

***Plesiochelys* sp. (Testudines, Eucryptodira)  
de la Fm. Freixial (Jurásico Superior)  
en Ulsa (Torres Vedras, Portugal)**

**Adán Pérez García<sup>1,2</sup>, Francisco Ortega<sup>2,3</sup>,  
Xabier Murelaga<sup>4</sup> & Pedro Dantas<sup>2,5,6</sup>**

1. Unidad de Paleontología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Madrid. c/ Darwin, 2. 28049 Cantoblanco, Madrid, España. E. mail: paleontologo@hotmail.com

2. Laboratório de Paleontologia e Paleocologia da ALT-SHN. Apartado 25, 2564-909 Torres Vedras, Portugal.

3. Grupo de Biología. Facultad de Ciencias. UNED. c/ Senda del Rey, 9. 28040 Madrid, España. E. mail: fortega@ccia.uned.es

4. Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencia y Tecnología. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea. Apartado 644. 48080 Bilbao.

5. Laboratório de História Natural da Batalha. Apart. 116, 2441-901. Batalha, Portugal.

6. Museu Nacional de História Natural (Universidade de Lisboa). Rua da Escola Politécnica, 58, 1269-102 Lisboa, Portugal.

**Abstract**

The Upper Jurassic record of turtles from the Lourinhã Group (Portugal) is relatively abundant. At present, it has been recognized members of Pleurodira (Platichelyidae), Paracryptodira (Pleurosternidae), basal Eucryptodira (Plesiochelyidae), and, probably, forms of Cryptodira (Chelydridae?). This paper describes a relatively complete shell of a turtle picked up in the cliffs of Ulsa (Torres Vedras), from levels belonging to the Freixial Formation (Tithonian). The specimen is interpreted as an adult individual of a species of *Plesiochelys*. The relationship of this specimen and other members of this genus from the Portuguese Upper Jurassic are discussed.

**Keywords:** *Testudines, Eucryptodira, Plesiochelys, Upper Jurassic, Portugal*

**Palabras clave:** *Testudines, Eucryptodira, Plesiochelys, Jurásico Superior, Portugal*

Abreviaturas Institucionales.

ALT-SHN: Associação Leonel Trindade – Sociedade de História Natural.

## 1. Introducción

Uno de los momentos de mayor expansión de diversidad de tortugas europeas se registra en los sedimentos litorales del Jurásico Superior (Lapparent de Broin 2001). Durante el Kimmeridgiense y el Titónico, son abundantes en los medios marinos litorales de Europa algunos grupos endémicos de tortugas eucriptodiras.

En consonancia, los restos de tortugas son abundantes en el registro de vertebrados del Jurásico Superior portugués, aunque, hasta el momento, apenas han sido objeto de estudio.

En la mina de lignitos de Guimarota, en Leiria (Kimmeridgiense medio), se han hallado numerosos restos fragmentarios de caparzones y elementos apendiculares de tortugas. Atendiendo a la ornamentación de las placas, se distinguen tres taxones de los que dos se consideran miembros de Platychelidae, y otro es considerado un representante de Pleurosternidae (Gassner 2000). Se han reconocido también algunos restos mal preservados que presentan semejanzas con Chelydridae, aunque no cumplen su diagnosis, por lo que no han sido atribuidos a nivel familiar (Lapparent de Broin 2001). Se ha considerado la presencia en Guimarota de restos de Plesiochelyidae (Bräm 1973), no refrendada por autores posteriores (Gassner 2000; Lapparent de Broin 2001).

En los depósitos aluviales del Jurásico Superior de Porto das Barcas (Lourinhã) se han reconocido placas aisladas que son atribuidas a Pleurosternidae (Lapparent de Broin 2001; Scheyer 2007).

El resto de las tortugas descritas en

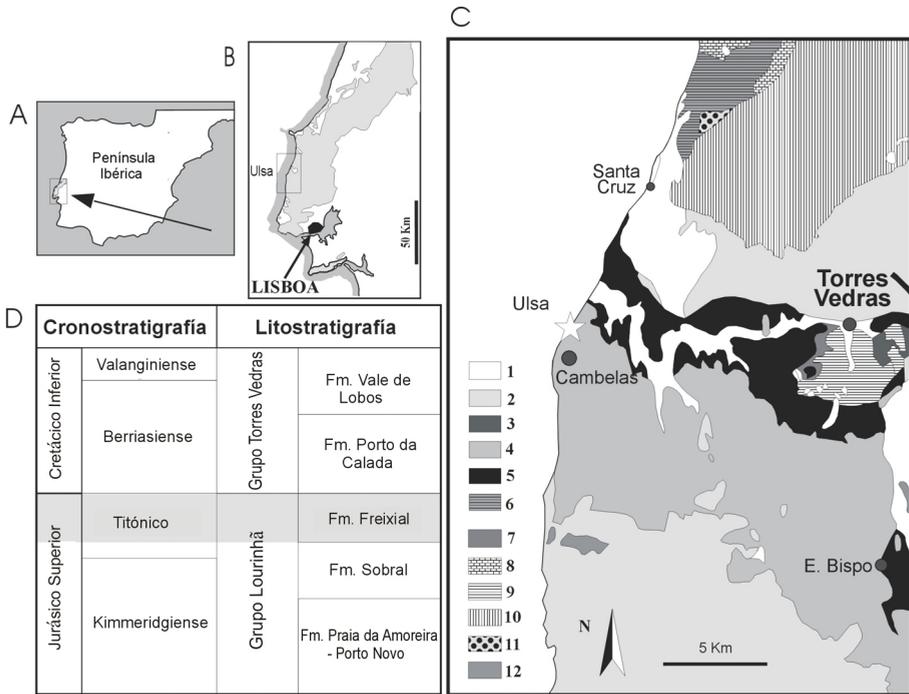
Portugal pertenecen a Plesiochelyidae. Se ha atribuido a *Craspedochelys* un caparazón proveniente de Romão (Capas de Alcobaça, Kimmeridgiense superior). Inicialmente, este ejemplar se asignó al género *Plesiochelys* (ver Antunes et al. 1988), citándose posteriormente como *Craspedochelys* cf. *jaccardi* (Antunes et al. 1988) o *Craspedochelys* sp. (Lapparent de Broin et al. 1996). Aunque únicamente se ha asignado un ejemplar a este género en Portugal, Lapparent de Broin (2001) considera que existen dos formas distintas, una ancha y de espaldas poco elevado y otra de menor tamaño, más robusta y estrecha.

En la Formación Freixial (Titónico), en Vila Franca do Rosario, se describió el holotipo de *Plesiochelys choffati* (Sauvage 1897-1898).

Por lo tanto, el registro de tortugas del Jurásico portugués se restringe, por el momento, a representantes de Pleurodira (Platichelyidae indet.), Paracryptodira (Pleurosternidae indet.), Eucryptodira basales (Plesiochelyidae: *Craspedochelys* y *Plesiochelys*) y Cryptodira (Chelydridae?).

El ejemplar estudiado en este trabajo, ALT-SHN.ULS.0016, fue hallado en los acantilados de la zona de Ulsa, aproximadamente un kilómetro al norte de la población de Cambelas, situada trece kilómetros al oeste de Torres Vedras, en el litoral occidental de Portugal. Procede de la misma formación y de un afloramiento geográficamente próximo al holotipo de *Plesiochelys choffati*.

Este trabajo pretende describir un nuevo ejemplar de tortuga de la Formación Freixial y discutir su asignación al género *Plesiochelys*.



**Figura 1.** A-B, Localización del yacimiento de Ulsa (Concelho de Torres Vedras, Portugal) en la Orla Mesocenoica Portuguesa. El área tramada corresponde a la Cuenca Lusitánica. C, Mapa geológico simplificado del área de Torres Vedras que muestra la ubicación de la localidad de Ulsa (modificado de Perea-Suberbiola et al., 2005). Leyenda (nota: de 3 a 10 son unidades litostratigráficas del Jurásico Superior): 1- Cenozoico (afloramientos del Plioceno-Holoceno); 2- Cretácico Inferior (afloramientos del Berriasiense inferior-Valanginiense); 3- Formación Bombarral (Titónico inferior-Titónico superior); 4- Formación Freixial (Titónico inferior-Titónico superior); 5- Formación Sobral (Kimmeridgiense superior-Titónico inferior); 6- Formación Praia da Amoreira-Porto Novo (Kimmeridgiense superior); 7- Unidad Corálico do Amaral (Kimmeridgiense superior); 8- Unidad Vimeiro (Kimmeridgiense superior); 9- Unidad Abadia (Kimmeridgiense inferior-Kimmeridgiense superior); 10- Unidades Montejunto y Cabaços (Oxfordiense medio-Oxfordiense superior); 11- Unidad Dagorda (Hettangiense); 12- Rocas intrusivas, post-Cretácico Inferior. D, Tabla cronolitoestratigráfica. El área tramada marca, aproximadamente, la posición estratigráfica de la localidad de Ulsa.

## 2. Marco geológico

El ejemplar fue recogido como un bloque rodado en la base de los acantilados de la zona de Ulsa, por lo que el nivel de origen tan solo puede ser inferido a partir de la matriz calcárea que aún está contenida en el interior del caparazón.

Litostratigráficamente el hallazgo pertenece al Grupo Lourinhã, concretamente a la Formación Freixial (sensu Yagüe et al. 2006) (Fig.1). En el área del yacimiento, esta formación se dispone sobre la Formación Sobral (Kimmeridgiense superior-Titónico inferior) (Leinfelder 1986; Hill 1988; Manuppella et al.

2005) y bajo la Formación Porto da Calada (Berriasiense inferior-medio) (Rey 1993; Manuppella et al. 2005).

Litológicamente la Formación Freixial se compone de depósitos siliciclásticos (areniscas y conglomerados) y carbonatados. Los sedimentos margosos y margo-calizos se depositaron en ambientes salobres y en ambientes marinos muy someros, mientras que los siliciclásticos son el relleno de paleocanales. El medio deposicional fue interpretado como una rampa poco profunda (Leinfelder 1993), sugiriéndose recientemente que el ambiente fuera continental deltaico, con algunas incursiones marinas y salobres (Moniz et al. 2007).

La Formación Freixial muestra varios ciclos sedimentarios, con patrones de inundación y colmatación (Leinfelder 1993). En los niveles de colmatación se desarrollan paleosuelos (Pereda - Suberbiola et al. 2005).

En términos bioestratigráficos, la Formación Freixial se sitúa dentro de la biozona de intervalo de los foraminíferos *Everticyclammina virguliana* – *Anchispirocyclina lusitanica* (Leinfelder 1986), lo que permite situarla en el Titónico. Leinfelder (1993) sitúa esta formación entre la parte alta del Titónico inferior y la base del Cretácico, restringiéndose su distribución cronoestratigráfica por Pereda-Suberbiola et al. (2005) entre la parte superior del Titónico inferior y el Titónico superior.

### 3. Sistemática paleontológica

Testudines Batsch, 1788

Cryptodiramorpha Lee, 1995

Eucryptodira Gaffney, 1975 (sensu

Joyce 2004)

Plesiochelydae Rüttimeyer, 1873

*Plesiochelys* Rüttimeyer, 1873

*Plesiochelys* sp.

#### 3.1 Material

El ejemplar ALT-SHN.ULS.0016 consiste en un caparazón incompleto, articulado y ligeramente deformado. El espaldar carece de casi toda la placa nuchal, gran parte de las periferales, la pigal, las suprapigales y las octavas pleurales. El peto está completo a excepción del lóbulo anterior (carece de epiplastrones, entoplastrón y la parte anterior de los hioplastrones). A pesar de tener el lateral derecho aplastado es posible interpretar su volumen original.

El ejemplar está depositado en el Laboratório de Paleontologia e Paleocologia da Associação Leonel Trindade – Sociedade de História Natural (Torres Vedras, Portugal).

#### 3.2 Descripción

El caparazón es oval, alargado, no muy alto y sin carenas o quillas (L: 370 mm; A: 320 mm). La superficie externa es predominantemente lisa, carente de ornamentación, aunque muestra ocasionalmente pequeñas depresiones, distribuidas de manera irregular, que pueden interpretarse como daños producidos en la superficie ósea.

Está completamente osificado, sin presentar fontanelas ventrales ni dorsales pleuro-periferales. Tanto las líneas de sutura entre las placas como los surcos dérmicos, que delimitan los escudos, están bien definidos. El contacto entre el plas-

trón y el resto del caparazón es óseo, manifestándose en una sutura poco sinuosa.

Placas óseas:

Espaldar: De la placa nucal únicamente se preservan los laterales. Atendiendo al espacio que ocuparía, es corta y ancha (L: 25 mm; A: 85 mm), contactando con el borde anterior de la primera neural y con aproximadamente la mitad de las primeras pleurales.

El número de neurales es ocho. La primera es cuadrangular y el resto hexagonales. Anterolateralmente emiten unas pequeñas proyecciones hacia la placa anterior, bien marcadas desde la segunda a la quinta neural, resultando una línea de sutura sinuosa. La neural más larga es la segunda. A partir de ésta la longitud va disminuyendo hasta la última, resultando la fórmula neural 4<6>6>6>6>6>6>6 (Fig.2, A-B).

Se preservan las siete primeras pleurales, estando ausente las octavas. Sus bordes son paralelos entre si y perpendiculares al eje longitudinal. No se producen contactos entre pleurales en el plano sagital. La sutura entre las pleurales contacta siempre con el tercio anterior del contorno de las neurales, excepto en la sutura entre la quinta y la sexta, que lo hace sobre el contorno posterolateral de la quinta neural. La segunda pleural es la más larga, disminuyendo la longitud hasta la séptima. Todas las pleurales, salvo la primera, tienden a ser más largas en su extremo lateral que en el medial.

De la serie periferal se preservan el primer y segundo par, parcialmente erosionados en su borde anterior, la parte

posterior de la periferal sexta y la séptima, octava y novena izquierdas. Todas ellas son más largas que anchas. El molde de las placas periferales tercera a sexta izquierdas es parcialmente reconocible. La relación entre la parte posterior de la novena periferal y la séptima pleural indica que el número de pares de periferales ha de ser mayor de nueve (Fig.2, E-F).

Peto: Se preservan el par de hioplastrones, exceptuando su borde anterior, el par de hipoplastrones y el de xifiplastrones. El ejemplar carece de mesoplastrones.

La anchura del lóbulo anterior, medida en la región axilar es de 145 mm, similar a la del lóbulo posterior, medida en la región inguinal.

La sutura sagital es recta a lo largo de todo el peto. La longitud del fragmento de hioplastrones disponible es mayor que la de los hipoplastrones. Ambos se unen por una sutura perpendicular a la sagital, ligeramente cóncava hacia la parte anterior en la zona medial y ligeramente convexa en la lateral. La sutura entre hioplastrones e hipoplastrones contacta lateralmente con el contorno de la quinta periferal.

Los hipoplastrones son más anchos que largos. Ocupan parte del lóbulo posterior, uniéndose a los xifiplastrones por suturas paralelas a las anteriores.

El lóbulo posterior tiene una morfología trapezoidal siendo el extremo anterior casi el doble de ancho que el posterior. Los xifiplastrones son más largos que anchos. La terminación del lóbulo posterior es redondeada por la ausencia de escotadura anal (Fig.2, C-D).

### Escudos córneos:

Espaldar: Se han preservado cuatro escudos vertebrales pero el número total, si el caparazón estuviera completo, sería presumiblemente mayor. El primer escudo vertebral es el más estrecho. Todos ellos son más anchos que largos y más anchos que las placas pleurales, de manera que llegan a cubrir casi la mitad medial de éstas. Los escudos vertebrales son más anchos que los costales. El surco entre el primer y segundo escudo vertebral atraviesa la superficie de la primera placa neural, el de el segundo y tercero atraviesa la tercera neural y el del tercero y cuarto atraviesa la quinta neural (Fig.2, A-B).

Se preservan los tres primeros pares de escudos costales y la parte anterior del cuarto par. Todos ellos son más largos que anchos. No hay supramarginales y los costales cubren el borde medial de las placas periferales pero no llegan a entrar en la nugal.

El primer escudo marginal cubre parte de la región anterior de la primera placa periferal y debería continuar por la parte lateral anterior de la placa nugal. El segundo marginal está sobre la mitad posterior del borde anterior de la primera periferal y parte del borde anterior de la segunda periferal, repitiéndose este patrón de alternancia en el resto de la serie, de tal forma que sobre la novena periferal se sitúan los escudos marginales noveno y décimo. El contacto entre los escudos costales y marginales se produce siempre sobre las placas periferales, estando más próximo al borde lateral en la primera, segunda, octava y novena placas y más cerca del borde medial en la sexta y sépti-

ma, quedando muy exagerado en el escudo marginal séptimo, a la altura de la séptima periferal, en la que llega a contactar con la cuarta pleural (Fig.2, E-F).

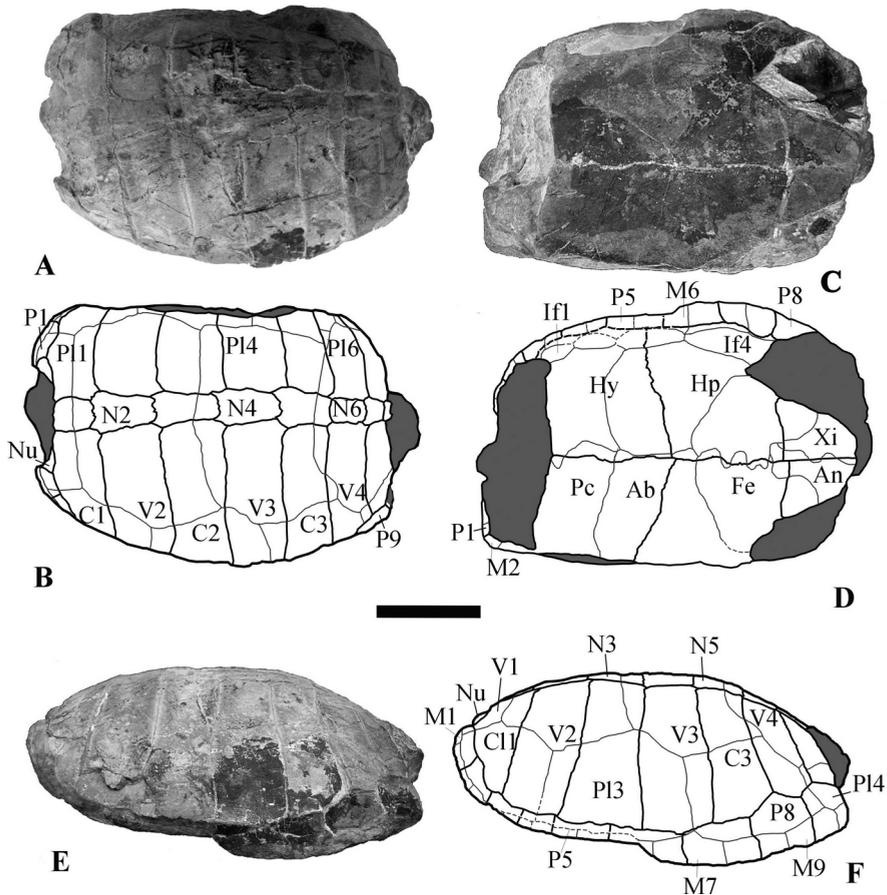
Peto: El surco medial de los escudos ventrales es muy sinuoso, especialmente entre los pectorales, los femorales y los anales.

La parte preservada del par de escudos pectorales se sitúa sobre el hioplastrón, sin poder determinar si se superponían también a otras placas óseas del lóbulo anterior del plastrón. El surco pectoro-abdominal, situado en la zona media de la parte preservada de los hioplastrones, es aproximadamente paralelo a la sutura hio-hipoplastral en la parte medial y central, dirigiéndose lateralmente hacia la parte posterior.

El surco abdomino-femoral se encuentra muy adelantado en la zona medial de manera que el escudo abdominal es más corto en la zona medial que en la lateral.

El surco femoro-anal en la zona medial sobrepasa la sutura de los hipoplastrones con los xifiplastrones, estando los escudos femorales y anales sobre ambos elementos óseos. Este surco es convexo en la parte medial y cóncavo en los laterales, siendo en la parte central paralelo al eje axial del caparazón. Gran parte de la superficie de los escudos femorales está sobre los hipoplastrones mientras que la mayoría de la superficie de los anales está sobre los xifiplastrones.

Cuatro pares de escudos inframarginales separan el plastrón del puente, formando una serie continua desde la escotadura axilar a la inguinal. Su borde lateral es muy próximo a la sutura del



**Figura 2.** Ejemplar ALTSHN.ULS.0016. *Plesiochelys* sp. Jurásico Superior (Titónico), Ulsa (Torres Vedras, Portugal). A-B, vista dorsal. C-D, vista ventral. E-F, vista lateral izquierda. B,D,F, las líneas negras representan las suturas entre las placas óseas y las grises, más estrechas, las suturas entre los escudos córneos. Las superficies grises corresponden a sedimento. Abreviaturas de las placas óseas: Nu, nucal; N, neural; P1, pleural; P, periferal; Hy, hioplastrón; Hp, hipoplastrón; Xi, xifiplastrón. Abreviaturas de los escudos córneos: V, vertebral; C, costal; M, marginal; If, inframarginal; Pc, pectoral; Ab, abdominal; Fe, femoral; An, anal. Escala: 100 mm.

plastrón con las placas periferales. Son más largos que anchos, haciéndose más largos desde el primero al cuarto de manera que el cuarto es tan largo como los dos primeros juntos. Los dos primeros

inframarginales cubren el borde anterior del hioplastrón, el tercero cubre parte del hioplastrón y del hipoplastrón y el cuarto cubre el borde posterior del hipoplastrón (Fig.2, C-D).

#### 4. Discusión

De forma exploratoria se ha realizado un análisis cladístico con el fin de establecer el marco de relaciones de parentesco del ejemplar. Para ello se ha utilizado una matriz de caracteres basada en la filogenia propuesta por Joyce (2004). En la realización de este análisis se ha reducido la matriz, incorporando al ingroup taxones de Cryptodiramorpha representados en el Jurásico Superior, junto a algunos representantes de taxones mayores que permitan delimitar los resultados dentro del cladograma. El ingroup está compuesto por tres pleurosternidos (*Pleurosternon*, *Glyptops* y *Dinochelys*), formas basales de Eucryptodira ("*Thalassemys moseri*", *Plesiochelys*, *Solnhofia* y *Xinjiangchelys*) y miembros del crown group Cryptodira (*Caretta* y *Chelydra*). Se ha utilizado sin modificar la codificación propuesta por Joyce (2004) para 138 caracteres de estos taxones a los que se ha incorporado la información procedente del ejemplar ALT-SHN.ULS.0016. La matriz ha sido procesada mediante el software de análisis cladístico TNT (Goloboff et al. 2003).

El resultado del análisis es un único árbol de 118 pasos evolutivos (Fig.3). En el cladograma, el ejemplar estudiado se dispone como el grupo hermano del resto de los eucryptodiros, con los que comparte la ausencia de mesoplastrones. El resto de los eucryptodiros incorporados en el cladograma se disponen como una serie de grupos hermanos sucesivos de Cryptodira y, de hecho, el análisis realizado no permite reconocer a Plesiochelyidae como un grupo monofilético. *Xinjiangchelys*, resulta la forma más próxima al nodo Cryptodira, con el que compar-

te que los escudos vertebrales segundo a cuarto sean al menos tan estrechos como los costales y que los centros de las vértebras caudales anteriores sean poco procélicos, siendo los de las posteriores predominantemente opistocélicos. *Solnhofia* comparte con *Xinjiangchelys* y los criptodiros considerados en el análisis, la presencia de conexión ligamentosa entre el plastrón y el resto del caparazón y que el contacto del proceso del hioplastrón y el del hipoplastrón sean sólo con las placas periferales. *Plesiochelys* comparte con *Solnhofia*, *Xinjiangchelys* y con los miembros del nodo Cryptodira los caracteres siguientes: el contacto medio de los prefrontales en la superficie dorsal del cráneo está presente pero el contacto del prefrontal y frontal ausente, cresta supraoccipital con desarrollo significativo posterior al foramen mágnum.

Por último, *Thalassemys* comparte con el resto de los miembros del grupo interno más derivados que el ejemplar estudiado la presencia de fontanela plastral central, presente incluso en individuos adultos (revertido en *Xinjiangchelys*).

La disponibilidad de caracteres en el ejemplar estudiado hace que el análisis desarrollado deba considerarse como muy preliminar, aunque permite una aproximación a su emplazamiento entre los taxones basales de Eucryptodira en la hipótesis filogenética defendida por Joyce (2004). Sin embargo, atendiendo a que el resultado del análisis no resulta congruente con las consideraciones al uso sobre la clasificación de los quelonios del Jurásico Europeo y que el alcance del análisis propuesto no pretende establecer una hipótesis global de la clasificación de los grandes grupos de quelonios implica-

dos, se discutirá también la presencia en el ejemplar de Ulsa de caracteres tradicionalmente considerados diagnósticos de los distintos grupos de eucryptodiros.

A pesar de que el contenido de la familia Plesiochelidae no está soportado en la hipótesis filogenética propuesta, a la espera de una revisión más completa de la monofilia del grupo, se utilizan en la discusión de la asignación taxonómica del taxon los terminos Plesiochelyidae sensu Lapparent de Broin et al., 1996 y Plesiochelys sensu Lapparent de Broin et al., 1996.

El ejemplar comparte con los miembros de Eucryptodira (Gaffney 1975; Lapparent de Broin et al. 1996) la ausencia de mesoplastrones, la regularidad de las placas neurales, siendo la primera cuadrangular y las siguientes hexagonales y la ausencia de escudos supramarginales (carácter compartido con Baenidae).

Los representantes de las familias de eucryptodiras Euristernidae, Thalassemididae y Plesiochelyidae, endémicas de Europa, no presentan una escotadura anal, pero sí las formas más primitivas y las criptodiras más derivadas. Los representantes de estos tres grupos comparten también que los escudos vertebrales dos a cuatro sean más anchos que los costales (Joyce 2004). La presencia de escudos vertebrales más anchos que las placas pleurales es un carácter compartido con otros grupos, como Pleurosternidae.

ALT-SHN.ULS.0016 difiere de los miembros de Euristernidae en que el contacto entre el plastrón y el espaldar no es ligamentoso, en que los escudos vertebrales no son tan anchos en relación a los costales y en la ausencia de fontanelas dorsales pleuro-periferales y ventrales.

El caparazón tampoco es tan aplastado como ocurre en los representantes de Euristernidae (Lapparent de Broin et al. 1996; Joyce 2000).

El ejemplar ALT-SHN.ULS.0016 difiere de los miembros de Thalassemididae en que estos presentan un xifiplastrón más corto y ancho. Los talasemíidos pueden conservar abiertas las fontanelas pleuro-periferales hasta edad avanzada y mantienen una fontanela plastral central en cualquier estadio ontogénico. En ellos los procesos del hioplastrón y del hipoplastrón no están en contacto con las placas pleurales (Lapparent de Broin et al. 1996). Al igual que en Plesiochelyidae, ALT-SHN.ULS.0016 presenta escudos vertebrales más anchos que largos, preservando la condición primitiva, mientras que en Thalassemididae los vertebrales son más estrechos. Los procesos del hioplastrón y del hipoplastrón se introducen en las placas pleurales, como ocurre en Plesiochelyidae. Concretamente el proceso del hioplastrón contacta con la primera pleural y el del hipoplastrón con la quinta. El caparazón en Thalassemididae es más aplastado que en Plesiochelyidae.

Atendiendo a esto, se puede considerar que el ejemplar ALT-SHN.ULS.0016 comparte caracteres con los miembros tradicionales de Plesiochelyidae sensu Lapparent de Broin et al. 1996 y fundamentalmente carece de los caracteres que constituyen la diagnosis de Euristernidae y Thalassemididae.

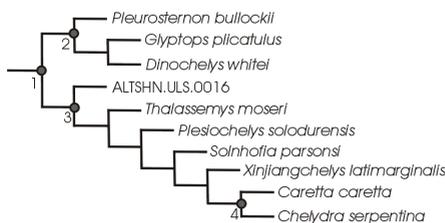
Dentro de Plesiochelyidae, *Tropidomys* tiene el caparazón carenado. *Craspedochelys* tiene el caparazón bajo, no carenado. Su anchura es superior al 90% de la longitud. Su forma es pentagonal, cuadrada hacia la parte anterior y pro-

yectada hacia la posterior. En este género está presente una pequeña fontanela plastral central en el adulto. Sus escudos vertebrales son estrechos en el adulto (Antunes et al. 1988). *Plesiochelys* tiene caparazón oval, no carenado, más alto y alargado que *Craspedochelys*, siendo la anchura entre el 72 y el 85 % de la longitud (Lapparent de Broin et al. 1996).

En los individuos juveniles del género *Plesiochelys* está presente la fontanela plastral, que se va reduciendo a lo largo del desarrollo ontogénico, no llegando a cerrarse en algunos adultos. Por tanto, en individuos adultos de una misma especie podemos encontrar fontanelas abiertas o cerradas (Gaffney 1975; Joyce 2004). El ejemplar de *Craspedochelys* de Romão (Antunes et al. 1988) presenta el contacto de los escudos vertebrales tercero y cuarto sobre la placa neural seis. En ALT-SHN.ULS.0016 este surco dérmico aparece sobre la neural 5, como ocurre, por ejemplo, en *Plesiochelys solodurensis*.

En ALT-SHN.ULS.0016 los escudos anales llegan a cubrir parte de los hioplastrones. Esto representa una condición primitiva presente en distintos clados de criptodiras y variable individualmente. De hecho, la condición está presente en algunos ejemplares de *Plesiochelys solodurensis* y de *Craspedochelys jaccardi* mientras que en otros no (Lapparent de Broin et al. 1996).

Tanto el ejemplar de *Craspedochelys* de Romão (Antunes et al. 1988) como el holotipo de *Plesiochelys hoffati* (Sauvage 1897-1898) cumplen la diagnosis de sus géneros respectivos y, por lo tanto, no se atenderá a la propuesta de Crespo (2002) de que pertenezcan al mismo taxón.



**Figura 3.** Cladograma mostrando la posición filogenética del ejemplar ALT-SHN.ULS.0016. Denominación de los nodos (*sensu* Joyce, 2004): 1, Cryptodiramorpha; 2, Paracryptodira; 3, Eucryptodira; 4, Cryptodira.

La presencia de un surco plastral sagital sinuoso no es característica de Plesiochelyidae pero sí de otras eucryptodiras basales, como *Solnhofia parsonsi* (Euristernidae). La modificación de este surco es una condición derivada dentro de Eucryptodira (Meylan & Gaffney 1989).

ALT-SHN.ULS.0016 se interpreta como un individuo adulto o subadulto, con todas las fontanelas cerradas y el caparazón bien osificado. El holotipo de *Plesiochelys hoffati*, procedente de la misma Formación pertenece, probablemente, a un individuo juvenil, como se interpreta de la presencia de placas periferales incompletamente osificadas y fontanelas y suturas abiertas (Antunes et al., 1988). Su caparazón es más ancho que largo. La proporción anchura respecto de la longitud disminuye en el desarrollo ontogénico y su elevado valor en este ejemplar puede estar también motivado por deformación tectónica. Estos motivos pueden explicar que el lóbulo posterior del plastrón sea proporcionalmente más ancho que el de ALT-SHN.ULS.0016 y que las proporciones de los escudos vertebrales o la longitud relativa del hioplas-

trón y del hipoplastrón no sean iguales. Atendiendo a la descripción original, (Sauvage 1897-1898) *Plesiochelys choffati* únicamente presenta fontanelas pleuro-periferales pero Antunes et al. (1988) describen la presencia de una fontanela “ventral posterior”. ALT-SHN.ULS.0016 comparte muchos caracteres con *Plesiochelys choffati* que, en su mayoría, son comunes para cualquier especie del género *Plesiochelys* sensu Lapparent de Broin et al., 1996: la unión del plastrón al resto del caparazón mediante un puente de cerca de un tercio de su longitud; hipoplastrones más anchos que largos y más cortos que los hioplastrones, con los que se unen por una sutura bastante recta; los xifiplastrones se unen a los hipoplastrones por una línea ligeramente sinuosa hacia delante, muy inclinada hacia atrás lateralmente; escudos femorales más estrechos que los abdominales, de los que se separan por un surco muy oblicuo; los escudos anales se separan de los anteriores por un surco en el que la parte externa, la más larga, se dirige oblicuamente hacia detrás mientras que la parte interna se dirige hacia delante; el espaldar tiene ocho placas pleurales, siendo la primera la más larga (en ALT-SHN.ULS.0016 la más larga es la segunda), y disminuyendo la longitud hasta la última placa, registrándose la mayor longitud en todas ellas hacia el borde del caparazón; escudos vertebrales muy grandes, siendo el primero más pequeño que los siguientes; escudos costales grandes, sobretudo el primero, que se extiende sobre la primera placa pleural y sobre dos tercios de la segunda, el segundo sobre el resto de esta placa, toda la tercera y parte de la cuarta, el tercer escudo costal sobre el resto de la

cuarta, sobre la quinta y sobre gran parte de la sexta.

La longitud de ALT-SHN.ULS.0016 es de 300 mm y su anchura de 220 mm. Estimamos que el caparazón completo y no deformado mediría en torno a los 370 mm, siendo su anchura aproximadamente de 320 mm. Por tanto, su relación anchura-longitud estaría en torno al 85%. Las medidas del caparazón de *Plesiochelys choffati* son, según Sauvage (1897-1898), de 200 mm de longitud por 280 mm de anchura, siendo esta relación del 140%. En las fotografías que acompañaban esta publicación se aprecia que la compresión longitudinal a la que ha estado sometido el ejemplar modifica este resultado pero también que faltan el extremo anterior de la placa nugal, el posterior de la pugal y las últimas periferales. La anchura está exagerada por deformación mientras que la longitud no tiene en cuenta las placas ausentes. La relación anchura-longitud debería ser mucho menor.

Los caracteres presentes en el ejemplar ALT-SHN.ULS.0016 que lo distinguen de otros plesioquelidos son: la sinuosidad del surco central de las placas dérmicas ventrales, las proyecciones anterolaterales de las placas neurales, las proporciones relativas de ciertas placas óseas y escudos dérmicos, y los contactos entre ellos.

Estos caracteres no están descritos ni adecuadamente figurados en el holotipo de *Plesiochelys choffati* (Sauvage 1897-1898) y se precisa de una revisión profunda del ejemplar para establecer sus semejanzas con ALT-SHN.ULS.0016, quedando abierta la posibilidad de que se trate de individuos de la misma especie en distintos estadios ontogenéticos o for-

mas cercanamente emparentadas.

## 5. Conclusiones

Se considera que el ejemplar ALT-SHN.ULS.0016 es un eucríptodiro basal, compartiendo con las formas de este grupo la ausencia de mesoplastrones, la regularidad y geometría de las placas neurales y la ausencia de escudos supra-marginales pero no las sinapomorfias de los grupos más derivados obtenidos en el análisis filogenético. El ejemplar estudiado se considera un miembro de *Plesiochelys* dado que comparte algunos caracteres de la diagnosis tradicional del género (Antunes et al. 1988; Lapparent de Broin et al. 1996), como son: la forma oval del caparazón; su anchura en torno al 72-85% de su longitud; la ausencia de fontanelas en algunos individuos adultos; la unión del plastrón al resto del caparazón mediante un puente de cerca de un tercio de su longitud y las relaciones, número y proporciones de las distintas placas y escudos.

Esta combinación de caracteres no está compartida por el resto de los eucríptodiros descritos hasta el momento en el Jurásico Superior de Europa. ALT-SHN.ULS.0016 es un individuo adulto que presenta cerradas todas sus fontanelas y un caparazón bien osificado. El ejemplar pertenece a la misma Formación que el holotipo de *Plesiochelys choffati*. Atendiendo a la escasa información disponible sobre este ejemplar y a que se trata de un individuo juvenil, se emplaça la formulación de una hipótesis de relación entre ellos al desarrollo de un estudio más exhaustivo del ejemplar de

Vila Franca do Rosario. Por otro lado, la incorporación del ejemplar a un análisis filogenético aporta serias dudas sobre la monofilia tanto de la familia Plesiochelyidae, como del género *Plesiochelys*, tal y como son concebidos tradicionalmente. Se considera necesaria la incorporación de nuevos ejemplares y el desarrollo de un análisis filogenético más amplio para la formulación de una hipótesis sobre las relaciones de parentesco de los eucríptodiros basales considerados como plesioquélidos.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a João Furão la donación del ejemplar al Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-SHN. Los autores agradecen también su participación en distintos aspectos del trabajo a Bruno Silva (Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-SHN), así como el apoyo prestado para la realización de este proyecto a la Doctora Nieves López Martínez y al Doctor José Luis Sanz García.

El desarrollo de la actividad sobre los reptiles mesozoicos en Cambelas está basado en la colaboración del Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-SHN y el Museu Nacional de História Natural da Universidade de Lisboa (MNHN-UL). Gran parte de esta actividad esta financiada por la Câmara Municipal de Torres Vedras, directamente o a través de la ALT-SHN.

El análisis filogenético ha sido realizado con la versión Willi Hennig Society edition del software cladístico TNT (Goloboff, 2003).

## Bibliografia

- Antunes, M.T., Becquart, D. & 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), in “Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimarota” (Leiria, Portugal), III parte, *Memorias Serviço Geológico de Portugal*, (N.S.), 22: 135-141.
- Crespo, E. G. 2002. Paleoherpétofauna Portuguesa. *Rev. Esp. Herp.* : 17-35.
- Gassner, Thomas 2000. The turtles from the Guimarota mine, in “Guimarota: A Jurassic ecosystems”, pp. 55-58. T. Martin & B. Krebs (eds.) Verlag (Dr. F. Pfeil), Mtinchen.
- Gaffney, E. 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 155: 387-436.
- Goloboff, P.; J. Farris; K. Nixon. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Hill, G. 1988. The sedimentology and lithostratigraphy of the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Lusitanian Basin, Portugal. Tesis Doctoral, Open University, Milton Keynes, U.K., 300 pp.
- Joyce, W. G. 2000. The First Complete Skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) From The Upper Jurassic Of Germany And Its Taxonomic Implications. *Journal of Paleontology*: Vol. 74, No. 4, pp. 684-700.
- Joyce W. G. 2004. Phylogeny, nomenclature, and ecology of Mesozoic Turtles. Tesis Doctoral. Yale University, Connecticut: 1-470.
- Lapparent de Broin, F. de 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia*. 4 (3): 155-216.
- Lapparent de Broin, F. de; Lange-Badré, B.; Dutrieux, M. 1996. Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique Supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Revue de Paléobiologie*, 15 (2): 533-570.
- Leinfelder, R. R. 1986. Facies, stratigraphy and paleogeographic analysis of Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal. *Münchner geowiss. Abhandlungen*, A, 7: 1-216.
- Leinfelder, R. R. 1993. A sequence stratigraphic approach to the Upper Jurassic mixed carbonate - siliciclastic succession of the central Lusitanian Basin, Portugal. *Perfil* 5:119–140.
- Manuppella, G.; Machado, S.; Dias, R. P.; Costa, C.; Clavijo, E. & Kullberg, J. C. 2005. *Carta Geológica de Portugal*, folha 30-C: Torres Vedras. Escala 1: 50.000, 2ª Ed. Protocolo de Colaboração e Desenvolvimento. Carta Geológica da Área de Metropolitana Lisboa. *Instituto Geológico e Mineiro*. Lisboa.
- Meylan, P. A.; Gaffney, E. S. 1989. The Skeletal Morphology of the Cretaceous Cryptodiran Turtle, *Adocus*, and the Relationships of the Trionychoidea. *American Museum Novitates*, 2941. 60 pp.
- Moniz, C.; Carvalho, C.; Dantas, P.; Ortega, F.; Malafaia, E.; Ramalheiro, G.; Escaso, F.; Silva, B.; Barriga, F. 2007. Aspectos tafonómicos de un terópodo del

yacimiento de Cambelas (Jurásico Superior, Torres Vedras, Portugal): 65-67. En: (Pedro Huerta y Fidel Torcida-Fernández-Baldor, eds) Libro de Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno. Salas de los Infantes (Burgos-España).

Pereda-Suberbiola, X.; Dantas, P.; Galton, P. & Sanz, J. L. 2005. *Autopodium* of the holotype of *Dracopelta zbyszewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 235 (2): 175-196.

Rey, J. 1993. Les unités lithostratigraphiques du groupe de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 79: 75-85.

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*, Lisboa, pp. 1-46.

Scheyer, T. 2007. Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins. Tesis Doctoral. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. [http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss\\_online](http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online) elektronikch publiziert: 1-342.

de/diss\_online elektronikch publiziert: 1-342.

Yagüe, P.; Dantas, P.; Ortega, F.; Cachão, M.; Santos, F. A. M.; Gonçalves, R. & Lopes, S. 2006. New sauropod material from the Upper Jurassic of Praia da Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 240 (3): 313-342.

### Apéndice

El análisis filogenético realizado se basa en la matriz de datos propuesta por Joyce (2004) en la que se consideran 138 caracteres para 68 especies de Testudinata. Para el análisis desarrollado en este trabajo se han seleccionado 9 taxones de Cryptodiramorpha que pertenecen tanto a grupos representados en el Jurásico Superior como a representantes de grandes linajes de tortugas. La matriz se ha completado con la codificación de los caracteres interpretados en el ejemplar ALTSHN.ULS.0016.

Matriz de caracteres para el ejemplar ALTSHN.ULS.0016:

?????????	?????????	?????????
?????????	?????????	?????????
?00??0?000	0?210100??	?????12100
01??????00	100???????	?????????
?????????	?????????	