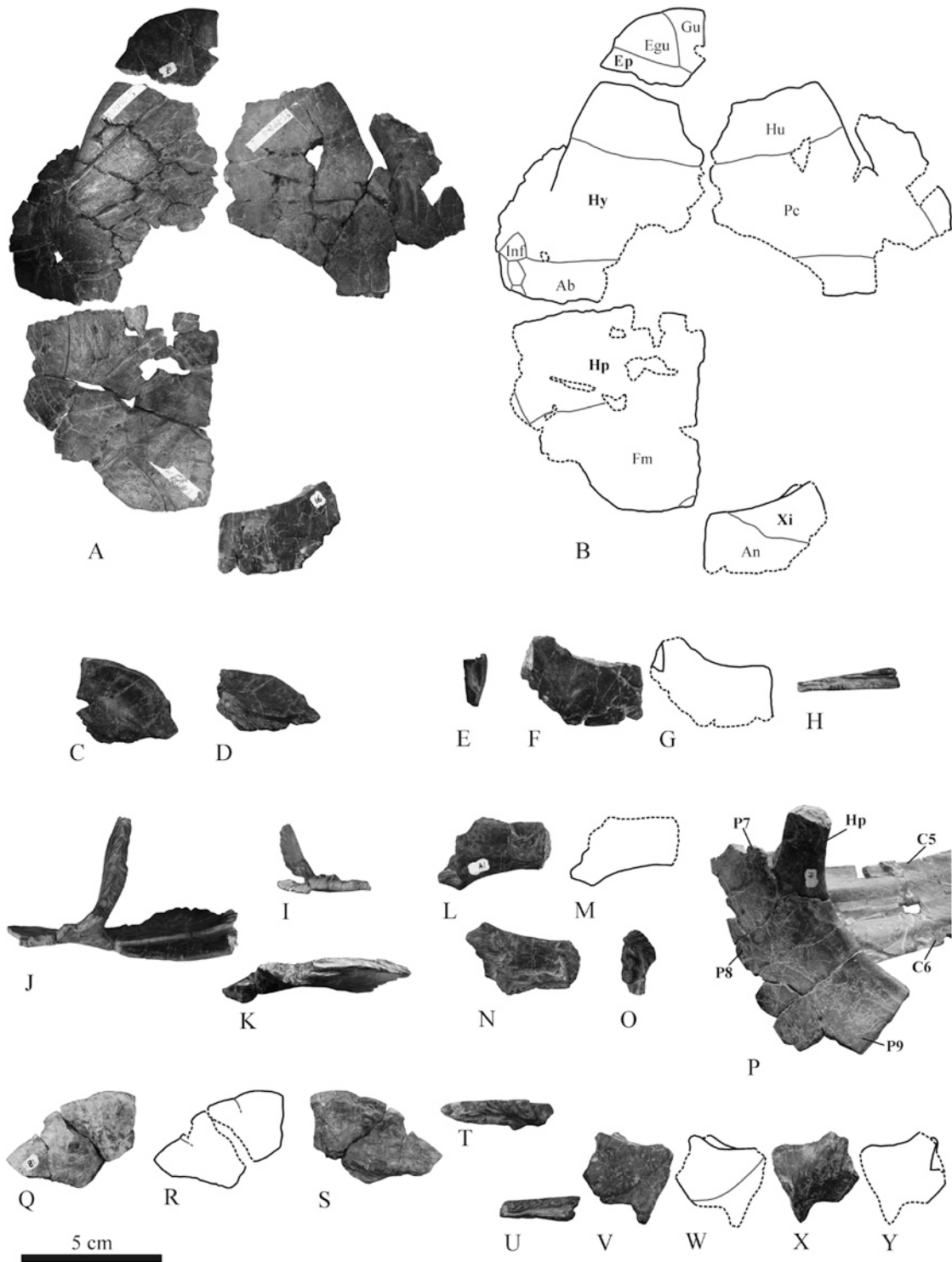


FIGURE 3. Plastron of *Larachelus morla* gen. et sp. nov. A–P, MDS-MPBS-6, holotype of the taxon. A–B, plastron in ventral view, including the right epiplastron, both hyoplastra, the right hypoplastron, and the left xiphiplastron; C–D, right epiplastron in dorsal (C) and postero-dorsal views (D); E–H, left xiphiplastron in lateral (E), dorsal (F–G), and anterior views (H); I–J, right hyoplastron in antero-lateral (J) and antero-medial views (I); K, right hypoplastron in posterior view; L–O, process of the right epiplastron in various views; P, complete plastron in ventral view with labels P7, P8, P9, C5, C6, and Hp; Q–R, right epiplastron in dorsal (Q) and postero-dorsal (R) views; S, right hypoplastron in posterior view; T, process of the right epiplastron in lateral view; U–V, process of the right epiplastron in dorsal (U) and anterior (V) views; W–X, process of the right epiplastron in ventral (W) and anterior (X) views; Y, process of the right epiplastron in anterior view. A 5 cm scale bar is provided at the bottom left.

hypoplastron in ventral (L–M), dorsal (N), and lateral views (O); P, area of contact of the hypoplastron and the peripheral series. Q–T, MDS-MPBS-18, right epiplastron in ventral (Q–R), dorsal (S), and posterior views (T). U–Y, MDS-MPBS-28, right xiphiplastron in anterior (U), ventral (V–W), and dorsal views (X–Y).

the costal plates from the posterior half of the eighth pair of marginals to the anterior area of the eleventh pair. The first pairs of marginal scutes do not make contact with the costal plates (Fig. 2A–Q).

Plastral Plates

The epiplastra of *L. morla* are slightly wider than long (Fig. 3A–D, Q–T). Much of the visceral surface of these plates is depressed. The lateral contact surface of the epiplastra with the hyoplastra is directed anteriorly. This contact is not sutured but partially ligamentous. In that area, the epiplastra have a furrow into which slots a projection running along the anterior margin of the hyoplastra (Fig. 3C–D, I–J, S–T). A similar relationship is observed between the hypoplastra and xiphiplastra, where the furrow is on the xiphiplastra (Fig. 3E–H, K, U–Y). In contrast, the contact of the two epiplastra with each other, as well as that of the entoplastron with the epiplastra and with the hyoplastra, is sutured (Fig. 3A–D, Q–T). *Larachelus morla* lacked plastral kinesis despite the partially ligamentous contact between epiplastra and hyoplastra, and between hypoplastra and xiphiplastra. The sutured union between epiplastra and entoplastron, which penetrates between this pair of plates, and the sinuous morphology of the hypoplastra-xiphiplastra suture does not allow the movement between these elements. Furthermore, these sutures do not coincide neither in the position nor in the morphology with the boundaries between plastral scutes. By contrast, the peculiar structure by furrows and slots generates very robust joints, unique to this taxon. Although the entoplastron is not preserved, its morphology can be inferred from all the preserved adjacent plates (Figs. 3A–B; 4C). The entoplastron is relatively small and rhombic, longer than it is wide. The hyoplastra and hypoplastra have similar lengths, being slightly longer than that of the hyoplastra (Figs. 3A–B; 4C). The two plates are sutured to each other. However, the plastron has a partially ligamentous connection with the carapace. The plastral processes only make contact with the peripheral plates. The bridge is long and extends from the rear end of the second peripheral plate to the anterior region of the eighth peripheral (Fig. 2A–W). The anterior ends of the

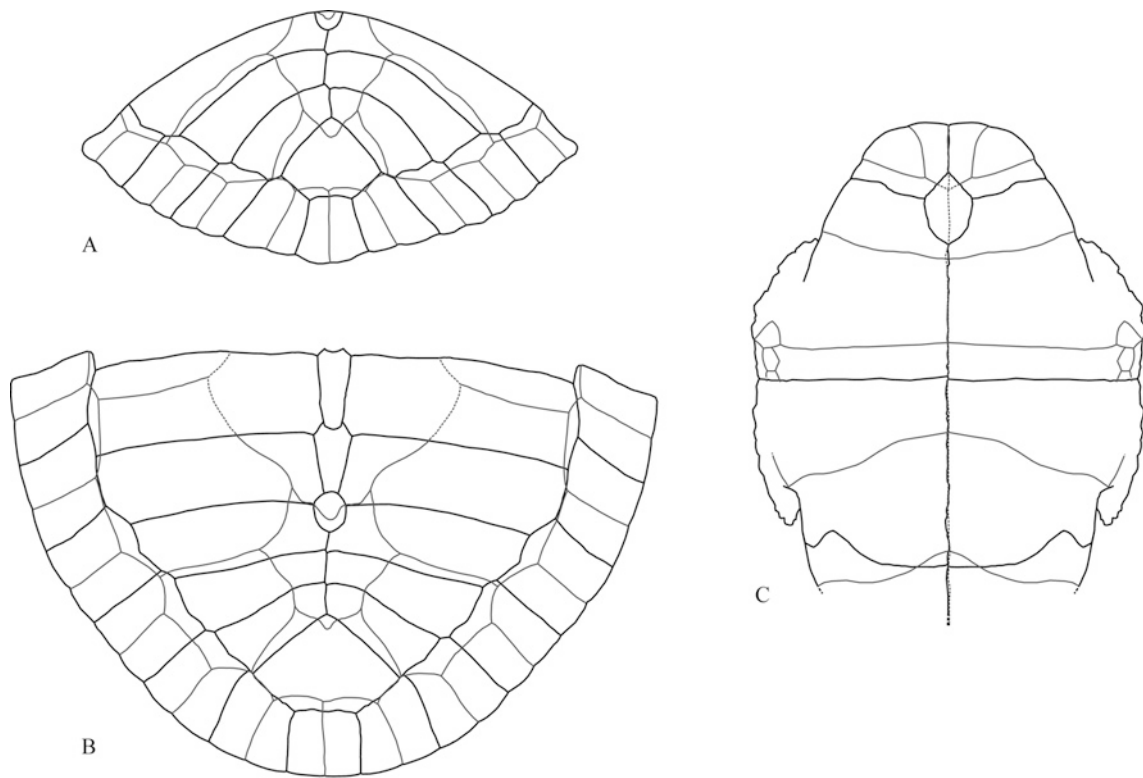


FIGURE 4. Reconstruction of shell of *Larachelus morla* gen. et sp. nov. in posterodorsal (A), dorsal (B), and ventral (C) views.

hyoplastral processes and the posterior hyoplastral processes are high and robust, fitting into deep cavities in the peripheral plates (Fig. 3L–P). The contact line between the hypoplastra and xiphiplastra zigzags slightly because laterally the hypoplastra protrude farther into the xiphiplastra (Figs. 3A–B; 4C).

Plastral Scutes

The sagittal sulcus of *L. morla* is straight. This taxon has a pair of gular scutes (sensu Hutchison and Bramble, 1981; Joyce, 2007) (Figs. 3A–B; 4C) that are superimposed on the anterior area of the entoplastron. The plastral area covered by the extragular scutes is slightly higher than that covered by the gulars. The extragular-humeral groove is not perpendicular to the medial axis, but is latero-anteriorly directed. The humeral-pectoral sulcus is situated far behind the posterior margin on the entoplastron. *Larachelus morla* has several small inframarginal scutes. Their number cannot be determined. Anteromedially, the anal scutes overlap the hypoplastra.

Ilium

The left ilium of the *L. morla* holotype is preserved (Fig. 2Y–BB). The region near the contact area with the carapace is highly fluted. This corresponds to a ligamentous junction, characteristic of pan-cryptodiran members. This region is relatively short and straight.

PHYLOGENETIC ANALYSIS

The first phylogenetic analysis resulted in 94 most parsimonious trees of 407 steps (CI = 0.484, RI = 0.849) (Fig. 5A) and the second one in 87 most parsimonious trees of 418 steps (CI = 0.471, RI = 0.841) (Fig. 5B). The resulting tree topology of both analyses basically coincides with that proposed by Sterli and de la Fuente (2011). Eucryptodira cannot be recognized in any of them. *Santanachelys gaffneyi* and *Solnhofia parsonsi* are obtained as the two most basal pan-cryptodiran taxa. The other pan-cryptodirans are grouped into two lineages (Fig. 5A–B, nodes C and D). Both clades are represented in the European Lower Cretaceous record (Fig. 5B). In the first analysis the clade C groups *Portlandemys mcdowellii*, *Plesiochelys solodurensis*, “*Thalassemys*” *moseri*, and the Paracryptodira members (Fig. 5A, node C). In the second one *Plesiochelys planiceps*, *Hylaeochelys belli*, *Tholemys passmorei* are also obtained as members of this clade (Fig. 5B, node C). In both analyses this clade is diagnosed by: osseous connection between carapace and plastron (character 89 of Sterli and de la Fuente, 2011); contacts of the axillary buttresses with peripherals and first costal (character 98); contacts of inguinal buttresses with peripherals and costal V (character 100). Its sister group is a monophyletic group (Fig. 5A–B, node D) composed of a polytomy including taxa traditionally attributed to “Xinjiangchelyidae” (*Siamochelys peninsularis*, *Xinjiangchelys latimarginalis*, *Chengyuchelys baenoides*) that are not grouped together, *B. brodiei*, *L. morla*, and Cryptodira. In the first analysis (Fig. 5A) this clade is diagnosed by two synapomorphies: vertebrae II to IV as narrow as or narrower than the pleurals (character 87); first dorsal rib extends less than halfway across first costal (character 127). In the second one (Fig. 5B) it is diagnosed by the first of these characters and by: anal scutes anteromedially overlapping the hypoplastra (character 113). In both analyses, Cryptodira (node E) is diagnosed by: absence of

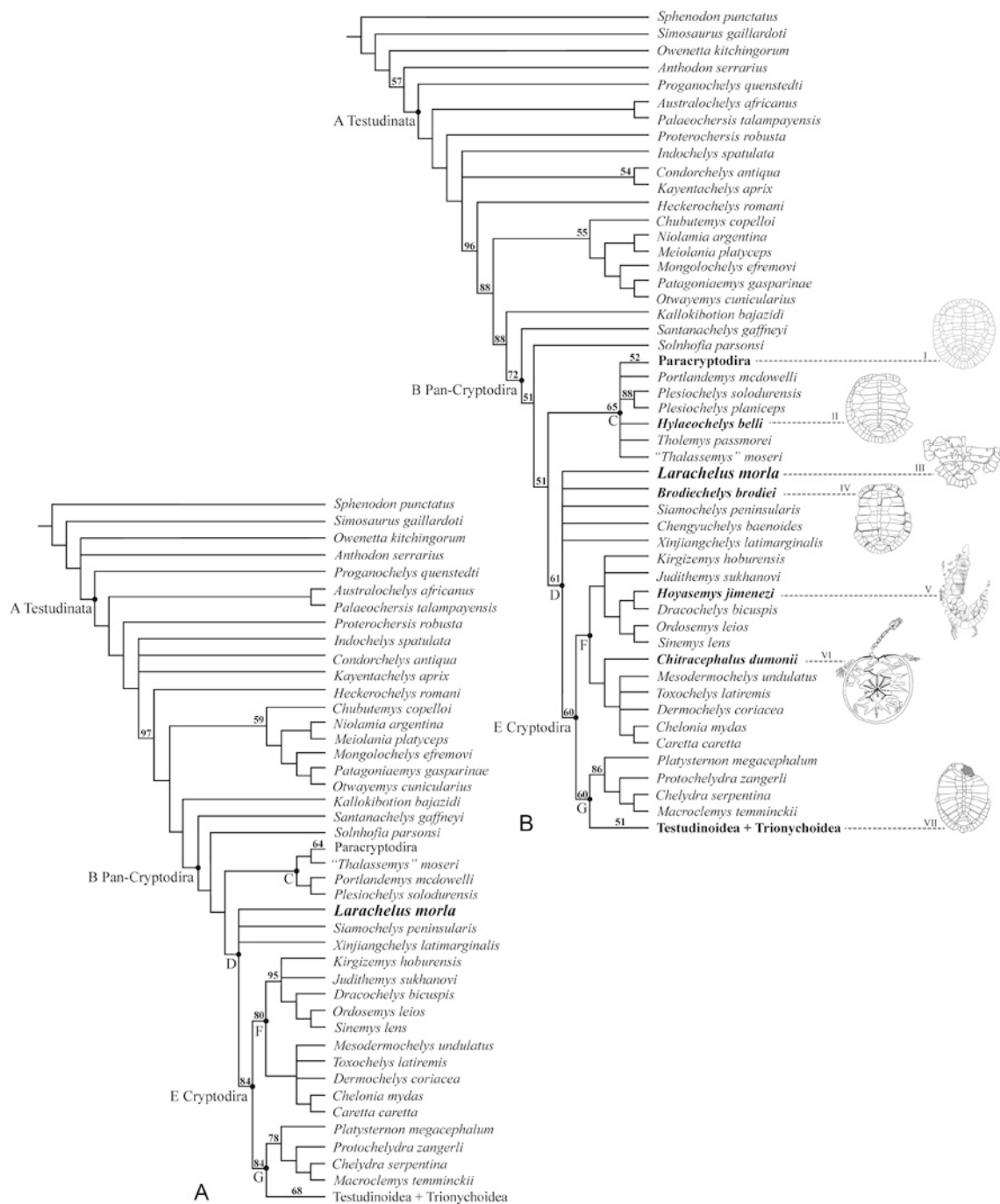


FIGURE 5. Phylogenetic relationships of *Larachelus morla* gen. et sp. nov. within Pan-Cryptodira, based on a reduced version of the data matrix proposed by Sterli and de la Fuente (2011) (A), and on an augmented data set from that matrix version (B). Values refer to percentages under 100% obtained in the majority rule consensus. Taxa in bold in B correspond to pan-cryptodirans recorded in the European Early Cretaceous. Figures (based on our direct study of these specimens): I, *Pleurosternon bullockii* (CAMSM J5327); II, *Hylaeochelys belli* (OXFUM J13796); III, *Larachelus morla* (MDS-MPBS-6); IV, *Brodiechelys brodiei* (NHMUK R11147); V, *Hoyasemys jimenezi* (MCCM-LH 84); VI, *Chitraccephalus dumonii* (IRSNB R 11-12); VII, *Peltochelys duchastelii* (IRSNB Ct. R. 16).

extragulars (character 106); posterior cervical vertebrae with strongly developed ventral keels (character 117); eighth cervical centrum significantly shorter than the seventh (character 118); cervical central articulations (character 119); absence of cleithra (character 136). *Xinjiangchelys latimarginalis* is diagnosed by: presence of paired pits on the ventral basisphenoid surface (character 61). In the first analysis *Siamochelys peninsularis* is diagnosed by: presence of mesoplastra (character 99). In the second one it is diagnosed by the same character and by: absence of anal scutes overlapping the hypoplastra (character 113). *Brodiechelys brodiei* is diagnosed by: osseous connection between the carapace and plastron (character 89). *Chengyuchelys baenoides* is diagnosed by: presence of more than one cervical scute (character 84); contact between the third and fourth vertebral scutes located on the sixth neural plate (character 88); presence of mesoplastra (character 99); presence of plastral tuberosities (character 108). In both analyses *Larachelus morla* is diagnosed by: medial contact of the last pairs of costals (character 82).

DISCUSSION

Morphological Diversity and Paleoecological Implications

Although the European Upper Jurassic turtle record includes several coastal groups, all the Early Cretaceous pan-cryptodiran taxa are continental. Most of these turtles are known by the shell. Comparisons between their shells are very limited, and their intraspecific variability, in the case of knowing more than one specimen, has been poorly analyzed. Comparisons of the shell of *L. morla* with that of other European taxa allows us to characterize it in detail (see Table 1 and Supplementary Data 1).

Due to the limited and generally poor record for most the Early Cretaceous pan-cryptodirans, their lifestyles have hardly been analyzed. However, the high diversity in shell morphologies observed here could be related to adaptations to different ecological niches (Benson et al., 2011). In addition, although the cranial material of this group is very limited, much morphological and structural variability is observed, probably also related to adaptations to different lifestyles. The skull of *Sandownia harrisi*, for example, has one of the most extensive secondary palates known in turtle taxa, which could be related to a trophic modification associated with the development of broad crushing surface (Meylan et al., 2000). The short, wide, and high morphology of the

skull of this taxon contrasts with the very elongate, depressed skull of *C. dumonii*, which necessarily involves different trophic habits (Pérez-García, in press).

Systematic and Biogeographic Implications

The cladistic analyses performed identify *L. morla* as a new member of the little-known European Early Cretaceous stem Cryptodira. During the Early Cretaceous, Pan-Cryptodira was a very diverse group in Europe. In fact, *Larachelus morla* is not the first member of Pan-Cryptodira identified from the Iberian Range (Spain). This study, as well as other recent ones (Pérez-García, in press; Pérez-García and Murelaga, in press; Pérez-García et al., 2010, 2011, in press b), indicates that the Hauterivian-Aptian interval recorded a wide diversity of pan-cryptodirans, higher than in any other area of the European Lower Cretaceous. Members of clade C (probable Pleurosternidae representatives), the new stem cryptodiran turtle *L. morla*, members of the cryptodiran clade F (*Ho. jimemezi*, *C. dumonii*, *G. lopezmartinezae*), and members of the cryptodiran clade G (a new taxon, preliminarily assigned to the trionychian stem lineage) have been collected from Hauterivian-Aptian sites of the Iberian Range (Fig. 5B) (Pérez-García, in press; Pérez-García and Murelaga, in press; Pérez-García et al., 2010, 2011, in press b).

The greatest diversity for clade C (Fig. 5A–B) is recorded in the Upper Jurassic of Europe. The distribution of Pleurosternidae (Paracryptodira) included Europe, as well as North America. Moreover, Europe was also home to taxa traditionally assigned to Thalassemydidae and Plesiochelyidae. These coastal groups were unique to this continent. Eurysternidae, obtained here as a basal Pan-Cryptodira taxon, also had a European distribution. Continental members of clade D have been identified from the Asian Middle Jurassic (Hirayama et al., 2000). During the Early Cretaceous, the diversity of European continental members of Pan-Cryptodira increased due to the presence of members of that clade, not present in the North American record until the Late Cretaceous (Pérez-García, in press). The co-existence of continental members of clades C and D during the Early Cretaceous is exclusive to Europe.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank F. Torcida Fernández-Baldor and staff of the MDS for their cooperation and assistance; S.D. Chapman (NHMUK) and staff of the CAMSM, DORCM, ICIPLR, IRSNB, IWCMS, MCCM, MPG, and OXFUM for access to material; S. Modesto, F. Ortega, N. Vitek, and an anonymous reviewer for comments and suggestions; and the work of Christine Laurin in revising the English text. This research received support from the SYNTHESYS Project <http://www.synthesys.info/>, which is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7 Integrating Activities Programme. A.P.G. is funded by the FPU subprogramme of the ‘Ministerio de Ciencia e Innovación’ (ref. AP2007-00873). The Willi Hennig Society sponsors the TNT cladistics software.

LITERATURE CITED

- Batsch, A. J. G. C. 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kennnisch und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena, 528 pp.
- Benson, R. B. J., G. Domokos, P. L. Várkonyi, and R.R. Reisz. 2011. Shell geometry and habitat determination in extinct and extant turtles (Reptilia: Testudinata). *Paleobiology* 37:547–562.
- Danilov, I. 2008. An overview of fossil non-marine turtles of Europe; pp. 184–187 in C. Corti (ed.), *Herpetologia Sardiniae*. Societas Herpetologica Italica/Edizioni Belvedere, Latina, ‘le scienze’ 8.
- Danilov, I. G., and J. F. Parham. 2008. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:306–318.
- Dollo, M. L. 1885. Première note sur les chéloniens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 3:63–79.
- Ende, M. 1979. *Die Unendliche Geschichte*. K. Thienemanns Verlag, Stuttgart, Germany, 420 pp. [English translation by R. Mannheim. 1983. *The Neverending Story*. Doubleday and Company, Inc., New York, U.S.A].
- Evans, E., and T. S. Kemp. 1975. A new turtle skull from the Purbeckian of England and a note on the early dichotomies of cryptodire turtles. *Palaeontology* 19:25–40.
- Floquet, M. 1998. Outcrop cycle stratigraphy of shallow ramp deposits: the Late Cretaceous Series on the Castilian ramp (northern Spain); pp. 343–361 in P.C.

- Graciansky de, J. Hardenbol, T. Jacquin, and P. R. Vail (eds.), Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European basins. Society for Sedimentary Geology, Tulsa.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, and K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- Hirayama, R., D. B. Brinkman, and I. G. Danilov. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* 7:181–198.
- Hutchison, J. H. and D. M. Bramble. 1981. Homology of the plastral scales of the Kinosternidae and related turtles. *Herpetologica* 37:73–85.
- Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48:3–102.
- Joyce, W. G., J. F. Parham, and J. A. Gauthier. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78:989–1013.
- Joyce, W. G., S. D. Chapman, R. T. J. Moody, and C. A. Walker. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.
- Karl, H.-V., U. Staesche, G. Tichy, J. Lehmann, and S. Peitz. 2007. Systematik der Schildkröten (Anapsida: Chelonii) aus Oberjura und Unterkreide von Nordwestdeutschland. *Geologisches Jahrbuch* 98:5–89.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lydekker, R. A. 1889a. On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia and a tooth of (?) *Ornithopsis*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 45:227–246.
- Lydekker, R. A. 1889b. Chelonia. *Trustees of the British Museum of Natural History III, London, V–XVIII: 1–239.*
- Lyson, T. R., and W. G. Joyce. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *Journal of Paleontology* 85:789–801.
- Mantell, G. A. 1844. The medals of creation: first lessons in geology and in the study of organic remains. Henry G. Bohn, London, U.K., 2:457–1016

- Martín-Closas, C., and A. Alonso Millán. 1998. Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 11:253–270.
- Meylan, P. A. 1988. *Peltochelys* Dollo and the relationships among the genera of the Carettochelyidae (Testudines: Reptilia). *Herpetologica* 44:440–450.
- Meylan, P. A., R. T. J. Moody, C. A. Walker, and S. D. Chapman. 2000. *Sandownia harrisi*, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the Early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:522–532.
- Milner, A. R. 2004. The turtles of the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Palaeontology* 47:1441–1467.
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. Report of the British Association of Advanced Sciences 11:60–204.
- Pereda-Suberbiola, X., J. I. Ruiz-Omeñaca, F. Torcida Fernández-Baldor, M. W. Maisch, P. Huerta, R. Contreras, L. Á. Izquierdo, D. Montero Huerta, V. Urién Montero, and J. Welle. 2011. A tall-spined ornithomimid dinosaur from the Early Cretaceous of Salas de los Infantes (Burgos, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 10:551–558.
- Pérez-García, A. 2011. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica); pp. 249–260 in Pérez-García, A., F. Gascó, J.M. Gasulla, and F. Escaso (eds.), *Viajando a Mundos Pretéritos*. Ayuntamiento de Morella, Morella, Castellón, Spain.
- Pérez-García, A. In press. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*. doi:10.4202/app.2011.0065.
- Pérez-García, A., and X. Murelaga. 2010. A new eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. Abstract Volume of the 8th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists:65.
- Pérez-García, A., and X. Murelaga. In press. Galvechelone *lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology*.
- Pérez-García, A., and F. Ortega. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Testudines, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.

- Pérez-García, A., F. Ortega, and X. Murelaga. 2010. Turtle diversity from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3, Supplement):145A.
- Pérez-García, A., M. S. de la Fuente, and F. Ortega. In press b. *Hoyasemys jimenezi* gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Acta Paleontologica Polonica*. doi:10.4202/app.2011.0031.
- Pérez-García, A., F. Ortega, and J. M. Gasulla. 2011. A new large cryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(3, Supplement):173A.
- Pérez-García, A., X. Murelaga, P. Huerta, and F. Torcida Fernández-Baldor. In press a. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research*. doi:10.1016/j.cretres.2011.09.011.
- Rabi, M., W. G. Joyce, and O. Wings. 2010. A review of the Mesozoic turtles of the Junggar Basin (Xinjiang, Northwest China) and the paleobiogeography of Jurassic to Early Cretaceous Asian testudinales. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90:259–273.
- Salas, R., J. Guimerá, R. Mas, C. Martín-Closas, A. Meléndez, and A. Alonso. 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cenozoic inversion (Iberian Chain). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 186:145–185.
- Seeley, H. G. 1869. Index to the Fossil Remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary System of Strata Arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Deighton, Bell & Co., Cambridge, U.K., 143 pp.
- Sterli, J., and M. S. de la Fuente. 2011. A new turtle from the la Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54:63–78.
- Tong, H., I. Danilov, Y. Ye, H. Ouyang, and G. Peng. In press. Middle Jurassic turtles from the Sichuan Basin, China: a review. *Geological Magazine*. doi:10.1017/S0016756811000859.
- Torcida Fernández-Baldor, F. 2006. Restos directos de dinosaurios en Burgos (Sistema Ibérico): un balance provisional. *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de los Dinosaurios y su Entorno*, pp. 105–128.
- Wegner, T. 1911. *Desmemys bertelsmanni* n.g. n.sp. Ein Beitrag zur Kenntnis der Thalassemydidae Rüttimeyer. *Palaeontographica* 58:105–132.

Characters	<i>Larachelus morla</i>	<i>Pleurosternon. bullockii</i>	<i>Hylaeochelys belli</i>
Shell height	High	Low	Low
Ornamentation	Absent	Present (pits)	Smooth to decorated (small striations)
Fontanelles	Absent	Absent	Central plastral fontanelle present to absent
Neurals-suprapygals contact	Absent	Present	Present to absent
Number of neurals	6	8 to 9	7 to 9
Number of suprapygals	1	2	2
Width of the vertebral 5 in relation to the 4	Wider	Narrower to equal	Considerably narrower
Neural which the vertebral 3 posteriorly contacts	6	5	5
Overlap of vertebral 4 on suprapygals	Present	Present	Absent
Width of vertebral 5 in relation to posterior suprapygal	Equal	Considerably wider to equal	Considerably wider
Overlap of marginals 12 on posterior suprapygal	Present	Present	Absent
Carapace-plastron attachment	Partially ligamentous	Sutured	Sutured
Epiplastra-hyoplastra attachment	Ligamentous	Sutured	Sutured
Hypoplastra-xiphiplastra attachment	Ligamentous	Sutured	Sutured
Plastral sagittal sulcus	Straight	Straight	Slightly sinuous
Anal overlapping hypoplastra	Present	Absent	Absent

<i>Brodiechelys brodiei</i>	<i>Hoyasemys jimenezi</i>	<i>Chitracephalus dumonii</i>	<i>Galvechelone lopezmartinezae</i>	<i>Peltochelys duchastelii</i>
Moderate Present (ridges)	Low Present (ridges)	Low Present (complex pattern)	Low Absent	Low Present (depressions)
Absent	Dorsal and plastral fontanelles	Central plastral and xiphiplastral fontanelles	?	Absent
Absent	?	Present	?	Present
7 to 9	?	?	?	9
2	2	?	?	2
Narrower to equal	?	?	?	Wider
5 to 6	?	?	?	7
Present to absent	Present	?	?	Present
Slightly narrower to slightly wider	?	?	?	Considerably wider
Absent	?	?	?	Absent
Sutured	Ligamentous	Ligamentous	?	Sutured
Sutured	Ligamentous	Ligamentous	?	Sutured
Sutured	Sutured	Sutured	?	Sutured
Slightly sinuous	Straight	?	?	Markedly sinuous
Present	Absent	?	?	Absent

TABLE 1. Comparison of shell characters of European Early Cretaceous pan-cryptodiran members. For explanations see Supplementary Data 1.

APPENDIX 1. Scored characters for the taxa included into the data matrix of Sterli and de la Fuente (2011). Polymorphism key: A, (01).

Brodiechelys brodiei: ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
 ?????????? ?????????? ?00110010 0A00211100 01?1000?2? 0000000100 0010??????
 ?????????? ?????????? ?????????? ??

Chitracephalus dumonii: ?????????? 1????1?1?? ????1????? ?????????? ??????????
 ??0??????? ?????????? ?0000?0?1? ?00?????11 ?1?1001020 010?00010? ??????1?1?
 ???????201? 1??11??111 01??011100 ??

Larachelus morla: ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
 ?????????? ?????????? ?001?0?20 ?10?????10 0111000020 ?000000100 0010??????
 ?????????? ?????????? 01??0????? ??

Plesiochelys planiceps: ???0000111 ?10?????00 ?001??00?1 ?100220211 1121101001
 0100210120 001003?000 01????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
 ?????????? ?????????? ?????????? ??

Tholemys passmorei: ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
 ?????????? ?????????? ?00110010 0000210100 01?1000121 ?00?000100 0000??????
 ???????20?? ??????????1? 0????????? ??

Hylaeochelys belli: ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
 ?????????? ?????????? ?00110010 0A0021010A 0??100?121 0000??????0 0000??????
 ???????201? ?????????? 0????????? ??

SUPPLEMENTARY DATA

The characters in *L. morla* are compared here with those of relatively well-known European Lower Cretaceous pancryptodiran members in which the shells have been preserved: *Pleurosternon bullockii*, *Hylaeochelys belli*, *Brodiechelys brodiei*, *Hoyasemys jimenezi*, *Chitracephalus dumonii*, *Galvechelone lopezmartinezae*, and *Peltochelys duchastelii*.

Although shell of *B. brodiei* is relatively high, the height of the shell of *L. morla* is even greater. The shells of *Pl. bullockii*, *Hy. belli*, *Ho. jimenezi*, *C. dumonii*, *G. lopezmartinezae*, and *Pe. duchastelii* are considerably lower.

The absence of ornamentation on the shell of *L. morla* is shared with *G. lopezmartinezae*. Some variability is observed in the shell of *Hy. belli*, ranging from

smooth to decorated by small striations, subparallel to the axial plane. All the other examined taxa are decorated. The shell of *Pl. bullockii* is covered by fine striations perpendicular to the plate margins, and its surface is coated with small, regular, and clearly defined pits. The vertebral and some pleural scutes of *Ho. jimenezi* and *B. brodiei* are decorated with forward-radiating ridges. The shell of *C. dumonii* is diagnosed by a complex ornamentation pattern with axial symmetry consisting of numerous bony rods that converge with each other, dividing the carapace into thin sub-triangular and sub-rhombic polygons with a rough surface. The outer surface of the shell of *Pe. duchastelli* is covered with small, semi-circular, and elongated depressions.

The absence of fontanelles on the carapace and the plastron of *L. morla* is shared with *Pl. bullockii*, *B. brodiei*, and *Pe. duchastellii*. In adult specimens of *Hy. belli*, a well-developed central plastral fontanelle may be present (e.g., NHMUK 45937, NHMUK 2261) or be significantly reduced or absent (e.g., NHMUK R6885, NHMUK 23624). *Hoyasemys jimenezi* has fontanelles between the costal and peripheral plates and a relatively large central plastral fontanelle. This taxon might have small fontanelles on the bridge. The numerous polygonal areas with fontanelles in the carapace of *C. dumonii* are ossified at an advanced stage of its ontogeny. However, the adult individuals of this taxon retain a central plastral fontanelle and a large xiphiplastral fontanelle.

Dorsal Carapace Plates—*Pleurosternon bullockii*, *Hy. belli*, and *B. brodiei* have regularly shaped neural plates, the first one rectangular and the others hexagonal. The narrow, hexagonal neurals of *L. morla* are similar to those of *Hy. belli*, both of which are less wide than in the other taxa mentioned. The anterior neural plates of *C. dumonii* are not well known, but the morphology of its rear neurals is subhexagonal, with sinuous lateral margins. The morphology of the first and third neurals of *Pe. duchastellii* are subquadrangular. However, the second and the fourth to the seventh neurals are hexagonal, much wider than in *L. morla*. In the holotype and only known specimen of *Pe. duchastellii* (IRSNB Ct. R. 16), the lateral margins of its last two neurals (8 and 9) are sinuous. The last neural is subrounded, longer than wide. The posterior region of the neural series of *Ho. jimenezi* and *G. lopezmartinezae* is not known. However, the anterior neural is rectangular in both taxa, but narrower in *Ho. jimenezi*.

The morphology of the last neural plate is variable in all the analyzed taxa in which several specimens are known. That plate is pentagonal in some specimens of *B. brodiei* (e.g., NHMUK R11173 and IWCMS 2005.14), but subrounded in others (e.g., NHMUK R11146 and NHMUK R11175). It is pentagonal in some specimens attributed to *Hy. belli* (e.g., OXFUM J13796), but subrounded in others (e.g., NHMUK 1640). It is pentagonal in some specimens of *Pl. bullockii* (e.g., CAMSM J5328), but hexagonal in others (e.g., CAMSM J5327).

In *Pl. bullockii* (a taxon for which more than twenty relatively complete carapaces are known), in *Pe. duchastelli* (only represented by its holotype), and in *C. dumonii* (a taxon in which the neural series is partially preserved only in specimen MDS-JTS.V.1–40), the neural series makes contact with the suprapygal plates. In some specimens of *Hy. belli*, there is no medial contact of any pair of costals (e.g., DORCM G20), but in others (e.g., OXFUM J13796 and NHMUK 24299) the last pair of costals has a short medial contact. In *B. brodiei*, the medial contacts of the seventh and eighth pairs of costals may be present (e.g., IWCMS 2005.14, NHMUK R11146), or only that of the seventh pair (e.g., NHMUK R11173, NHMUK R11175). However, the contact between the last three pairs of costals in *L. morla* is not shared with any of these taxa.

Due to the relative position of the neural plates in the holotype of *L. morla*, this specimen is believed to have had six plates in this series. The number of neurals in the European Early Cretaceous members of Pan-Cryptodira in which several specimens are known is variable. For instance, *B. brodiei* has specimens with nine (e.g., NHMUK R11175), eight (e.g., BMHN R6683), and seven neurals (e.g., NHMUK R11146). In *Hy. belli*, there are also specimens with nine (e.g., NHMUK 1640), eight (e.g., DORCM G20), and seven neurals (e.g., NHMUK 23624). The variability also affects members of the paracryptodiran lineage, with some *Pl. bullockii* specimens having nine neurals (e.g., NHMUK R6880) and others eight (e.g., DORCM G6262).

Unlike *L. morla*, a taxon with a single suprapygal plate, *Pl. bullockii*, *Hy. belli*, *B. brodiei*, *Ho. jimenezi*, and *Pe. duchastelli* all have a pair of suprapygals. The number of suprapygals in *C. dumonii* and in *G. lopezmartinezae* is not known.

The presence of long posterior peripheral and pygal plates in *L. morla* is shared with taxa such as *Hy. belli*, but not with other taxa such as *Pe. duchastelli*, in which these plates are relatively much shorter.

Dorsal Carapace Scutes—The interpreted difference in width between the third and fourth vertebral scutes of *L. morla*, where the third vertebral scute is significantly wider than the fourth vertebral, is higher than that observed in other taxa.

The width of the fifth vertebral scute in *Hy. belli* is considerably less than that of the fourth. In *Pl. bullockii* and in *B. brodiei*, the width of the fifth vertebral scute varies from less than equal to that of the fourth vertebral scute. As in *L. morla*, the fourth vertebral scute of the holotype of *Pe. duchastelii* is narrower than the fifth vertebral.

In contrast to *L. morla*, the morphology of the posterior margin of the third and fourth vertebral scutes is approximately straight in the other analyzed taxa. In fact, in the specimens in which the boundary between the third and fourth vertebral scutes has a slight curvature, it is oriented in the opposite direction as in *L. morla*. Therefore, the morphology of the anterior margin of the fourth vertebral scute of *L. morla* is unique.

As described, the third vertebral scute of *L. morla* overlaps the anterior half of the sixth neural plate. In *Pl. bullockii* and *Hy. belli*, this scute posteriorly overlaps the fifth neural. In *B. brodiei*, this contact also occurs at the fifth neural, except in some specimens in which an additional neural is present between the first pair of costals (e.g., BMHN R6683 and NHMUK R11174). In these specimens, that scute overlaps the sixth neural. In *Pe. duchastelii*, the third vertebral scute reaches the seventh neural. Due to its preservation, the relationship between this scute and the neural plates is unknown in *Ho. jimenezi*, *G. lopezmartinezae*, and *C. dumonii*.

The overlap of the fourth vertebral scute on the suprapygal series is present in *L. morla*, *Pl. bullockii*, *Ho. jimenezi*, and *Pe. duchastelii*. It is also present in some specimens of *B. brodiei* (e.g., NHMUK R11146) but not in others (e.g., IWCMS 2005.14). This condition is not seen in *G. lopezmartinezae* nor in *C. dumonii*.

The fifth vertebral scute of some specimens of *B. brodiei* is slightly narrower than the posterior margin of the second suprapygal (e.g., NHMUK R11146). However, in other specimens of this taxon, this scute is slightly wider than that plate (e.g., NHMUK R11147). In *L. morla*, the relationship between the posterior margin of the suprapygal and the width of this scute is intermediate between these two cases. In *Hy. belli* and *Pe. duchastelii*, the width of the fifth vertebral is considerably greater than that of the suprapygal. *Pl. bullockii* has great variability in this region. Thus, there are specimens in which the width of the suprapygal and the fifth vertebral are similar but, unlike the other examined taxa, the boundary between the fifth vertebral and the

posterior marginal scutes is significantly anterior to the suprapygol-peripheral limit (e.g., CAMSM J5327). However, in other specimens (e.g., NHMUK 28 618), the fifth vertebral scute is much wider, but the boundary between it and the last marginals is close to the suprapygol-peripheral limit. Therefore, the surface of the second suprapygol covered by the last two pairs of marginals is variable in this taxon. Unlike the condition in *L. morla*, the last pair of marginal scutes does not overlap onto the rear area of the posterior suprapygol plate in the specimens of *Hy. belli* and *B. brodiei* in which this region is preserved (NHMUK 23624, DORCM G20, OXFUM J13796, and NHMUK R11146, NHMUK R11147, NHMUK R11175, respectively), nor in the holotype and only known specimen of *Pe. duchastelii*. This relationship is not known in *Ho. jimenezi*, *G. lopezmartinezae*, or *C. dumonii*.

Plastral Plates—None of the European Early Cretaceous pan-cryptodiran members in which the visceral view of the epiplastra is known (*Pl. bullockii*, *Hy. belli*, and *C. dumonii*) have a depression like that of *L. morla*.

It is thought that *Ho. jimenezi* probably has a ligamentous attachment between the epiplastra and the hyoplastra (Pérez-García et al., in press b). However, in that taxon the hypoplastra-xiphiplastra union is sutured. A ligamentous contact between the epiplastra and hyoplastra is also present in *C. dumonii*, although the union between the hypoplastra and xiphiplastra is sutured. However, the type of union between the epiplastra-hyoplastra and the hypoplastra-xiphiplastra of *L. morla* is not shared with any of the other analyzed taxa.

The entoplastron of *L. morla* differs from that of *Pe. duchastelii* and *Pl. bullockii*, where it is relatively large, and wider than long. Its size in relation to the dimensions of the anterior plastron lobe and its width-length ratio are relatively similar to those of *Hy. belli*. The entoplastron of *B. brodiei* can be similar in size to these taxa (e.g., NHMUK R6683) or much smaller (e.g., NHMUK R11173), with a rhombic (e.g., NHMUK R11174) or subcircular morphology (e.g., NHMUK R11146), but not elongate.

Although the connection between the plastron and carapace of *L. morla* does not consist of a suture as in *Pl. bullockii*, *Hy. belli*, *B. brodiei*, and *Pe. duchastelii*, this union is more ossified than in *Ho. jimenezi* and *C. dumonii*.

Plastral Scutes—*Larachelus morla*, *Pl. bullockii*, and *Ho. jimenezi* share the presence of a relatively straight medial plastral sulcus. Slight sinuosity occurs in *Hy. belli* and *B. brodiei* and marked sinuosity in *Pe. duchastelii*.

As in *L. morla*, the gular scutes overlap the anterior entoplastron area in *Pl. bullockii* and *Pe. duchastelii*. This overlap is present in some specimens of *B. brodiei* (e.g., NHMUK R6683, NHMUK R11174), but this pair of scutes only makes contact with the anterior entoplastron margin in other specimens (e.g., NHMUK R11146). The presence of two gular scutes with axial symmetry contrasts with the holotype of *Pe. duchastelii* and of most specimens of *Pl. bullockii* (e.g., the holotype BMHN R911, and other specimens such as NHMUK 4317 and NHMUK 43621), in which one is larger than the other.

Pleurosternon bullockii, *Hy. belli*, *B. brodiei*, and *Pe. duchastelii* share with *L. morla* the presence of inframarginal scutes. However, these scutes are much larger than in *L. morla*, where the intramarginal series is composed of no more than five scutes.

Larachelus morla shares with most of the specimens assigned to *B. brodiei* (except with IWCMS 3868) an anteromedially directed femoral-anal sulcus, and a medial overlap of the anal scutes on the posterior hypoplastral region. The femoral-anal sulcus of *Ho. jimenezi* is also anteromedially directed, but the anal scutes are close to the hypoplastral plates instead of overlapping them. This sulcus is also curved in *Pl. bullockii* and *Hy. belli*, but its distance to the hypoplastra is greater. This sulcus is subperpendicular to the medial plane in *Pe. duchastelii*, and the anal scutes are significantly farther back relative to the hypoplastra.

CAPÍTULO 6: CRETÁCICO SUPERIOR

6.1. INTRODUCCIÓN

La relativamente abundante información disponible sobre la paleoqueloniofauna del Cretácico Superior ibérico contrastaba con la del Jurásico Superior y la del Cretácico Inferior, limitada en comparación con la de otras áreas europeas (ver capítulo 1.2). Los análisis de los quelonios del yacimiento campano-maastrichtiense de Laño (Burgos), llevados a cabo por Lapparent de Broin y Murelaga (1996, 1999), permitieron definir dos nuevos grupos (Dortokidae y Solemydidae), así como identificar un nuevo miembro de Bothremydidae, *Polysternon atlanticum*. Miembros de uno o varios de estos tres linajes han sido identificados en la mayoría de los yacimientos con quelonios del Cretácico Superior europeo, ya sea de Europa occidental (Portugal, España, Francia) o central y centro-oriental (Austria, Hungría, Rumanía) (ver Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Pérez-García et al., 2012). Por otra parte, se ha asignado a Dortokidae material fragmentario procedente del Barremiense español (Murelaga-Bereikua, 1998). Varios taxones de afinidad incierta, del Cretácico Inferior y Superior de Europa y de Norte América, así como abundante material indeterminado proveniente de niveles Jurásicos y Cretácicos europeos, pudieron ser asignados a Solemydidae (ver Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Joyce et al., 2011).

Tanto en los trabajos de Lapparent de Broin y Murelaga (1996, 1999) como en otros posteriores, se ha identificado la presencia de miembros de Bothremydidae, Solemydidae y Dortokidae en varias localidades del Cretácico Superior españolas (ver capítulo 1.2). Todas estas referencias a Bothremydidae, así como todas las previamente realizadas en la Península Ibérica, excepto la de *Rosasia soutoi* en niveles campano-maastrichtienses de Averio, Viso y Taveiro, aluden a material desarticulado y, en muchos casos, fragmentario. De hecho, la atribución de un alto porcentaje del material de Bothremydidae de Laño a *Polysternon atlanticum*, así como las de material de otras localidades españolas a ese género o especie, deberían ser reconsideradas a la luz de los nuevos hallazgos.

En 2007 se descubrió un nuevo yacimiento campano-maastrichtiense en Fuentes (Cuenca), en la rama suroccidental de la Cordillera Ibérica (Barroso-Barcenilla et al., 2009, capítulo 6.2). Este yacimiento, denominado Lo Hueco, se sitúa en la parte

superior de la Formación Margas, Arcillas y Yesos de Villalba de la Sierra. Allí se han identificado los primeros restos articulados de Bothremyidae del registro español (Pérez-García et al., 2009a), reconociéndose abundante material que ha permitido avanzar en el conocimiento sobre este grupo. De hecho, más del 99% de los ejemplares de quelonios identificados en este yacimiento pueden ser asignados a Bothremyidae.

Bothremyidae es el grupo de quelonios mejor representado en los yacimientos campano-maastrichtienses de Europa Occidental. En esta región se han identificado varios miembros de Foxemydina, algunos de ellos cuya distribución era, hasta ahora, exclusiva de Francia (*Polysternon provinciale*, *Foxemys mechinorum*, *Elochelys perfecta* y “*Elochelys*” *convenarum*), mientras que en España se había confirmado únicamente la presencia de una especie, *Polysternon atlanticum*. Por su parte, el registro portugués también incluía un miembro de Bothremyidae, identificado como un representante de Bothremyidina, *Rosasia soutoi*, exclusivo de ese país (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Gaffney et al., 2006; Pérez-García et al., 2009b). Debido a que el material asignado a algunos de estos taxones es escaso y fragmentario, las hipótesis tanto sobre sus áreas de distribución paleobiogeográfica como sobre sus relaciones de parentesco son débiles (Gaffney et al., 2006; Pérez-García et al., 2009b).

Lapparent de Broin y Murelaga (1999) asignaron a ?*Elochelys* sp. un epiplastrón fragmentario proveniente de Laño (Burgos) pero, atendiendo a que la información que suministra este ejemplar es muy escasa y que no puede asignarse de forma inequívoca a ninguno de los taxones descritos, se prefiere su consideración como Bothremyidae indet. (ver Pérez-García et al., 2010a). Se han realizado alusiones imprecisas a la posible presencia de *Elochelys* o *Rosasia* en el yacimiento campano-maastrichtiense de Armuña (Segovia) (Jiménez et al., 1990; Jiménez-Fuentes, 1992). Sin embargo, esto se realizó previamente a la descripción del género *Foxemys* y de las especies *Foxemys mechinorum*, “*Elochelys*” *convenarum* y *Polysternon atlanticum*, no siendo posible confirmar esas asignaciones a partir del material fragmentario hasta ahora identificado en ese yacimiento. Las restantes atribuciones genéricas del registro español, también basadas en placas aisladas, corresponden a *Polysternon* (ver capítulo 1.2). No obstante, el estudio de algunos ejemplares articulados de Lo Hueco ha demostrado que en el Cretácico Superior de la Península Ibérica habitaban también otros taxones, con los que son compatibles algunas de las placas previamente reconocidas en otras localidades. Concretamente se identifica en Lo Hueco el taxón “*Elochelys*” *convenarum*, hasta el

momento reconocido exclusivamente por su holotipo, un caparazón relativamente completo del Maastrichtiense superior de Alto Garona. El hallazgo de Lo Hueco no sólo permitió confirmar que *Elochelys perfecta* y “*Elochelys*” *convenarum* se trataban de dos taxones diferentes y ampliar la distribución estratigráfica y geográfica de esta segunda especie, sino que aportó algunos datos sobre su variabilidad intraespecífica, que afectaba a varios caracteres de la diagnosis original del taxón (Pérez-García et al., 2010a) (ver capítulo 6.3).

El análisis de un plastrón completo y articulado de Bothremyidae de Lo Hueco ha permitido reconocer la presencia de un segundo miembro de este grupo en el yacimiento (ver capítulo 6.4). Se trata de un representante de Foxemydina que no puede ser asignado a *Elochelys perfecta* o a “*Elochelys*” *convenarum*, pero que es compatible con la diagnosis de los taxones *Polysternon* y *Foxemys*. La escasa disponibilidad de caracteres de este ejemplar no ha permitido realizar una determinación más precisa. Este hallazgo es relevante ya que supone la primera evidencia que demuestra, de manera robusta, la coexistencia sincrónica y simpátrica de dos miembros diferentes de Bothremyidae en un ecosistema del Cretácico Superior europeo. Aunque hasta ahora la identificación de un miembro de Bothremyidae en un yacimiento o área del Cretácico Inferior de Europa había motivado la asignación del resto de ejemplares hallados en la misma localidad a ese mismo taxón, el reconocimiento de dos taxones en un mismo yacimiento hace necesaria la revisión de muchas de esas citas, siendo recomendable la determinación de muchas de ellas como Bothremyidae indet. o como Foxemydina indet. (Pérez-García et al., en prensa a).

La información disponible sobre la variabilidad morfológica de los botremídidos europeos era, hasta ahora, muy limitada. La revisión detallada del holotipo y paratipo de *Elochelys perfecta*, únicos ejemplares atribuidos a esta especie, y el estudio de nuevos ejemplares de Lo Hueco, atribuibles a “*Elochelys*” *convenarum*, han permitido realizar un estudio sobre la validez de las hasta ahora consideradas dos especies de este género (ver capítulo 6.5). Este estudio nos ha permitido ampliar la variabilidad individual conocida de ambas especies. Sin embargo, la combinación de caracteres que las diferencia es tal que, siguiendo los criterios empleados para la determinación de otros miembros de Bothremyidae, se ha optado por considerarlas como representantes de dos géneros diferentes. Se propone una nueva diagnosis para *Elochelys perfecta*, designando al nuevo género como *Iberoccitanemys*. Se observa que varios de los

caracteres considerados en la diagnosis previa de ambas especies están sometidos a variabilidad intraespecífica. Sin embargo, la comparación entre ambas, así como con otros miembros de Bothremydini, permiten proponer nuevos caracteres (Pérez-García et al., en prensa b).

Por tanto, los estudios hasta ahora realizados con los miembros de Bothremydidae de Lo Hueco y la revisión de material asignado a este grupo, procedente de otras localidades de Europa Occidental, han permitido considerar la presencia, en el registro ibérico, de taxones previamente no identificados, ampliar la distribución stratigráfica de algunos de ellos, ampliar el conocimiento sobre la variabilidad de los mismos y constatar la posible coexistencia de más de un taxón en un mismo yacimiento. Recientemente se ha definido una nueva especie española, “*Polysternon isonae*”, a la que se han atribuido dos ejemplares procedentes del Maastrichtiense del Barranc de Torrebilles (Lleida) (Marmi et al., en prensa). Sin embargo, teniendo en cuenta esos criterios, la validez de este taxón ha de ponerse en duda. Así pues, en el paratipo no puedes ser analizados ninguno de los caracteres con los que se ha diagnosticado este taxón, ya que aluden a elementos no preservados en ese ejemplar. En él no se identifica ningún carácter que permita precisar su determinación más allá de Bothremydidae indet. Se observa que todos los caracteres empleados en su diagnosis están sometidos a variabilidad individual en otros miembros de Bothremydidae del Cretácico de Europa Occidental. Así pues, la morfología de la primera placa neural, cuyos márgenes laterales son casi rectos; la morfología redondeada del contacto del primer escudo vertebral con el primer par de marginales (considerada como dos caracteres independientes en la citada diagnosis); la cercanía del segundo par de marginales al primer par de placas costales; y la morfología del margen anterior del plastrón, que no posee una escotadura, sino que en realidad es casi rectilínea (como se observa en el epiplastrón derecho) pero que está deformada, y a la que afecta que varios elementos del plastrón no hayan podido ser correctamente encajados, entran dentro del rango de variabilidad de los citados taxones. Por tanto, ninguno de estos caracteres permite su asignación a una nueva especie. Además, la asignación al género *Polysternon* debe ser tomada con cautela, dado que, con la información disponible, no se puede descartar su asignación a *Foxemys*, que es un género actualmente válido (ver, por ejemplo, Gaffney et al., 2006; Rabi et al., en prensa). Por tanto, se sugiere la asignación de este ejemplar a *Foxemydina* indet., descartándose su asignación a *Elochelys* y a *Iberoccitanemys*.

Lo Hueco ha sido interpretado como una llanura de inundación continental fangosa, atravesada por canales distribuidores arenosos, próxima a la costa y expuesta intermitentemente a aguas dulces, salobres o marinas y a desecación parcial o total (Barroso-Barcenilla et al., 2009). A grandes rasgos, en Lo Hueco se identifica una sucesión de seis niveles, decimétricos a métricos, de arcillas margosas versicolores (verde, gris, rojo, gris, rojo y marrón) separadas por límites graduales. Además, se reconoce una estructura canaliforme arenosa que corta a algunos de estos niveles por medio de una superficie erosiva. Tanto en los depósitos arenosos del canal como en los dos niveles de arcillas margosas grises, depositados en llanuras margosas inundadas, abundan los restos de tortugas. Debido a los aspectos geológicos y tafonómicos de cada uno de esos dos niveles de arcillas margosas y del nivel arenoso, éstos han sido identificados como tres tafofacies diferentes (Cambra-Moo et al., en prensa). Se han comparado los mecanismos de preservación y las pautas de dispersión de los restos de tortugas hallados en cada una de estas tafofacies. Los restos de quelonios preservados en los depósitos correspondientes a la estructura arenosa presentan mayor grado de alteración bioestratinómica, apareciendo fragmentados y generalmente desarticulados, con las superficies óseas alteradas por abrasión. En el nivel de arcillas margosas grises inferior es relativamente común el hallazgo de caparzones relativamente completos, asociados a otros elementos del esqueleto, que pueden llegar a estar articulados. Es común que estos ejemplares estén recubiertos por una costra ferruginosa, de espesor variable. En el nivel de arcillas margosas grises superior, los restos de quelonios suelen aparecer desarticulados y dispersos, no identificándose huesos asociados a los elementos del caparazón hallados, que generalmente corresponden a placas aisladas o escasos elementos del espaldar. Los elementos de quelonios registrados en este nivel carecen de costras ferruginosas o éstas están escasamente desarrolladas (Cambra-Moo et al., en prensa) (ver capítulo 6.6).

El registro de tortugas del Cretácico Superior ibérico anterior al Campaniense, y en general de Europa Occidental, era hasta ahora muy limitado. Sin embargo, recientemente se ha identificado un nuevo yacimiento en la provincia de Guadalajara, que aporta algunos datos sobre este grupo, que pueden ser de interés paleobiogeográfico. El yacimiento de Algora, situado en la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica, se ubica en la parte superior de la Formación Arenas de Utrillas. Su posición estratigráfica relativa ha permitido su atribución al lapso comprendido entre la

parte más superior del Cenomaniense medio y la más inferior del Cenonamiense superior. Allí se registran intervalos arenosos, con algunas intercalaciones margosas, que, en conjunto, han sido interpretados como depósitos costeros, con alternancias de intervalos submareales e intermareales (Segura et al., 2010; Torices et al., 2010). En este yacimiento se han identificado restos de varios grupos de peces, posibles sauropterigios, cocodrilos, dinosaurios y tortugas, siendo este último grupo el más abundante. Sin embargo, los elementos identificados como pertenecientes a quelonios corresponden a algunas placas desarticuladas y, generalmente, fragmentos de éstas. El análisis preliminar de los elementos que aportan suficientes caracteres para su determinación permite confirmar la presencia de, al menos, un taxón de Pan-Pleurodira. Como se ha indicado (ver capítulo 5), la única cita de este grupo confirmada en el Cretácico Inferior de Europa corresponde a Dortokidae (Murelaga-Bereikua, 1998). Aunque en el Cretácico Superior se ha atribuido a cf. Dortokidae un ilion y un pubis fragmentarios del Cenomaniense de Charentes (Francia) (Vullo et al., 2010), no es hasta el Santoniense cuando se confirma la presencia de otro grupo de Pan-Pleurodira en Europa (Rabi et al., en prensa). Se trata de Bothremydidae, cuyo registro europeo actualmente conocido es abundante y diverso a partir del Campaniense superior y durante el Maastrichtiense.

El material de Pan-Pleurodira actualmente identificado en Algora no puede ser adscrito a Dortokidae, ya que no comparte los caracteres de su diagnosis. Sin embargo, su disponibilidad de caracteres (entre otros la morfología de la cicatriz iliaca, la morfología de sus placas neurales y su patrón ornamental) permiten su asignación a Eupleurodira. Se ha propuesto que Pan-Pleurodira pudo haberse originado en la región europea de Pangea, generándose posteriormente grupos endémicos europeos (como es el caso de Dortokidae), así como grupos de distribución gondwanica (por ejemplo Eupleurodira) (Lapparent de Broin, 2001). Durante el Cretácico Inferior se identifican dos clados de Eupleurodira, que ocupaban diferentes áreas de distribución. Chelidae se desarrolló en el sur de Gondwana, mientras que Pelomedusoides lo hizo en el norte (Fuente, 2003). En el Cenomaniense de Marruecos se identifican cuatro grupos de pelomedusoides, siendo uno de ellos Bothremydidae (Gaffney et al., 2006). Aunque el material actualmente disponible no permite precisar a qué grupo o grupos de Eupleurodira pertenece el taxón o taxones de Algora, sí se puede afirmar que al menos un miembro indeterminado de Eupleurodira habitaba en Europa en el Cenomaniense, habiéndose

producido la primera migración de este grupo desde África a Europa antes de lo previamente considerado (Santoniense).

Además de miembros de Bothremydidae, en el yacimiento de Lo Hueco se identifica un segundo grupo de quelonios, cuyo registro, muy escaso, se asigna a Pan-Cryptodira (Pérez-García et al., 2009c). Se trata de un quelonio de gran tamaño, con una longitud del caparazón que podría ser próxima a un metro. La presencia de contacto muy sinuoso entre las placas costales y las periferales es compatible con grupos como Chelydridae, pero también con los miembros de Pan-Chelonioidea. De hecho, Pan-Chelonioidea (el grupo que incluye a las actuales tortugas marinas así como a otros grupos de tortugas marinas extintos), era muy abundante y estaba muy diversificado en los mares y océanos del Cretácico Superior. En la Península Ibérica se han identificado restos de una cintura escapular de este grupo en el Santoniense de San Pantaleón de Losa (Burgos), asignados a Cheloniidae (Bardet et al., 1993). Dada la presencia de influencia marina en algunos niveles de Lo Hueco, no puede descartarse que el representante de Pan-Cryptodira hallado en este yacimiento pudiera corresponder a un miembro indeterminado de Pan-Chelonioidea. De hecho, esa influencia podría explicar la ausencia de miembros de Dortokidae y Solemydidae en Lo Hueco, grupos presentes en algunos de los yacimientos campano-maastrichtienses de Europa Occidental. Bothremydidae es un grupo de Pelomedusoides en el que, al menos algunos de sus representantes, se adaptaron a ambientes de transición, pudiendo incluso habitar en aguas marinas poco profundas, cercanas a la línea de costa (Lapparent de Broin, 2001; Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). Se ha justificado que diferentes requerimientos paleoecológicos, hasta ahora mal conocidos, podrían explicar la presencia exclusiva de miembros de Bothremydidae en algunos niveles de Laño (L2), la coexistencia de Bothremydidae, Dortokidae y Solemydidae (L1A), o la presencia exclusiva de miembros de Dortokidae y de Solemydidae (L1B) (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). La presencia exclusiva de miembros de Bothremydidae ha sido registrada también en otros yacimientos ibéricos, como los de Aveiro, Viso y Taveiro (Portugal), mientras que en yacimientos como Chera (Valencia) o Armuña (Segovia) registramos la presencia de los tres grupos (Antunes y Broin, 1988; Company, 2004; Pérez-García et al., 2010b).

La presencia de osteodermos sobre las extremidades observada en varios representantes de Solemydidae (*Naomichelys*, *Helochelydra*, *Solemys*) indicaría que este grupo de

quelonios tenía hábitos terrestres (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Joyce et al., 2011). De hecho, aunque el desarrollo de un incipiente paladar secundario observada en *Helochelydra* podría ser consistente con una dieta malacófaga, también es compatible con un alimentación omnívora de un taxón terrestre. Por tanto, estas evidencias han permitido considerar que este grupo de quelonios probablemente fueran terrestres (Joyce et al., 2011). Aunque algunos estudios histológicos realizados a partir de placas periferales de *Solemys* también apoyan esta interpretación, Marmi et al. (2009) consideraron que estas tortugas tendrían un modo de vida acuático, basándose en una serie de argumentos circunstanciales sobre un caparazón parcial y sobre su contexto sedimentario. Sin embargo, teniendo en cuenta la información actualmente disponible (presencia de osteodermos; estructura histológica; presencia, ausencia y abundancia relativa en yacimientos con mayor o menor vinculación a medios salobres), la hipótesis sobre que los miembros de Solemydidae eran quelonios de hábitos terrestres resulta más robusta. Varios trabajos en proceso (estudios histológicos e isotópicos de material de este grupo de distintos géneros, edades y áreas) podrán aportar nuevos indicios para apoyar o refutar esta hipótesis.

Además de la identificación de material de Solemydidae en varios yacimientos campano-maastrichtienses españoles (ver capítulo 1.2), se ha reconocido la presencia de material escaso y fragmentario de este grupo en el Cenomaniense de Algora. Su patrón ornamental no permite la asignación a ninguno de los taxones definidos en el Cretácico Inferior, pero tampoco es compatible con los del Cretácico más superior. En el Cenomaniense de Europa suroccidental se ha citado la presencia de material asignado a miembros indeterminados de este grupo en el área de Charentes (Francia) (ver Vullo et al., 2010). La distancia relativa entre cada tubérculo o conjunto de tubérculos del material de Algora es mayor que la del morfotipo A identificado en Charentes. Aunque esta distancia es similar a la del morfotipo B, su patrón ornamental es diferente ya que, en el material de Algora, algunos tubérculos están fusionados. A pesar de que es probable que estos morfotipos puedan representar diferentes taxones, el material conocido de ambas regiones es, a día de hoy, demasiado fragmentario para confirmar esta hipótesis.

Aunque en Europa Occidental Dortokidae ha sido identificado en algunos yacimientos campano-maastrichtienses del noreste y este de la Península Ibérica, así como del sur de Francia, este grupo podría estar también presente en otras regiones, como el centro de

España. Se reconocen algunos elementos del yacimiento de Armuña (Segovia) que podrían corresponder a Dortokidae. Sin embargo, de este grupo destaca, por su abundancia, el registro de su localidad tipo, Laño. La revisión del material previamente reconocido en esta localidad (ver Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999), así como el estudio de numerosos ejemplares hallados con posterioridad a la realización de esos estudios, han permitido realizar nuevas interpretaciones sobre la anatomía y forma de vida de *Dortoka vasconica* (Pérez-García et al., 2012) (ver capítulo 6.7). Se reconoce una alta variabilidad individual en varios caracteres del espaldar y del plastrón, así como otros caracteres cuyas diferencias morfológicas pueden estar relacionadas con el dimorfismo sexual. De hecho, se ha constatado que algunos caracteres empleados en la diagnosis de este taxón (Lapparent de Broin et al., 2004) presentan una amplia variabilidad. La revisión de este material ha permitido reconocer la presencia de un par de fontanelas, de gran tamaño, en el espaldar de *Dortoka vasconica*. De forma diferente a lo que ocurre con las fontanelas costo-periferales de otros quelonios, tales como algunos miembros de Chelonioidea, Chelydridae o “Sinemydidae”, las costillas de *Dortoka vasconica* no contactan con la serie periferal. Este par de fontanelas debió estar recubierto exclusivamente por el segundo par de escudos pleurales, lo que explicaría la peculiar morfología de los escudos del espaldar previamente reconocida para este taxón (ver Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). La presencia de estas fontanelas, unida a la alternancia de áreas suturadas y no suturadas en el contacto de las placas neurales y costales y a las notables diferencias en el espesor de las placas periferales, generan una estructura del caparazón muy debilitada, que es reforzada por robustos procesos axilares e inguinales autapomórficos. La información disponible permitió a Lapparent de Broin y Murelaga (1999) considerar a *Dortoka vasconica* como una tortuga anfibia, con un modo de vida similar al de la actual *Pelomedusa*. Para tener un conocimiento más preciso de este taxón, se han realizado estudios histológicos a partir de placas de diferentes áreas del espaldar y del plastrón. Los resultados derivados de estos estudios, así como de las observaciones anatómicas, permiten considerar a este taxón como más acuático de lo previamente indicado (Pérez-García et al., 2012).

En el Cenomaniense de Asturias se han identificado pequeños fragmentos de placas, que no pueden ser asignadas a ningún taxón concreto, pero que, en función de su ornamentación, pueden considerarse como de aspecto “quelidroide” (Vullo et al., 2009).

Referencias

- Antunes, M.T. y Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Bardet, N., Corral, J.C. y Pereda, J. 1993. Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 8:27–35.
- Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Escaso, F., Ortega, F., Pascual, A., Pérez-García, A., Rodríguez-Lázaro, J., Sanz, J.L., Segura, M., Torices, A. 2009. New and exceptional discovery in the Upper Cretaceous of the Iberian Peninsula: the palaeontological site of "Lo Hueco", Cuenca, Spain. *Cretaceous Research* 30:1268–1278.
- Cambra-Moo, O., Barroso-Barcenilla, F., Berreteaga, A., Carenas, B., Coruña, F., Domingo L., Domingo, M.S., Elvira, A., Escaso, F., Ortega, F., Pérez-García, A., Peyrot, D., Sanz, J.L., Segura, M., Sopelana, A., Torices, A. En prensa. Preliminary taphonomic approach to "Lo Hueco" palaeontological site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain). *Geobios*.
- Company, J. 2004. Vertebrados continentales del Cretácico superior (Campaniense-Maastrichtense) de Valencia. Tesis Doctoral de la Universidad de Valencia, 410 pp.
- Fuente, M. de la. 2003. Two New Pleurodiran Turtles From The Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) Of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77:559–575.
- Gaffney, E.S., Tong, H. y Meylan, P.A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300:1–700.
- Jiménez, E., Martín, S., Mulas, E. y Pérez, E. 1990. Yacimientos con quelonios del Cretácico español; pp. 173–176 en Civis Llovera J. y Flores Villarejo J.A. (eds.), *Actas de Paleontología*, Salamanca, España.
- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Ediciones del Museo de Salamanca, España.

- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J. y Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86:75–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de la Academie des Sciences de Paris* 323:729–735.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Lapparent de Broin, F. de, Murelaga Bereikua, X. y Codrea, V. 2004. Presence of Dortokidae (Chelonii, Pleurodira) in the earliest Tertiary of the Jibou Formation, Romania: paleobiogeographical implications. *Acta Palaeontologica Romaniaiae* 4:203–215.
- Marmi, J., Luján, Á. H., Riera, V., Gaete, R., Oms, O. y Galobart, À. En prensa. The youngest species of Polysternon: a new bothremydid turtle from the uppermost Maastrichtian of the southern Pyrenees, *Cretaceous Research*.
- Marmi, J., Vila, B. y Galobart, À. 2009. *Solemys* (Chelonii, Solemydidae) remains from the Maastrichtian of Pyrenees: evidence for a semi-aquatic lifestyle. *Cretaceous Research* 30:1307–1312.
- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa a. Two synchronic and sympatric Bothremydid taxa (Chelonii, Panpleurodira) in the Upper Cretaceous site of “Lo Hueco” (Cuenca, Spain); en Brinkman, D., Holroyd, P. y Gardner, J. (eds), *Morphology and Evolution of Turtles: Papers in Honor of Eugene S. Gaffney*. Volume 3. Pleurodires. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa b. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.

- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2010a. Ampliación de la distribución geográfica y temporal de *Elochelys convenarum* (Chelonii, Bothremydidae) en el Cretácico Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana* 47:307–315.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2009a. A singular concentration of bothremydid turtles from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Cuenca, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (Supplement to 3):163A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2009b. Preliminary analysis of the bothremydid turtles from “Lo Hueco” (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain); pp. 64–70 en Abstract Volume of the Gaffney Turtle Symposium, Drumheller, Alberta, Canadá.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2009c. Una probable tortuga Pancryptodira del Cretácico Superior de Lo Hueco (Cuenca, España); pp. 365-371 en Pérez-García, A., Silva, B. C., Malafaia, E. y Escaso, F. (eds), *Paleolusitana* 1. Torres Vedras, Portugal.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. y Jiménez Fuentes, E. 2010b. Revisión de la fauna de tortugas del Cretácico superior de Armuña (Segovia). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:239–241.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M. y Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.
- Rabi, M., Tong, H. y Botfalvai, G. En prensa. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine*.
- Segura, M., Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Pérez-García, A. y Torices, A. 2010. Introduction to the new cenomanian palaeontological site “Algora” (Upper Cretaceous, Guadalajara, Spain). *Carnets de Géologie* 7:232–233.
- Torices, A., Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Pérez-García, A. y Segura, M. 2010. The new cenomanian vertebrate site Algora (Guadalajara, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):176A.
- Vullo, R., Lapparent de Broin, F. de, Néraudeau, D. y Durrieu, N. 2010. Turtles from the Early Cenomanian paralic deposits (Late Cretaceous) of Charentes, France. *Oryctos* 9:37–48.

6.2. NEW AND EXCEPTIONAL DISCOVERY IN THE UPPER CRETACEOUS OF THE IBERIAN PENINSULA: THE PALAEOONTOLOGICAL SITE OF “LO HUECO”, CUENCA, SPAIN

Referencia: Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Escaso, F., Ortega, F., Pascual, A., Pérez García, A., Rodríguez-Lázaro, J., Sanz, J.L., Segura, M. & Torices, A. 2009. New and exceptional discovery in the Upper Cretaceous of the Iberian Peninsula: the palaeontological site of "Lo Hueco", Cuenca, Spain. *Cretaceous Research* 30:1268–1278.



Posterior fragment of the carapace of a bothremydid turtle from the Campanian-Maastrichtian site of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain) during one of the stages of the field work of 2007/Fragmento posterior del espaldar de un botremídido durante una de las etapas de excavación de 2007 en el yacimiento campano-maastrichtiense de Lo Hueco (Fuentes, Cuenca, España).

6.3. AMPLIACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y TEMPORAL DE *ELOCHELYS CONVENARUM* (CHELONII, BOTHREMYDIDAE) EN EL CRETÁCICO SUPERIOR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Referencia: Pérez-García, A., Ortega, F. & Murelaga, X. 2010. Ampliación de la distribución geográfica y temporal de *Elochelys convenarum* (Chelonii, Bothremydidae) en el Cretácico Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana* 47:307–315.



HUE-4913, shell of *Iberoccitanemys convenarum* from the Campanian-Maastrichtian site of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain)/HUE-4913, caparazón de *Iberoccitanemys convenarum* procedente del yacimiento campano-maastrichtiense de “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, España).

6.4. TWO SYNCHRONIC AND SYMPATRIC BOTHREMYDIDAE TAXA (CHELONII, PANPLEURODIRA) IN THE UPPER CRETACEOUS SITE OF “LO HUECO” (CUENCA, SPAIN)

Referencia: Pérez-García, A., Ortega, F. & Murelaga, X. In press. Two synchronic and sympatric Bothremydidae taxa (Chelonii, Panpleurodira) in the Upper Cretaceous site of “Lo Hueco” (Cuenca, Spain); in Brinkman, D., Holroyd, P. y Gardner, J. (eds), *Morphology and Evolution of Turtles: Papers in Honor of Eugene S. Gaffney*. Volume 3. Pleurodires. Springer, Dordrecht, The Netherlands.



HUE-1220, plastron of *Foxemydina* indet. from the Campanian-Maastrichtian site of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain)/HUE-1220, plastron de *Foxemydina* indet. procedente del yacimiento campano-maastrichtiense de Lo Hueco (Fuentes, Cuenca, España).

6.5. A NEW GENUS OF BOTHREMYDIDAE (CHELONII, PLEURODIRA) IN THE CRETACEOUS OF SOUTHWESTERN EUROPE

Referencia: Pérez-García, A., Ortega, F. & Murelaga, X. In press. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. Geobios.



HUE-994, shell of *Iberoccitanemys convenarum* from the Campanian-Maastrichtian site of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain)/HUE-994, caparazón de *Iberoccitanemys convenarum* procedente del yacimiento campano-maastrichtiense de “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, España).

6.6. PRELIMINARY TAPHONOMIC APPROACH TO “LO HUECO” PALAEOONTOLOGICAL SITE (UPPER CRETACEOUS, CUENCA, SPAIN)

Referencia: Cambra-Moo, O., Barroso-Barcenilla, F., Berreteaga, A., Carenas, B., Coruña, F., Domingo L., Domingo, M.S., Elvira, A., Escaso, F., Ortega, F., Pérez-García, A., Peyrot, D., Sanz, J.L., Segura, M., Sopedana, A. & Torices, A. In press. Preliminary taphonomic approach to “Lo Hueco” palaeontological site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain). *Geobios*.



Shell of Bothremididae indet. from the Campanian-Maastrichtian site of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain), covered by a ferruginous crust/Caparazón de Bothremididae indet. procedente del yacimiento campano-maastrichtiense de Lo Hueco (Fuentes, Cuenca, España), cubierto por una costra ferruginosa.

6.7. NEW INTERPRETATIONS OF *DORTOKA VASCONICA* LAPPARENT DE BROIN AND MURELAGA, A FRESHWATER TURTLE WITH AN UNUSUAL CARAPACE

Referencia: Pérez-García, A., Scheyer, T.M. & Murelaga, X. Accepted. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.



MCNA 7404, anterior area of a carapace and plastron of *Dortoka vasconica*, from the Campanian-Maastrichtian site of Laño (Burgos, Spain)/MCNA 7404, región anterior del espaldar y plastrón de *Dortoka vasconica*, procedente del yacimiento campano-maastrichtiense de Laño (Burgos, España).

CAPÍTULO 7: PALEOCENO

7.1. INTRODUCCIÓN

El registro de tortugas continentales del Eoceno tanto ibérico como de otras áreas europeas es abundante y diverso. Al contrario que ocurría con el registro mesozoico, los grupos de quelonios identificados corresponden a linajes con representantes actuales. Así pues, esta paleoqueloniofauna está compuesta por miembros del grupo de Podocnemididae Erymnochelydand (sensu Gaffney et al., 2011), grupo actualmente presente en Sudamérica y África; Carettochelyidae, actualmente presente en Oceanía; Trionychinae, actualmente presente en Norteamérica, Asia, Europa, África y Oceanía; Chelydridae, actualmente presente en América; y varios grupos de Testudinoidea, grupo actualmente distribuido por América, Asia, Europa y África (ver Lapparent de Broin, 2001). Sin embargo, la información sobre los grupos de quelonios presentes en el Paleoceno de Europa es, hasta ahora, muy limitada. Por este motivo, la información actual sobre cuando desaparecieron de Europa los linajes de quelonios presentes en el Cretácico y cuándo y desde dónde llegaron a Europa otros taxones es limitada.

Actualmente no se dispone de información sobre el registro de quelonios del Paleoceno de la Península Ibérica. Sin embargo, en Europa Occidental, se ha identificado abundante material de quelonios paleocenos en algunas regiones belgas (Vinalmont en Liège y Hainin en Hainaut) y francesas (Menat en Puy-de-Dôme y Mont de Berru en Marne) (Broin, 1977; Groessens-Van Dyck, 1982, 1983, 1985). La mayoría de este material permanece inédito. El conocimiento más preciso sobre los quelonios que habitaron en el Mesozoico de Europa permiten evaluar cómo les afectó la crisis finicretácica, de la misma manera que se ha analizado la sucesión de taxones a lo largo de ese sistema.

En los afloramientos belgas y franceses se ha confirmado la presencia de, al menos, dos miembros de Trionychinae, reconociéndose otros taxones que, hasta ahora, no han sido analizados en detalle. En este sentido, se ha citado la presencia de un taxón indeterminado de aspecto “quelidroide” (Broin, 1977; Groessens-Van Dyck, 1982, 1985); un taxón indeterminado que podría estar cercanamente emparentado con *Kallokibotion* (Broin, 1977; Groessens-Van Dyck, 1985); un taxón indeterminado que podría estar relacionado con Platysternidae (Groessens-Van Dyck, 1982, 1985); y un

taxón que, aunque se consideró que podría estar relacionado con el género *Compsemys* (Broin, 1977), posteriormente se indicó que, con la información disponible, esa identificación no podía estar sustentada (Gaffney y Meylan, 1992). Este último taxón ha sido recientemente analizado en detalle (Pérez-García, aceptado), asignándose a un nuevo género y especie, *Berruchelus russelli* (ver capítulo 7.2).

Se asignan a *Berruchelus russelli* más de un centenar de elementos desarticulados del espaldar y del plastrón, procedentes del Thanetiense de Mont de Berru, así como un fragmento articulado de espaldar procedente de Menat. Gracias al relativamente elevado número de placas identificadas de este taxón, es posible caracterizar algunos de los caracteres sometidos a variabilidad intraespecífica. Mediante la comparación de este taxón con otros miembros de Paracryptodira, así como mediante su inclusión en varios análisis cladísticos, *Berruchelus russelli* es interpretado como un taxón cercanamente emparentado con *Compsemys victa*, taxón norteamericano cuya distribución actualmente conocida podría abarcar desde el Turoniense medio hasta el Paleoceno medio (Lyson y Joyce, 2011). *Berruchelus russelli* es identificado como el único miembro de Paracryptodira conocido en el Cenozoico de Europa, siendo el miembro de Paracryptodira no Baenidae más joven descrito.

El registro de Paracryptodira se conoce desde el Jurásico Medio de Laurasia. Tras la apertura del Océano Atlántico, este grupo continuó estando presente tanto en Norteamérica como en Europa (ver Pérez-García y Ortega, 2011 y Pérez-García, aceptado). El registro cretácico de Paracryptodira en Europa, compuesto mayoritariamente por miembros de Pleurosternidae, estaba restringido al Neocomiense. Sin embargo, en Norteamérica Paracryptodira se identifica desde el Jurásico Superior hasta el Eoceno, siendo los miembros de Baenidae, ausentes en el registro europeo, uno de los grupos más abundantes y diversos de tortugas a finales del Mesozoico y principios del Cenozoico. Los representantes de Baenidae coexistieron con otros miembros de Paracryptodira, como por ejemplo con *Compsemys victa*.

La interpretación de *Berruchelus russelli* como un taxón cercanamente emparentado con *Compsemys victa* permite interpretar que, con posterioridad a la desaparición de los miembros de Paracryptodira del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Europa, este continente fue colonizado, antes del Thanetiense tardío, por miembros del linaje que agrupa a *Berruchelus russelli* y a *Compsemys victa*. Esta interpretación es coherente con la expansión geográfica que experimentó *Compsemys victa* a finales del Cretácico

sugerida por algunos autores (ver Brinkman, 2003; Brinkman y Tarduno, 2005). El desconocimiento sobre los quelonios que habitaron en Europa durante el Daniano, motivado por la falta de registro, no permite conocer si este linaje estaba presente en Europa con anterioridad al Thanetiano.

Aunque se ha considerado que Trionychinae también pudo haber llegado a Europa desde Norte América (Danilov, 2008), el limitado conocimiento sobre los taxones presentes en el Paleoceno europeo no permite confirmar esta hipótesis. La observación del material del Paleoceno de Francia y Bélgica correspondiente a otros taxones permite realizar algunas consideraciones previas. Así pues, no se puede descartar que el previamente considerado taxón indeterminado de aspecto “quelidroide” pueda pertenecer a un miembro de Chelydridae, grupo identificado en Europa a partir del Eoceno. Chelydridae se identifica en Norte América a partir del Cretácico Superior por lo que, de confirmarse su atribución a este grupo, este podría ser otro de los linajes de quelonios del Cenozoico de Europa con origen norteamericano. La revisión del material previamente considerado como perteneciente a un taxón relacionado con *Kallokibotion* permite confirmar la presencia de un *stem* Testudines, que no puede ser asignado a *Kallokibotion* ni a Solemydidae. Otro de los taxones reconocidos en estos yacimientos podría tratarse de una forma relacionada con los miembros de “Macrobaenidae”, no conociéndose representantes continentales del nodo que agrupa a “Macrobaenidae” y “Sinemydidae” en Europa tras el Cretácico Inferior, pero estando presentes en el registro del Paleoceno de Norte América y de Asia.

Referencias

- Brinkman, D.B. 2003. A review of nonmarine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40:557–571.
- Brinkman, D.B. y Tarduno J.A. 2005. A Late Cretaceous (Turonian–Coniacian) high-latitude turtle assemblage from the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Earth Sciences* 42:2073–2080.
- Broin, F. de. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* C38:1–366.

- Danilov, I. 2008. An overview of fossil non-marine turtles of Europe; pp. 184–187 en Corti, C. (ed.), *Herpetologia Sardiniae*. Societas Herpetologica Italica/Edizioni Belvedere, Latina, 'le scienze' 8.
- Gaffney, E.S. y Meylan, P.A. 1992. The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous age. *American Museum Novitates* 3040:1–37.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., Wood, R.C., Simons, E. y Almeida Campos, D. de. 2011. Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 350:1–237.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1982. Note sur les Chéloniens et les Crocodiles du Gisement Paleocène de Vinalmont (Province de Liège, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 91:163–185.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1983. Etude des Chéloniens du Montien continental de Hainin (Hainaut, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 92:67–76.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1985. Les tortues du Paleocene continental de Hainin et Vinalmont (Belgique). *Studia Palaeocheloniologica* 1:133–139.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lyson, T.R. y Joyce, W.G. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *Journal of Paleontology* 85:789–801.
- Pérez-García, A. Aceptado. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.

7.2. *BERRUCHELUS RUSSELLI* GEN. ET SP. NOV., A PARACRYPTODIRAN
TURTLE FROM THE CENOZOIC OF EUROPE

Referencia: Pérez-García, A. Accepted. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.



FSL 532 267, posterior region of a carapace of *Berruchelus russelli*, from the Thanetian of Menat (Puy-de-Dôme, France)/FSL 532 267, región posterior de un espaldar de *Berruchelus russelli*, procedente del Thanetiense de Menat (Puy-de-Dôme, Francia).

TERCERA PARTE

CAPÍTULO 8: CONOCIMIENTO ACTUAL

Como resultado de la revisión del material de quelonios previamente citado en la Península Ibérica, así como del estudio de abundante material inédito tanto ibérico como de otras regiones, es posible actualizar el listado de los quelonios presentes en el mesozoico ibérico (ver capítulo 1.2 y fig. 1), gracias al estudio de nuevos taxones, a la revisión de los ya existentes, al establecimiento de sinonimias y al reconocimiento de grupos hasta ahora no identificados en esta región. Esto no sólo permite su comparación con el registro identificado en otras regiones coetáneas europeas, sino también con las de otros continentes. Además, facilita la realización de estudios comparativos entre la paleoqueloniofauna reconocida en el Jurásico Inferior de la Península Ibérica y de otras regiones europeas y la identificada en el Cretácico Inferior, así como la de esta fauna con la del Cretácico Superior. Por otra parte, el conocimiento del registro de quelonios del Cretácico Superior europeo y su comparación con el del Paleógeno permiten analizar si la fauna de tortugas del Paleoceno se compone de los grupos presentes en el Maastrichtiense o de qué manera cambia su composición taxonómica.

El registro de tortugas del Jurásico Superior de la Península Ibérica está compuesto, además de por taxones indeterminados, por varios miembros de Plesiochelyidae, entre los que se incluyen representantes de *Craspedochelys*, *Plesiochelys* y formas que podrían estar cercanamente emparentadas con *Tropidemys*; formas posiblemente afines a Plesiochelyidae (*Hispaniachelys prebetica*); al menos dos representantes de Pleurosternidae (*Selenemys lusitanica* y un taxón indeterminado) y un probable miembro de Platycheilyidae (ver capítulo 4).

Aunque en este registro están ausentes los miembros de Thalassemydidae, cuya presencia confirmada se restringe a Suiza, y de Eurysternidae, grupo diverso pero cuya área de distribución está limitada a Francia, Alemania y Suiza, sí están presentes los restantes grupos de quelonios identificados en yacimientos coetáneos europeos. Plesiochelyidae es un grupo de quelonios europeos relativamente diverso, con abundante registro en niveles kimmeridgienses y titónicos de otros países tales como Gran Bretaña, Francia, Alemania y Suiza, donde se identifican, entre otras, varias especies de *Craspedochelys* y de *Plesiochelys* (Lapparent de Broin, 2001). De

Platyhelyidae se ha identificado un único representante europeo, *Platyhelys oberndorferi*. Este taxón ha sido reconocido en Kelheim (Alemania) y Solothurn (Suiza), en niveles datados como del Kimmeridgiense superior y Titónico inferior. Paracryptodira se registra en Europa desde el Jurásico Medio (Scheyer y Anquetin, 2008), habiéndose reconocido material fragmentario de este grupo en varias localidades del Jurásico Superior. Sin embargo, debido a su escasa disponibilidad de caracteres, únicamente un ejemplar ha sido determinado. Se trata del holotipo del pleurosternido *Pleurosternon portlandicum*, procedente del Titónico superior de Gran Bretaña. Por tanto, *Selenemys lusitanica* constituye el único pleurosternido europeo reconocido en niveles anteriores al Titónico superior (Pérez-García y Ortega, 2011).

Thalassemydidae, Eurysternidae y Plesiochelyidae son grupos de distribución exclusiva europea. Aunque algunos trabajos recientes consideran la presencia de Platyhelyidae en el Oxfordiense de Cuba (*Caribemys oxfordiensis* sensu de la Fuente y Iturralde-Vinet, 2001; Lapparent de Broin et al., 2007 pero *Notoemys oxfordiensis* sensu Cadena Rueda y Gaffney, 2005; Gaffney et al. 2006), Titónico de Argentina (*Notoemys laticentralis*) y Valanginiense de Colombia (*Notoemys zapatocaensis*) (Gaffney et al., 2006; Cadena Rueda, 2009), otros trabajos apoyan la asignación de los taxones americanos a Notoemydidae, pero asumen que Platyhelyidae y Notoemydidae están estrechamente relacionados (Lapparent de Broin et al., 2007). Paracryptodira se identifica en el registro americano a partir del Jurásico Superior, estando representado por los taxones *Glyptops plicatulus* y *Dinochelys whitei*. Sin embargo, se ha interpretado un patrón de distribución vicariante para los miembros de Pleurosternidae a ambos lados del Atlántico norte (Pérez-García y Ortega, 2011).

El registro de quelonios del Cretácico Inferior ibérico está integrado por un miembro indeterminado de Dortokidae (Pan-Pleurodira); al menos dos representantes de Solemydidae (*stem* Testudines); al menos un representante indeterminado de Pleurosternidae (Paracryptodira); y varios miembros de Pan-Cryptodira no Paracryptodira. En este grupo se incluyen un taxón que no forma parte del clado Cryptodira (*Larachelus morla*); representantes de un clado de Cryptodira que agrupa miembros de “Macrobaenidae”, “Sinemydidae” y Panchelonioidea (*Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae* y *Chitracephalus dumonii*); y un probable miembro aún no nominado de Trionychoidea (ver capítulo 5).

El registro ibérico, especialmente el del lapso temporal Hauteriviense-Aptiense, es relevante en el contexto europeo, siendo la Cordillera Ibérica la única área en la que se identifican todos los grandes clados de tortugas continentales reconocidos en el Cretácico Inferior de este continente. De allí procede la única referencia a un miembro de Dortokidae del Cretácico Inferior. Uno de los miembros de Solemydidae del Cretácico Inferior ibérico se identifica como una forma afín al taxón británico *Helochelydra*, pero no asignable a este taxón, y otro como un taxón indeterminado probablemente relacionado con el género británico *Plastremys*. Aunque la distribución conocida del taxón *Brodiechelys brodiei* está actualmente limitada a Gran Bretaña, una o más formas cercanamente emparentadas con este taxón podrían estar presente en el registro ibérico. *Hoyasemys jimenezi* y *Galvechelone lopezmartinezae* son taxones exclusivos ibéricos pero *Chitracephalus dumonii* está también presente en otras localidades europeas, estando su localidad tipo en Bélgica. El probable miembro de Trionychoidea español aún no nominado podría estar cercanamente emparentado con el taxón británico *Sandownia harrisi*.

La composición de la paleoqueloniofauna del Cretácico Inferior de Europa resulta singular. Esto es congruente con la hipótesis propuesta por Hirayama et al. (2000) en la que se indicaba que, aunque la fauna de tortugas del Cretácico Inferior norteamericana estaba mayoritariamente integrada por miembros de Paracryptodira y la de Asia por grupos que actualmente podemos considerar tanto formas basales de Pan-Cryptodira como del linaje de Cryptodira que incluye a los tradicionales miembros de “Sinemydidae” y “Macrobaenidae”, en Europa ambos grupos eran diversos, posiblemente debido a su posición geográfica. Además de miembros de Paracryptodira (tales como *Dorsetochelys delairi*, *Pleurosternon bullockii* o “*Glyptops*” *typocardium*), de representantes basales de Pan-Cryptodira (tales como *Hylaeochelys belli*, *Brodiechelys brodiei* o *Larachelus morla*), y de dos linajes de Cryptodira (el que integra a *Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae* y *Chitracephalus dumonii* y en el que se incluyen *Peltochelys duchastelii*, *Sandownia harrisi* y en taxón español aún no nominado), la paleoqueloniofauna continental del Cretácico Inferior europea incluye varios taxones de Solemydidae (tales como *Helochelydra nopcsai*, *Plastremys lata* o *Helochelys danubina*), grupo también presente en el registro del Cretácico Inferior americano, así como otros grupos endémicos de este continente (el grupo de Pan-Pleurodira Dortokidae).

El único grupo de quelonios registrado tanto en niveles del Jurásico Superior como del Cretácico Inferior de la Península Ibérica corresponde a Pleurosternidae. Aunque se ha identificado abundante material de este grupo en otras regiones europeas, asignado a varios taxones, el registro español de Pleurosternidae está generalmente constituido por material fragmentario (ver Pérez-García y Ortega, 2011). El registro de Plesiochelyidae, así como el de otros grupos de Pan-Cryptodira litorales endémicos europeos que habían sido registrados en niveles del Jurásico Superior (Thalassemydidae y Eurysternidae), no se conoce en el Cretácico (Pérez-García, 2012). Aunque Platychelyidae había sido identificado en el Jurásico Superior europeo, este grupo no se registra en el Cretácico de este continente, aunque su registro si es conocido en el Cretácico Inferior de Sudamérica (Gaffney et al., 2006). A pesar de que Solemydidae se identifica en la Península Ibérica a partir del Cretácico Inferior, este grupo estaba presente al menos desde el Titónico europeo, representado por una o más formas indeterminadas (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Joyce et al., 2011). Solemydidae se registra también en el Cretácico norteamericano (Joyce et al., 2011). Algunos grupos identificados en el Cretácico Inferior europeo, pero hasta ahora no presentes en el registro del Jurásico de este continente, tienen sus referencias más antiguas en Asia. Así, en Asia, a partir del Jurásico Medio se han identificado taxones tradicionalmente asignados a “Xinjiangchelyidae”, se registra un miembro de Trionychoidea cercano al límite Jurásico-Cretácico, y se reconoce una gran diversidad de taxones tradicionalmente asignados a “Macrobaenidae” y “Sinemydidae” en el Cretácico Inferior (Lee et al., 2009; Danilov y Parham, 2007; Tong et al., 2009). El registro conocido de Dortokidae es exclusivo de Europa (Pérez-García et al., 2012).

Los taxones actualmente identificados en el Cretácico Superior de la Península Ibérica corresponden a miembros indeterminados de Solemydidae y de Eupleurodira, que podían corresponder a representantes de Pelomedusoides, en el Cenomaniense; miembros indeterminados de Pan-Chelonioidea en el Santoniense y, con dudas, en el Campaniense-Maastrichtiense; varios taxones de Bothremydidae en afloramientos campano-maastrichtienses, identificándose en Portugal el taxón *Rosasia soutoi* y en España *Polysternon atlanticum* e *Iberoccitanemys convenarum*; abundante material de Solemydidae en yacimientos campano-maastrichtienses, habiéndose identificado la presencia de *Solemys vermiculata*; y el representante de Dortokidae *Dortoka vasconica* en niveles campano-maastrichtienses (ver capítulo 6).

Los grupos de quelonios continentales identificados en los yacimientos del Cretácico Superior ibéricos han sido también hallados en otras áreas Europeas. El solemídido *Helochelys danubina* procede del Cenomaniense de Alemania, habiéndose reconocido solemídidos indeterminados en el Cenomaniense de Francia (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Vullo et al., 2010; Joyce et al., 2011). En niveles campanienses y maastrichtienses de Francia se reconoce el taxón *Solemys* (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). *Foxemydina* es un grupo de Bothremydidae exclusivo del Santoniense-Maastrichtiense de Europa, al que se asignan los géneros de distribución conocida francesa y española *Polysternon* e *Iberoccitanemys*, el género exclusivo de Francia *Elochelys*, y el identificado en Francia y en Hungría *Foxemys* (Gaffney et al., 2006; Pérez-García et al., en prensa; Rabi et al., en prensa). Dortokidae podría estar presente en el Cenomaniense de Francia (Vullo et al., 2010). En el Santoniense de Hungría se ha notificado la presencia de un taxón indeterminado que podría ser un miembro de Dortokidae (Rabi, 2009). *Dortoka* ha sido identificada en varios yacimientos del Campaniense y del Maastrichtiense de Francia. Al menos un miembro indeterminado de Dortokidae está presente en el registro del Campaniense de Austria (Vremir y Rabi, 2011). Este grupo se ha reconocido también en el Maastrichtiense de Rumanía, donde se ha identificado como “*Muehlbachia nopcsai*” (Vremir y Codrea, 2009).

En el Cretácico Superior de Rumanía se ha descrito el representante de un taxón que no forma parte del *crown-group* Testudines pero que no se trata de un miembro de Solemydidae. Este taxón es *Kallokibotion bajazidi*, actualmente exclusivo del Maastrichtiense de la Cuenca de Haeg (Lapparent de Broin, 2001).

Dortokidae está presente tanto en el Cretácico Inferior como Superior de la Península Ibérica. Aunque únicamente se había reconocido en el Cretácico Inferior a partir de material fragmentario de un yacimiento Barremiense español (Vallipón), este taxón es relativamente abundante en algunas áreas del Cretácico Superior de Europa, presentando una amplia diversidad, hasta ahora mal conocida. El registro de Solemydidae del Cretácico Superior de la Península Ibérica es también más abundante que el del Cretácico Inferior. De este grupo se identifican varios representantes europeos, en distintas áreas y pisos del Cretácico. Además, su registro americano no se limita al Cretácico Inferior, sino que se identifica hasta el Campaniense (Joyce et al., 2011).

Sin embargo, algunos grupos que integran la paleoqueloniofauna del Cretácico Inferior de la Península Ibérica están ausentes en el registro del Cretácico Superior tanto ibérico como Europeo. No se conoce registro de Pleurosternidae después del Neocomiense. No obstante, sí se identifican otros grupos de Paracryptodira no Pleurosternidae en el Cretácico Superior de Norte América (Pérez-García, aceptado). Aunque en el Cretácico Superior de Europa no se identifican quelonios continentales que formen parte del clado que agrupa a los tradicionales miembros de “Macrobaenidae” y “Sinemydidae”, estas tortugas están presentes en el registro norteamericano y asiático. De la misma forma, el registro europeo conocido carece de miembros de Trionychoidea, que están presentes tanto en las asociaciones norteamericanas como asiáticas.

Actualmente carecemos de información sobre la fauna de tortugas del Paleoceno de la Península Ibérica, debido a la ausencia de registro. Sin embargo, el registro procedente de otras regiones nos permite realizar algunas observaciones sobre la desaparición o continuidad, en el Cenozoico de Europa, de los grupos de quelonios continentales presentes en el Cretácico Superior de este continente. En este sentido, se constata que la paleoqueloniofauna del Cretácico Superior de Europa difiere notablemente de la del Paleoceno. Además de por la entrada de varios linajes procedentes de otras regiones, especialmente de Norte América (ver capítulo 7), la composición taxonómica difiere por la desaparición de varios de los grupos de tortugas continentales campano-maastrichtienses europeos. El registro de los quelonios mesozoicos que no formaban parte del *crown-group* Testudines, Solemydidae y *Kallokibotion*, no ha sido reconocido con posterioridad al Maastrichtiense. No obstante, en el Thanetiense de Francia y de Bélgica se identifica un nuevo taxón, actualmente en estudio, que puede ser identificado como el único *stem* Testudines hallado hasta ahora en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Respecto a Pan-Pleurodira, Bothremydini no está registrado en el Cenozoico de Europa. Aunque no se identifica ningún miembro del grupo Europeo Foxemydina con posterioridad al Maastrichtiense, Bothremydina, con amplia distribución (África, Europa, Norte América, Oriente Medio), se identifica en el Cenozoico (Daniense de Marruecos). No se han hallado otros miembros de Pelomedusoides continentales en el registro Europeo antes del Eoceno. Sin embargo, si ha sido identificado un representante litoral de Taphrosphyini, el grupo hermano de Bothremydini (sensu Gaffney et al., 2006). Taphrosphyini, grupo norteamericano y africano distribuido entre el Cretácico Superior y Eoceno, ha sido identificado en el Daniense de Mont-Aimé

(Marne, Francia). Allí se ha reconocido un plastrón, que ha sido asignado a *Taphrosphys* por Broin (1977), taxón identificado en el Paleoceno de Norte América y África. No obstante, este ejemplar ha sido recientemente identificado como *Taphrosphyini incertae sedis* debido a su escasa disponibilidad de caracteres (Gaffney et al., 2006). El grupo endémico europeo Dortokidae sobrevivió a la crisis fini-cretácica. Aunque no se conoce registro de este grupo en el Cenozoico de Europa Occidental, su presencia ha sido notificada en el Thanetiense de Transilvania (Rumanía), habiéndose descrito allí el taxón *Ronella botanica* (Lapparent de Broin, en Gheerbrant et al., 2000).

	Paleoqueloniofauna ibérica reconocida en 2007	Paleoqueloniofauna ibérica reconocida en la actualidad
Jurásico Superior	<ul style="list-style-type: none"> - Pleurosternidae indet. (<i>Pleurosternon portlandicum?</i>) - Platycheilyidae indet. 1; Platycheilyidae indet. 2 (aff. <i>Platycheily</i> sp.) - <i>Craspedochelys</i> (al menos <i>Craspedochelys choffati</i>) 	<ul style="list-style-type: none"> - Pleurosternidae indet. 1; <i>Selenemys lusitanica</i> - Platycheilyidae indet. - <i>Craspedochelys</i> (al menos <i>Craspedochelys choffati</i>); <i>Plesiochelys</i> sp. o ssp.; Plesiochelyidae indet. 1 (aff. <i>Tropidemys</i>); Plesiochelyidae indet. 2 - <i>Hispaniachelys prebetica</i>
Cretácico Inferior	<ul style="list-style-type: none"> - Dortokidae indet. - <i>Helochelys</i>; “<i>Trachyaspid</i>” <i>turbulensis</i>; <i>Tretosternum punctatum</i>; <i>Helochelydra</i>; <i>Trachydermochelys</i> - Pelomedusidae indet. - Platycheilyidae indet. - Pleurosternidae indet. - <i>Hylaeochelys</i> aff. <i>laticutata</i> - <i>Salasemys pulcherrima</i> - Centrocryptodira indet. 	<ul style="list-style-type: none"> - Dortokidae indet. - Solemydidae indet. 1 (aff. <i>Helochelydra</i>); Solemydidae indet. 2 (<i>Plastremys?</i>) - Pleurosternidae indet. 2 - <i>Chitracephalus dumonii</i> - <i>Hoyasemys jimenezi</i> - <i>Larachelus morla</i> - <i>Galvechelone lopezmartinezae</i> - cf. Trionychoidea indet.
Cretácico Superior	<ul style="list-style-type: none"> - cf. <i>Allopleuron</i> sp. - <i>Solemys vermiculata</i> - <i>Dortoka vasconica</i> - <i>Rosasia soutoi</i>; <i>Polysternon atlanticum</i>; <i>Elochelys?</i> 	<ul style="list-style-type: none"> - Pan-Chelonioida indet. (probablemente dos taxones) - Solemydidae indet. 1; Solemydidae indet. 2; <i>Solemys vermiculata</i> - <i>Dortoka vasconica</i> - cf. Pelomedusides - <i>Rosasia soutoi</i>; <i>Polysternon atlanticum</i>; <i>Iberoccitanemys convenarum</i>

Fig. 1. Representación esquemática en la que se recopilan tanto los taxones de quelonios ibéricos que eran reconocidos en cada una de las Series estudiadas con anterioridad al comienzo de esta tesis doctoral, como los identificados en la actualidad (ver explicación detallada y referencias en este capítulo y en el capítulo 1.2).

Referencias

- Broin, F. de. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle C38:1–366.
- Cadena Rueda, E.A. 2009. New cretaceous and Cenozoic fossil turtles from Colombia and Panama; systematic paleontology, phylogenetical and paleobiogeographical implications. Tesis de master, 133 pp.
- Cadena Rueda, E.A. y Gaffney, E.S. 2005. *Notoemys zapatoacaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. American Museum Novitates 3470:1–19.
- Danilov, I.G. y Parham, J.F. 2007. The type series of '*Sinemys*' *wuerhoensis*, a problematic turtle from the Lower Cretaceous of China, includes at least three taxa. Palaeontology 50:431–444
- Fuente, M.S. de la y Iturralde-Vinent, M. 2001. A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. Journal of Paleontology 75:860–869.
- Gaffney, E.S., Tong, H. y Meylan, P.A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 300:1–700.
- Gheerbrant, E., Codrea, V., Hosu, A., Sen, S., Guernet, C., Lapparent de Broin, F. de y Riveline, J. 2000. Découverte en Transylvanie (Roumanie) de gisements à vertébrés dans les calcaires de Rona (Thanétien ou Sparnacien): les plus anciens mammifères cénozoïques d'Europe Orientale. Eclogae Geologicae Helvetiae 92:517–535.
- Hirayama, R., Brinkman, D.B. y Danilov, I.G. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. Russian Journal of Herpetology 7:181–198.
- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J. y Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. Special Papers in Palaeontology 86:75–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. Dumerilia 4:155–216.

- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Lapparent de Broin, F. de, Fuente, M.S. de la y Fernández, M.S. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paléobiologie* 26:99–136.
- Lee, Y.N., Hutchison, J.H. y Chang, K.H. 2009. The first Mesozoic turtle from South Korea. *Cretaceous Research* 30:1287–1292.
- Pérez-García, A. 2012. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.
- Pérez-García, A. Aceptado. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Pérez-García, A., Scheyer, T. M. y Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.
- Rabi, M. 2009. An update of the late Cretaceous chelonian and crocodylian fauna of Central Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (Supplement to 3):168A.
- Rabi, M., Tong, H. y Botfalvai, G. En prensa. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine*.
- Scheyer, T. M. y J. Anquetin. 2008. Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia* 41:85–96.
- Tong, H., Claude, J., Naksri, W., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Khansubha, S., Wongko, K. y Yuangdetkla, P. 2009. *Basilochelys macrobios* n. gen. and n. sp., a large cryptodiran turtle from the Phu Kradung Formation (latest Jurassic-earliest Cretaceous) of the Khorat Plateau, NE Thailand. *Geological Society, Special Publications* 315:153–173.
- Vremir, M. y Codrea, V. 2009. Late Cretaceous turtle diversity in Transylvanian and

- Hațeg Basins (Romania); pp. 122–124 en Abstract volume of the 7th International Symposium of Paleontology, Cluj-Napoca, Romania.
- Vremir, M.M. y Rabi, M. 2011. Primitive pleurodiran turtles (Dortokidae) in the Late Cretaceous-Early Paleogene of central-East Europe; pp. 133–134 en Csiki, Z. (Ed.), Abstract volume of the 8th Romanian Symposium on Paleontology, Bucarest.
- Vullo, R., Lapparent de Broin, F. de, Néraudeau, D. y Durrieu, N. 2010. Turtles from the Early Cenomanian paralic deposits (Late Cretaceous) of Charentes, France. *Oryctos* 9:37–48.

CAPÍTULO 9: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES/ DISCUSSION AND CONCLUSIONS

9.1. RESULTADOS

Los resultados obtenidos mediante los distintos estudios que integran la presente tesis doctoral persiguen aportar información relacionada con el objetivo general inicialmente planteado, la identificación y clasificación del registro fósil de las tortugas del Mesozoico ibérico, la proposición de hipótesis sobre sus relaciones de parentesco y la interpretación tanto de la sucesión estratigráfica de taxones presentes, como de su configuración paleobiogeográfica y de los factores paleoambientales que condicionaron su distribución.

A modo de compendio, se recopilan aquí los principales resultados, correlacionándose con cada uno de los objetivos específicos propuestos (ver capítulo 2):

1. Se consideraba que la paleoqueloniofauna del Jurásico Superior de la Península Ibérica estaba constituida por: un pleurostérnido, que podría tratarse de *Pleurosternon*; dos representantes de Platycheilyidae y el plesioquélido *Craspedochelys* (Royo y Gómez, 1927a, 1927b; Antunes et al., 1988; Gassner, 2000; Lapparent de Broin, 2001). La paleoqueloniofauna actualmente identificada es más diversa de lo previamente considerada. Se identifican al menos dos representantes de Pleurosternidae (*Selenemys lusitanica* y un taxón indeterminado); un miembro de Platycheilyidae; varios miembros de Plesiochelyidae (*Craspedochelys*, *Plesiochelys* y al menos otros dos taxones indeterminados) y formas probablemente afines a Plesiochelyidae (*Hispaniachelys prebetica*) (Pérez-García y Ortega, 2011; Pérez-García et al., 2008a, 2010a, 2010b, 2010c; Slater et al., 2011).

1.1. Las referencias a Pleurosternidae en el Jurásico Superior de la Península Ibérica se basaban en material escaso y fragmentario, cuya disponibilidad de caracteres no era suficiente para confirmar la presencia de este grupo. El estudio de abundantes restos inéditos permite confirmar la presencia de Pleurosternidae en el Jurásico Superior de la Península ibérica. Este grupo se identifica en varios afloramientos kimmeridgienses y titónicos de la Cuenca Lusitánica, así como en niveles kimmeridgienses de Asturias y

titónicos de Valencia. Se identifican dos miembros de Pleurosternidae, pero ninguno de ellos puede ser asignado a *Pleurosternon*, sino que representan nuevos taxones (Pérez-García y Ortega, 2011; Pérez-García et al., 2010c).

1.2. Se establece la variabilidad de los rasgos morfológicos utilizados en la caracterización de *Pleurosternon bullockii*, incluyendo aquellos empleados en la diagnosis de este taxón. Algunos de esos caracteres también son variables en otros miembros de Paracryptodira europeos. Esta variabilidad se considera en los caracteres utilizados en la revisión de la diagnosis de taxones previamente conocidos o al diagnosticar nuevos miembros de Paracryptodira (Pérez-García, aceptado; Pérez-García y Ortega, 2011).

1.3. Se ha definido un nuevo miembro de Pleurosternidae, *Selenemys lusitanica*, en el Kimmeridgiense de la Cuenca Lusitánica. Este taxón es el único representante de Pleurosternidae europeo identificado antes del Titónico superior (Pérez-García y Ortega, 2011).

1.4. *Selenemys lusitanica* se interpreta como un taxón más cercanamente emparentado con los pleurosternidos del Cretácico Inferior de Europa, como es el caso de *Pleurosternon bullockii*, que con los taxones norteamericanos sincrónicos *Dinochelys whitei* y *Glyptops plicatulus* (Pérez-García y Ortega, 2011). Esta distribución vicariante contrasta con la descrita para otros grupos de vertebrados (ver Pérez-Moreno et al., 1999; Escaso et al., 2007).

1.5. Se identifican varios miembros de Plesiochelyidae en el Jurásico Superior de la Cuenca Lusitánica. Éstos corresponden tanto a formas aún indeterminadas con quilla sagital, como a taxones que carecen de quilla, tales como *Craspedochelys* y *Plesiochelys* (Pérez-García et al., 2010a).

1.6. Se asignan a Plesiochelyidae más de un centenar de ejemplares recolectados en niveles kimmeridgienses asturianos. Aunque todos ellos pertenecen a taxones sin quilla sagital, se identifican dos morfotipos que podrían corresponder a dos taxones diferentes o representar variabilidad intraespecífica (Pérez-García et al., 2010c).

1.7. En el Titónico de Galve se identifican representantes de Plesiochelyidae, un grupo no descrito en niveles cretácicos. Plesiochelyidae está representado en Galve por más de un taxón. Uno de ellos comparte con *Tropidemys* la presencia de una marcada quilla sagital. El otro taxón carece de quilla (Pérez-García et al., 2010b, 2010c).

1.8. Se confirma la presencia de Platychelyidae en el Kimmeridgiense de Portugal. Sin embargo, no se dispone de evidencia para apoyar la presencia de más de un miembro de este grupo.

2. Se consideraba que la paleoqueloniofauna del Cretácico Inferior de la Península Ibérica estaba compuesta por miembros indeterminados de Dortokidae, Pelomedusidae, Platychelyidae, Pleurosternidae, un taxón indeterminado (de aspecto “quelidroide”) que pudiera tratarse de un representante basal de Centrocryptodira, *Salasemys pulcherrima*, *Hylaeochelys* aff. *laticutata* y varios miembros de Solemydidae (*Helochelys*, *Trachyaspis turbulensis*, *Tretosternum punctatum*, *Helochelydra*, *Trachydermochelys*) (Sánchez Lozano, 1894; Royo y Gómez 1927a, 1927b; Bergounioux, 1957; Jiménez-Fuentes, 1992; Krebs, 1995; Viera y Torres, 1996; Murelaga Bereikua, 1998; Ortega et al., 1999; Lapparent de Broin, 2001; Fuentes Vidarte et al., 2003; Canudo et al. 2005; Ortega et al., 2006). El registro de quelonios actualmente identificado se compone de un miembro de Dortokidae indeterminado; dos solemídidos indeterminados y un abundante y diverso registro de Pan-Cryptodira: un miembro indeterminado de Pleurosternidae, *Larachelus morla*, *Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae*, *Chitracephalus dumonii* y un probable miembro indeterminado de Trionychoidea (Pérez-García, 2012, en prensa; Pérez-García y Murelaga, aceptado, en revisión; Pérez-García et al., 2010b, 2011a, 2011b, en prensa).

2.1. Se caracteriza un nuevo taxón en el Cretácico Inferior de Las Hoyas, *Hoyasemys jimenezi*. Su análisis filogenético ha permitido identificar en el registro europeo la presencia de quelonios continentales del clado en el que se incluyen los tradicionales miembros de “Macrobaenidae” y “Sinemydidae”, hasta ahora exclusivos de Asia y Norte América (Pérez-García et al., aceptado, en prensa a).

2.2. La presencia de miembros de Pelomedusoides en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica no puede ser respaldada. Sin embargo, Pan-Pleurodira sí está representado en el Cretácico Inferior de España por un miembro indeterminado de Dortokidae (Pérez-García et al., 2011a, 2012).

2.3. Se identifican más de una docena de ejemplares asignados al taxón británico *Brodiechelys brodiei*, hasta ahora escasamente conocido. Se confirman las sinonimias entre *Brodiechelys brodiei*, *Plesiochelys valdensis* y *Plesiochelys vectensis*, descartándose la presencia de *Plesiochelys* en el Cretácico Inferior. Se observa una elevada variabilidad intraespecífica, que afecta a caracteres empleados en la diagnosis de éste y otros miembros de Pan-Cryptodira europeos. Se propone una nueva diagnosis para este taxón. Se refuta su atribución a Plesiochelyidae (Pérez-García, 2012).

2.4. El material español previamente asignado a *Hylaeochelys* no puede ser asignado a este taxón. Por tanto, actualmente no se dispone de evidencias que permitan apoyar la presencia del taxón *Hylaeochelys* en la Península Ibérica (Pérez-García, 2009).

2.5. El holotipo de “*Emys menkei*” se identifica como un quelonio indeterminado. Por tanto, su asignación al taxón *Hylaeochelys* no puede ser confirmada. Se identifica *Hylaeochelys belli* como la única especie válida de este género, confirmándose las sinonimias con *Chelone belli*, *Pleurosternum emarginatum*, *Pleurosternum laticutatum*, *Chelone costata*, *Platemys mantelli*, *Platemys dixonii* y *Hylaeochelys sollasi*, todos ellos presentes en Gran Bretaña. Se asignan numerosos ejemplares a *Hylaeochelys belli*. Esto permite identificar varios caracteres como variables y enmendar su diagnosis. Se descarta la presencia de miembros de Plesiochelyidae en el Cretácico Inferior (Pérez-García, 2012).

2.6. La revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* indica que únicamente su holotipo se puede considerar como perteneciente a este taxón. El conocimiento actual sobre *Peltochelys duchastelii*, *Sandownia harrisi* y un nuevo taxón español aún no descrito permiten considerar la presencia del clado Trionychoidea en el Cretácico Inferior de Europa (Pérez-García, 2011; Pérez-García et al., 2011b).

2.7. Se confirma la presencia de un representante de Solemydidae en el Aptiense inferior de la Formación Arcilla de Morella. Allí también se identifican un miembro de Pan-Cryptodira que puede estar cercanamente emparentado con el taxón británico *Brodiechelys brodiei*; un nuevo miembro de Cryptodira, que puede ser asignado a Trionychoidea y una cuarta forma de tortuga indeterminada, representada por escaso material en el que es posible observar la presencia de fontanelas en el espaldar y plastrón, e identificar el modo de contacto de estos elementos como ligamentoso (Pérez-García et al., 2008b, 2011a, 2011b).

2.8. La diversidad de quelonios registrada en Galve es mayor que la previamente considerada. Además de la identificación de dos miembros de Plesiochelyidae en la Formación Villar del Arzobispo, se identifican varios taxones en el Cretácico Inferior. Se registra la presencia de un miembro de Solemydidae, y varios miembros de Pan-Cryptodira, entre los que se reconoce la presencia tanto de Pleurosternidae como de Cryptodira (Pérez-García y Murelaga, aceptado; Pérez-García et al., 2010b).

2.9. Se identifica un espaldar parcial de un quelonio, procedente del área de Galve, concretamente de la Formación Camarillas, que puede ser asignado a un nuevo taxón, *Galvechelone lopezmartinezae*. Este taxón se identifica como un miembro del clado que agrupa a los tradicionales “macrobaénidos” y “sinemídidos”. Por tanto, este hallazgo amplía la diversidad Europea de este clado de Cryptodira, del que forma parte *Hoyasemys jimenezi* (Pérez-García y Murelaga, aceptado).

2.10. La diversidad de Solemydidae en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica es menor que la previamente considerada. El material de este grupo que fue anteriormente identificado como *Helochelys*, *Tretosternum punctatum* y *Helochelydra*, puede corresponder a una única forma, próxima al género británico *Helochelydra*. El material previamente atribuido a *Trachyaspis turbulensis* y a *Trachydermochelys* puede pertenecer a un taxón que podría tratarse de *Plastremys* o de una forma cercana, pero por el momento se carece de suficientes caracteres diagnósticos para confirmar esa atribución (Pérez-García et al., 2011a).

2.11. La revisión del único ejemplar de la Cuenca de Cameros previamente asignado a Pleurosternidae, proveniente del Cretácico Inferior de Torremuña (La Rioja, sector oriental de la Cuenca de Cameros), permite refutar esa atribución. Este material se identifica como varios elementos del espaldar de un ejemplar adulto de “*Salasemys pulcherrima*”, taxón definido a partir de un esqueleto relativamente completo, identificado en el sector occidental de la Cuenca de Cameros. Por tanto, actualmente no puede confirmarse la presencia de miembros de Pleurosternidae en la Cuenca de Cameros (Pérez-García et al., 2010d, 2011a).

2.12. La revisión detallada del taxón belga *Chitracephalus dumonii* ha permitido enmendar su diagnosis. La comparación entre el holotipo de *Chitracephalus dumonii* (único ejemplar que había sido atribuido a ese taxón), el holotipo de “*Salasemys pulcherrima*” y un espaldar parcial de Torremuña atribuido a “*Salasemys pulcherrima*” (Pérez-García et al., 2010d) permiten proponer la sinonimia entre *Chitracephalus dumonii* y “*Salasemys pulcherrima*”. El ejemplar belga se trata de un individuo juvenil mientras que los españoles corresponden a adultos o subadultos. Por tanto, es posible conocer cómo se modifican algunos caracteres durante la ontogenia. *Chitracephalus dumonii* se asigna al clado que agrupa a los miembros de “Macrobaenidae”, “Sinemydidae” y a los taxones del Cretácico Inferior de Europa *Hoyasemys jimenezi* y *Galvechelone lopezmartinezae* (Pérez-García, en prensa).

2.13. El material de tortugas proveniente del Hauteriviense-Barremiense de Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes) se asigna a un nuevo taxón, *Larachelus morla*. El análisis filogenético de este taxón indica que, al igual que *Brodiechelys brodiei*, se trata de una forma del *stem* de Cryptodira (Pérez-García y Murelaga, en revisión).

2.14. La paleoqueloniofauna registrada en los yacimientos ibéricos del Cretácico Inferior difiere notablemente de la conocida durante el Jurásico Superior. El único grupo identificado en ambos periodos es Pleurosternidae, siendo su registro cretácico muy limitado, aunque relativamente abundante en el Cretácico Inferior de Gran Bretaña y Alemania. No se puede confirmar la presencia de Platycheilyidae en el Cretácico Inferior europeo. Plesiochelyidae es considerado exclusivo del Jurásico. El registro de Solemydidae ibérico se conoce a partir del Cretácico Inferior, aunque este grupo sí está

presente en el Jurásico Superior de otras regiones europeas. La primera cita de Dortokidae se produce en el Barremiense de España, siendo esta la única referencia de este grupo en el Cretácico Inferior. En el Cretácico Inferior de la Península Ibérica se registran miembros de varios linajes de Pan-Cryptodira también presentes en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Asia (*stem* Cryptodira, miembros del clado que agrupa a “macrobaénidos” y “sinemídidos”, probables representantes de Trionychoidea) (Pérez-García, en prensa; Pérez-García y Murelaga, aceptado, en revisión; Pérez-García et al., en prensa a, 2011b).

3. Se consideraba que la paleoqueloniofauna continental del Cretácico Superior de la Península Ibérica, conocida exclusivamente en niveles campanienses y maastrichtienses, estaba compuesta por el miembro de Solemydidae *Solemys vermiculata*, el miembro de Dortokidae *Dortoka vasconica* y los representantes de Bothremydidae *Rosasia soutoi*, *Polysternon atlanticum* y, con dudas, *Elochelys* (Carrington da Costa, 1940; Antunes y Broin, 1988; Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999). Los quelonios continentales actualmente identificados en yacimientos campano-maastrichtienses de la Península Ibérica corresponden al solemídido *Solemys vermiculata*, al dortókido *Dortoka vasconica* y a los botremídidos *Rosasia soutoi*, *Polysternon atlanticum* e *Iberoccitanemys convenarum*. Además, se identifican quelonios en afloramientos más antiguos. Así pues, se reconocen miembros indeterminados de Solemydidae y probables miembros de Pelomedusoides en el Cenomaniense (Pérez-García et al., 2010e, 2010f, 2012; Torices et al., 2010).

3.1. Un alto porcentaje del material de quelonios de Lo Hueco puede ser asignado a Bothremydidae. Solemydidae y Dortokidae no se identifican en este yacimiento. Se reconoce escaso material de un miembro de Pan-Cryptodira indeterminado. Su disponibilidad de caracteres, unida a la influencia marina del yacimiento, no permiten descartar su asignación a Pan-Chelonioidea (Pérez-García et al., 2009 b).

3.2. El estudio de algunos caparzones identificados en niveles campano-maastrichtienses de Lo Hueco (Cuenca), que suponen los primeros caparzones de Bothremydidae articulados en el registro español, no permiten su atribución al género *Polysternon*, sino a “*Elochelys*” *convenarum*. Ese taxón se definió a partir de un único

ejemplar, procedente del Maastrichtiense superior del sur de Francia. Su identificación en Lo Hueco no sólo permite ampliar su distribución estratigráfica y espacial, sino también constatar variabilidad en caracteres previamente empleados en su diagnóstico (Pérez-García et al., 2010e).

3.3. La revisión del único ejemplar del yacimiento campano-maastrichtiense de Laño (Burgos) que se ha atribuido, con dudas, a *Elochelys*, no permite confirmar esa identificación (Pérez-García et al., 2010e).

3.4. El análisis de caparzones completos y parciales de botremídidos de Lo Hueco permite la identificación de dos taxones, "*Elochelys*" *convenarum* y un miembro de *Foxemydina* indeterminado, que podría tratarse de *Polysternon* o de *Foxemys*. La confirmación de la presencia de dos miembros de Bothremydidae en un mismo yacimiento europeo implica tener cautela al determinar ejemplares a través de material fragmentario y carente de suficientes caracteres diagnósticos (Pérez-García et al., en prensa c).

3.5. La revisión del material previamente asignado al género *Elochelys* y el estudio de nuevos ejemplares procedentes de Lo Hueco permiten caracterizar una de sus especies ("*Elochelys*" *convenarum*) como un nuevo género: *Iberoccitanemys* (Pérez-García et al., en prensa b).

3.6. El análisis de material fragmentario del yacimiento de Algora (Guadalajara), datado como Cenomaniense, permite la identificación del representante de Eupleurodira más antiguo de Europa. Por tanto, este grupo de origen africano se distribuye en Europa antes de lo previamente considerado.

3.7. El estudio del material de tortugas proveniente del Cenomaniense de Algora (Guadalajara) permite identificar algunos fragmentos de placas asignados a Solemydidae. Este material no puede ser asignado a ninguno de los taxones identificados ni en el Cretácico Inferior ni en niveles campano-maastrichtienses Europeos.

3.8. El estudio de abundante material de *Dortoka vasconica*, proveniente de su localidad tipo (Laño, Burgos), permite identificar una alta variabilidad intraespecífica para este taxón. Además, la identificación de un par de grandes fontanelas en el espaldar, autapomórficas, junto a los resultados derivados de estudios histológicos a partir de varios elementos de su caparazón, permiten interpretar a este taxón como más acuático de lo previamente considerado (Pérez-García et al., 2012).

3.9. La diversidad de quelonios continentales identificada en el Cretácico Superior Ibérico es más limitada que la del Cretácico Inferior. Los linajes de Pan-Cryptodira identificados en el Cretácico Inferior no están presentes en el registro del Cretácico Superior. Dos de los tres grupos de quelonios más abundantes del Cretácico Superior europeo se han identificado en el Cretácico Inferior de este continente, Dortokidae y Solemydidae. Sin embargo, no se identifican representantes de Eupleurodira europeos hasta el Cretácico Superior (Cenomaniense) (Pérez-García et al., 2010f, 2012, en prensa b, en prensa c).

4. La revisión del abundante material de quelonios continentales procedente de varios yacimientos thanetienses de Francia y Bélgica no permite identificar la presencia de representantes de Solemydidae, Bothremydidae ni Dortokidae, los grupos de quelonios continentales registrados en el Cretácico Superior de Europa Occidental. El registro conocido de Solemydidae es exclusivo del Mesozoico. Aunque el grupo de Bothremydidae más abundante y diverso de Europa, Foxemydina, es también exclusivo del Mesozoico, otro de los grupos identificados en el Cretácico Superior de Europa, Bothremydina se identifica en el Paleoceno africano, pero no en Europa. Dortokidae se reconoce en el Paleoceno de Europa, a través del taxón del Thanetiense de Rumanía *Ronella botanica*. Se consideraba que la paleoqueloniofauna continental del Thanetiense de Europa Occidental estaba compuesta por dos miembros de Trionychinae, un taxón indeterminado de aspecto “quelidroide”, un taxón indeterminado que podría estar cercanamente emparentado con *Kallokibotion*, un taxón indeterminado que podría estar relacionado con Platysternidae y un taxón que podría corresponder al género *Compsemys* (Broin, 1977; Groessens-Van Dyck, 1982, 1983, 1985). Los quelonios continentales actualmente identificados en el Thanetiense de Francia y Bélgica se identifican como representantes de Trionychinae, un posible miembro de Chelydridae,

un taxón que no forma parte del *crown-group* Testudines, pero que no puede ser asignado a *Kallokibotion* ni a Solemydidae, un taxón posiblemente relacionado con los tradicionales miembros de “Macrobaenidae” y un representante de Paracryptodira. Por lo tanto, la fauna de quelonios continentales del Thanetiense difiere notablemente de la del Maastrichtiense (Pérez-García, aceptado). Lamentablemente, el registro disponible no permite obtener conclusiones particulares sobre los quelonios de la Península Ibérica.

4.1. Se interpreta que el miembro de Paracryptodira identificado en el Thanetiense de Francia procede de un linaje de origen norteamericano. La posible presencia de un miembro de Chelydridae en yacimientos Thanetienses europeos podría indicar la dispersión de otro linaje de quelonios norteamericano a Europa. Aunque la posible presencia de un miembro de “Macrobaenidae” en estos yacimientos también podría estar vinculada con la expansión de quelonios norteamericanos, no se puede descartar su relación con linajes asiáticos. Por tanto, se identifica influencia norteamericana en la paleoqueloniofauna del Thanetiense europeo, pero no puede ser descartada la procedencia asiática de algunos grupos (Pérez-García, aceptado).

4.2. El análisis de material francés preliminarmente asignado a *Compsemys* permite la descripción del primer miembro de Paracryptodira del Cenozoico de Europa: *Berruchelus russelli*. No existe registro de Paracryptodira en Europa desde el Neocomiense. *Berruchelus russelli* aumenta el rango de distribución estratigráfica de los miembros de Paracryptodira no baenidos. Este taxón está cercanamente emparentado con el taxón del Cretácico Superior-Paleoceno norteamericano *Compsemys victa*. Por tanto, se interpreta que, después de la desaparición de los miembros de Paracryptodira del Jurásico Superior y Cretácico Inferior europeos, este continente volvió a formar parte de la distribución de Paracryptodira debido a la expansión del clado que agrupa a *Compsemys victa* y a *Berruchelus russelli* (Pérez-García, aceptado).

Referencias

- Antunes, M.T. y Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Antunes, M.T., Becquart, D. y Broin, F. de. 1988. Découverte de “*Plesiochelys*”, Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra* 3:179–195.
- Bergounioux, F.M. 1957. *Trachyaspis turbulensis* nov. sp. *Estudios Geológicos* 14:279–286.
- Broin, F. de. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* C38:1–366.
- Canudo, J.I., Cobos, A., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Sender, L.M. 2005. Sobre la presencia de dinosaurios ornitópodos en la Formación Escucha (Cretácico Inferior, Albiense): Redescubierto “*Iguanodon*” en Utrillas (Teruel). *Fundamental* 6:51–56.
- Carrington da Costa, J. 1940. Un novo quelónio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 21:105–125.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften* 94:367–374.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M. y Meijide Fuentes, F. 2003. Nueva tortuga para el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España): *Salasemys pulcherrima* nv. gen. nv. sp. *Studia Geologica Salmanticensia* 39:109–123.
- Gassner, T. 2000. The turtles from the Guimarota mine; pp. 55–58 en Martin T. y Krebs B. (eds.), *Guimarota: A Jurassic Ecosystems*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Grossens-Van Dyck, M.C. 1982. Note sur les Chéloniens et les Crocodiles du Gisement Paleocène de Vinalmont (Province de Liège, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 91:163–185.

- Groessens-Van Dyck, M.C. 1983. Etude des Chéloniens du Montien continental de Hainin (Hainaut, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 92:67–76.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1985. Les tortues du Paleocene continental de Hainin et Vinalmont (Belgique). *Studia Palaeocheloniologica* 1:133–139.
- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Ediciones del Museo de Salamanca, España.
- Krebs, B. 1995. The Barremian Vertebrate Locality Uña (Province of Cuenca). Material for a comparison with Las Hoyas. *Libro de resúmenes del II International Symposium on Lithographic Limestones*:95–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de la Academie des Sciences de Paris* 323:729–735.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Ortega, F., Murelaga X., Gasulla, J. M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella; pp.117–118 en Fernández-Martínez, E. (ed.), *Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barbadillo, L.J., Buscalioni, A.D., Diéguez, C., Evans, S.E., Fregenal-Martínez, M.A., Fuente, M. de la, Madero, J., Martín-Closas, C., Martínez-Delclòs, X., Meléndez, N., Moratalla, J.J., Pérez-Moreno, B.P., Pinardo-Moya, E., Poyato-Ariza, F.J., Rodríguez-Lazaro, J., Sanchiz, B. y Wenz, S. 1999. El yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca), un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior; pp. 195–216 in Aguirre, E. (ed.), *Patrimonio Paleontológico de Castilla-La Mancha*, Junta de Comunidades de Castilla- La Mancha, Toledo, España.

- Pérez-García, A. Aceptado. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. En prensa. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A. 2012. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.
- Pérez-García, A. 2011. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica); pp. 249–260 en Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M., Escaso, F. (eds.), *Viajando a Mundos Pretéritos*, Ayuntamiento de Morella, Morella, Castellón, España.
- Pérez-García, A. 2009. Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología*, 24:93–104.
- Pérez-García, A. y Murelaga, X. En revisión. *Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. y Murelaga, X. Aceptado. *Galvechelone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology*.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. y Ortega, F. Aceptado. Turtles of the wetland of Las Hoyas; en *Las Hoyas: A cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil deposit from Spain*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. y Ortega, F. En prensa a. *Hoyasemys jimenezi* gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2010c. Las tortugas del Kimmeridgiense (Jurásico Superior) de Asturias (España); p. 192 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España*, Colunga, España.

- Pérez-García, A., Murelaga, X. y Gasulla, J.M. 2008b. Una nueva tortuga (Chelonii, Eucryptodira) del Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella (Castellón); pp. 175–176 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), Libro de resúmenes de las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Colunga, España.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P. y Torcida Fernández-Baldor, F. 2011a. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33:145–158.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Torres, J.A., Viera, L.I. y Sáez-Benito, F.R. 2010d. Tortugas del Cretácico Inferior (Hauteriviense-Barremiense) de La Rioja (Cuenca de Cameros, España). *Geogaceta* 48:87–90.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Escaso, F. 2009a. A small pleurosternid turtle from the Upper Jurassic of Santa Rita (Torres Vedras, Portugal): Juvenile or new form?; p. 56 en Schwarz-Wings, D., Wings, O. y Sattler, F. (eds.), Abstract Volume of the 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Berlín, Alemania.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Gasulla, J.M. 2011b. A new large cryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (Supplement to 3): 173A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa b. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. En prensa c. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2010b. Turtle diversity from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):145A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2010e. Ampliación de la distribución geográfica y temporal de *Elochelys convenarum* (Chelonii, Bothremydidae) en el Cretácico Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana* 47:307–315.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Murelaga, X. 2009b. Una probable tortuga Pancryptodira del Cretácico Superior de Lo Hueco (Cuenca, España); pp. 365-371 en Pérez-García,

- A., Silva, B. C., Malafaia, E. y Escaso, F. (eds), *Paleolusitana 1*. Torres Vedras, Portugal.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. y Jiménez Fuentes, E. 2010f. Revisión de la fauna de tortugas del Cretácico superior de Armuña (Segovia). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:239–241.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. y Dantas, P. 2008a. *Plesiochelys* sp. (Testudines; Eucryptodira) de la Fm. Freixial (Jurásico Superior) en Ulsa (Torres Vedras, Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8:331–344.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Silva, B. 2010a. Análisis preliminar de la diversidad de quelonios del Jurásico Superior de Torres Vedras (Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:235–238.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M. y Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., dos Santos, V.F., Dantas, P., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L. y Galopim de Carvalho, A.M. 1999. On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda, Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society* 156:449–452.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.
- Slater, B.J., Reolid, M., Schouten, R. y Benton, M.J. 2011. A new Late Jurassic turtle from Spain: phylogenetic implications, taphonomy and palaeoecology. *Paleontology* 54:1393–1414.
- Torices, A., Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Pérez-García, A. y Segura, M. 2010. The new cenomanian vertebrate site Algora (Guadalajara, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):176A.

Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.

9.2. RESULTS

The results obtained from the different studies developed in this thesis seek to provide information related to the general objective initially proposed: the identification and classification of the fossil record of Iberian Mesozoic turtles, the proposal of hypotheses about their relationships, and the interpretation of both the stratigraphic succession of the present taxa, and the paleobiogeographic configuration and paleoenvironmental factors that conditioned their distribution.

The main results are discussed here and are correlated with each of the specific objectives proposed (see chapter 2):

1. The turtles previously identified in the Upper Jurassic of the Iberian Peninsula were: a pleurosternid, that could be *Pleurosternon*; two representatives of Platycheilyidae, and the plesiochelyid *Craspedochelys* (Royo y Gómez, 1927a, 1927b; Antunes et al., 1988; Gassner, 2000; Lapparent de Broin, 2001). Currently, the identified turtle fauna is more diverse than previously considered. It is composed of at least two pleurosternids (*Selenemys lusitanica* and an undetermined taxon); a member of Platycheilyidae; several members of Plesiochelyidae (*Craspedochelys*, *Plesiochelys*, and at least two indeterminate taxa), and forms probably related to Plesiochelyidae (*Hispaniachelys prebetica*) (Pérez-García and Ortega, 2011; Pérez-García et al., 2008a, 2010a, 2010b, 2010c; Slater et al., 2011).

1.1. The references to Pleurosternidae in the Upper Jurassic of the Iberian Peninsula were based on scarce and fragmentary material, which do not even allow confirming the presence of this group. The study of abundant, still unpublished remains, however, confirms the presence of Pleurosternidae in the Upper Jurassic of the Iberian Peninsula. This group is identified from several Kimmeridgian and Tithonian outcrops from the Lusitanian Basin, as well as from the Kimmeridgian of Asturias and the Tithonian of Valencia. Two members of Pleurosternidae are identified. None of them can be assigned to *Pleurosternon* but represent new taxa (Pérez-García and Ortega, 2011; Pérez-García et al., 2010c).

1.2. We characterize the variability present in the shell of *Pleurosternon bullockii*. Some characters previously used for diagnosis are identified as variables. Some of these characters are also variable in other European members of Paracryptodira (Pérez-García, accepted; Pérez-García and Ortega, 2011).

1.3. A new member of Pleurosternidae, *Selenemys lusitanica*, is described from the Kimmeridgian of the Lusitanian Basin. This taxon is the only European genus of Pleurosternidae currently recognized before the upper Tithonian (Pérez-García and Ortega, 2011).

1.4. *Selenemys lusitanica* is interpreted as a taxon more closely related to European Lower Cretaceous pleurosternids, such as *Pleurosternon bullockii*, than the Upper Jurassic American taxa *Dinochelys whitei* and *Glyptops plicatulus* (Pérez-García and Ortega, 2011). This vicariant distribution contrasts that described for other groups of vertebrates (see Pérez-Moreno et al., 1999; Escaso et al., 2007).

1.5. Several members of Plesiochelyidae are identified from the Upper Jurassic of the Lusitanian Basin. Among them, there are still undetermined forms with a sagittal keel, and taxa without a keel, such as *Craspedochelys* and *Plesiochelys* (Pérez-García et al., 2010a).

1.6. More than a hundred specimens, collected in the Kimmeridgian of Asturias, are assigned to Plesiochelyidae. Although the material belongs to taxa without a sagittal keel, two morphotypes are identified that could correspond to two different taxa or represent intraspecific variability (Pérez-García et al., 2010c).

1.7. At least two representatives of Plesiochelyidae are identified from the Tithonian of Galve (Teruel). One of them shares with *Tropidemys* the presence of a strong sagittal keel. The other one lacks that keel (Pérez-García et al., 2010b, 2010c).

1.8. The presence of Platycheilyidae in the Kimmeridgian of Portugal is confirmed. However, there is no evidence to support the presence of more than one member of this group.

2. The turtle fauna previously identified from the Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula consisted of indeterminate members of Dortokidae, Pelomedusidae, Platycheilyidae, Pleurosternidae, a turtle, “chelydroid” in aspect that could be a basal representative of Centrocryptodira, *Salasemys pulcherrima*, *Hylaeochelys* aff. *latiscutata*, and several members of Solemydidae (*Helochelys*, *Trachyaspis turbulensis*, *Tretosternum punctatum*, *Helochelydra*, and *Trachydermochelys*) (Sánchez Lozano, 1894; Royo y Gómez 1927a, 1927b; Bergounioux, 1957; Jiménez-Fuentes, 1992; Krebs, 1995; Viera and Torres, 1996; Murelaga Bereikua, 1998; Ortega et al., 1999; Lapparent de Broin, 2001; Fuentes Vidarte et al., 2003; Canudo et al. 2005; Ortega et al., 2006). Currently, the record of identified turtles includes an indeterminate member of Dortokidae, two indeterminate solemydids, and an abundant and diverse Pan-Cryptodira record: an undetermined member of Pleurosternidae, *Larachelus morla*, *Hoyasemys jimenezi*, *Galvechelone lopezmartinezae*, *Chitracephalus dumonii*, and a still undefined taxon closely related with the putative member of Trionychoidea *Sandownia harrisi* (Pérez-García, 2012, in press; Pérez-García and Murelaga, accepted, under review; Pérez-García et al., 2010b, 2011a, 2011b, in press).

2.1. A new taxon, *Hoyasemys jimenezi*, is identified from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Cuenca). Its study allows the identification of the presence of continental turtles in Europe belonging to the clade that includes the traditional members of “Macrobaenidae” and “Sinemydidae”, so far unique to Asia and North America (Pérez-García et al., in press a, b).

2.2. The presence of Pelomedusoides in the Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula can not be supported. However, Pan-Pleurodira is represented in the Lower Cretaceous of Spain by an undetermined member of Dortokidae (Pérez-García et al., 2011a, 2012).

2.3. More than a dozen individuals have been assigned to the hitherto little known British taxon *Brodiechelys brodiei*. The synonymies between *Brodiechelys brodiei*, *Plesiochelys valdensis*, and *Plesiochelys vectensis* are confirmed, and the presence of *Plesiochelys* in the Lower Cretaceous refuted. High intraspecific variability, which affects characters used in the diagnosis of *Brodiechelys brodiei*, and in that of other

European members of Pan-Cryptodira, is observed. A new diagnosis for this taxon is proposed. Its attribution to Plesiochelyidae is refuted (Pérez-García, in press b).

2.4. The Spanish material previously assigned to *Hylaeochelys* can not be assigned to this taxon. Therefore, there is no evidence to support the presence of *Hylaeochelys* in the Iberian Peninsula (Pérez-García, 2009).

2.5. The holotype of “*Emys menkei*” is identified as an indeterminate chelonian. Therefore, its assignment to *Hylaeochelys* cannot be confirmed. *Hylaeochelys belli* is identified as the only valid species of this genus, and the British *Chelone belli*, *Pleurosternum emarginatum*, *Pleurosternum laticutatum*, *Chelone costata*, *Platemys mantelli*, *Platemys dixonii*, and *Hylaeochelys sollasi* are proposed to be junior synonyms. Many specimens are assigned to *Hylaeochelys belli*. This allows identifying several characters as variable and amending its diagnosis (Pérez-García, 2012).

2.6. The review of the type series of *Peltochelys duchastelii* allows concluding that only the holotype belongs to this taxon, a likely member of Trionychoidea. A new not yet described Spanish taxon is identified as closely related to the putative representative of Trionychoidea *Sandownia harrisi* (Pérez-García, 2011; Pérez-García et al., 2011b).

2.7. The presence of a representative of Solemydidae in the Lower Aptian of the Arcillas de Morella Formation is confirmed. A member of Pan-Cryptodira, which may be closely related to the British taxon *Brodiechelys brodiei*, a new member of Cryptodira, which could be a member of Trionychoidea, and an indeterminate turtle, represented by scarce material, with fontanelles in the carapace and plastron, and ligamentous carapace-plastron contact, are also identified in this formation (Pérez-García et al., 2008b, 2011a, 2011b).

2.8. The chelonian diversity from the area of Galve (Teruel) is higher than previously considered. In addition to the identification of two members of Plesiochelyidae in the Villar del Arzobispo Formation, several taxa are identified in the Lower Cretaceous. A members of Solemydidae, and several members of Pan-Cryptodira, including both

Cryptodira and Pleurosternidae, are recorded there (Pérez-García and Murelaga, accepted; Pérez-García et al., 2010b).

2.9. A partial carapace of a new turtle, from the area of Galve, is identified in the Camarillas Formation. It is assigned to the new taxon *Galvechelone lopezmartinezae*. This taxon is identified as a member of the clade that includes the traditional “macrobaenids” and “sinemydids”. Thus, this discovery broadens the European diversity of this clade of Cryptodira (Pérez-García and Murelaga, accepted).

2.10. The diversity of Solemydidae in the Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula is lower than previously considered. The material of this group previously identified as *Helochelys*, *Tretosternum punctatum*, and *Helochelydra* may correspond to a form close to the British genus *Helochelydra*. The material previously attributed to *Trachyaspis turbulensis* and *Trachydermochelys* may belong to a taxon that could be *Plastremys* or a closely related form, but at present there are not enough diagnostic characters to make this attribution (Pérez-García et al., 2011a).

2.11. The review of the only specimen from the Cameros Basin previously assigned to Pleurosternidae, from the Lower Cretaceous of Torremuña (La Rioja, eastern Cameros Basin), allows refuting this attribution. It is identified as several elements of a carapace of an adult specimen of “*Salasemys pulcherrima*,” a taxon defined on the basis of a relatively complete skeleton found in the western sector of the Cameros Basin. The presence of members of Pleurosternidae in the Cameros Basin can therefore not be confirmed (Pérez-García et al., 2010d, 2011a).

2.12. A detailed review of the Belgian taxon *Chitracephalus dumonii* allowed amending its diagnosis. Comparison of the holotype of *Chitracephalus dumonii* (the only specimen so far attributed to this taxon) with the holotype of “*Salasemys pulcherrima*” and a carapace from Torremuña, allows proposing a synonymy of *Chitracephalus dumonii* with “*Salasemys pulcherrima*.” The Belgian skeleton is a juvenile specimen, while the Spanish specimens are interpreted as adults or subadults. It is therefore possible to hypothesize how some characters are modified during ontogeny. *Chitracephalus dumonii* is assigned to the clade that includes the members of

“Macrobaenidae,” “Sinemydidae,” and the European Lower Cretaceous taxa *Hoyasemys jimenezi* and *Galvechelone lopezmartinezae* (Pérez-García, in press a).

2.13. The turtle material from the Hauterivian-Barremian of Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes, Burgos) is assigned to a new taxon, *Larachelus morla*. The phylogenetic analysis of this taxon indicates that, as in *Brodiechelys brodiei*, it is a form from the stem of Cryptodira (Pérez-García and Murelaga, under review).

2.14. The turtle fauna recorded from the Lower Cretaceous of Iberia markedly differs from that from the Upper Jurassic. The only group identified in both periods is Pleurosternidae, with scarce Iberian Cretaceous records, though relatively abundant in the Lower Cretaceous of England and Germany. The European Lower Cretaceous presence of Platychelyidae can not be confirmed. Plesiochelyidae is a group restricted to the Jurassic. The Iberian Solemydidae record is known from the Lower Cretaceous, although this group is present in the Upper Jurassic of other European regions. The earliest dortokid occurs in the Barremian of Spain and is the only known record of this group in the Lower Cretaceous. Members of several lineages of Pan-Cryptodira represented in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of Asia (stem Cryptodira, members of the clade that groups “macrobaenids” and “sinemydids”, likely representatives of Trionychoidea) are identified in the Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula as well (Pérez-García, in press a; Pérez-García and Murelaga, accepted, under review; Pérez-García et al., in press a, 2011b).

3. The Iberian Upper Cretaceous continental turtles fauna, known only from Campanian and Maastrichtian sites, was formerly considered to be composed by the solemydid *Solemys vermiculata*, the dortokid *Dortoka vasconica*, and the bothremydids *Rosasia soutoi*, *Polysternon atlanticum* and, with doubts, *Elochelys* (Carrington da Costa, 1940; Antunes and Broin, 1988; Lapparent de Broin and Murelaga, 1996, 1999). The continental chelonians currently identified in the Campanian and Maastrichtian sites of the Iberian Peninsula are the solemydid *Solemys vermiculata*, the dortokid *Dortoka vasconica*, and the bothremydids *Rosasia soutoi*, *Polysternon atlanticum* and *Iberoccitanemys convenarum*. Indeterminate members of Solemydidae and likely

representatives of Pelomedusoides are recognized in the Cenomanian (Pérez-García et al., 2010e, 2010f, in press b, accepted; Torices et al., 2010).

3.1. A high percentage of the material of turtles from “Lo Hueco” (Cuenca) can be assigned to Bothremydidae. Dortokidae and Solemydidae are not identified at this site. In addition, scarce material of an indeterminate member of Pan-Cryptodira is recognized there. The available features suggest its assignment to Pan-Chelonioidea (Pérez-García et al., 2009 b), which is consistent with the interpretation of a marine influence in the genesis of the site.

3.2. Some shells identified from Campanian-Maastrichtian levels of “Lo Hueco”, which are the first articulated shells of Bothremydidae known in Spain, can not be attributed to the genus *Polysternon*. This material is assigned to “*Elochelys*” *convenarum*. This taxon was defined by a single specimen, from the Maastrichtian of southern France. Its presence at “Lo Hueco” not only broadens its stratigraphic and geographical distribution, but also allows us to observe variability in several putative diagnostic characters (Pérez-García et al., 2010e).

3.3. The review of the single specimen from the Campanian-Maastrichtian site of Laño (Burgos), which had been attributed with doubt to *Elochelys*, does not allow to confirm this attribution (Pérez-García et al., 2010e).

3.4. The analysis of complete and partial shells of bothremydids from “Lo Hueco” allows the identification of two taxa, “*Elochelys*” *convenarum* and an indeterminate member of Foxemydina, which could be *Polysternon* or *Foxemys*. The recognition of the coeval and sympatric coexistence of two bothremydid taxa demands a more careful attribution of fragmentary bothremydid samples (Pérez-García et al., in press c).

3.5. The review of the material previously assigned to the genus *Elochelys* and the study of new specimens from “Lo Hueco” allow transferring one of its species (“*Elochelys*” *convenarum*) to a new genus, *Iberoccitanemys* (Pérez-García et al., in press b).

3.6. The analysis of fragmentary material from the site of Algora (Guadalajara), dated as Cenomanian, allows the identification of the likely oldest European known representative of Pelomedusoides. This group of African origin was therefore present in Europe earlier than previously thought.

3.7. The study of turtle material from the Cenomanian of Algora (Guadalajara) allows identifying fragments of plates assigned to Solemydidae. This material cannot be assigned to any taxon identified from the Lower Cretaceous or the Campanian-Maastrichtian.

3.8. The study of abundant material of *Dortoka vasconica* from its type locality (Laño, Burgos) allows identifying a high intraspecific variability. Moreover, the identification of a pair of large and autapomorphic fontanelles in the carapace, and the results from histological studies of several elements of its shell, allow interpreting this taxon as more aquatic than previously considered (Pérez-García et al., accepted).

3.9. The diversity of continental turtles identified in the Iberian Upper Cretaceous is more limited than that of the Lower Cretaceous. The pan-cryptodiran lineages identified in the Lower Cretaceous are not present in the record of the Upper Cretaceous. Two of the three most abundant groups of turtles in the European Upper Cretaceous, Solemydidae and Dortokidae, have been identified in the Lower Cretaceous as well. However, European representatives of Pelomedusoides are not identified until the Upper Cretaceous (Cenomanian) (Pérez-García et al., 2010f, in press b, in press c, accepted).

4. A review of abundant material of continental turtles from several Thanetian sites of France and Belgium, does not allow identifying the presence of representatives of Solemydidae, Bothremydidae or Dortokidae, the groups of continental turtles common in the Upper Cretaceous of Western Europe. The known record of Solemydidae is exclusive to the Mesozoic. The group of Bothremydidae most abundant and diverse in Europe, Foxemydina, is also exclusive of the Mesozoic. However, another groups identified in the Upper Cretaceous of Europe, such as Bothremydina, are identified in the Paleocene of Africa, but not in Europe. Dortokidae is recognized in the Paleocene of

Europe, being represented by *Ronella botanica*, from the Thanetian of Romania. The previously identified fauna of continental turtles from the Paleocene of Western Europe includes two members of Trionychinae, an undetermined taxon with “chelydroid” aspects, an indeterminate taxon that might be closely related to *Kallokibotion bajazidi*, an indeterminate taxon that could be related to Platysternidae, and a taxon that may correspond to the genus *Compsemys* (Broin, 1977; Groessens-Van Dyck, 1982, 1983, 1985). The continental turtles currently identified in the Thanetian of France and Belgium are identified as: representatives of Trionychinae; a possible member of Chelydridae; a taxon that is not part of crown group Testudines, but that can not be assigned to Solemydidae or *Kallokibotion bajazidi*; a taxon likely related to the traditional members of “Macrobaenidae”; and a representative of Paracryptodira. Therefore, the Thanetian continental chelonian fauna differs significantly from that of the Maastrichtian (Pérez-García, accepted). Unfortunately, no information is available on the Iberian record of Paleocene turtles.

4.1. The paracryptodiran taxon identified in the Thanetian of France is interpreted as a member of a lineage with a North American origin. The possible presence of a member of Chelydridae in European Thanetian sites could indicate the dispersion of another lineage of North American turtles to Europe. Although the likely presence of a member of “Macrobaenidae” in these sites may also be linked with the expansion of North American turtles, its relationship with Asian lineages can not be excluded. Therefore, although a North American influence is identified in the European Thanetian turtle fauna, taxa from other regions might also be considered (Pérez-García, accepted).

4.2. The analysis of the French material preliminary assigned to *Compsemys* allows the description of the only paracryptodiran member recognized of the Cenozoic of Europe, *Berruchelus russelli*. There is no record of Paracryptodira in Europe from the Neocomian. *Berruchelus russelli* increases the range of the stratigraphic distribution of the non-baenids members of Paracryptodira. This taxon is closely related to the North American Upper Cretaceous-Paleocene taxon *Compsemys victa*. Therefore, it is interpreted that, after the disappearance of the European Upper Jurassic and Lower Cretaceous paracryptodiran taxa, this continent was recolonized by a paracryptodiran

lineage originating from North America, which resulted in *Berruchelus russelli* (Pérez-García, accepted).

References

- Antunes, M.T. and Broin, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9:153–200.
- Antunes, M.T., Becquart, D. and Broin, F. de. 1988. Découverte de “*Plesiochelys*”, Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra* 3:179–195.
- Bergounioux, F.M. 1957. *Trachyaspis turbulensis* nov. sp. *Estudios Geológicos* 14:279–286.
- Broin, F. de. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* C38:1–366.
- Canudo, J.I., Cobos, A., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R., Ruiz-Omeñaca, J.I. and Sender, L.M. 2005. Sobre la presencia de dinosaurios ornitópodos en la Formación Escucha (Cretácico Inferior, Albiense): Redescubierto “*Iguanodon*” en Utrillas (Teruel). *Fundamental* 6:51–56.
- Carrington da Costa, J. 1940. Un novo quelónio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 21:105–125.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. and Barriga, F. 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften* 94:367–374.
- Fuentes Vidarte, C., Mejjide Calvo, M. and Mejjide Fuentes, F. 2003. Nueva tortuga para el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España): *Salasemys pulcherrima* nv. gen. nv. sp. *Studia Geologica Salmanticensia* 39:109–123.
- Gassner, T. 2000. The turtles from the Guimarota mine; pp. 55–58 en Martin T. y Krebs B. (eds.), *Guimarota: A Jurassic Ecosystems*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

- Groessens-Van Dyck, M.C. 1982. Note sur les Chéloniens et les Crocodiles du Gisement Paleocène de Vinalmont (Province de Liège, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 91:163–185.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1983. Etude des Chéloniens du Montien continental de Hainin (Hainaut, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 92:67–76.
- Groessens-Van Dyck, M.C. 1985. Les tortues du Paleocene continental de Hainin et Vinalmont (Belgique). *Studia Palaeocheloniologica* 1:133–139.
- Jiménez-Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León; pp. 71–100 en Jiménez Fuentes, E. (coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Ediciones del Museo de Salamanca, España.
- Krebs, B. 1995. The Barremian Vertebrate Locality Uña (Province of Cuenca). Material for a comparison with Las Hoyas. *Libro de resúmenes del II International Symposium on Lithographic Limestones*:95–97.
- Lapparent de Broin, F. de. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4:155–216.
- Lapparent de Broin, F. de and Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de la Academie des Sciences de Paris* 323:729–735.
- Lapparent de Broin, F. de and Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14, número especial 1:135–211.
- Murelaga-Bereikua, X. 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17:189–200.
- Ortega, F., Murelaga X., Gasulla, J. M., García-Oliva, M., Escaso, F. and Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella; pp.117–118 en Fernández-Martínez, E. (ed.), *Libro de Resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, España.
- Ortega, F., Sanz, J.L., Barbadillo, L.J., Buscalioni, A.D., Diéguez, C., Evans, S.E., Fregenal-Martínez, M.A., Fuente, M. de la, Madero, J., Martín-Closas, C., Martínez-Delclòs, X., Meléndez, N., Moratalla, J.J., Pérez-Moreno, B.P., Pinardo-Moya, E., Poyato-Ariza, F.J., Rodríguez-Lazaro, J., Sanchiz, B. and Wenz, S. 1999. El

- yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca), un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior; pp. 195–216 in Aguirre, E. (ed.), Patrimonio Paleontológico de Castilla-La Mancha, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo, España.
- Pérez-García, A. Accepted. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. In press. The European Lower Cretaceous *Chitracephalus dumonii* (Testudines: Cryptodira) and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A. 2012. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36:67–82.
- Pérez-García, A. 2011. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica); pp. 249–260 en Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M., Escaso, F. (eds.), Viajando a Mundos Pretéritos, Ayuntamiento de Morella, Morella, Castellón, España.
- Pérez-García, A. 2009. Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología*, 24:93–104.
- Pérez-García, A. and Murelaga, X. Under review. *Larachelus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Pérez-García, A. and Murelaga, X. Accepted. *Galvechelone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology*.
- Pérez-García, A. and Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:60–69.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. and Ortega, F. Accepted. Turtles of the wetland of Las Hoyas; en *Las Hoyas: A cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil deposit from Spain*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S. and Ortega, F. In press a. *Hoyasemys jimenezi* gen. et sp. nov., a freshwater basal eucryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. and Ruiz-Omeñaca, J.I. 2010b. Las tortugas del Kimmeridgiense (Jurásico Superior) de Asturias (España); p.

- 192 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España, Colunga, España.
- Pérez-García, A., Murelaga, X. and Gasulla, J.M. 2008b. Una nueva tortuga (Chelonii, Eucryptodira) del Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella (Castellón); pp. 175–176 en Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (eds.), Libro de resúmenes de las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Colunga, España.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P. and Torcida Fernández-Baldor, F. 2011a. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33:145–158.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Torres, J.A., Viera, L.I. and Sáez-Benito, F.R. 2010d. Tortugas del Cretácico Inferior (Hauteriviense-Barremiense) de La Rioja (Cuenca de Cameros, España). *Geogaceta* 48:87–90.
- Pérez García, A., Ortega, F. and Escaso, F. 2009a. A small pleurosternid turtle from the Upper Jurassic of Santa Rita (Torres Vedras, Portugal): Juvenile or new form?; p. 56 en Schwarz-Wings, D., Wings, O. y Sattler, F. (eds.), Abstract Volume of the 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Berlín, Alemania.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Gasulla, J.M. 2011b. A new large cryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (Supplement to 3): 173A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Murelaga, X. In press b. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Murelaga, X. In press c. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios*.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Murelaga, X. 2010b. Turtle diversity from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):145A.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Murelaga, X. 2010e. Ampliación de la distribución geográfica y temporal de *Elochelys convenarum* (Chelonii, Bothremydidae) en el Cretácico Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana* 47:307–315.

- Pérez-García, A., Ortega, F. and Murelaga, X. 2009b. Una probable tortuga Pancryptodira del Cretácico Superior de Lo Hueco (Cuenca, España); pp. 365-371 en Pérez-García, A., Silva, B. C., Malafaia, E. y Escaso, F. (eds), *Paleolusitana* 1. Torres Vedras, Portugal.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. and Jiménez Fuentes, E. 2010f. Revisión de la fauna de tortugas del Cretácico superior de Armuña (Segovia). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:239–241.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. and Dantas, P. 2008a. *Plesiochelys* sp. (Testudines; Eucryptodira) de la Fm. Freixial (Jurásico Superior) en Ulsa (Torres Vedras, Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8:331–344.
- Pérez-García, A., Ortega, F. and Silva, B. 2010a. Análisis preliminar de la diversidad de quelonios del Jurásico Superior de Torres Vedras (Portugal). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9:235–238.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M. and Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36:151–161.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., dos Santos, V.F., Dantas, P., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L. and Galopim de Carvalho, A.M. 1999. On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda, Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society* 156:449–452.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión 6 de julio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 27:307–309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France* 11:125–128.
- Sánchez Lozano, R. 1894. Descripción física y minera de la provincia de Logroño. *Memoria de la Comisión del Mapa Geológico de España* 28:1–621.
- Slater, B.J., Reolid, M., Schouten, R. and Benton, M.J. 2011. A new Late Jurassic turtle from Spain: phylogenetic implications, taphonomy and palaeoecology. *Paleontology* 54:1393–1414.

- Torices, A., Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Pérez-García, A. and Segura, M. 2010. The new cenomanian vertebrate site Algora (Guadalajara, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (Supplement to 3):176A.
- Viera L.I. y Torres J.A. 1996. Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato* 7:114–118.

9.3. CONCLUSIONES

- Se identifica Solemydidae (*stem* Testudines) en el registro ibérico a partir del Cretácico Inferior, momento en el que se reconoce la presencia de dos taxones. Uno de ellos puede corresponder a una forma próxima al género británico *Helochelydra*, mientras que el otro podría tratarse de *Plastremys* o de una forma cercana.
- En el Cenomaniense se identifica un miembro indeterminado de Solemydidae, que no puede ser asignado a los taxones reconocidos en el Cretácico Inferior ni a los del Cretácico terminal.
- En varios yacimientos campanienses y maastrichtienses se han hallado restos de Solemydidae, identificándose la presencia del taxón *Solemys vermiculata*.
- Se confirma la presencia de Pan-Pleurodira Platycheilyidae en el Kimmeridgiense de Portugal.
- El único representante de Pan-Pleurodira cuya presencia ha sido confirmada en el Cretácico Inferior de Europa corresponde a un miembro indeterminado de Dortokidae en España.
- Se identifican miembros de Dortokidae en varias localidades del Cretácico Superior y Paleoceno europeas. El mayor número de ejemplares de este grupo se ha hallado en el yacimiento de Laño (Burgos, España), la localidad donde fue definida la especie tipo: *Dortoka vasconica*. Se interpreta que este taxón era de hábitos más acuáticos de lo previamente considerado.
- Aunque el registro más antiguo confirmado de Eupleurodira europeo procedía del Santoniense, se identifica este grupo en el Cenomaniense de la Península Ibérica. Esto implica que la ampliación del registro de este grupo a Europa, originalmente africano, se produce mucho antes de lo considerado.
- En niveles campanienses y maastrichtienses ibéricos son abundantes los miembros de Bothremydidae. En el registro portugués se ha reconocido el taxón *Rosasia soutoi*, que supone el único miembro de Bothremydina identificado en Europa. En España se identifican varios miembros de Foxemydina, confirmandose la presencia de *Polysternon* (*Polysternon atlanticum*) y del nuevo género *Iberoccitanemys* (*Iberoccitanemys convenarum*). Además, se ha confirmado la coexistencia de más de un representante de este grupo de quelonios en un mismo yacimiento.

- Pleurosternidae es un grupo de quelonios dulceacuícolas relativamente común en afloramientos kimmeridgienses y titónicos de la Península Ibérica, donde está representado por, al menos, dos nuevos taxones. Uno de ellos ha sido definido como *Selenemys lusitanica*. *Selenemys lusitanica*, es el único género de Pleurosternidae europeo identificado antes del Titónico superior. Tras la apertura del Atlántico Norte, los miembros europeos de este grupo evolucionaron de manera independiente a los norteamericanos.
- Paracryptodira no se identifica en el registro mesozoico europeo después del Neocomiense. Sin embargo, se reconoce un miembro de Paracryptodira en el Thanetiense de Europa, que se define como *Berruchelus russelli*. *Berruchelus russelli* es considerado como un taxón cercanamente emparentado con el taxón norteamericano *Compsemys victa*. Esto permite interpretar que, después de la desaparición de los pleurosternidos mesozoicos europeos, este continente volvió a formar parte de la distribución de Paracryptodira, probablemente debido a la irrupción de un linaje norteamericano.
- Se identifican varios géneros del grupo de quelonios costeros europeos Plesiochelyidae en el Jurásico Superior de la Península Ibérica. Dos de ellos corresponden a taxones con quilla sagital, reconociéndose también la presencia de los taxones sin quilla *Craspedochelys* y *Plesiochelys*.
- La revisión de los miembros de Pan-Cryptodira no Cryptodira del Cretácico Inferior europeo permite identificar una elevada variabilidad en taxones tales como *Brodiechelys brodiei* y *Hylaeochelys belli*, cuya diagnosis es enmendada.
- La caracterización de esta variabilidad permite realizar sinonimias, así como identificar nuevas formas, tales como el taxón español *Larachelus morla*. Este taxón se identifica como una forma cercana a Cryptodira, pero no incluida en ese clado.
- Aunque hasta ahora no se había reconocido la presencia europea de quelonios continentales del clado de Cryptodira que agrupa a los tradicionales miembros de “Macrobaenidae” y “Sinemydidae”, se definen dos nuevos miembros del Cretácico Inferior ibérico asignados a este grupo, *Hoyasemys jimenezi* y *Galvechelone lopezmartinezae*.
- La revisión del taxón belga *Chitracephalus dumonii*, y su identificación en el registro ibérico, mediante la sinonimia con el taxón “*Salasemys pulcherrima*”, también permite

su atribución al clado en el que se incluyen los miembros de “Macrobaenidae” y “Sinemydidae”.

- Se identifica escaso material de Pan-Chelonioidea en el Mesozoico ibérico, procediendo éste del Santoniense y, con dudas, del Campaniense-Maastrichtiense.

9.4. CONCLUSIONS

- Two Solemydidae (stem Testudines) taxa are identified from the Iberian Early Cretaceous. One of them may correspond to a form closely related to the British genus *Helochelydra*, and the other could be *Plastremys*, or a related taxon.
- An undetermined member of Solemydidae is identified in the Cenomanian. It can not be assigned to the known taxa in the Lower Cretaceous and the uppermost Cretaceous.
- Solemydidae remains have been found in several Campanian and Maastrichtian sites, in which the presence of *Solemys vermiculata* has been identified.
- The presence of the Pan-Pleurodiran Platycheilyidae in the Kimmeridgian of Portugal is confirmed.
- The only representative of Pan-Pleurodira whose presence has been confirmed in the Lower Cretaceous of Europe is an undetermined Spanish member of Dortokidae.
- Dortokidae is identified in several European Upper Cretaceous and Paleocene locations. The largest number of specimens of this group was found in the site of Laño (Burgos, Spain), which is the type locality of the type species: *Dortoka vasconica*. This taxon is thought to be more aquatic than previously thought.
- Although the oldest confirmed record of European Pelomedusoides was Santonian in age, this group is identified in the Cenomanian of the Iberian Peninsula. Therefore, the entry into Europe, probably from African groups, occurred significantly earlier than previously thought.
- Members of Bothremydidae are abundant in Campanian and Maastrichtian levels of the Iberian Peninsula. *Rosasia soutoi* has been recognized in Portugal. It is the only member of Bothremydina identified in Europe. Several members of the European group Foxemydina are identified in Spain, where the presence of *Polysternon* (*Polysternon atlanticum*) and of the new genus *Iberoccitanemys* (*Iberoccitanemys convenarum*) can be documented. Furthermore, the synchronic and sympatric coexistence of more than one representative of this group of turtles is documented as well.
- Pleurosternidae is a group of freshwater turtles relatively common in Kimmeridgian and Tithonian outcrops of the Iberian Peninsula, where it is represented by at least two new taxa. One of them has been defined as *Selenemys lusitanica*. *Selenemys lusitanica* is the only European Pleurosternidae genus currently recognized before the upper

Tithonian. After the opening of the North Atlantic Ocean, the European members of this group evolved independently from those of North America.

- A member Paracryptodira is recognized in the Thanetian of Europe. It is named *Berruchelus russelli*. *Berruchelus russelli* is considered as a taxon closely related to the North American *Compsemys victa*. It is suggested that, after the probable Neocomian extinction of the European Mesozoic paracryptodires, Europe was recolonized by a paracryptodiran lineage sometime before the Thanetian, resulting in *Berruchelus russelli*.

- Several genera of the European coastal group Plesiochelyidae are identified in the Upper Jurassic of the Iberian Peninsula. Two of them correspond to taxa with a sagittal keel, but the presence of the taxa *Plesiochelys* and *Craspedochelys*, without keel, is also recognized.

- A review of the European Lower Cretaceous stem cryptodires allows us to identify high morphological variability in taxa such as *Brodiechelys brodiei* and *Hylaeochelys belli*, whose diagnosis are amended.

- The characterization of this variability allows recognizing several synonyms, and to identify new taxa, such as the Spanish *Larachelus morla*. This taxon is identified as closely related to Cryptodira, but not included in this clade.

- The presence of continental turtles of the clade of Cryptodira that groups the traditional members of “Macrobaenidae” and “Sinemydidae” had not been previously recognized in Europe. However, two new Iberian Lower Cretaceous taxa are assigned to this group, *Hoyasemys jimenezi* and *Galvechelone lopezmartinezae*.

- The revision of the Belgian *Chitracephalus dumonii*, and its identification in the Iberian record through the synonymy with “*Salasemys pulcherrima*,” also allows its attribution to the clade, which includes the traditional members of “Macrobaenidae” and “Sinemydidae.”

- Scarce Pan-Chelonioidea material is identified in the Iberian Mesozoic. It comes from the Santonian and, with doubts, from a Campanian-Maastrichtian site.

CAPÍTULO 10: PROSPECTIVA

Como es habitual en cualquier proyecto de investigación, esta tesis no supone más que un primer paso para el estudio de las faunas de tortugas mesozoicas ibéricas y para mejorar el conocimiento sobre la paleoqueloniofauna europea. De hecho, cada uno de los trabajos aquí recopilados ha abierto el camino a nuevas investigaciones, algunas de ellas en proceso y otras en las que se espera trabajar a corto o medio plazo.

Entre esos proyectos se encuentra ampliar el análisis del registro de Paracryptodira. En este sentido, se está trabajando en la revisión de algunos de los taxones que podrían ser asignados a este grupo, así como en el estudio de nuevas formas.

Como se ha expuesto, Plesiochelyidae es abundante en varias áreas del Jurásico Superior de la Península Ibérica. El estudio detallado del material craneal y postcraneal, junto con la comparación y revisión de otros taxones europeos asignados a este grupo, podrá aportar nuevos datos sobre la diversidad, sistemática y distribución de este clado.

Entre los quelonios hasta ahora indeterminados del Cretácico Inferior de la Cordillera Ibérica se encuentra actualmente en estudio material que podría corresponder a uno o más miembros de Pan-Cryptodira no asignables a los clados Paracryptodira ni Cryptodira. Además, el análisis detallado del abundante material de algunas áreas como Galve o Morella aportará nuevos datos sobre la diversidad de quelonios registrada en el lapso Hauteriviense-Aptiense.

Entre los representantes de Cryptodira, se encuentra actualmente en estudio un probable miembro de Trionychoidea del Aptiense español. Esto, junto con la revisión de otros taxones europeos y de otros continentes, podrá aportar nuevos datos sobre la diversidad y evolución de este linaje de tortugas. Además, se han identificado varios ejemplares, hasta ahora inéditos, que podrían corresponder a *Hoyasemys*. Su estudio permitirá constatar la presencia de variabilidad en este taxón, analizándose su relación con el desarrollo ontogenético, dimorfismo o variabilidad individual.

Hasta ahora el material ibérico atribuido a Solemydidae está constituido por placas desarticuladas y, en niveles previos al Campaniense, muy fragmentarias. El estudio de nuevo material proveniente de algunas regiones tanto del Cretácico Inferior como Superior permitirá reevaluar la diversidad representada y establecer sus relaciones con los taxones identificados en otros países europeos.

El conocimiento sobre los representantes de Pan-Pleurodira del Cretácico Superior ibérico también podrá ser incrementado notablemente gracias al estudio de abundante material inédito y bien preservado, proveniente de varias localidades y edades.

En la primera etapa de estos estudios, que constituye la presente tesis doctoral, muchos de los trabajos se han vinculado a conocer cuál es la diversidad representada en distintos momentos a lo largo del lapso Kimmeridgiense-Campaniense. Los resultados de estos trabajos, unidos al estudio sistemático de esos taxones, han permitido comenzar con el desarrollo de otros estudios. Entre ellos, actualmente se está trabajando en la paleohistología de varios grupos tanto del Jurásico Superior como del Cretácico Inferior y Superior. Además, se están realizando estudios isotópicos. Se espera que, mediante estos y otros análisis, se puedan aportar nuevos datos sobre los requerimientos paleoambientales de varios de los taxones representados. Por otra parte, el análisis de numerosos taxones, tanto actuales como fósiles, ha permitido reconocer caracteres que deben ser tenidos en cuenta para mejorar las propuestas filogenéticas actualmente vigentes, así como evaluar la necesidad de modificar la codificación o definición de algunos caracteres empleados en esos análisis.

El estudio sobre las tortugas mesozoicas ibéricas ha abierto la vía para análisis más globales. Esos análisis no se limitan al Mesozoico, sino que son varios los taxones cenozoicos actualmente en estudio, como por ejemplo algunos de los procedentes del Paleoceno, citados en el capítulo 7.1, que ayudan a comprender cómo afectó la crisis fincretácica a las faunas de quelonios continentales europeos. De hecho, aunque los resultados de esta tesis doctoral han tratado de centrarse en el análisis del registro de quelonios del Jurásico Superior-Cretácico Superior de la Península Ibérica, esta limitación práctica carece de sentido desde un punto de vista biológico. Las tortugas son reptiles que, aunque actualmente están en recesión, han llegado hasta nuestros días. Por tanto, el estudio de sus representantes mesozoicos requiere de la comparación con formas tanto actuales como con otras que habitaron en distintos momentos de su historia. Además, como se ha visto a lo largo de varios de los capítulos que integran esta tesis, el estudio de los quelonios que habitaron en un lugar y tiempo concretos requieren de su integración en el contexto de la historia evolutiva de esos linajes, por lo que ni las barreras geopolíticas ni la distribución geográfica actual de las masas continentales deben sesgar estos estudios. Además de las formas mesozoicas, son varios los grupos de quelonios presentes en registro ibérico que estamos analizando actualmente desde esa

perspectiva. Así pues, el registro de Pan-Pleurodira del Eoceno se está integrando dentro del contexto de las migraciones de Eupleurodira desde África a Europa, estudiándose de manera detallada los miembros de varios de sus linajes. También están actualmente en proceso distintos trabajos sobre miembros de Testudinoidea ibéricos y su integración en un contexto global. Además del estudio de taxones mesozoicos y cenozoicos, algunos de los proyectos actualmente en proceso analizan material de quelonios del Cuaternario. Por tanto, son muchos los proyectos en proceso que integran el material ibérico, complementados con el análisis de quelonios de otras regiones. Algunos de estos proyectos cuentan con la colaboración de prestigiosos investigadores extranjeros, que, sin duda, aportarán su experiencia con el fin de mejorar notablemente el conocimiento sobre la historia evolutiva de varios linajes de quelonios.

La inquietud inicial por conocer la diversidad de quelonios representada en el registro mesozoico ibérico ha abierto un buen número de preguntas, constituyendo nuevos retos que deberán ser afrontados en trabajos futuros.

CAPÍTULO 11: AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de una investigación y sus resultados no son frutos exclusivamente obtenidos por un autor sino que dependen de infinidad de personas que con su ayuda, apoyo, opinión o, simplemente, con haber estado allí cuando se les ha necesitado, han permitido que se gestase el proyecto. Por este motivo, estoy enormemente agradecido a multitud de personas que han sido fundamentales para que este trabajo pudiera salir adelante. De hecho, como ocurre en cualquier proyecto de investigación, no es posible enumerar a toda la gente implicada en mayor o menor medida, ya sean profesionales de la paleontología o amateurs. En este sentido, para disponer de material de estudio, lógicamente es necesario efectuar su hallazgo. Sin embargo, el abundante material estudiado en esta tesis doctoral ha requerido que, durante casi dos siglos, numerosas personas dedicaran parte de su tiempo, en muchos casos de manera voluntaria, a la búsqueda de fósiles, hallando, uno a uno, los centenares de ejemplares que hemos revisado, o abriendo camino para que otros los encontraran. Por otra parte, también son muchas las personas que han dedicado su tiempo a la preparación de los mismos, así como a realizar sus primeras identificaciones y descripciones, y a sembrar las bases de la paleoquelonología.

Nieves López Martínez fue fundamental en esta tesis doctoral. Ella apoyó, con su habitual entusiasmo, los estudios aquí realizados. De hecho, formó parte de la dirección de esta tesis y nos transmitió innumerables consejos que confiamos haber sabido seguir. Esperamos que los resultados aquí plasmados sean acordes con las expectativas que puso en este proyecto.

Fue Francisco Ortega quien me propuso comenzar mi carrera investigadora con “un primer trabajo de entrenamiento” sobre material de tortugas, temática que se convertiría tanto en mi tesis doctoral como, espero, en mi línea de investigación futura. Gracias a su apoyo pude pasar de la pasión como aficionado a la paleontología que me acompañaba desde pequeño a poder acrecentar, si cabe, mi pasión por esta ciencia, viviéndola de una manera profesional. Su manera de ser, siempre cercano y disponible, me hizo viajar a mundos primigenios, suministrándome las claves para comenzar a entenderlos. La actitud afable de Xabier Murelaga, quien apoyó desde el primer momento la realización de este proyecto, fue fundamental para la consecución de los objetivos iniciales y para el planteamiento de nuevos retos. Tanto Xabi como Patxi han estado siempre

disponibles, y han sabido guiarme cada vez que lo he necesitado, dándome consejos muy acertados y ayudándome en todo lo que he requerido.

Estoy en deuda con M^a Ángeles Álvarez Sierra que, tras el fallecimiento de Nieves, se ofreció voluntariamente a ejercer el cargo de tutora.

Sin duda, la persona que más me ha aportado en el conocimiento sobre las tortugas fósiles es ajena a la dirección de esta tesis. Se trata de France de Lapparent de Broin. Durante mis dos estancias en París, que suponen casi ocho meses, France se ha mostrado totalmente accesible y ha dedicado gran parte de su tiempo a instruirme. De manera muy cordial y sincera no sólo me ha permitido acceder tanto a los ejemplares que tiene en estudio sino también a su documentación fotográfica y manuscrita, y me ha animado a continuar con algunas de sus investigaciones. Además, me ha instruido con enseñanzas magistrales, me ha enseñado algunas de las claves que le han permitido ser uno de los grandes referentes en el estudio de las tortugas fósiles y me ha animado a aguzar mi espíritu crítico.

Emiliano Jiménez Fuentes ha apoyado en todo momento los estudios realizados, ofreciendo su inestimable ayuda y experiencia.

Son muchos los conservadores y científicos que han facilitado el acceso a colecciones e información sobre las mismas, a los que se agradezco su inestimable ayuda: Roger Vaughan (Bristol City Museum, Bristol, Gran Bretaña); José Ángel Torres, Luis Ignacio Viera y Francisco-Ramón Sáez-Benito (Centro de Interpretación Paleontológico de La Rioja, La Rioja); Grupo Aragosaurus, especialmente José Ignacio Canudo (Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza); Manuel Segura (Departamento de Geología de la Universidad de Alcalá de Henares, Madrid); Corina Liesau (Departamento de Prehistoria y Arqueología, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid); Arturo Morales (Departamento de Prehistoria y Arqueología, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid); Jenny Cripps, Paul Tomlinson y John Bush (Dorset County Museum, Dorchester, Gran Bretaña); Michael Benton y Claudia Hildebrandt (Geology Museum of the Department of Earth Sciences of Bristol, Bristol, Gran Bretaña); Josep Marmi y Àngel Galobart (Institut Català de Paleontologia, Sabadell); Annelise Folie (Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruselas, Bélgica); Steve Hutt (Isle of Wight County Museum Service, Sandown, Gran Bretaña); Luis M. Chiappe y su equipo del Dinosaur Institute (Los Angeles County Museum, Los Ángeles, California, Estados Unidos); Fernando Escaso y Jesús Madero

(Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha, Cuenca); Carmelo Corral (Museo de Ciencias Naturales de Álava, Álava); Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas de los Infantes, especialmente Fidel Torcida Fernández-Baldor (Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Burgos); Luis Alcalá y Eduardo Espílez (Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel, Teruel); Julio Company (Museo de Geología de la Universidad de Valencia, Valencia); Miguel Ramalho (Museu Geológico do Laboratório Nacional de Energia e Geologia, Lisboa, Portugal); Silvia Menéndez, Joaquín Moratalla y Ana María Bravo (Museo Geominero, Madrid); José Carlos García-Ramos, Laura Piñuela y José Ignacio Ruiz-Omeñaca (Museo Jurásico de Asturias, Asturias); Begoña Sánchez Chillón, Patricia Pérez Dios y Jorge Morales (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid); José María Herrero Marzo y su familia (Museo Paleontológico de Galve, Teruel); Jesús Cardiel (Museo Paleontológico de Lamata, Huesca); Ronan Allain (Muséum National d'Histoire Naturelle, París, Francia); Sandra Chapman y Andrew Milner (Natural History Museum, London, Gran Bretaña); Bent Lindow (Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, Dinamarca); Ursula Göhlich (Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria); Paul Jeffery (Oxford University Museum, Oxford, Gran Bretaña); Emiliano Jiménez Fuentes (Sala de las Tortugas, Universidad de Salamanca, Salamanca); Matt Riley (Sedgwick Museum, Cambridge, Gran Bretaña); Thomas Mörs (Swedish Museum of Natural History, Estocolmo, Suecia); Brandon Strilisky y Don Brinkman (Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, Canada) y Mathew Lowe (University Museum of Zoology, Cambridge, Gran Bretaña).

La labor de varios investigadores ha hecho posible la mejora y publicación de varios de los artículos que integran esta tesis: Susana Bargo, David Batten, Michael Benton, Don Brinkman, Ángela Buscalioni, Gilles Escarguel, Marcelo S. de la Fuente, Emiliano Jiménez Fuentes, Walter Joyce, France de Lapparent de Broin, Adriana López-Arbarello, Tyler Lyson, Sean Modesto, Johannes Müller, Pedro Romano, Juliana Sterli, Natasha Vitek, además de varios revisores anónimos, que también han aportado valiosos consejos.

Agradezco a Jérémy Anquetin, Emiliano Jiménez Fuentes, Torsten M. Scheyer, Haiyan Tong y, especialmente, a France de Lapparent de Broin la documentación fotográfica suministrada. Algunas de las fotografías incluidas en los artículos están realizadas por Carlos Alonso.

Nathalie Bardet me ayudó con todos los trámites administrativos necesarios para realizar mis estudios en el Muséum National d'Histoire Naturelle y colaboró para hacer acogedoras mis estancias.

Los investigadores José Ignacio Ruiz Omeñaca y Xabier Pereda Suberbiola también prestaron su ayuda y aportaron valiosos consejos.

Luis Alcalá, Don Brinkman, Sandra Chapman, Walter Joyce, José Luis Sanz y Torsten Scheyer han demostrado, en varias ocasiones, su apoyo a este proyecto.

La experiencia de Begoña Sánchez Chillón me ha permitido disfrutar mientras profundizábamos en la historia de la paleontología. Su calidad como persona, su cariño y su amistad sincera han establecido un vínculo difícil de separar.

Agradezco a Fátima Marcos su amistad y la colaboración desinteresada en la preparación de algunos de los ejemplares estudiados en esta tesis. Sin su ayuda varios especímenes seguirían ocultando sus secretos tras el sedimento.

Ivan Gromicho ha dedicado su tiempo, habilidad y profesionalidad a resucitar a *Selenemys* tras un letargo de cerca de 140 millones de años. Dicha reconstrucción ilustra la portada de esta tesis doctoral. Además, no sólo ha realizado este trabajo de manera voluntaria, sino que se ha ofrecido a colaborar en nuevos proyectos, para dar vida a algunos de los nuevos taxones actualmente en estudio.

Aunque ocurre en muchas ciencias, el trabajo en equipo cobra un sentido especial en paleontología, ya que no sólo involucra una actividad estrictamente académica, sino que supone una estrecha convivencia durante las campañas de excavación. Agradezco esta coexistencia a todos los compañeros con los que he trabajado, pero mi agradecimiento más sincero, tanto por esos magníficos ratos como por el apoyo prestado a mi investigación, es a mis compañeros de equipo (entendido éste de una manera amplia). Así pues, además de los previamente citados, doy las gracias a Pedro Dantas, Fernando Escaso, José Miguel Gasulla, Elisabete Malafaia, Pedro Mocho, Iván Narváez, Marcos Martín, Bruno Piteira y Bruno Silva.

Quiero hacer mención al apoyo prestado por otros compañeros, también en etapa predoctoral, con los que he estado muy en contacto, compartiendo experiencias, animándonos mutuamente y disfrutando juntos de los pequeños pasos que hemos ido dando: Verónica Díez Díaz, Ignacio Díaz Martínez y, especialmente, Francisco Gascó, que me ha acogido en su hogar durante mis estancias en Teruel para el estudio de

material depositado en la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel. Además, Francisco Gascó realizó el diseño definitivo de la portada de esta tesis.

Por supuesto, estoy muy agradecido a otros amigos, pero especialmente a mi familia, que siempre me ha apoyado en este proyecto y me han facilitado todos los medios para que pudiera hacer realidad el sueño de mi infancia de ser paleontólogo.

Patricio Dominguez y Juliana Sterli dedicaron su tiempo a realizar una primera evaluación de esta tesis doctoral, contribuyendo a su mejora.

Esta investigación ha sido realizada gracias a una beca del subprograma FPU del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (Ref. AP2007-00873). Algunos de sus resultados forman parte del proyecto de investigación del Ministerio de Ciencia e innovación “Geología y paleontología del yacimiento de “Lo Hueco” (Cretácico Superior. Fuentes, Cuenca)” (Ref. CGL2009-10766) y del grupo de investigación de la Universidad Complutense - Comunidad Autónoma de Madrid “Registro geológico de periodos críticos: factores paleoclimáticos y paleoambientales” (Ref. GI 910161). Una de las estancias en Gran Bretaña fue financiada mediante el proyecto europeo Synthesys.

