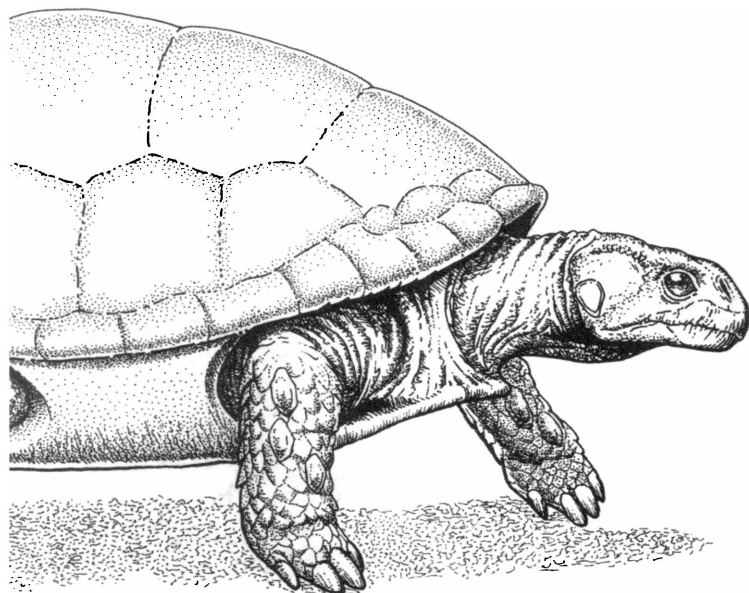


# EL ORIGEN Y LA EVOLUCIÓN DE LAS TORTUGAS: NUEVAS EVIDENCIAS EN PANGEA MERIDIONAL

**E**l reciente hallazgo de las tortugas más antiguas de América del Sur en rocas triásicas del sector superior de la Formación Los Colorados (de aproximadamente 210 millones de años) expuestas en el Parque Nacional de Talampaya (La Rioja, Argentina), revela la existencia de un nuevo grupo de quelonios distribuidos en regiones meridionales de la Pangea.



MARCELO S. DE LA FUENTE (\*)  
JORGE A. GONZÁLEZ (\*)

Las tortugas (quelonios) con las extremas modificaciones en el esqueleto postcraniano (con respecto a los restantes

vertebrados) que observamos en las especies vivientes aparecen en el Triásico tardío, o sea aproximadamente hace 210

millones de años. Entre los más drásticos cambios estructurales que se reconocen en el esqueleto axial (tronco vertebral) es posible mencionar: su reducción extrema, así como la fusión de las vértebras dorsales y las costillas con la coraza dérmica, formando un tronco rígido con forma de caja (el caparazón).

La súbita aparición de los quelonios en el registro fósil, con sus derivadas estructuras postcranianas desconcertaron por años a los investigadores que rastreaban los orígenes de este peculiar grupo de amniotas (tetrápodos que desarrollan el huevo amniota, caracterizado por la presencia de membranas extraembrionarias), incluso alguno de ellos ha llegado a proponer que las tortugas evolucionaron por apariciones repentinas, no graduales. Sin embargo, en los últimos años se ha reavivado el debate sobre el origen de las tortugas y dos posturas contrapuestas pueden ser claramente reconocidas. Una de ellas es la sostenida por el paleontólogo Michael Lee de la Universidad de Sidney. Este autor, en una serie de artículos publicados entre 1993 y 1996 retoma las ideas de Gregory (1946) y propone a los Pareiasauria (Lee, 1993) y más recientemente a las formas acorazadas enanas (*Nanoparia* sp.) de este grupo de reptiles (Lee, 1996) como las formas más estrechamente relacionadas con las tortugas. Los pareiasaurios constituyen un peculiar grupo de

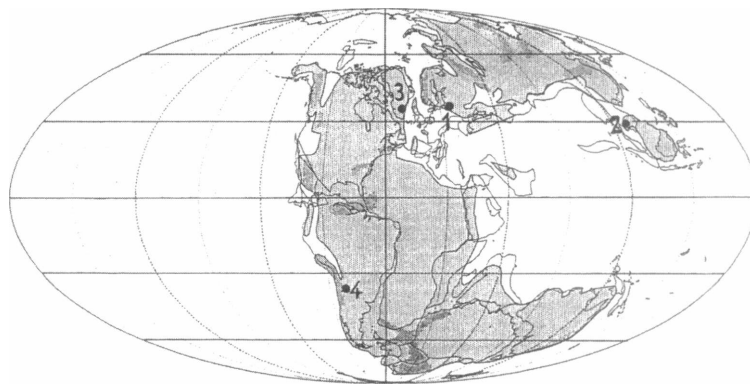
reptiles herbívoros, generalmente de gran tamaño, que no incluye a sus descendientes y por lo tanto es considerado como un grupo parafilético por Lee (1996) (en contraposición con los grupos monofiléticos que incluyen al antecesor y todos sus descendientes). La hipótesis enunciada por Michael Lee permite explicar el desarrollo de la coraza dérmica, el aumento de la rigidez y el acortamiento del esqueleto axial, así como el desplazamiento y la posición interna de las cinturas escapulares respecto de las costillas en las tortugas, a partir de ciertas novedades evolutivas que van apareciendo en los sucesivos grupos de pareiasaurios.

Las ideas de W. Gregory, revitalizadas por Lee, se sustentan en la clasificación tradicional de los reptiles propuesta por Williston (1917). Dicha clasificación se basa en un solo carácter clave: la presencia o ausencia de aperturas y el estilo de fenestración de la región temporal (lateral) del cráneo. En tal sentido los reptiles en los cuales el cráneo está completamente osificado, sin fenestras, son anápsidos. Estos incluyen unas cuantas formas paleozoico-triásicas como los extintos captorinomorfos, los procolofónidos, los pareiasaurios y las tortugas. Por otra parte, las serpientes, los lagartos, los cocodrilos y los dinosaurios son

diápsidos, ya que están caracterizados por poseer dos fenestras temporales. Autores como Goodrich (1930) y de Beer (1937) han propuesto que la condición anápsida del cráneo de las tortugas ha sido adquirida secundariamente (luego de pasar por un estadio diápsido). Estas ideas dieron sustento a una nueva hipótesis desarrollada por el destacado anatomista y paleontólogo suizo Oliver Rieppel del Field Museum de Chicago (Rieppel y deBraga, 1996; Rieppel, 1999), quien consideró a las tortugas como diápsidos que comparten un antecesor en común con los sauropterigios basales (estos amniotas constituyen un grupo de reptiles mesozoicos adaptados

secundariamente a la vida marina, las formas más especializadas son conocidas como plesiosaurios y pliosaurios). A pesar de que los estudios desarrollados por Rieppel son impecables desde el aspecto metodológico, sus resultados han sido recibidos con cierto escepticismo por los especialistas reunidos en el último Simposio sobre la Sistemática y el origen de las tortugas, realizado en New York en octubre de 1996. A diferencia de la anterior propuesta, ésta no logra explicar el origen del patrón corporal de los quelonios.

Las tortugas con rasgos más primitivos que conocemos poseían un caparazón y carecían de dientes sobre los maxilares del cráneo y dentarios de la mandíbula (los que fueron reemplazados por una



**Fig. 1.** Mapa paleogeográfico que muestra la posición de las masas continentales hacia finales del Triásico. Se señalan las cuatro regiones de la Pangea donde se han hallado yacimientos fosilíferos con tortugas norianas.  
1, Europa occidental (*Proganochelys quenstedti* y *Proterochersis robusta*);  
2, Tailandia nororiental (*Proganochelys rucha*); 3, Groenlandia oriental (*Proganochelys* sp.); 4, Actual territorio argentino (*Palaeochersis talampayensis*).

## Adhesión

### Estudio Jurídico

Juan Alberto Ortíz  
José Luis Alardi  
Juan Alberto Ortíz (h)  
ABOGADOS

**Calle 13 N° 709 • La Plata • Tels.: 424-4330 / 423-5174**

ranfoteca córnea) como en las tortugas vivientes. Dichos quelonios aparecieron en el Noriano (el cual corresponde al lapso temporal del Triásico tardío que abarca entre los 220 y 205 millones de años). Rocas de antigüedad noriana de las cuales se recuperen restos de tortugas fósiles no son muy frecuentes. Hasta hace poco se conocían sólo tres regiones en el mundo con tortugas triásicas: el actual territorio alemán, el sudeste de Asia y Groenlandia oriental. La posición de los continentes durante el Noriano difería notablemente de la actual (Fig. 1). Como resultado del agregado de los grandes bloques continentales se formó en esos tiempos el supercontinente Pangea. Las tres regiones donde se realizaron los hallazgos de tortugas corresponden a la parte septentrional de este supercontinente.

En las canteras alemanas de Trossingen-Aixheim y Halberstadt se desenterraron seis ejemplares de *Proganochelys quenstedti*, la tortuga con los caracteres más primitivos conocida hasta el presente. En Halberstadt, una de las tortugas apareció asociada con dinosaurios prosaurópodos, fitosaurios (reptiles parecidos a cocodrilos), anfibios laberintodontes (anfibios primitivos con dientes que presentan repliegues laberínticos en el esmalte) y peces. En otras localidades alemanas (Murhardt y Bentental) se recuperaron una docena de ejemplares de otra tortuga triásica, que el paleontólogo alemán E. Fraas denominó en 1913 *Proterochersis robusta*. Esta tortuga se considera como la más antigua Pleurodira (grupo de tortugas con representantes vivientes que se caracterizan por retraer el cuello en un plano horizontal).

En 1982 France de Broin y sus colaboradores del Museo Nacional de Historia Natural de París comunicaron el hallazgo de

tortugas triásicas en Tailandia. Esos fósiles, consistentes en fragmentos del caparazón, fueron recuperados en depósitos lacustres y referidos a la especie *Proganochelys rucha*. Posteriormente, en 1993, Farrish A. Jenkins y sus colaboradores de la Universidad de Harvard, entre los resultados obtenidos por una expedición conjunta danesa-norteamericana realizada en afloramientos del Triásico Superior en Groenlandia oriental, dieron a conocer el hallazgo de una variada fauna de vertebrados continentales entre los que se incluían restos asignables a la tortuga *Proganochelys*.

Éste era el panorama que se disponía hasta el inicio de los años 90, sólo con registros de

quelonios triásicos en las masas continentales que conformaron la parte septentrional de Pangea. Esta situación cambia a partir de 1992, cuando se detectaron pruebas sobre la existencia de tortugas en el extremo meridional de este gran supercontinente. En tal sentido, en abril de 1992 una comisión del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" encabezada por Guillermo Rougier se encontró con un ejemplar completamente preservado y fragmentos de un segundo ejemplar de la primera tortuga triásica de América del Sur (Rougier *et al.*, 1995, 1998). Dicho ejemplar fue recuperado de rocas triásicas de la Formación Los Colorados aflorantes en el ámbito del Parque Nacional de Talampaya

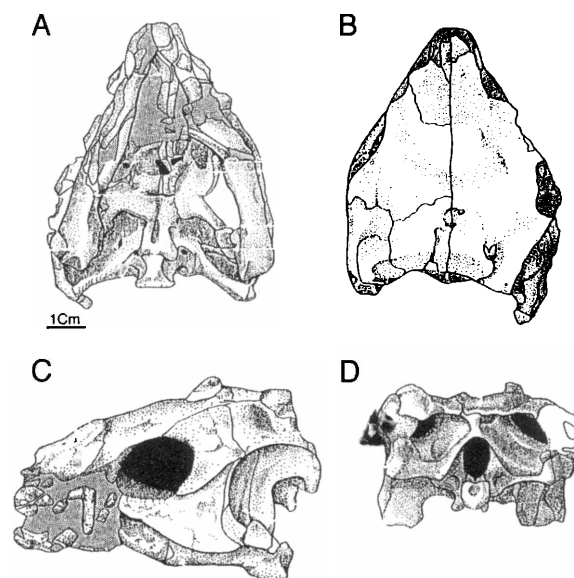


Fig. 2. Vista ventral (A), dorsal (B), lateral (C), y posterior (D) del cráneo de *Palaeochersis talampayensis*.

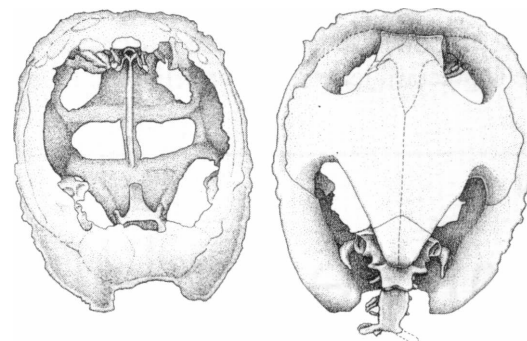


Fig. 3. Vista dorsal y ventral del caparazón de *Palaeochersis talampayensis*.

en la provincia de La Rioja. La espectacularidad y la importancia científica de tal hallazgo justificó la realización de dos nuevas campañas que se llevaron a cabo durante 1994 y 1996 en forma conjunta por personal del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", del Museo de La Plata

andina sirve de fondo a la Formación Los Colorados, donde se halló el nuevo yacimiento de quelonios, expuesta en el centro-sur de la provincia de La Rioja. Dicha formación rocosa forma parte de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión (Fig. 4), en la cual se ha depositado una secuencia sedimentaria que abarca desde la parte alta del Triásico temprano hasta las postrimerías del Triásico tardío (240-205 millones de años). Esta secuencia triásica culmina con la Formación Los Colorados, cuyas rocas están constituidas por areniscas con tonalidades rojizas. Tales rocas suprayacen a la Formación Ischigualasto en cuyo "Valle de la Luna" se exhumaron los restos de los dinosaurios más primitivos conocidos.

quelonios casiquelidios (el grupo que incluye a las tortugas pleurodiras y criptodiras que poseen representantes vivientes). Esta situación llevó a Gaffney y Meeker en 1983 a proponer a *Proganochelys* como el taxón basal que compartió un antecesor hipotético en común con todas las tortugas restantes. En tal sentido, en *Proganochelys* (ver Gaffney, 1990) se reconoce un gran número de caracteres primitivos tanto en el cráneo como en el plastrón o peto (parte inferior del caparazón).

Si bien en *Palaeochersis* (la tortuga triásica de la Rioja) persisten muchos de los rasgos primitivos presentes en *Proganochelys*, se distinguen otros más avanzados (ver Fig. 2). Esta suma de caracteres derivados respecto a los presentes en

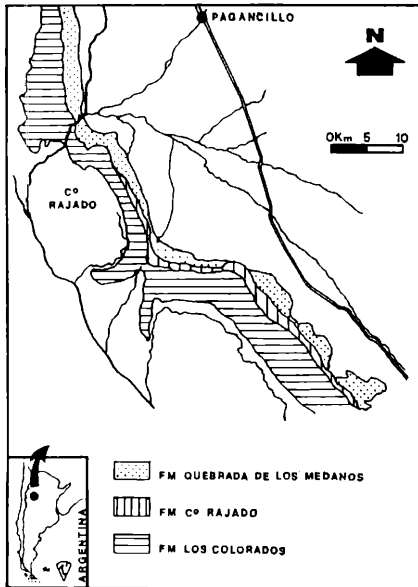


Fig. 4. Región sur de la provincia de La Rioja (Parque Nacional de Talampaya) donde se distinguen los afloramientos de la Formación Los Colorados.

y de la Universidad Nacional de La Rioja, permitiendo coleccionar dieciséis nuevos ejemplares. El excelente estado de preservación del primer ejemplar (conservado desde el ápice del hocico hasta el extremo de la cola) permitió efectuar un estudio preliminar (Rougier *et al.*, 1995) que llevó a la creación de un nuevo taxón: *Palaeochersis talampayensis* (Figs. 2, 3).

El contexto de las primeras estratificaciones de la precordillera

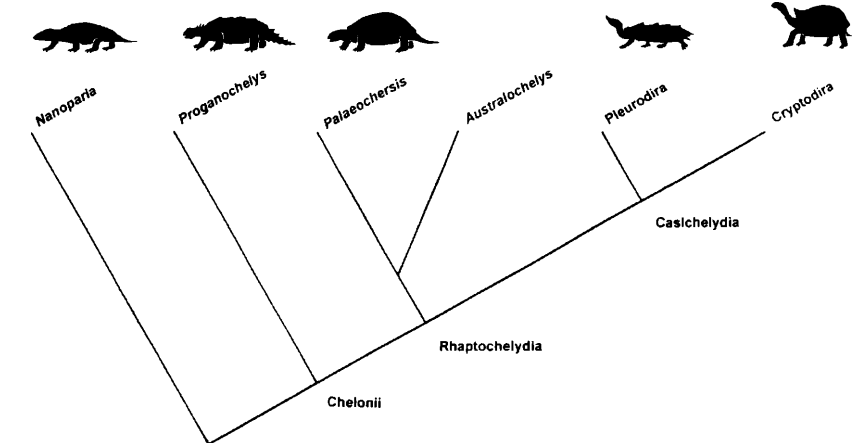


Fig. 5. Cladograma simplificado que expresa las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de tortugas.

En *Proganochelys*, una de las tortugas triásicas de Alemania; se distingue una conjunción de rasgos primitivos que no están presentes en los modernos

*Proganochelys* permiten considerar a *Palaeochersis* como una tortuga más avanzada. De acuerdo con la investigación realizada (Rougier *et al.*, 1995, 1998) *Palaeochersis*

ADHESIÓN

# Tintorería Hinomoto

Avda. 44 esq. 8, Tel.: (0221) 421-4744, 1900 La Plata

ocupa una posición basal entre los raptquelidios. Esta es una nueva categoría taxonómica nominada por Gaffney y Kitching (1994) para agrupar a *Australochelys africanus* (tortuga del Jurásico inferior de África del Sur) y las tortugas casiquelidias (que incluyen a los cryptodiros y pleurodiros vivientes).

*Palaeochersis* y *Australochelys* de África del Sur pueden ser asignadas a la misma familia Australochelidae por compartir un gran número de caracteres derivados (ver Rougier *et al.*, 1995, 1998: Fig. 6). La localización geográfica de estas dos especies de la familia Australochelidae sugiere una distribución meridional en Pangea de estas tortugas hace aproximadamente 200 millones de años. De la lectura del cladograma (diagrama en el cual se expresan las relaciones parentales entre los diferentes taxones) presentado (Fig. 5) se desprende que la familia Australochelidae comparte un antecesor en común con los casiquelidios (tortugas con representantes vivientes).

*Palaeochersis* y *Proganochelys* presentan rasgos en las vértebras cervicales que les impedían retraer el cuello. Otras características peculiares de estas tortugas triásicas son una osificación (probablemente sujeta a dimorfismo sexual) denominada hiposiquión (que puede ser impar o par según se trate de un ejemplar macho o hembra, respectivamente), que se articula con la pelvis y está ausente en otros tetrápodos, y la presencia de dos falanges en los dedos de la mano y pata de estas tortugas. Mientras *Proganochelys* presenta cinco dedos en la mano y pata (la condición más frecuente en los amniotas), la mano y el pie de *Palaeochersis* sólo posee cuatro dedos. La ausencia de membrana inderdicial en la mano y pata de *Palaeochersis*, sumada a la reducción del número de falanges y la altura

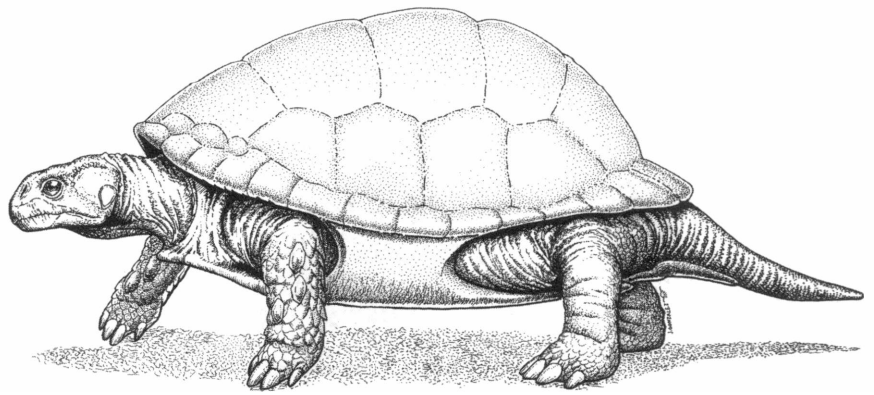


Fig. 6. Reconstrucción de *Palaeochersis talampayensis*.

estimada del caparazón, permiten inferir hábitos terrestres para la tortuga triásica de Talampaya (Fig. 6).

En los tramos finales del Triásico las tortugas habían experimentado una significativa radiación adaptativa (gran diversificación de grupos con adaptación a distintos ambientes) y presentaban una distribución geográfica que comprendía los ámbitos septentrionales y meridionales de Pangea. Los quelonios triásicos conocidos manifiestan una incipiente diversidad de hábitos ecológicos. En tal sentido, algunos taxones representan formas anfibas dulceacuícolas (*Proganochelys*), mientras que

otros (*Palaeochersis* y *Proterochersis*) probablemente constituyan formas terrestres.

El estudio anatómico detallado del holotipo (ejemplar elegido por el autor como modelo y mencionado por él en su descripción original) y de los diecisiete ejemplares restantes, resguardados en el Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de La Rioja, nos brindará información adicional sobre las peculiaridades osteológicas de esta especie triásica y el origen de las tortugas.

\* Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata.

#### Bibliografía citada

- de Beer, G. R. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford, Clarendon Press.
- Gaffney, E. S. 1990. The comparative osteology of the triassic turtle *Proganochelys*. Bull. Am. Museum Nat. Hist. 194: 1-263.
- Gaffney, E. S and J. W. Kitching. 1994. The most ancient african turtle. Nature 369: 55-58.
- Goodrich, E. S. 1930. Studies on the structure and development of the vertebrate. Macmillan ed. Londres.
- Gregory, W. K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. Bulletin of the American Museum Nat. Hist. 86: 275-326.
- Lee, M. 1993. The origin of the turtle body plan: Bridging a famous morphological gap. Science 261: 1716-1720.
- Lee, M. 1996. Correlated progression and the origin of turtles. Nature 379: 812-815.
- Rieppel, O. 1999. Turtle origins. Science 283: 945-946.
- Rieppel, O. and M. deBraga. 1996. Turtles as diapsid reptiles. Nature 385: 453-455.
- Rougier, G., M. de la Fuente and A. Arcucci. 1995. Late Triassic turtles from South America. Science 268: 855-858.
- Rougier, G., M. de la Fuente y A. Arcucci. 1998. La evolución de las tortugas. Investigación y Ciencia 258: 62-70.
- Williston, S. W. 1917. The phylogeny and classification of reptiles. Journ. Geology 25 (5): 411-421.