



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO
DE HIDALGO**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERIA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA FAMILIA
TESTUDINIDAE DEL PLEISTOCENO-Holoceno DE
AMÉRICA DEL NORTE Y DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA DE
ALGUNOS FÓSILES DEL ESTADO DE HIDALGO, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A :

LUÍS NÁJERA HERNÁNDEZ

DIRECTOR: M. EN C. JESUS MARTÍN CASTILLO CERÓN

***— La Ciencia, hijo mío, está llena de errores;
pero de errores que conviene conocer, porque
conducen poco a poco a la verdad.***

Viaje al Centro de la Tierra: palabras del
Prof. Lindenbrock a su sobrino Axel.
(Julio Verne, 1864)

AGRADECIMIENTOS

¡Gracias! a Todos los que permitieron lograr este trabajo, a todas ellas lo dedico.

Al M. en C. Jesús M. Castillo Cerón por haberme dado la oportunidad de investigar los fósiles de Tortugas Terrestres del Museo de Paleontología, asimismo, por sus consejos, apoyos y ayudas, pero principalmente por su amistad.

A la Dra. Katia Adriana González Rodríguez, al M. en C. Miguel Angel Cabral Perdomo, y a los Drs. Victor Bravo Cuevas y Carlos Esquivel por sus clases, críticas, charlas y por los libros, artículos y revistas que me facilitaron, pero también por haberme permitido trabajar, convivir y conocerlos en el Museo de Paleontología.

A la Dra. Ana Laura Lopez Escamilla por ayudarme con las fotos una tortuga terrestre del Parque de Convivencias de Pachuca, asimismo al personal de esta institución por las facilidades que nos dieron para conocer y trabajar con dicho reptil.

Al Dr. Victor Hugo Reynoso por las facilidades que me dio para conocer al Género *Gopherus* y por toda la información que me proporciono sobre las Tortugas Terrestres, también, a las personas que trabajan con él en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles por la ayuda y las facilidades que me dieron.

Al Dr. Oscar Flores Villela del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por las revistas que me permitió consultar.

Al Biólogo Oscar Hinojosa Falcón por ayudarme a conseguir material de comparación.

Al M. en C. Alberto Salum Fares, por la información y los caparazones de “tortugas de tierra” que me proporciono, asimismo, por compartir con mi persona las aventuras de sus tortugas.

Al Biólogo Rolando González Trápaga y al Dr. Raúl Muñiz Martínez por ayudarme a rastrear la pista de unas tortugas.

Al Dr. Gustavo Aguirre León, del Instituto de Ecología por su ayuda y la información que me brindó.

Al Dr. Joaquín Arroyo por permitirme revisar los ejemplares de *Gopherus* del Instituto Nacional de Antropología e Historia y por los artículos que me obsequio, asimismo, a la Dra. Norma Valentín Maldonado del mismo Instituto por las facilidades que me brindo al revisar el material.

A los Doctores Art Harris, de The University of Texas at el Paso, Dick Franz, de The University of Florida y Tomas R. Van Devender del Arizona Desert Museum por las consultas en internet y por toda la información de testudínidos que han compartido con mi persona, no obstante la distancia.

Al Arq. Luis García Galiano de Rivas, del Museo Regional de Historia de Aguascalientes, y a Patricia Delgado por las oportunidades que me brindaron.

A la Bióloga Rosa Elena Tovar Liceaga por la invitación a revisar los fósiles con los que trabajó.

A todos los Biólogos, Proto-biólogos y Amigos con los que he tenido la oportunidad de vivir esta gran Aventura que ha sido la Universidad, por ayudarme a conocer el mundo y todas las tristezas y alegrías que conlleva.

A las Profesoras Lupita y Juanita por sus enseñanzas.

A Todo Ello que no comprendo.

A Maura, a Luis, a Evert, a Alán, a Juan, a la Familia Nájera y a la Familia Hernández por su cariño, apoyo y compañía.

Finalmente a esas tortugas por haberse fosilizado.

¡Gracias a Todos por permitirme ser parte de Ustedes!

ÍNDICE

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	3
El Género <i>Hesperotestudo</i>	5
El Género <i>Gopherus</i>	7
3. Antecedentes de las Investigaciones Sobre la Familia Testudinidae en México.....	11
Registros del Estado de Hidalgo.....	11
Registros del Resto de la República Mexicana.....	12
4. Justificaciones.....	18
5. Objetivo General.....	18
6. Objetivos Particulares.....	18
7. Área de Estudio.....	19
Bosquejo Litoestratigráfico del Área de Estudio.....	19
8. Material y Método.....	22
Preparación y Catalogación.....	22
Determinación Osteológica y Taxonómica.....	22
Abreviaturas de las Colecciones e Instituciones a las que se Hace Referencia en este Trabajo.....	23
Descripciones.....	23
Terminología.....	24
Recopilación de Localidades para el Análisis de los Patrones de Distribución.....	25
Consideraciones osteológicas para las Descripciones.....	27
9. Paleontología Sistemática.....	30
10. Descripción de los Ejemplares UAHMP.....	32
Descripción del ejemplar UAHMP-1980.....	32
Caparazón.....	32
Plastrón.....	36
Descripción del ejemplar UAHMP-1979.....	38
Caparazón.....	38
Plastrón.....	42
Descripción del ejemplar UAHMP-1981.....	44
Caparazón.....	44
Plastrón.....	45
Descripción de varios Fragmentos de la Coraza.....	46
Caparazón.....	46
Plastrón.....	52
Descripción de un húmero y un coracoides.....	55

10. Discusión.....	58
Sobre la Determinación Taxonómica de los Ejemplares.....	58
Ubicación geográfica de las localidades fosilíferas.....	58
Determinación a nivel de familia.....	58
Determinación a nivel de género.....	59
Determinación a nivel de especie.....	63
Dimorfismo sexual.....	67
Aclaraciones sobre algunos registros del apartado de los antecedentes.....	70
Sobre Algunas Consideraciones Biogeográficas.....	73
Registro fósil de los géneros Hesperotestudo y Gopherus en América del Norte.....	73
Historia de los patrones de distribución del género Gopherus.....	77
Evolución de los patrones de distribución de la familia Testudinidae en la parte continental de América del Norte.....	79
Distribución de los testudínidos durante el Pleistoceno temprano y medio.....	79
Distribución de los testudínidos durante el Pleistoceno tardío.....	81
Dinámica de los patrones de distribución de los testudínidos durante el Pleistoceno y el Holoceno.....	83
11. Conclusiones.....	85
12. Referencias.....	88
13. Glosario.....	96

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Alcance geocronológico de los géneros de testudínidos: Hadrianus, Stylemys, Chelonoidis, Hesperotestudo y Gopherus del continente Americano (información sintetizada de Williams, 1950; Auffenberg, 1963, 1971, 1974; Holman, 1995; Hutchison, 1996; McCord, 2002; Morafka y Berry, 2002; Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004).....	4
Figura 2. Relaciones filogenéticas entre especies recientes y fósiles del género Gopherus (tomado de Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004). †, Especies fósiles.....	8
Figura 3. Área de estudio, parte centro-sureste del Estado de Hidalgo. En el mapa han sido señaladas las seis localidades de donde se recuperaron los fósiles para este estudio. Dibujos por el autor y basado en la carta topográfica F14-11 de Pachuca, escala 1:250 000 (IINEGI, 1998).....	20
Figura 4. Ejemplos de Medidas y procedimiento para su toma en una placa neural y una pleural. a) Largo, b) largo mayor, c) ancho, d) ancho mayor, e) línea media, f) plano sagital.....	24
Figura 5. Nomenclatura para los escudos y las placas del caparazón del género Gopherus. (A) Vista dorsal del caparazón, (B) vista ventral del plastrón. Los huesos corresponden a la parte clara de los dibujos y las escamas a la parte coloreada en gris. La nomenclatura está basada en los trabajos de Hay(1908), Romer (1956), Jiménez-Fuentes (1981, 1985, 1989), Pritchard y Trebau (1984), Ernst y Barbour (1989), Hutchison (1991). Dibujos por el autor.....	26

Figura 6. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1980 (HGO-47). Fragmento anterior derecho del caparazón en vista dorsal. Línea de escala = 30 mm.....	30
Figura 7. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1980 (HGO-47). Esquema que muestra la vista dorsal de las placas nucal (arriba) y neural (abajo). CV-M, cervico-marginal; CV-V, cervico-vertebral; M1-V1, primer margino-vertebral; PF1, periferal primera; PL1, pleural primera; V1-V2 primer intervertebral. Línea de escala = 10.0 mm.....	31
Figura 8. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1980 (HGO-47). Vista dorsal de la banda de placas periferales, de izquierda a derecha, primera a cuarta. M1-C1, M2-C2, M3-C1, M4-C1: margino-costales; M1-M2, M2-M3, M3-M4, M4-M5: intermarginales; NU, nucal; PL1, PL2: pleurales. Línea de escala = 10 mm.....	31
Figura 9. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1980 (HGO-47). Vista dorsal de las placas pleurales, de arriba hacia abajo, primera a cuarta. C1-C2, C2-C3: intercostales; NU, nucal; NR1, neural primera; V1-C1, V2-C2, V2-C2, V3-C2, V3-C3: vertebro-costales. Línea de escala =10 mm.....	33
Figura 10. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1980 (HGO-47). Vista ventral (A) y vista dorsal (C) del fragmento anterior derecho del plastrón. (B) Epiplastron, vista de la sinfisis interepiplastral (B). AX-PT, axilo-pectoral; cfa, contrafuerte axilar; div, surco divisorio; E, epiplastron; EN, entoplastron; G-G, intergular; G-H, gulo-humeral; H-H, interhumeral; H-PT, humero-pectoral; HY, hioplastron; lba, lóbulo anterior; M5-AB, margino-abdominal; M4-PT, M5-PT: margino-pectorales; PT-AB, pecto-abdominal; reb, reborde; prg, proyección gular. Línea de escala = 30 mm (el dibujo B no está hecho a escala).....	34
Figura 11. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1979 (HGO-8). Vista dorsal de los fragmentos de la parte central del caparazón. C2-C3, intercostal; N2, N3, N4: neurales; PL3, PL4, PL5: pleurales; V2-C2, V3-C2, V3-C3: vertebro-costales; V2-V3, intervertebral. Línea de escala = 20 mm.....	37
Figura 12. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1979. Fragmento de la parte posterior del caparazón, vista caudal. Línea de escala = 25 mm.....	38
Figura 13. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1979. Fragmento de la parte posterior del plastrón. Vista dorsal. Línea de escala = 25 mm.....	41
Figura 14. <i>Gopherus berlandieri</i> : Periferal primera izquierda, UAHMP-1970 (HGO-47; A, B) y primera derecha, UAHMP-1977 (HGO-29; C, D); cada ejemplar en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 10mm.....	45
Figura 15. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1985 (HGO-8). Fragmento anterior izquierdo de caparazón, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 20 mm.....	45
Figura 16. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1990 (HGO-47). Periferal tercera del lado izquierdo. (A) Vista anterolateral y (B) vista de la parte interna de la placa. Las flechas indican el proceso dorsal que debió incertarse en las pleurales. Línea de escala = 20 mm.....	46
Figura 17. <i>Gopherus berlandieri</i> , periferales quintas del lado derecho. UAHMP-1973 (HGO-47; A, B), fragmento de la parte inferior; UAHMP-1993 (HGO-8; C, D): fragmento de la parte superior. Cada ejemplar con la vista de la cara externa (A, C) y con la de la cara interna (B, D). Línea de escala = 10 mm.....	47
Figura 18. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1978 (HGO-28). Periferal tercera del lado izquierdo. (A) Vista dorsolateral y (B) vista de la parte interna de la placa. La flecha indica el proceso dorsal que debió incertarse en las pleurales. Línea de escala = 15 0 mm.....	47

Figura 20. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-2701 (HGO-47). Fragmento de caparazón, periferales novena (B, C) y décima (A, D), de la apertura posterior. Vista dorsal (A, B) y vista ventral (C, D). Línea de escala = 20 mm.....	49
Figura 21. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-947 (HGO-28). Fragmento distal de una pleural cuarta derecha, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 10 mm.....	49
Figura 22. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-923 (HGO-28). Epiplastron izquierdo, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 10 mm.....	50
Figura 23. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1994 (HGO-47). Hioplastrón izquierdo, vista dorsal (A) y vista ventral (B). Línea de escala = 30 mm.....	50
Figura 24. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1960 (HGO-8). Fragmento de hipoplastron izquierdo, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 20 mm.....	51
Figura 25. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1998 (HGO-8). Fragmento posterior izquierdo de plastrón, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 30 mm.....	52
Figura 26. <i>Gopherus berlandieri</i> , xifiplastrones de individuos femeninos. Una placa del lado derecho: UAHMP-1954 (HGO-15; A, B), y otra del izquierdo: UAHMP-1968 (HGO-47; C, D). Cada placa en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 20 mm.....	52
Figura 27. <i>Gopherus berlandieri</i> , fragmentos de xifiplastron de individuos machos. Una placa del lado derecho: UAHMP-1969 (HGO-47; A, B), y otra del izquierdo: UAHMP-2000 (HGO-47; C, D). Cada una en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 10 mm.....	53
Figura 28. <i>Gopherus berlandieri</i> , UAHMP-1962 (HGO-47). Fragmento de un húmero del lado izquierdo.(A) Vista dorsal y (B) caudal. Línea de escala = 20 mm. La flecha señala el surco ectepicondilar.....	54
Figura 29. <i>Hesperotestudo (Caudochelys)</i> sp., UAHMP-910 (HGO-42). Coracoides de la cintura escapular izquierda, vista dorsal (arriba) y frontal (abajo). Línea de escala = 50 mm.....	55
Figura 30. <i>Gopherus flavomarginatus</i> , INAH-2. Coracoides izquierdo, vista dorsal (arriba) y vista ventral (abajo). Línea de escala = 20 mm.....	63
Figura 31. Placas nucales. A) UAHMP-1980; B) INAH-2. Ambos ejemplares pertenecen al género <i>Gopherus</i> , pero a diferentes grupos: el UAHMP-1980 al grupo <i>Xerobates</i> y el INAH-2 al grupo <i>Gopherus sensu stricto</i> . La flecha indica las suturaciones que dejó el crecimiento óseo que brinda soporte al arco neural de la primera vértebra dorsal en los miembros del grupo <i>Gopherus sensu stricto</i> .	64
Figura 32. <i>Gopherus flavomarginatus</i> , INAH-2. Vista caudal de la coraza. Línea de escala = 50 mm.....	66
Figura 33. Vista lateral de la coraza de las cuatro especies actuales del género <i>Gopherus</i> . (A) <i>Gopherus polyphemus</i> , (B) <i>G. agassizii</i> , (C) <i>G. flavomarginatus</i> y (D) <i>G. berlandieri</i> . Los círculos señalan las diferencias en la conformación de la abertura posterior de las cuatro especies, nótese como la punta del caparazón está separada del plastrón en A y B y como está dista poco del plastrón en B y D. En D la modificación es tan extrema que vuelve muy estrecha la abertura trasera. Modificado de Auffenberg (1976).....	67

Figura 34. Dimorfismo sexual, expresado por el tamaño del caparazón y el plastrón, en una muestra de 30 ejemplares de la especie <i>Gopherus berlandieri</i> (Salum-Fares com. pers.). Los rombos y círculos corresponden a medidas del caparazón; los cuadros y triángulos a medidas del plastrón; las figuras huecas son medidas de los machos; las figuras sólidas son medidas de las hembras.....	68
Figura 35. Registro fósil de la familia Testudinidae en la República Mexicana. El número que acompaña a cada figura es el mismo que el de las localidades del Cuadro 5 de los Anexos.....	72
Figura 36. Registro fósil de los géneros <i>Hesperotestudo</i> y <i>Gopherus</i> durante el Pleistoceno de América del Norte. El número que acompaña a cada una de las figuras de la leyenda del mapa es el número de las localidades del cuadro 6. Las partes sombreadas dentro del mapa corresponden a las áreas de <i>G. agassizii</i> (GA), <i>G. flavomarginatus</i> (GF), <i>G. berlandieri</i> (GB) y <i>G. polyphemus</i> (GP).....	74
Figura 37. Historia de los patrones de distribución del género <i>Gopherus</i> . A) En un tiempo durante el Plioceno y el Pleistoceno el grupo <i>Gopherus sensu stricto</i> (<i>Gopherus canyonensis</i> , <i>G. donlaloii</i> y <i>G. flavomarginatus</i> y <i>G. polyphemus</i>) tenía una distribución que iba desde Arizona hasta la Florida y desde Texas hasta Aguascalientes, mientras el grupo <i>Xerobates</i> , con el ancestro <i>G. agassizii</i> - <i>G. berlandieri</i> , ocupaba un área que iba de la parte sur de California hasta la parte sur de Nuevo Mexico. B) Al final del Pleistoceno se extinguieron <i>Gopherus canyonensis</i> y <i>G. donlaloii</i> , permitiendo que la especie <i>G. berlandieri</i> , divergida del ancestro <i>G. agassizii</i> - <i>G. berlandieri</i> , extendiera su distribución hasta su posición actual al tiempo que separaba a <i>G. flavomarginatus</i> y a <i>G. polyphemus</i> . La flecha representa el sentido del desplazamiento de <i>Gopherus berlandieri</i> (mapas redibujados y modificados de Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004).....	77
Figura 38. Hipótesis biogeográfica, patrones de distribución de los testudínidos pleistocénicos de América del Norte del Pleistoceno temprano-medio. Durante el Pleistoceno temprano y medio el grupo <i>Gopherus sensu stricto</i> (<i>Gopherus polyphemus</i> , <i>G. flavomarginatus</i> , <i>G. donlaloii</i>) se distribuía desde el sur de Arizona hasta la Florida, y desde de Texas hasta Aguascalientes. El grupo <i>Xerobates</i> se distribuía en el suroeste de Estados Unidos y noroeste de México (<i>Gopherus agassizii</i>), asimismo, en la parte central de México (<i>G. berlandieri</i>). El género <i>Hesperotestudo</i> se distribuía con miembros del grupo <i>Hesperotestudo</i> en la parte central de Estado Unidos y en Florida, y con miembros del grupo <i>Caudochelys</i> en el sureste de Texas, en la parte central de Florida y en la región de Aguascalientes en México. Las áreas coloreadas corresponden a las de la distribución del género <i>Gopherus</i> (gris oscuro: grupo <i>Gopherus sensu stricto</i> ; gris claro: grupo <i>Xerobates</i>), las no coloreadas pero con líneas al género <i>Hesperotestudo</i> (líneas horizontales: grupo <i>Caudochelys</i> ; líneas diagonales: grupo <i>Hesperotestudo</i>). GA, <i>Gopherus agassizii</i> ; GB, <i>G. berlandieri</i> ; GD, <i>G. donlaloii</i> ; GF, <i>G. flavomarginatus</i> ; GP, <i>G. polyphemus</i> ; HA, <i>Hesperotestudo annae</i> ; HC, <i>H. crassiscutata</i> ; HE, <i>H. equicomis</i> ; HF, <i>H. francisi</i> ; HI, <i>H. incisa</i> ; HJ, <i>H. jonhstoni</i> ; HW, <i>H. wilsoni</i>	80

Figura 39. Hipótesis biogeográfica, patrones de distribución de los testudínidos pleistocénicos de América del Norte durante el Pleistoceno tardío. Grupo *Gopherus sensu stricto*: *Gopherus flavomarginatus* se reserva a la parte norte de la Altiplanicie Mexicana; *G. polyphemus* prácticamente se restringe a la parte central de Florida y los registros de *G. donlaloii* sugieren su distribución en la parte centro-oeste de Tamaulipas. Grupo *Xerobates*: *Gopherus agassizii* se distribuye en el sur de California, sur de Arizona, sur de Nuevo México oeste de Texas y *G. berlandieri* abarca la parte centro-sur de Hidalgo, hasta el sur de Puebla. Grupo *Caudochelys*: *Hesperotestudo crassiscutata* se distribuyó en la parte central de Illinois, noroeste de Misisipi, noroeste de Georgia y en la península de Florida; *Hesperotestudo (Caudochelys)* sp. en la región de Hidalgo y Estado de México. Grupo *Hesperotestudo*: *Hesperotestudo wilsoni* en el suroeste de Nuevo México, sur de Kansas, noroeste y sureste de Texas; *H. incisa* se distribuye en la parte central de Florida. Las áreas de distribución de *Hesperotestudo crassiscutata* y las de *H. wilsoni* están basadas en los trabajos de Holman (1995) y Moodie y Van Devender (1979), respectivamente. Para la simbología revisar la Figura 38..... 82

Figura 40. Nomenclatura para los escudos y las placas del caparazón del género *Gopherus*. (A) Vista dorsal del caparazón, (B) vista ventral del plastrón. Los huesos corresponden a la parte clara de los dibujos y las escamas a la parte coloreada en gris. La nomenclatura está basada en los trabajos de Hay(1908), Romer (1956), Jiménez-Fuentes (1981, 1985, 1989), Pritchard y Trebau (1984), Ernst y Barbour (1989), Hutchison (1991)..... 98

Figura 41. *Gopherus flavomarginatus*, INAH-2. Coraza: caparazón, vista dorsal (arriba), y plastrón, vista ventral (abajo). Línea de escala = 50 mm..... 104

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de la familia Testudinidae, especies del Pleistoceno y del Reciente de la parte continental de América del Norte. Con basen en los trabajos de Auffenberg, 1963, 1974; Holman, 1995; Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004..... 7

Cuadro 2. Características que distinguen a los grupos *Gopherus sensu stricto* y *Xerobates* del género *Gopherus* (Bramble, 1982, Crumly, 1994)..... 9

Cuadro 3. Nomenclatura para las placas y los escudos del caparazón y plastron (basado en los trabajos de Hay, 1908; Romer, 1956; Jiménez-Fuentes, 1981, 1985, 1989; Pritchard y Trebbau 1984; Ernst y Barbour, 1989, Hutchison, 1991)..... 22

Cuadro 4. Cálculo de la longitud del plastrón de los ejemplares UAHMP..... 65

Cuadro 5. Registro fósil de la familia Testudinidae en la República Mexicana..... 99

Cuadro 6. Registro fósil de las especies de testudínidos de los géneros *Hesperotestudo* y *Gopherus* del Pleistoceno de América del Norte. 101

RESUMEN

Se determinaron taxonómicamente 30 ejemplares fósiles de testudínidos que proceden de seis localidades del Estado de Hidalgo y que están alojados en la colección del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Se registra a la especie *Gopherus berlandieri* en las localidades de: "El Barrio" (HGO-47), "Chicavasco" (HGO-8), "El Frontón" (HGO-15), "Barranca del Berrendo" (HGO-28) y "Barranca San Agustín" (HGO-29). Asimismo, se registró un único ejemplar de *Hesperotestudo* sp. del grupo *Caudochebys* para "Barranca Jagüey Viejo" (HGO-42).

La información recabada del material permitió describir las características anatómicas y morfológicas de la coraza y de un húmero de *Gopherus berlandieri*, así como las de un coracoides del género *Hesperotestudo*.

Por otro lado, con base en 69 registros, han sido propuestas las áreas de distribución que durante el Pleistoceno tuvieron las especies de testudínidos: *Hesperotestudo crassiscutata*, *H. annae*, *H. francisi*, *H. equicomis*, *H. riggsi*, *H. johnstoni*, *H. wilsoni*, *H. incisa*, *Gopherus polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. donlaloii*, *G. agassizii* y *G. berlandieri*. La delimitación de estas áreas permitió apreciar que cambiaron de forma, extensión y ubicación tanto en el Pleistoceno temprano-medio como en el Pleistoceno tardío y el Holoceno. Asimismo, se observaron otras diferencias como la disminución del número de especies conforme se llega al Holoceno, simpatría en el Pleistoceno, alopatría en el Holoceno y disyunción en la distribución del género *Gopherus*, desde el Pleistoceno temprano en los miembros de *Xerobates* y desde el Pleistoceno tardío en los de *Gopherus sensu stricto*

ABSTRACT

Taxonomically were determined 30 fossil specimens of testudinids from six localities of the Hidalgo's State, which are gathered into the Paleontology Museum of the Hidalgo's State Autonomous University. *Gopherus berlandieri* was reported from the localities: "El Barrio" (HGO-47), "Chicavasco" (HGO-8), "El Frontón" (HGO-15), "Barranca del Berrendo" (HGO-28) and "Barranca San Agustín" (HGO-29). Also, one specimen of *Hesperotestudo* sp., group *Caudocheilus*, was reported from "Barranca Jagüey Viejo" (HGO-42).

The information obtained from the specimens led to describe the anatomy and morphology of the shell and humerus of *Gopherus berlandieri*, also those of a coracoids of the genus *Hesperotestudo*.

With 69 pleistocenic records of testudinids has been proposed the distribution areas of the species: *Hesperotestudo crassiscutata*, *H. annae*, *H. francisi*, *H. equicomis*, *H. riggsi*, *H. johnstoni*, *H. wilsoni*, *H. incisa*, *Gopherus polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. donlatoi*, *G. agassizii* y *G. berlandieri*. The areas change in form, extension and position along the early-middle Pleistocene, late Pleistocene and Holocene. Too was observed difference like the decrease in testudinids species as the Holocene is close, sympatry in Pleistocene, alopatry in Holocene and disjunction in the genus *Gopherus* distribution, since the early Pleistocene in members of *Xerobates* and since the late Pleistocene on those of *Gopherus sensu stricto*.

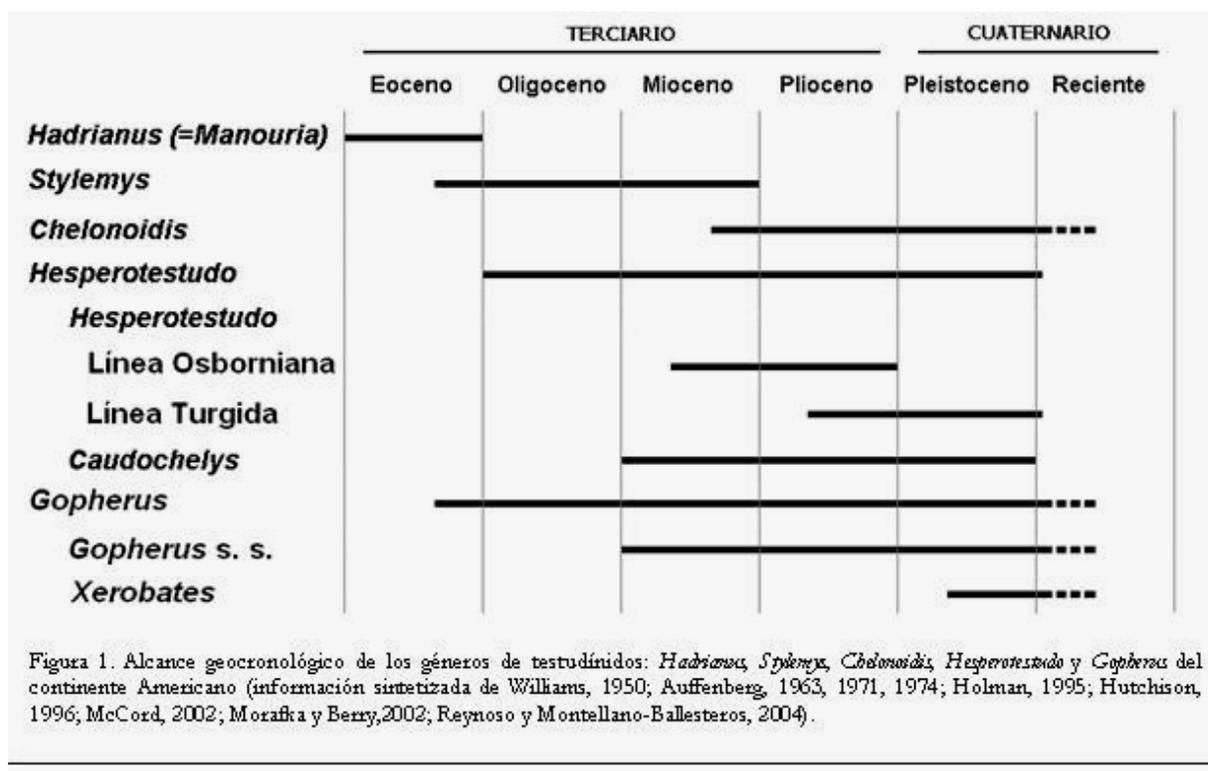
INTRODUCCIÓN

En la actualidad existen alrededor de 289 especies de tortugas (Joyce *et al.*, 2004). Todas conforman el orden Testudines, y cerca de la mitad de ellas se incluye dentro del grupo denominado como Testudinoidea, el cual está compuesto por las familias Emydidae, Bataguridae y Testudinidae. De las tres familias la Bataguridae y la Testudinidae son las más afines (Lamb y Lideard, 1994; Shaffer *et al.*, 1997).

Los testudínidos a diferencia de batagúridos y emídidos son de hábitos completamente terrestres, retraen el cuello de forma vertical hacia el interior de la coraza, poseen un caparazón alto y convexo como domo y su puente esternal es ancho. Las placas neurales a menudo presentan diferentes formas (tetragonal, hexagonal u octagonal) que alternan en la hilera donde se disponen en el caparazón. Las placas pleurales tienden a ser largas en un extremo y cortas en el otro, también a disponerse alternando dichos extremos (p. ej. largo-corto-largo) tanto en la parte medial como en la lateral. Las costillas sólo se insinúan en la cara visceral de las pleurales, pues la cabeza y el extremo distal son reducidos. Usualmente los epiplástrones están engrosados y se les forma una excavación en la parte posterior. En la cintura escapular el coracoides forma una hoja que se expande bastante en la parte medial (Hay, 1908; Williams, 1950; Auffenberg, 1974; Jiménez-Fuentes, 1981; Pritchard y Trebbau, 1984).

Los testudínidos que existen y que han existido en América son descendientes de tortugas que llegaron del Viejo Mundo durante el Eoceno temprano; derivaron de los batagúridos (McCord, 2002) o de un grupo hermano que compartió un ancestro con los batagúridos (Morafka y Berry, 2002). Cabe mencionar que los fósiles de estas tortugas se han reconocido bajo el nombre genérico de *Hadrianus*, aunque no dejan de ser manourines o tortugas tipo manourines según la sinonimización hecha con el género *Manouria* —el más primitivo de los testudínidos— en el

trabajo de Auffenberg (1971).



Con el tiempo, los testudínidos primitivos inmigrantes colonizaron América, primero el norte y luego el sur de acuerdo con la aparición de sus restos en el registro fósil (Auffenberg, 1971, 1974; McCord, 2002). Estas tortugas se diferenciaron en varios linajes que derivaron en varios géneros con una presencia importante dentro del registro fósil de América: *Stylemys*, *Chelonoidis*, *Gopherus* y *Hesperotestudo* (Figura 1; Williams, 1950; Auffenberg, 1963, 1971, 1974; Franz com. pers.). De los cuatro géneros sólo *Chelonoidis* y *Gopherus* han dejado descendientes hasta nuestros días.

A continuación se dará una reseña acerca de los géneros *Gopherus* y *Hesperotestudo*, dado que en este trabajo se consideraran exclusivamente a testudínidos del Pleistoceno de América del Norte. *Stylemys* es demasiado antiguo y *Chelonoidis* se distribuye únicamente en América del Sur y no existen registros fósiles de este tipo para la parte continental de América del Norte (Williams, 1950, 1952; Auffenberg, 1974).

El Pleistoceno empezó hace 1.9 millones de años (m. a.) y terminó hace 10,000 años (Anderson, 1995), en América del Norte comprende, entre otras unidades, al Irvingtoniano (1.9 m. a. - 400,000 años) y al Rancholabreano (400,000 años - 10,000 años; Lundelius *et al.*, 1987; Anderson, 1995; Holman, 1995).

EL GÉNERO *HESPEROTESTUDO*

El conjunto de tortugas que actualmente representa el género *Hesperotestudo* ha cambiado de nombre y de jerarquía dentro de la clasificación de los testudínidos, así cuando el género *Gopherus* ya estaba definido los testudínidos del género *Hesperotestudo* eran incluidos, primero, dentro del género *Testudo* y más tarde dentro del género *Geochelone*, en ambos casos siempre considerándoles un grupo subordinado; sin embargo, diferentes autores (p. ej. Williams, 1950; Auffenberg, 1963, 1974; Meylan y Sterrer, 2000) han ido definiendo la validez y el estatus de este género.

Dentro de este género es posible reconocer diferentes categorías infragenéricas: subgénero y línea. De aquí en adelante el subgénero se denominará como “grupo” buscando uniformar la manera de referirse a esta categoría de acuerdo con los trabajos más recientes del género *Gopherus*, donde se ha manejado una categoría por debajo del nivel de género denominada como grupo. No se pretende discutir la validez o estatus taxonómico de dicha categoría.

Respecto a la categoría línea sólo hace falta mencionar que se considerará como aquella por debajo del grupo (o subgénero) y de acuerdo al trabajo de Auffenberg (1963).

El género *Hesperotestudo* es exclusivo de América del Norte (Meylan y Sterrer, 2000), su registro fósil inicia en el Oligoceno y termina en el Pleistoceno tardío (Figura 1), y sus miembros se distinguen por tener un escudo cervical más largo que ancho; escudos pectorales estrechos medialmente; escudo inguinal grande en amplio contacto anteromedial con el escudo femoral, y un húmero carente de foramen ectepicondilar (Auffenberg, 1963,1976; Crumly, 1994; Hutchison,

1996; Williams, 1950). En el se reconocen dos grupos (o subgéneros): *Hesperotestudo* y *Caudochebys*.

El grupo *Hesperotestudo* se caracteriza por la presencia de una defensa compuesta por osículos dérmicos en la parte caudal y vértebras modificadas (fusionadas, comprimidas anteroposteriormente y con largos procesos transversos) que sostienen la defensa caudal. Dentro del género se reconocen dos líneas, la línea Osborniana y la línea Turgida. La primera línea abarca a una serie de tortugas que existieron dentro del lapso Mioceno-Plioceno y la segunda, la que interesa para este trabajo, a tortugas que existieron en el lapso Plioceno-Pleistoceno. En el Pleistoceno los últimos representantes de la línea Turgida fueron: *Hesperotestudo equicomis*, *H. riggsi*, *H. johnstoni*, *H. limnarski*, *H. wilsoni* y *H. incisa* (Cuadro 1; Auffenberg, 1963, 1974; Holman, 1995). Todas estas especies contaban con una coraza gruesa y rugosa y epiplastrones con una quilla dirigida hacia la punta de las proyecciones (Auffenberg, 1962, 1963, 1974; Moodie y Van Devender, 1979).

Dentro del grupo *Caudochebys* los miembros carecen de defensa caudal y en consecuencia de vértebras caudales modificadas; sin embargo, una de las características muy notorias en este grupo lo es su tamaño, pues ellas fueron las tortugas gigantes de América del Norte, de hecho una de sus especies, *Hesperotestudo crassiscutata*, ha dejado restos que sugieren una talla de 1520 mm (Auffenberg, 1963). El registro fósil del grupo *Caudochebys* se da en el Mioceno y termina en el Pleistoceno con las especies *Hesperotestudo crassiscutata*, *H. annae* y *H. francisi* (Cuadro 1; Auffenberg, 1963; Holman, 1995). Las diagnósis de *Caudochebys* no dicen directamente que las corazas sean gruesas (Auffenberg, 1963, 1974); sin embargo, considerando las descripciones de la especie tipo (*H. crassiscutata*: Hay, 1908; Auffenberg, 1963) es posible establecer que sí son gruesas, pero en menor grado si se les compara con corazas del grupo *Hesperotestudo*, lo mismo ocurre con la rugosidad, aunque este rasgo puede ser más acentuado pues Auffenberg (1963) llega a describir corazas lisas para *H. crassiscutata*.

Cuadro 1. Clasificación de la familia Testudinidae, especies del Pleistoceno y del Reciente de la parte continental de América del Norte. Con bases en los trabajos de Auffenberg, 1963, 1974; Holman, 1995; Reynolds y Montellano-Ballesteros, 2004.

Familia Testudinidae	
Género <i>Hesperotestudo</i>	
Grupo <i>Hesperotestudo</i>	
Línea Turgida	
	<i>Hesperotestudo agassizii</i> †
	<i>Hesperotestudo riggsi</i> †
	<i>Hesperotestudo fahnestocki</i> †
	<i>Hesperotestudo demeretski</i> †
	<i>Hesperotestudo waltoni</i> †
	<i>Hesperotestudo sinuata</i> †
Grupo <i>Cavalobolus</i>	
	<i>Hesperotestudo crassicaudata</i> †
	<i>Hesperotestudo arane</i> †
	<i>Hesperotestudo frazeri</i> †
Género <i>Gopherus</i>	
Grupo <i>Gopherus sensu stricto</i>	
	<i>Gopherus polyphemus</i>
	<i>Gopherus flavomarginatus</i>
	<i>Gopherus dalmani</i> †
Grupo <i>Xerobates</i>	
	<i>Gopherus agassizii</i>
	<i>Gopherus berlandieri</i>

† Especies extintas.

EL GÉNERO *GOPHERUS*

Los miembros del género *Gopherus* —que en la actualidad son cuatro: *G. agassizii*, *G. berlandieri*, *G. polyphemus* y *G. flavomarginatus*— se distinguen de otras tortugas terrestres por poseer escudo cervical más o tan ancho como largo; escudo pectoral amplio y medialmente trapezoidal; escama inguinal de tamaño moderado a pequeño y sin contacto o a penas en contacto con la escama femoral, y por la presencia de un foramen ectepicondilar en el húmero (Williams, 1950; Auffenberg, 1974; Auffenberg y Franz, 1978a; Crumly, 1994; Hutchison, 1996; Meylan y Sterrer, 2000), asimismo, por la tendencia a excavar, de hecho la palabra *Gopherus* surge del inglés "gopher" que es un derivado del adjetivo francés "gaufre", usado por los colonos franceses en

Estados Unidos para referirse a ciertos animales con tendencias a excavar (Auffenberg y Franz, 1978a; Smith y Smith, 1979).

El grado con el que excavan estas tortugas es diferente de especie a especie, ya que *G. polyphemus* y *G. flavomarginatus* cavan túneles largos y profundos, en tanto que *G. agassizii* y *G. berlandieri* hacen túneles menos extensos y menos profundos. Los conjuntos, asimismo, representan dos linajes, uno monofilético, el grupo *Gopherus sensu stricto* (*G. polyphemus* y *G. flavomarginatus*), y otro parafilético, el grupo *Xerobates* (*G. agassizii* y *G. berlandieri*), ambos están identificados y respaldados tanto por información morfológica y paleontológica (Figura 2; Auffenberg, 1974, 1976; Bramble, 1982; Crumly, 1994; McCord, 2002, Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004), como por información molecular (Lamb y Lydeard, 1994).

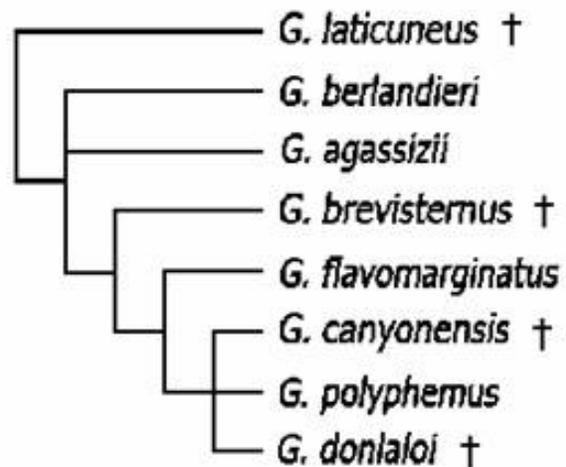


Figura 2. Relaciones filogenéticas entre especies recientes y fósiles del género *Gopherus* (tomado de Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004). †, Especies fósiles.

Las características morfológicas que definen a cada grupo se encuentran en el Cuadro 2, están íntimamente ligadas a la capacidad de excavar y con base en ellas el grupo *Gopherus sensu stricto* es más derivado y especializado, mientras que el grupo *Xerobates* es menos derivado y generalista (Bramble, 1982; Crumly, 1994).

El alcance geocronológico del género comienza con los fósiles de la especie *Gopherus laticuneus* en el Eoceno tardío (Hutchison, 1996; McCord, 2002). A partir de esa época y hasta el Mioceno temprano surge la evidencia de la segregación del género en dos linajes con los fósiles de *G. brevisternus*, pues esta especie presenta rasgos morfológicos del grupo *Gopherus sensu stricto* (McCord, 2002), asimismo la división del género en el Mioceno está respaldada por información de

análisis moleculares (Lamb y Lydeard, 1994). En este punto cabe mencionar que no es sino hasta el Pleistoceno cuando aparecen los primeros fósiles del grupo *Xerobates*.

Cuadro 2. Características que distinguen a los grupos *Gopherus sensu stricto* y *Xerobates* del género *Gopherus* (Stamble, 1982, Crumly, 1994).

	<i>Gopherus sensu stricto</i>	<i>Xerobates</i>
Oído interno	Cámara del oído interno expandida y con un gran otolito.	Cámara del oído interno moderada y con un otolito pequeño.
Vértebra cervical	Vértebra corta y ancha, con Prezigapófisis muy próximas a las postzigapófisis, especialmente en las vértebras 6 y 7. Postzigapófisis de la vértebra 8 muy largas.	Vértebra larga y estrecha, con pre y postzigapófisis separadas. Postzigapófisis de la vértebra 8 cortas.
Placa nuchal	No totalmente invadida por el arco neural de la dorsal 1 y con un crecimiento óseo para soportarlo.	Sin invasión del arco neural de la vértebra dorsal 1, ni crecimiento óseo.
Miembros anteriores	Manos cortas y ensanchadas con tres o cuatro elementos subradiales y falanges de las uñas largas y espaladas.	Manos chicas, con dos elementos subradiales y falanges de las uñas redondeadas.

Durante el Pleistoceno el género estaba integrado por las siguientes especies: *Gopherus polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. donlatoi* (grupo *Gopherus sensu stricto*), *G. agassizii* y *G. berlandieri* (grupo *Xerobates*; Cuadro 1; Auffenberg, 1974; Holman, 1995; Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004).

En la actualidad existen cuatro especies cuya distribución geográfica se distingue porque cada una de ellas está aislada del resto (especies alopátricas) y porque las más próximas entre sí son poco afines (especies disyuntas). De esta manera tenemos que *Gopherus agassizii* se encuentra en la parte sur de California, sureste de Utah y sur de Arizona (Estados Unidos), Sonora y la parte norte de Sinaloa (México). Por su parte *Gopherus berlandieri*, en el sur de Texas (Estados Unidos), noroeste de Coahuila, norte de Nuevo León, prácticamente todo Tamaulipas y una pequeña porción noreste de San Luis Potosí (México). En el caso de *Gopherus polyphemus* se distribuye en el sureste de Luisiana, sur de Misisipí, sur de Alabama, región sur y este de Georgia y la península de la Florida (Estados Unidos). Finalmente *Gopherus flavomarginatus* se distribuye exclusivamente en

México en el sur de Chihuahua, oeste de Coahuila y norte de Durango (Iverson, 1992; Smith y Smith, 1979; Auffenberg y Franz, 1978a, 1978b, 1978c, 1978d, 1978e).

La biogeografía del género ha sido considerada en los trabajos de Brattstrom (1961), Bramble (1982), Auffenberg (1974), Morafka (1988), McCord (2002), Morafka y Berry (2002) y Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004). El de Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004), en particular, desarrolla una hipótesis que describe la evolución de los patrones de distribución del género desde sus orígenes y en su última parte se da una explicación al patrón de alopatría-disyunción que en el presente tiene la distribución de *Gopherus*.

ANTECEDENTES SOBRE LA FAMILIA TESTUDINIDAE EN MÉXICO

REGISTROS EN EL ESTADO DE HIDALGO

En Hidalgo los trabajos sobre Testudínidos son recientes, de hecho algunos de los ejemplares de este trabajo han sido de los primeros en registrarse para este estado, asimismo, han sido catalogados y enlistados como parte de la fauna pleistocénica que alguna vez vivió en el Estado de Hidalgo.

La primera ocasión en que se registraron fue en el trabajo de López y colaboradores (2002), aquí simplemente los autores registran los géneros de tortugas que en ese momento se conocían para el Estado de Hidalgo, *Gopherus* y *Kinosternon*. Después los restos de testudínidos fueron registrados como *Gopherus* sp. en el trabajo sobre la herpetofauna del Estado de Hidalgo de Castillo-Cerón *et al* (2002). Luego Bravo-Cuevas (2002) en un análisis de la Geología del Estado de Hidalgo enlista una serie de especies procedentes de depósitos del Pleistoceno, de un área de la región de San Agustín Tlaxiaca, dichas especies conforman el Conjunto Faunístico de San Agustín Tlaxiaca y dentro de ellas el material de testudínidos que se recuperó fue registrado como *Gopherus* sp.

Más tarde Nájera-Hernández y Castillo-Cerón (2004a) registran dos géneros de testudínidos, *Gopherus* y *Geochelone*, para el Estado de Hidalgo, realzando el hecho de que los fósiles se encontraron fuera del área de distribución actual de ambos géneros, asimismo se sugiere la ocurrencia de condiciones ambientales diferentes a las actuales para el área donde fueron recolectados los fósiles.

El último de los trabajos que menciona el material de la presente tesis fue el de Nájera-Hernández y Castillo-Cerón (2004b), en el se discute la distribución del género *Gopherus* en el

presente y durante el Pleistoceno, de esta manera se sugiere que el género *Gopherus* abarcó un área comprendida desde las grandes Planicies de Estados Unidos hasta las latitudes bajas de México, incluyendo al Estado de Hidalgo.

REGISTROS EN EL RESTO DE LA REPÚBLICA MEXICANA

A nivel República el primer registro que se tiene sobre tortugas terrestres fósiles proviene del norte del Estado de México, en él Hibbard (1955) describe a los vertebrados de la Formación Becerra Superior del Valle de Tequixquiac. Con base en la fauna asigna a los depósitos portadores una edad Sangamoniano-Wisconsiniano y también discute las condiciones climáticas de la región. El trabajo es extenso en la parte de mamíferos, desafortunadamente sobre anfibios y reptiles y aves aporta escasa información. Los reptiles están representados por restos de tortugas, no se describe ni ilustra el material, y respecto a tortugas terrestres únicamente se menciona la presencia de algunos restos, sugiriéndose con base en la gran talla de los mismos que pertenecen al género *Testudo*.

Por su parte Brattstrom (1955) registró y describió los fósiles de anfibios y reptiles que se recuperaron en tres estados de la República Mexicana: Chihuahua, Michoacán y Estado de México. Sobre las tortugas sólo escribe que "hay restos de huesos de las tortugas *Testudo* y *Kinosternon*, los cuales están demasiado fragmentados para precisar la especie". El material procede de los sedimentos del Plioceno de la Formación Goleta, Morelia.

Posteriormente Brattstrom (1961) registró y describió los fósiles de tortugas terrestres de varias localidades en el oeste de América del Norte, de ellas incluye material que procede de dos localidades del Plioceno del norte de México, Yepómera en Chihuahua y Río Vírgenes en Nuevo León. El Material de Chihuahua tiene una descripción más detallada, pues en ella se incluyen varias medidas, una ilustración y la identidad taxonómica de los restos, registrados tentativamente

a *Gopherus*. De los restos de Nuevo León solo se escribe que "hay parte de la coraza de una tortuga muy grande".

Mooser (1972) realizó un trabajo exclusivo sobre los restos de tortugas recolectados en sedimentos del Pleistoceno medio de la Barranca Cedazo, cerca de la Ciudad de Aguascalientes. Ofrece una descripción detallada y varias fotos de los ejemplares, los cuales por su cantidad y calidad permitieron identificar a la especie *Gopherus auffenbergi*; sin embargo, las discusiones sobre la identidad taxonómica son escasas. La especie que se describió fue considerada como nueva hasta que otro trabajo, el de Bramble (1982), la reasignó a *G. berlandieri*.

Ferrusquia-Villafranca (1978) realizó una revisión de las faunas de vertebrados del Cenozoico de Mesoamérica. En este trabajo se recopila información sobre las faunas fósiles de diferentes localidades comprendidas en el área de Mesoamérica y se menciona el registro de testudínidos para la fauna del Zoyatal, en el estado de Aguascalientes. Dicho registro, aunque de la familia Testudinidae, no aporta detalle alguno sobre los fósiles y como es muy poco el material de reptiles registrado en las localidades, éstos no figuran en las discusiones del artículo.

Mooser (1980) realizó otro trabajo sobre tortugas fósiles del Pleistoceno de Aguascalientes y describió material encontrado en la Barranca Cedazo y en la Barranca San Francisco. Los restos son numerosos y fueron recuperados de sedimentos correspondientes al Pleistoceno tardío, a partir de ellos se reconoció a un kinostérnido y a los testudínidos: *Gopherus flavomarginatus*, *G. pargensis* y *Geochelone* sp. El trabajo está hecho con descripciones detalladas, con ilustraciones y con suficiente información para la discusión de la identidad taxonómica de las diferentes especies. La mayor parte del material registrado son fragmentos del caparazón y sólo para un ejemplar de la especie *G. flavomarginatus* se registran elementos diferentes al caparazón y al cráneo. La especie *G. pargensis*, se definió con base en los rasgos de un fragmento del caparazón; sin embargo investigaciones recientes la consideran como *nomen vanum* (Reynoso y Montellano-Ballesteros,

2004). Sobre los ejemplares de *Geochelone* sp. se discute la posibilidad de que representen dos tipos de tortugas o individuos en diferente estado ontogenético, puesto que uno de los ejemplares es de gran tamaño.

El registro de las especies que describe Mooser (1972, 1980) es muy significativo, puesto que son las primeros testudínidos con una argumentación que los definió como especies y fueron, en su momento, los registros más australes para el género *Gopherus*, asimismo, por bastante tiempo fueron los más relevantes de México dentro de la literatura de Estados Unidos.

Miller (1980) trabajó en depósitos del Plioceno tardío (Blancano) en la península de Baja California y recuperó fósiles de vertebrados que le permitieron establecer la fauna local de las Tunas e inferir con base en los animales representados las condiciones climáticas y el ambiente de dicho sitio. La fauna está compuesta en su mayor parte por mamíferos, pero también se incluyen anfibios, reptiles y aves. El trabajo hace descripciones detalladas que aportan bastantes argumentos para la discusión de la identidad taxonómica de los fósiles. Entre los reptiles identificó cocodrilos, serpientes, lagartos y tortugas. Los restos de estas últimas son de testudínidos y a pesar de ser fragmentos permitieron que fueran asignados al género *Geochelone*, a la línea Turgida del subgénero *Hesperotestudo* y relacionarlos con una especie del Plioceno de Texas, *Geochelone jonhstoni*. Dentro del trabajo también se hace una discusión de la falta de información sobre la variación ontogenética en los fósiles de la línea Turgida y se menciona que uno de los ejemplares puede ser referido al género *Gopherus*.

Hay dos trabajos que registran fósiles de testudínidos pleistocénicos en la localidad Desemboque del estado de Sinaloa, sin embargo la identidad taxonómica de los mismos es incierta porque uno de los trabajos (Moodie y Van Devender, 1979) asigna el material a la especie *Gopherus agassizii* y el otro (McCord, 2002) a *G. berlandieri*. Lamentablemente las fuentes de información en cada caso son diferentes y el trabajo de McCord (2002) no hace referencia al de

Moodie y Van Devender (1979).

Barrios (1985) realizó un trabajo donde plasmó los taxa, sinónimos, localidades, edades, referencias bibliográficas, comentarios y discusiones del registro de vertebrados fósiles que hasta ese momento se tenía de México. La información que recopila sobre la clase Reptilia y otros cinco más, incluye varios de los registros ya comentados sobre tortugas terrestres, así como tres registros más uno del Pleistoceno medio de Sonora y los otros del Pleistoceno tardío de Baja California y Puebla. De este modo se tiene a *Geochelone* sp. en la fauna local del Golfo, a *Gopherus* sp. en la fauna El Carrizal y *Testudo* sp. en la localidad Puente de Atepatzingo,

Cruz-Muñoz (2001) realizó un catálogo de las colecciones de vertebrados fósiles del Centro Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia de Puebla (CRINAH-Puebla), para esto restauró, identificó y catalogó el material fósil, el cual fue recolectado en diferentes localidades de ese estado. Dentro de los taxa que registra se cuenta a las tortugas como únicos representantes de la clase Reptilia; sin embargo, el material es menos abundante que el de los mamíferos. El análisis de los fósiles es general ya que la descripción menciona el tipo de elemento esquelético al que pertenece cada ejemplar y brinda algunas características para identificar el orden de las tortugas, pero carece de información sobre las categorías inferiores, además en el reporte existe incongruencia entre la familia Kinosternidae y el género *Testudo* a los cuales fueron asignados todos los fósiles, no obstante lo anterior, el trabajo tiene una fotografía que será discutida más adelante.

Guzmán y Polaco (1998) ofrecen un breve trabajo donde reportan, sin descripciones, los restos de tortugas fósiles encontrados en depósitos del Pleistoceno tardío de Durango y Zacatecas. Los restos de Durango se hallaron en el Cerro de Hervideros, municipio de Santiago Papasquiaro, y consisten en fragmentos del caparazón y del resto del esqueleto postcranial, de dos individuos identificados como *Gopherus flavomarginatus*. El trabajo destaca la ubicación del sitio de

procedencia de estos fósiles, pues se encontraron fuera del área de distribución de la especie.

Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004), registraron a la nueva especie *Gopherus donlaloii*, cuya descripción está hecha a partir de varios fósiles encontrados en el Ejido San Lázaro, municipio de Villagran, Tamaulipas, y recolectados de sedimentos que contenían una diversidad de vertebrados propia del Rancho Labreano. Asimismo, analizaron y discutieron las relaciones filogenéticas de las diferentes especies reconocidas en el género *Gopherus* e incluyen dentro de éstas a la nueva especie. Los resultados conducen a agrupar a *G. donlaloii* junto con los *Gopherus sensu stricto*; asimismo, la revisión de la filogenia y los registros de los fósiles se utilizaron para reconstruir la historia de la distribución del género.

Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros (2004) analizaron las diferencias entre la microfauna actual y la del Pleistoceno del Área Santa Cruz Nuevo, en Puebla. Las autoras muestran un listado en el que figuran los diferentes taxa fósiles, entre ellos anfibios, reptiles y mamíferos. El material de reptiles fue el menos abundante e incluye restos de testudínidos que fueron conferidos a la especie *Gopherus berlandieri*.

Tovar-Liceaga (2005a) realizó un trabajo más detallado sobre el cambio faunístico del Área Santa Cruz Nuevo e incluyó las descripciones del material fósil que sirvieron de base para su trabajo anterior. El análisis en este nuevo trabajo llevó a la autora a registrar los restos como *Gopherus* sp. en vez de *G. berlandieri* ya que consideró que carecía de suficientes argumentos para sostener la determinación específica. Asimismo, señala en su trabajo la existencia de un registro de fósiles pleistocénicos de *Gopherus berlandieri* en el Valle de Tehuacán, también en Puebla. Por otro lado, la autora hace una breve revisión del registro fósil del género *Gopherus* y destaca que durante el Pleistoceno el género tuvo una distribución más amplia respecto de la actual, alcanzando el sur del estado de Puebla.

El más reciente de los trabajos sobre testudínidos es el de Tovar-Liceaga (2005b), en dicho

trabajo la autora, estudia los registros fósiles y recientes de la herpetofauna de México y destaca la distribución, durante el Pleistoceno, de algunos taxa entre los que se encuentran *Gopherus* y *Geochelone*, y concluye que la distribución del primer género durante el Pleistoceno fue tan basta que incluía los estados de Baja California Sur, Aguascalientes, Hidalgo y Puebla.

Algunos de los registros que se acaban de mostrar a lo largo de estos antecedentes son inconsistentes con la clasificación actual de los testudínidos, asimismo, la situación taxonómica no está lo suficientemente definida en todos los casos, debido a esto serán analizados más adelante (aprovechando que parte de los trabajos aportan un poco de información sobre los fósiles que mencionan).

JUSTIFICACIÓN

El conocimiento de la identidad taxonómica del material fósil de testudínidos del Estado de Hidalgo permite conjuntar más datos de los que hasta ahora se tienen disponibles sobre la biodiversidad que existió de este grupo durante el Pleistoceno; asimismo, contribuye a tener un mayor número de registros para este tipo de tortugas en México y proponer hipótesis que sugieran cómo fueron los patrones de distribución de los testudínidos en el Pleistoceno y cómo han cambiado hasta la actualidad en América del Norte.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la identidad taxonómica de los fósiles de testudínidos del Estado de Hidalgo, alojados en la Colección de Vertebrados del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, y realizar algunas consideraciones sobre la historia de los patrones de distribución de la familia Testudinidae del Pleistoceno-Holoceno de América del Norte.

OBJETIVOS PARTICULARES

- i) Realizar la descripción detallada del material fósil.
- ii) Determinar taxonómicamente el material fósil.
- iii) Comparar y explicar las diferencias en los patrones de distribución de los testudínidos de la parte continental de América del Norte durante el intervalo que comprende el Pleistoceno-Holoceno.

ÁREA DE ESTUDIO

El material fósil procede de seis localidades comprendidas en la región centro-sureste del Estado de Hidalgo, dentro de un área que va de los 20°00' a los 20°22' de latitud norte, y de los 90°00' a los 98°35' de longitud oeste (Figura 3).

La localidad "El Barrio" (HGO-47), Municipio de San Agustín Tlaxiaca, se encuentra a 15 km al oeste de la Ciudad de Pachuca (Bravo-Cuevas, 2002); "Chicavasco" (HGO-8), Municipio de Actopan, a 20 km al noroeste (Castillo-Cerón *et al.*, 1996); "El Frontón" (HGO-15), Municipio de Atotonilco el Grande, a 25 km al norte (Castillo-Cerón *et al.*, 1996), y tanto "Barranca Jagüey Viejo" (HGO42) como "Barranca del Berrendo" (HGO-28) y "Barranca San Agustín" (HGO-29), todas del Municipio de Epazoyucan, entre 15 y 20 km al sureste (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Cabral-Perdomo, 2001). Todas las distancias son aproximadas y en línea recta y están basadas en el mapa de la Figura 3.

BOSQUEJO LITOSTRATIGRÁFICO DEL ÁREA DE ESTUDIO

La estratigrafía de las localidades de este trabajo ha sido previamente estudiada por otros autores, de este modo la columna descrita para las localidades "El Barrio" y "Chicavasco" está formada por el Grupo Pachuca, la Unidad Volcánica Innominada y la Formación Tarango del Terciario, asimismo, para el Cuaternario hay depósitos aluviales formados por arcillas y limos de escasa consolidación con inclusiones irregulares de gravas volcánicas, y suelos ricos en materia orgánica (Bravo-Cuevas, 2002). Dentro de esta columna, como en las que serán descritas a continuación, los estratos portadores de fósiles se encuentran hacia la cima.

La base de la columna para la localidad "El Frontón", tiene un estrato de cenizas volcánicas y tobas; luego, capas de grosores irregulares compuestos por cenizas volcánicas, arenas finas y

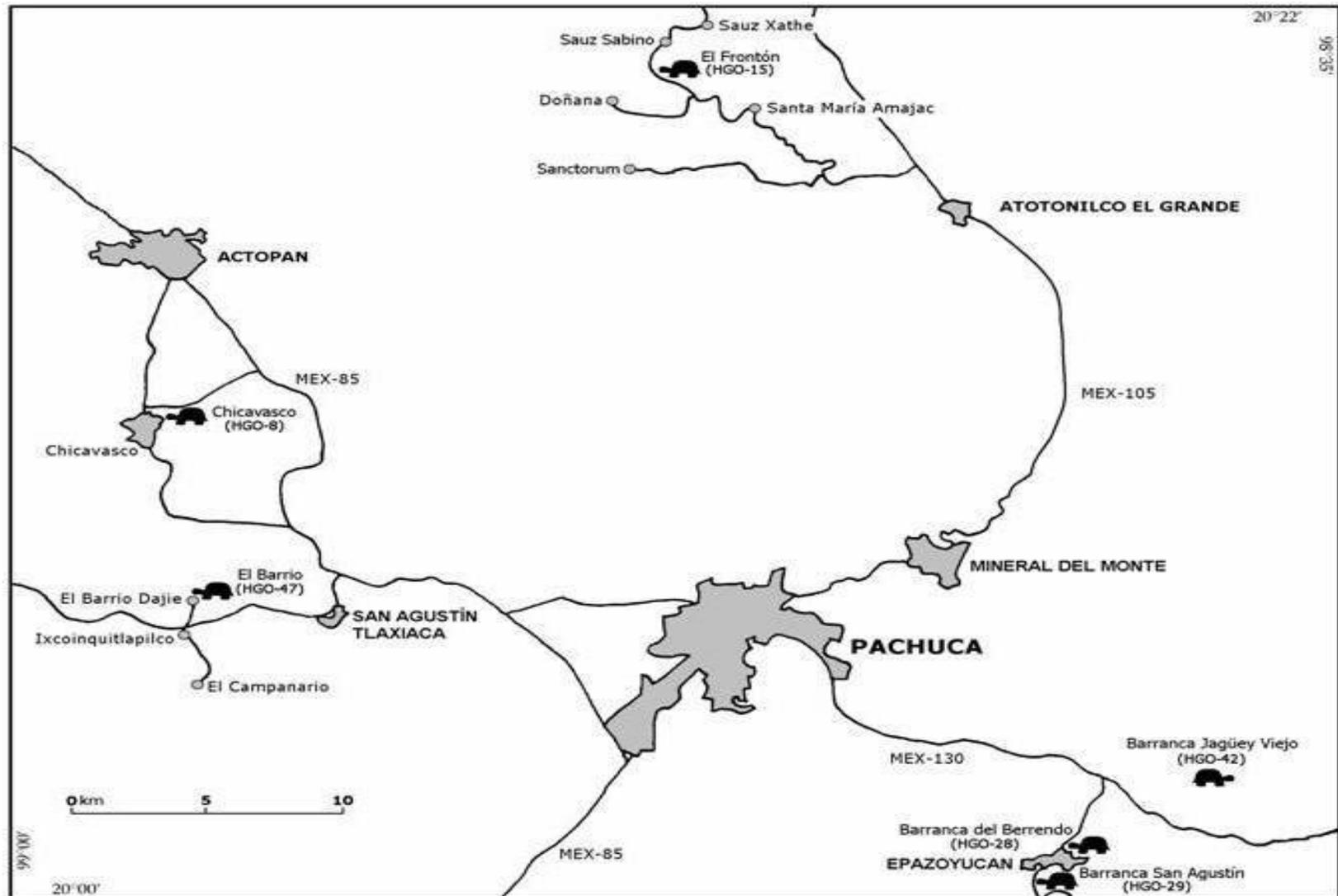


Figura — 3. Área de estudio, parte centro-sureste del Estado de Hidalgo. En el mapa han sido señaladas, con la silueta de una tortuga, las seis localidades de donde se recuperaron los fósiles para este estudio. Dibujo basado en la carta topográfica F14-11 de Pachuca, escala 1:250 000 (INEGI, 1998).

arcilla; después, estratos arcillosos y de gravas, y finalmente, sobre todo el conjunto, un derrame de basaltos vesiculares (Castillo-Cerón *et al.*, 1996).

El resto de las localidades tienen una columna estratigráfica donde la base puede consistir de estratos de basalto, de cenizas o de conglomerados con cantos andesíticos; no obstante lo anterior, las capas superiores, que descansan en discordancia angular, tienen una composición de arcillas, arenas y aluviones común a todas ellas (Cabral-Perdomo, 2001).

Los estratos portadores de fósiles han sido datados con base en la presencia de la fauna fósil que contienen.

Los fósiles de la localidad de “El Barrio” se considera que tienen una edad comprendida dentro del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) pues sus sedimentos se correlacionan con los de la localidad “Las Cajas” (HGO-46), donde se han encontrado fósiles de *Bison* sp. (Bravo-Cuevas, 2002).

En el caso de “Chicavasco” y de “El Frontón”, los sedimentos portadores de fósiles tienen una edad comprendida dentro del Pleistoceno la primera y dentro del Plioceno tardío (Irvingtoniano) la segunda. Estas dataciones han sido hechas con base en la fauna encontrada en las regiones donde estas localidades se ubican (Castillo-Cerón *et al.*, 1996).

Los sedimentos fosilíferos en “Barranca Jagüey Viejo”, “Barranca del Berrendo”, y “Barranca San Agustín” están correlacionadas con los de una localidad cercana (“Epazoyucan”: HGO-23) y en los cuales fueron hallados fósiles de *Bison* sp. Por lo anterior, se considera que los fósiles de estas localidades tienen una edad comprendida dentro del Pleistoceno tardío (Rancholabreana; Cabral-Perdomo, 2001).

MATERIAL Y MÉTODO

PREPARACIÓN Y CATALOGACIÓN

El material fósil mencionado en este trabajo procede de sedimentos Pleistocénicos del Estado de Hidalgo y se encuentra resguardado en la colección del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP). Los encargados de su recolecta fueron los M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón, Miguel Angel Cabral Perdomo, el Dr. Victor Bravo Cuevas y el Prof. Tomás Hernández Ángeles. Los ejemplares fueron seleccionados de entre un conjunto, considerándose sólo aquellos en mejor estado de conservación y menos fragmentados.

La limpieza y restauración de los mismos la iniciaron las personas arriba mencionadas y se continuó por el autor del presente trabajo. Uno de los ejemplares se encontraba incluido en una férula de yeso (jacket), se liberó reforzando su estructura con baños de pegamento blanco diluido en agua y retirando los sedimentos arcillosos que lo envolvían. Un conjunto de placas desarticuladas y elementos aislados (placas de la coraza o huesos del resto del esqueleto), estos fueron limpiados y con pegamento blanco, fueron unidas las piezas sueltas.

El trabajo se realizó con el auxilio de cepillos dentales, brochas de diferentes tamaños — con cerdas suaves y duras—, agujas de disección y puntas odontológicas (May *et al.*, 1994). Por último, el material fósil fue catalogado e ingresado en la colección del Museo con número progresivo y la clave de la localidad de la cual procede.

DETERMINACIÓN OSTEOLÓGICA Y TAXONÓMICA

Se determinó a qué parte del esqueleto corresponden los fragmentos fósiles y qué tipo de organismo representan (especie, género, familia, orden, clase), utilizando la literatura pertinente y los ejemplares se compararon directamente con cuatro corazas de tortuga macho de la especie *Gopherus berlandieri* procedentes del estado de Tamaulipas. Dicho material fue proporcionado por

el M. en C. Alberto Salum Fares (Jefe del Departamento de Investigación del Museo de Historia Natural de Tamaulipas) y será referido de aquí en adelante bajo las siglas ASF y un número del uno al cuatro para cada uno de ellos.

Asimismo, los fósiles fueron comparados indirectamente con fotografías de la coraza de un ejemplar de *Gopherus flavomarginatus* y algunas placas sueltas del caparazón de otro ejemplar de la misma especie, ambos dentro de las colecciones del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y que serán designadas a partir de aquí como INAH-1 (la coraza, Figura 41 al final de este trabajo) e INAH-2 (las placas sueltas).

La manera de referirse a los elementos usados para comparación es de manera arbitraria, ya que por el momento no cuentan con un número de catálogo dentro de las colecciones de donde se obtuvieron.

ABREVIATURAS DE LAS COLECCIONES E INSTITUCIONES A LAS QUE SE HACE REFERENCIA EN ESTE TRABAJO

SF	Colección personal del M en C. Alberto Salum Fares de Tamaulipas.
RINAH	Centro Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia de Puebla.
NAH	Instituto Nacional de Antropología e Historia
IAHMP	Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

DESCRIPCIONES

Debido a la particular anatomía del esqueleto de las tortugas se hicieron una serie de consideraciones osteológicas previas a las descripciones para ayudar al entendimiento de las mismas; asimismo, tanto en las consideraciones como en las descripciones se incluyen algunos detalles anatómicos y morfológicos (sin referencia dentro de la literatura) para que esta información sirva como base de comparación en futuros trabajos.

Las consideraciones se establecieron con base en los ejemplares ASF e INAH, del mismo modo, con la información disponible en los trabajos de Hay (1908), Romer (1956), Jiménez-Fuentes (1981, 1985, 1989), Pritchard y Trebau (1984), Ernst y Barbour (1989), Hutchison (1991).

Las descripciones de cada uno de los ejemplares consideran una disposición natural dentro del esqueleto de una tortuga vista de frente, se acompañan de dibujos y fotografías y llevan una serie de medidas con base en los siguientes parámetros (Figura 4):

1. Los largos son medidas paralelas a la línea media y al plano sagital, mientras que los anchos medidas perpendiculares a los mismos.
2. La palabra mayor se refiere a la medida máxima de la placa o parte de la placa, según sea el caso, pero de acuerdo con los puntos anteriores.
3. Las mediciones son en línea recta, de punto a punto, y sin considerar la curvatura de las piezas.

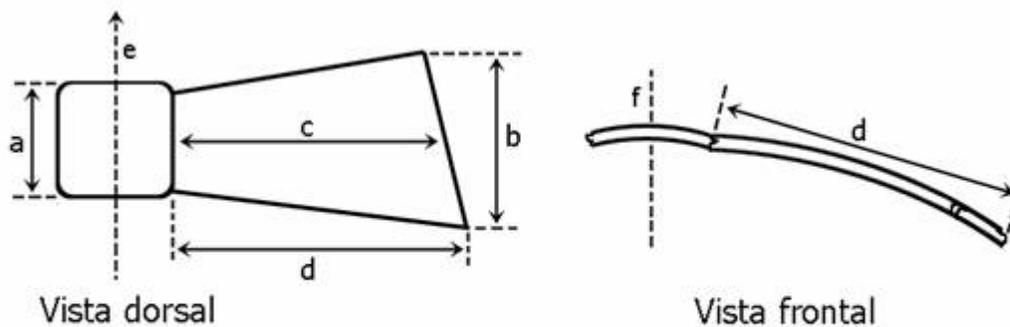


Figura 4. Ejemplos de Medidas y procedimiento para su toma en una placa neural y una pleural. a) Largo, b) largo mayor, c) ancho, d) ancho mayor, e) línea media, f) plano sagital.

TERMINOLOGÍA

La nomenclatura para los huesos y escamas de la coraza es la que aparece en el Cuadro 3 y Figura 5, esencialmente es la sugerida por Pritchard y Trebbau (1984), con excepción de los términos "escudo nuczal" y "hueso nuczal" que se designan como escudo cervical y placa nuczal para

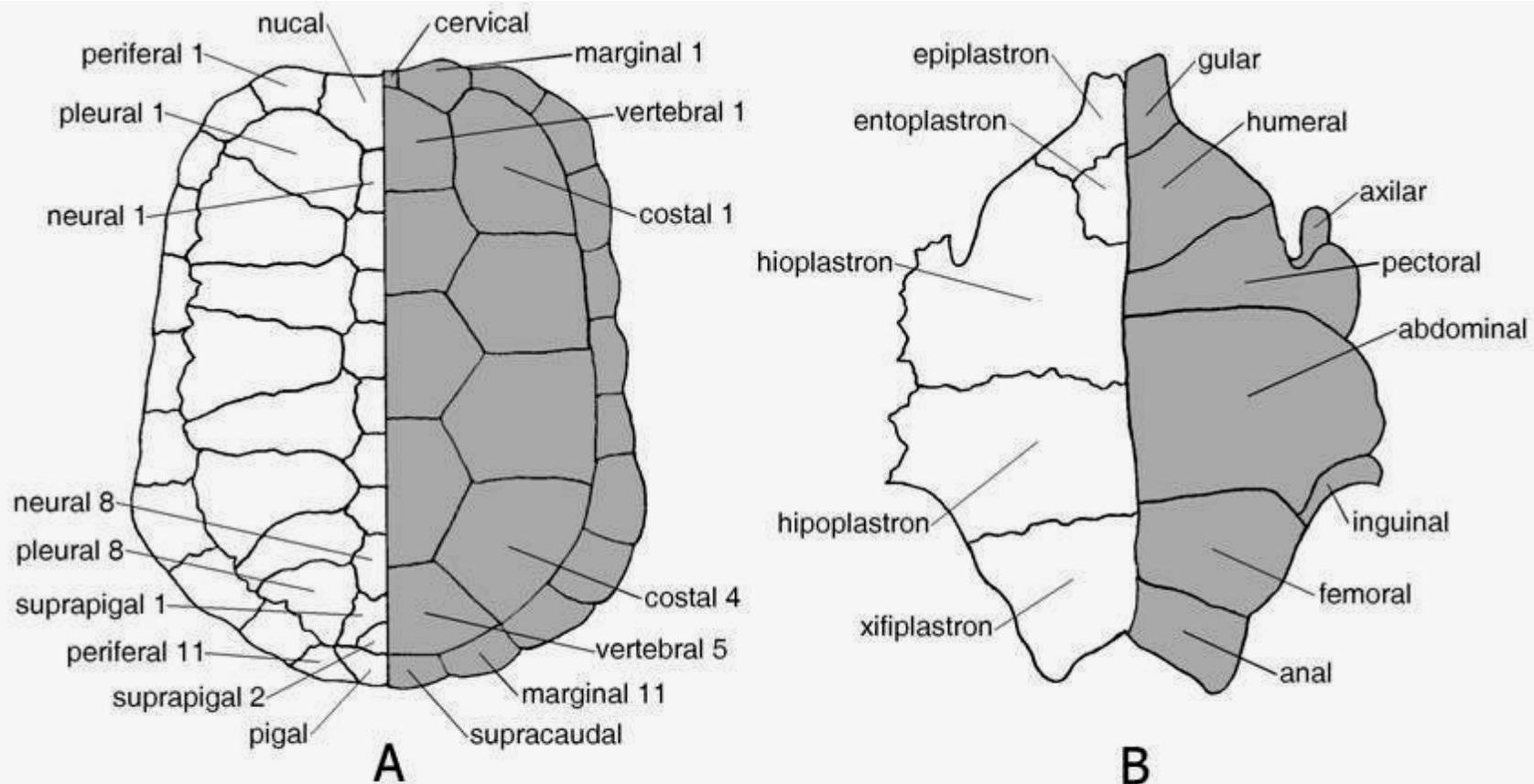
diferenciarlos claramente. También, la numeración romana de los elementos en serie, es sustituida por números arábigos, por ser breves y más fáciles de reconocer.

CUADRO—3. Nomenclatura para las placas y los escudos del caparazón y plastron (basado en los trabajos de Hay, 1908; Romer, 1956; Jiménez-Fuentes, 1981, 1985, 1989; Fitchard y Trebbau 1984; Ernst y Barbour, 1989; Huttlison, 1991).

Términos	Abreviaturas	Sinónimos	Términos	Abreviaturas	Sinónimos
ESCUDOS EPIDÉRMICOS			PLACAS ÓSEAS		
Caparazón					
Cervical	CV	Escudo nucal	Nucal	NU	Pro-nucal
Vertebrales	V	Precentral	Nemaks	N	
Costales	C	Centrales	Plenaks	PL	Costales
Marginaks	M	Laterales	Perifaks	PF	
Supracaudal	SC	Pleurales	Pigal	P	
Axilar	AX	Postcentral	Suprapigal	SP	
Inguinal	I	Marginales más posteriores			
Plastrón					
Gular	G		Epiplastron	E	
Humeral	H		Entoplastron	EN	
Pectoral	PT		Hio-plastron	HY	
Abdominal	AB		Hipo-plastron	HP	
Femoral	F		Xifoplastron	X	
Anal	A				

RECOPIACIÓN DE LOCALIDADES PARA EL ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN

Se obtuvo información de localidades con fósiles de Testudínidos a partir de los trabajos mostrados en los antecedentes y de los trabajos de los siguientes autores: Auffenberg, 1962, 1963, 1974; Bramble, 1982; Brattstrom, 1958, 1961; Holman, 1995; Jackson y Kaye., 1975; McCord, 2002; Milstead, 1956; Moodie y Van Devender, 1979; Van Devender *et al.*, 1976; Van Devender y Mead, 1978; Van Devender y Moodie, 1977. Estos datos fueron enlistados y con ellos se elaboraron mapas para mostrar gráficamente la ubicación de las localidades fosilíferas y en consecuencia las posibles áreas de distribución de los testudínidos en el pasado.



FIGURA— 5. Nomenclatura para los escudos y las placas del caparazón del género *Gopherus*. (A) Vista dorsal del caparazón, (B) vista ventral del plastrón. Los huesos corresponden a la parte clara de los dibujos y las escamas a la parte coloreada en gris. La nomenclatura está basada en los trabajos de Hay (1908), Romer (1956), Jiménez-Fuentes (1981, 1985 y 1989), Pritchard y Trebau (1984), Ernst y Barbour (1989) y Hutchison (1991).

CONSIDERACIONES OSTEOLÓGICAS PARA LAS DESCRIPCIONES

Generalidades — La coraza entre los testudínidos es una estructura de defensa en la cual el animal resguarda la cabeza, miembros y cola. Se encuentra formada por múltiples piezas óseas (huesos) que son cubiertas por un número menor de piezas epidérmicas (escamas). Cuenta con una abertura en la parte delantera y otra abertura en la parte trasera, además, se divide en una parte dorsal llamada caparazón (espaldar o carapacho) y otra ventral llamada plastrón (o peto), las cuales están unidas a los costados por los puentes esternales. Los elementos óseos son conocidos como placas y los elementos epidérmicos como escudos. Por su parte, las uniones entre placas se denominan como suturas y las marcas de las uniones entre escudos como surcos (Hay, 1908; Romer, 1956; Jiménez-Fuentes, 1981, 1985, 1989; Pritchard y Trebbau 1984; Ernst y Barbour, 1989).

Nombres de las placas, escudos, suturas y surcos — En la coraza los huesos y las escamas pueden ser únicos (p. ej. la placa nugal), pares (p. ej. los epiplastrones) o miembros de una serie (p. ej. los escudos vertebrales); estas características dentro del texto afectan el nombre de cada elemento, pues se debe indicar sí es una pieza del lado derecho o izquierdo en el caso de los elementos pares, o sí es la pieza número tal en el caso de una serie, en consecuencia hay nombres únicos (p. ej. nugal, cervical), nombres pares (p. ej. epiplastron izquierdo o derecho, gular izquierdo o derecho) y nombres en serie (p. ej. neural 1, neural 2...; vertebral 1, vertebral 2...).

Así como las placas y los escudos, las suturas y los surcos reciben un nombre, el cual está compuesto por el de dos placas o el nombre de dos escudos —aquellos involucrados en la formación de la sutura o el surco— que además está ligado a cualquiera de las situaciones arriba señaladas para cada uno de los huesos y escamas. Con base en esto, se tienen suturas y surcos que involucran un elemento único (p. ej. sutura nuco-neural, surco cervico-marginal), elementos en pares (p. ej. sutura interepiplastral, surco intergular) y elementos en serie (p. ej. sutura interpleural,

surco intervertebral). Asimismo, tal como las placas y escudos, los nombres pueden ser únicos (p. ej. sutura interepiplastral, surco intergular), pares (p. ej. sutura nuco-neural izquierda o derecha, surco cervico-marginal izquierdo o derecho) y en serie (p. ej. sutura interpleural 1, interpleural 2...; surco intervertebral 1, intervertebral 2...).

También se usan adjetivos ordinales (p. ej. primero, segundo, tercero) para referirse a las estructuras de una serie (p. ej. primera placa neural, primera sutura interneural), se usaran preferentemente para nombrar a las suturas y los surcos.

Para las figuras y ocasionalmente dentro del texto, los nombres se acortan utilizando las abreviaturas del Cuadro 3 y las de las palabras izquierdo y derecho (p. ej. placa neural: N; primera placa neural: N1; primera sutura interneural: N1-N2; primer vertebral izquierdo: V1i).

Superficie de los huesos de la coraza. — En la descripción de las placas se considerarán dos superficies o caras, una externa y otra interna. La primera es aquella que se muestra al exterior, la que fue cubierta por las escamas y la superficie interna es aquella que se encuentra dentro de la coraza. Ambas superficies reciben un nombre diferente para ofrecer una idea más precisa de la posición de cierto rasgo en la coraza o placa, de este modo, tenemos una superficie externa que se nombra superficie externa dorsal (superficie dorsal) o superficie externa ventral (superficie ventral) según si se la encuentra sobre o debajo de la coraza o placa, y una superficie interna, conocida simplemente como superficie interna visceral (superficie visceral) por estar dirigida hacia las entrañas del organismo.

La quilla y los bordes libres de las placas son considerados como los límites entre la superficie dorsal y la ventral, asimismo, los surcos que indican el alcance máximo de los escudos epidérmicos hacia el interior de la coraza (se denominan como surcos divisorios) como el límite entre la superficie interna visceral con cualquiera de las dos superficies externas.

Morfología de las placas periferales del puente esternal — Estas placas se disponen casi verticalmente y tienen un ligero pliegue sobre el cual se forma la quilla.

Las periferales 3 empiezan los puentes y las placas 7 los terminan; asimismo, estas tienen un aspecto diferente al de las placas intermedias. Las periferales 3 llevan la parte alta de los contrafuertes axilares y las placas 7 la parte alta de los contrafuertes inguinales.

Las placas intermedias de los puentes esternales son las periferales 4, 5 y 6. Las periferales 4 tienen suturas interperiferales paralelas que le dan a la placa un aspecto rectangular, luego sí se considera el aspecto de las placas 4 como patrón, las periferales 5 difieren porque las suturas interperiferales no son paralelas, pues se estrechan ligeramente a nivel de la quilla, también porque el extremo de la parte ventral forma un borde con dos suturas, una con el hioplastron y otra con el hipoplastron, que se unen haciendo una punta dirigida hacia abajo y dispuesta hacia la parte trasera de la placa.

Las suturas interperiferales de las periferales 6 se curvan hacia el frente, la sutura con el hipoplastron tiende a formar un borde redondeado y la porción postero-ventral se curva dirigiéndose hacia el interior de la coraza.

Distorsión de los surcos intermarginales — Los surcos intermarginales cuando cruzan el borde libre o la quilla se distorsionan dibujando un pequeño espolón en la superficie de la placa, este rasgo permite saber si una placa es del lado izquierdo o derecho, pues, de acuerdo a la región de la coraza, en las periferales de la abertura trasera el espolón está dirigido hacia el costado, en las del puente esternal hacia el frente y en las de la abertura anterior hacia la línea media.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase **REPTILIA** Linnaeus 1758
Orden **TESTUDINES** Batsch 1788
Familia **TESTUDINIDAE** Gray 1825
Género **GOPHERUS** Rafinesque 1832

GOPHERUS BERLANDIERI Agassiz 1857

Material referido. — Localidad "El Barrio" (HGO-47): UAHMP-1103, periferal 8 izquierda; UAHMP-1957, periferal 3 izquierda; UAHMP-1962, húmero izquierdo; UAHMP-1967, periferal 8 izquierda; UAHMP-1968, xifiplastron izquierdo; UAHMP-1969, xifiplastron derecho; UAHMP-1970, periferal 1 izquierdo; UAHMP-1972, pleural 1 izquierda; UAHMP-1973, periferal 5 derecha; UAHMP-1974, periferal 7 derecha; UAHMP-1980, fragmentos de la parte anterior derecha de la coraza; UAHMP-1981, fragmentos de coraza; UAHMP-1982, periferal 10 derecha; UAHMP-1983, hipoplastron derecho; UAHMP-1990, periferal 3 izquierda; UAHMP-1994, hioplastron izquierdo; UAHMP-2000, xifiplastron izquierdo; UAHMP-2701, periferales 9 y 10 derechas. Localidad "Chicavasco" (HGO-8): UAHMP-1960, hipoplastron izquierdo; UAHMP-1979, fragmentos de coraza; UAHMP-1985, fragmento anterior izquierdo de caparazón; UAHMP-1993, periferal 5 derecha; UAHMP-1997, periferal 9 derecha; UAHMP-1998, fragmento posterior izquierdo de plastrón. Localidad "El Frontón" (HGO-15): UAHMP-1954, xifiplastron derecho. Localidad "Barranca del Berrendo" (HGO-28): UAHMP-923, epiplastron izquierdo; UAHMP-947, pleural 4 derecha; UAHMP-1978, periferal 7 derecha. Localidad "Barranca San Agustín" (HGO-29): UAHMP-1977, periferal 1 derecha.

Alcance geocronológico. — Pleistoceno temprano (Irvingtoniano) a Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Diagnosis. — Género *Gopherus*: escudo cervical tan ancho como largo; escudo gular más largo que ancho; escudo pectoral ancho y trapezoidal; escudo inguinal chico, dividido y en breve contacto con el escudo femoral; placas con una superficie de aspecto liso (sin estrías de crecimiento prominentes) y delgadas; placas pleurales que tienden a ser triangulares; presencia del surco ectepicondilar en el húmero. Especie *Gopherus berlandieri*: cara visceral del nucal sin suturas que indiquen articulación con un apoyo de las vértebras dorsales; talla chica (hasta y menor a 208 mm en los ejemplares más completos); escudo pigal que tiende a ser triangular; conformación de la coraza donde se estrecha la abertura posterior y se acerca la pigal al lóbulo del plastrón (Hibbard, 1944; Williams, 1950; Oelrich, 1957; Auffenberg, 1962, 1963, 1974, 1976; Jackson y Kaye, 1975; Moodie y Van Devender, 1979; Bramble, 1982; Ernst y Barbour, 1989; Germano, 1993; Crumly, 1994; Meylan y Sterrer, 2000).

Género *HESPEROTESTUDO* Rafinesque 1832

HESPEROTESTUDO (CAUDOCHELYS) SP. Auffenberg 1963

Material referido. — "Barranca Jagüey Viejo" (HGO-42): UAHMP-910, coracoides izquierdo.

Alcance geocronológico. — Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Diagnosis. — Coracoides con la parte medial expandida a manera de abanico y con un tamaño que sugiere una talla gigante (982.3 mm; Williams, 1950; Hibbard, 1955; Romer, 1956; Auffenberg, 1963,1974; Jackson y Kaye, 1975; Meylan y Sterrer, 2000)

DESCRIPCIONES DE LOS EJEMPLARES UAHMP

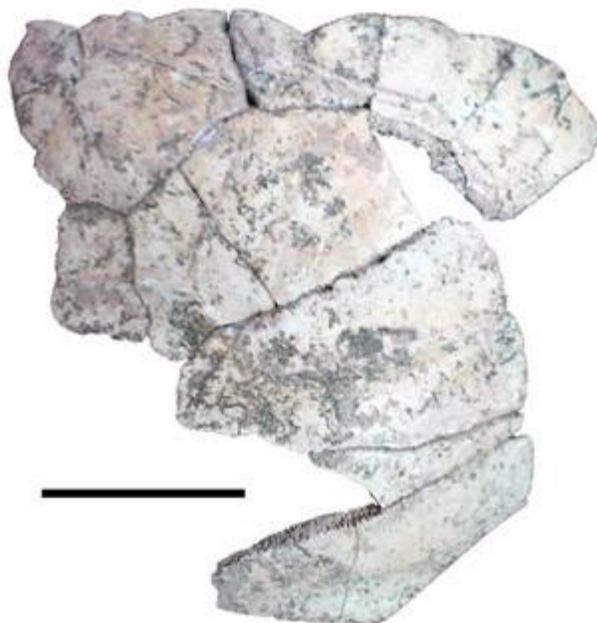
DESCRIPCIÓN DEL EJEMPLAR UAHMP-1980

CAPARAZÓN

Placa nucal. — La placa tiene una longitud a la altura de la línea media de 29 mm y un ancho mayor de 39.3mm), y el tercero, la medida de la sutura nuco-neural (1.5 mm). La cara dorsal de la placa nucal es lisa, y en ella se aprecian los surcos que delimitan todo el escudo cervical y parcialmente los escudos marginales, 1 izquierdo y 1 derecho, y el vertebral 1 (Figuras 6 y 7). Sobre la línea media hay una impresión dejada por el escudo vertebral 1 juvenil, consistente en una ligera prominencia alargada y en sentido longitudinal con dos leves depresiones a los lados.

Por debajo de la placa hay una cara ventral anterior y otra visceral posterior, se distinguen por un surco divisorio sobre un reborde romo que engruesa la placa en la parte delantera. El grosor no es uniforme, pues aumenta hacia los extremos, así tenemos 6.2 mm en la parte media y 7.8 mm a nivel de la sutura nuco-periferal. Posterior al reborde el resto de la superficie de la placa es lisa, cóncava y no presenta algún rasgo relevante.

Placa neural. — Es una placa alargada que



FIGURA— 6. *Capibera berlandieri*, UAHMP-1980 (HGO-47). Fragmento anterior derecho del caparazón en vista dorsal. Línea de escala = 30 mm.

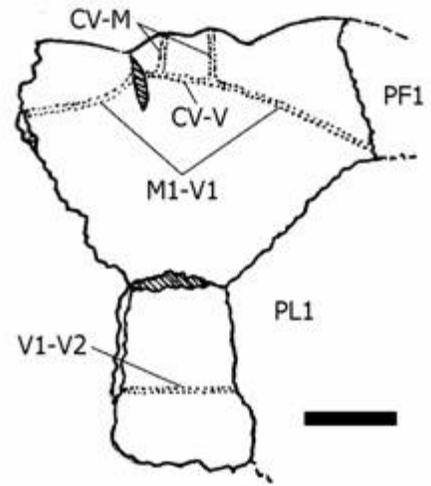
se curva muy ligeramente como una teja y cuyas dimensiones son de 18.4 mm de longitud sobre línea media, 9.5 mm en la sutura nuco-neural y 14.6 mm en la sutura interneural (N1-N2). La

superficie de la cara dorsal es lisa y tiene un surco intervertebral, que cruza de forma transversal la placa (Figuras 6 y 7). Por la cara visceral, sobre la línea media, quedan los restos de la primera y segunda vértebras dorsales, de las cuales se aprecian las espinas neurales, placas fusionadas en ángulo recto a la placa neural. La segunda vértebra dorsal, además tiene una pequeña porción de la cúspide y los pedicelos del arco neural.

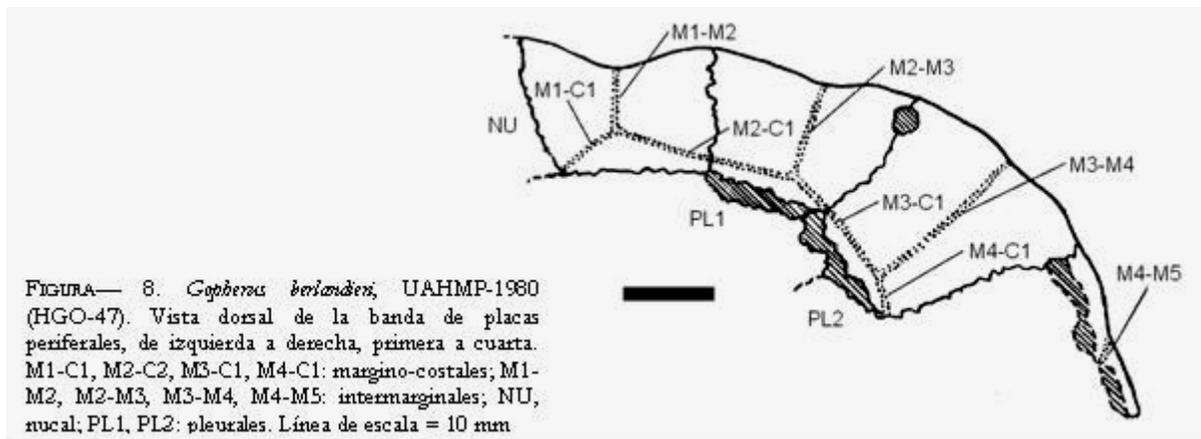
Placas periferales de la abertura anterior. — Son placas cortas cuyos límites se forman, en cada una, por un borde libre al frente, dos suturas a los lados y una sutura atrás (Figuras 6 y 8). El borde libre de cada placa está escotado, siendo el escote en la PF1 pronunciado y en la PF2 ligero.

La sutura nuco-periferal mide 15.2 mm, la primera interperiferal 14.6 mm, la segunda interperiferal 20.0 mm, la primera perifero-pleural 15.7 mm y la segunda perifero-pleural 13.1 mm.

En la cara dorsal los surcos de los escudos forman horquillas y el surco intermarginal de cada una de ellas coincide con el escote del borde libre y llega hasta la parte ventral de las placas.



Figura— 7. *Gopherea berlandieri*, UAHMP-1980 (HGO-47). Esquema que muestra la vista dorsal de las placas nucal (arriba) y neural (abajo). CV-M, cervico-marginal; CV-V, cervico-vertebral; M1-V1, primer margino-vertebral; PF1, periferal primera; PL1, pleural primera; V1-V2 primer intervertebral. Línea de escala = 10.0 mm.



FIGURA— 8. *Gopherea berlandieri*, UAHMP-1980 (HGO-47). Vista dorsal de la banda de placas periferales, de izquierda a derecha, primera a cuarta. M1-C1, M2-C2, M3-C1, M4-C1: margino-costales; M1-M2, M2-M3, M3-M4, M4-M5: intermarginales; NU, nucal; PL1, PL2: pleurales. Línea de escala = 10 mm

Así como en el nucal, por debajo y al frente de las dos placas hay un engrosamiento, el reborde, que tiene un grosor de 8.3 mm a nivel de la primera sutura interperiferal y 8.8 mm a nivel de la segunda interperiferal, así mismo el reborde, con su cima ubicada en la parte posterior de las placas, forma una pendiente anterior larga y otra posterior corta. La pendiente posterior lleva, en el mismo sentido que el reborde, el surco divisorio de las superficies ventral y visceral.

En la pendiente posterior de la PF2 se observa un hueco alargado, e inclinado hacia la esquina proximal en el se encuentra encajado un fragmento de la proyección con del contrafuerte axilar.

Placas periferales del puente esternal. — De esta región se tienen las periferales 3 y 4, la placa 3 está completa y en su parte ventral hay dos porciones: una delantera que se curva hacia la cara visceral para formar el contrafuerte y otra trasera que forma una pared recta dirigida hacia abajo. La periferal 4 es un fragmento de la parte inferior que incluye a la quilla y un ribete arriba de ella.

Las dimensiones de estas placas son: 14.8 mm en la sutura pleuro-periferal, 30.5 mm en la tercera sutura interperiferal (PF3-PF4), 22.8 mm a nivel de la quilla en la tercera periferal y 12.9 mm en el segmento lateral de la cuarta sutura interperiferal (PF4-PF3) y 20.0 mm a nivel de la quilla en la periferal 4.

En la cara dorsal de la periferal 3, en la parte donde se delinea parcialmente al tercer escudo marginal, se aprecian unos ligeros surcos de crecimiento.

El contrafuerte en la periferal 3 es afilado, su parte delantera se integra al reborde de las placas nucal y periferales 1 y 2, y su parte trasera forma un rincón con el resto de la placa. El contrafuerte representa la parte más gruesa del periferal 3, puesto que atrás de él, la parte dorsal y ventral de la placa forman dos paredes delgadas.

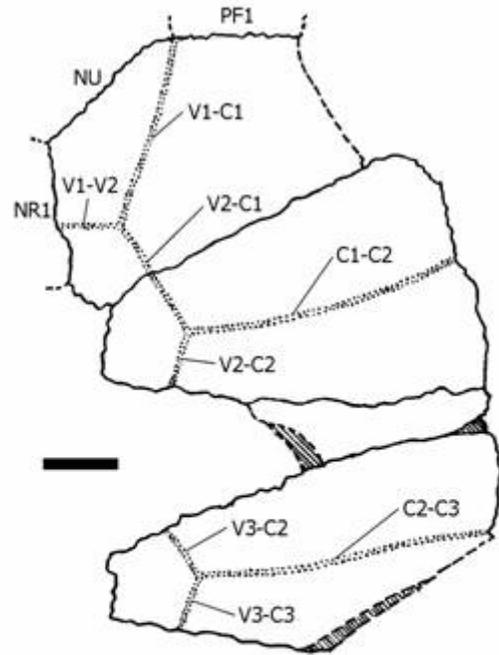
Placas pleurales. — Las pleurales son placas amplias, convexas y de un ancho mayor al largo (Figuras 6 y 9). La pleural 1 es de forma irregular, pero carece de una porción distal; la pleural 2 y 4 parecen triángulos altos con la punta truncada.

El largo y ancho mayores de la pleural 1 son 36.2 y 41.2 mm. Las pleurales 2 y 4 tienen un ancho a mitad de placa, cada una de 51.1 mm y 53.3 mm, un largo proximal de 10 mm y de 7 mm, y un largo distal de 31.3 mm sólo la PL2. La pleural 3 tiene un largo mayor en el borde proximal de 10.2mm, un largo distal de 5.6 mm, una sutura interpleural anterior (PL2-PL3) de 36.5 mm y una sutura interpleural posterior (PL3-PL4) de 26 mm.

La cara dorsal de las placas permite apreciar algunos surcos de crecimiento, muy tenues, concéntricos a las impresiones dejadas por los escudos costales juveniles primero y segundo,

pequeñas depresiones en lo que sería aproximadamente el centro de los escudos. La cara dorsal de estas placas muestra parcialmente a los tres primeros escudos vertebrales y los tres primeros costales.

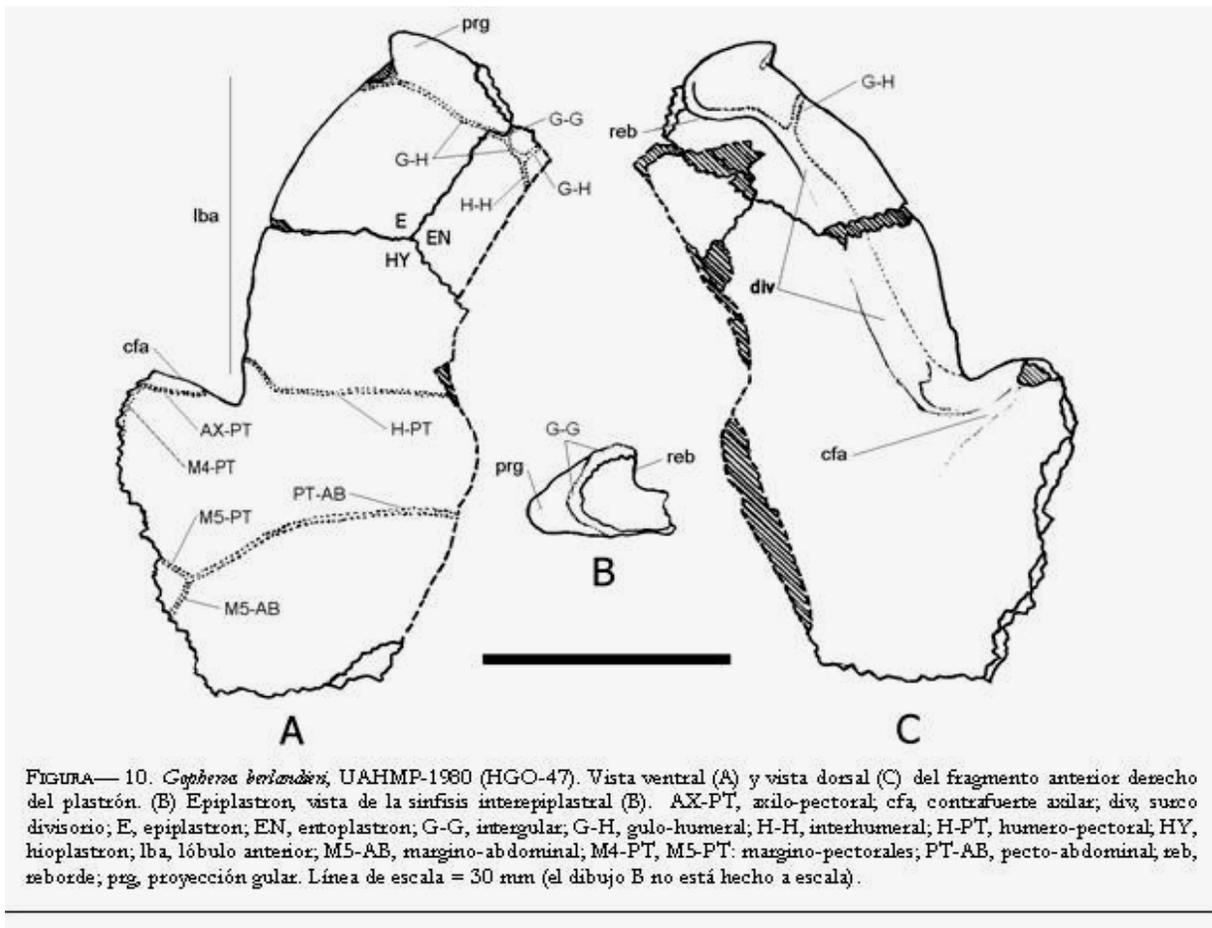
La cara visceral de las pleurales 1 y 2 deja ver dos salientes en la parte proximal, las cuales representan las porciones proximales de la segunda (en la PL1) y tercera (en la PL2) costillas dorsales. La saliente de la pleural 1 es prominente, mientras que la de la pleural 2 es un vestigio diminuto.



FIGURA— 9. *Copepodus berlandieri*, UAHMP-1980 (HGO-47). Vista dorsal de las placas pleurales, de arriba hacia abajo, primera a cuarta. C1-C2, C2-C3: intercostales; NU, nugal; NR1, neural primera; V1-C1, V2-C1, V2-C2, V3-C2, V3-C3: vertebro-costales. Línea de escala = 10 mm.

PLASTRÓN

Epiplastron. — La placa está completa, tiene un borde curvo a los lados, mientras en el frente se forma una proyección cónica, como un pequeño colmillo cuya punta se sesga al costado, y que sobresale abruptamente del contorno curvo del borde lateral (figura 10). La ubicación de la sutura (sífnisis) interepiplastral (Figura 10B) y la disposición oblicua de la proyección del epiplastron indican que la proyección gular tenía un escote grande sobre la línea media y al frente.



Sobre la placa se forma un reborde al frente y a los lados, a él se le integra la proyección cónica y lleva sobre sí un surco que indica el alcance máximo de los escudos epidérmicos al interior de la coraza, cabe señalar que el surco se ensancha progresivamente al dirigirse hacia la parte trasera de la placa, a la vez que disminuye el grosor del reborde (Figura 10C). El frente del

reborde forma una pendiente y su parte trasera termina, abruptamente, formando una pared cóncava que da paso a una superficie mucho menos gruesa y llana (figura, 10B).

La placa tiene las siguientes medidas: longitud mayor 22 mm, longitud sobre la línea media 15.8 mm, longitud de la proyección del epiplastron a nivel de la unión con el contorno del lóbulo del plastrón 3.8 mm, ancho mayor 31.7mm, longitud del reborde visceral 12.3 mm y grosor del reborde visceral sobre la línea media 12 mm.

La cara ventral es plana y en la parte anterior tiene un surco gulo-humeral que forma un ángulo agudo con la sutura interepiplastral.

Hioplastron. — Estas placas se caracterizan por el escote de la axila en el costado y por un vértice obtuso formado con la sutura epi-hioplastral y ento-hioplastral. La placa en el UAHMP-1980 es más de la mitad lateral de la placa (Figuras 10A y 10C). Las medidas son: largo mayor 57.3 mm, largo a partir de la axila 39 mm, sutura con la banda periferal 43.4 mm, sutura epi-hioplastral 19.4 mm, sutura ento-hioplastral 12.0 mm, ancho a nivel de la axila 30.0 mm y sutura hio-hipoplastral 25 mm.

Sobre la placa la superficie visceral es lisa y prácticamente carece de reborde, en vez de este, se aprecia una depresión a todo lo largo del borde libre (surco divisorio), la cual se ensancha y vuelve más profunda hasta rematar en la base de la parte baja del contrafuerte del epiplastron (Figura 10A). El contrafuerte es como un pilar que por el frente se observa ancho y por el costado —viéndolo desde dentro de la coraza— delgado arriba y grueso debajo, éste se adosa a la parte lateral de la placa formando una esquina.

En la superficie externa ventral se delinean parcialmente los escudos humeral, axilar, pectoral, quinto marginal y abdominal.

La distancia entre los surcos que limitan al frente y atrás al escudo pectoral se estrecha medialmente, sin que sean paralelos, como los lados inclinados de un trapecio.

Entoplastron. — Es un fragmento de la parte anterior derecha, semejante a un paralelogramo (Figura 10A) con una sutura epi-entoplastral de 14.0 mm y otra ento-hioplastral de 1.4 mm. La superficie de la cara visceral es irregular y tiene una leve prominencia alargada que es perpendicular a la sutura epi-entoplastral. La cara ventral en la parte anterior alcanza a mostrar unos segmentos de los surcos intergular, gulo-humerales izquierdo y derecho e interhumeral.

DESCRIPCIÓN DEL EJEMPLAR UAHMP-1979

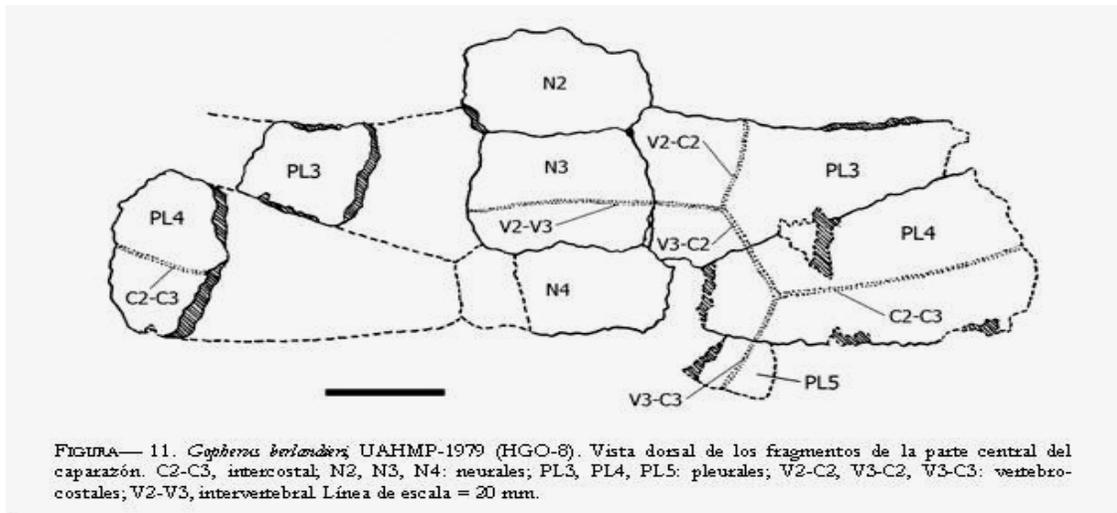
CAPARAZÓN

Placas neurales. — Son placas curvadas ligeramente y como la del neural 1 del UAHMP-1980. Este ejemplar cuenta con los neurales 2, 3, 4, y 8. Todas en conjunto hacen una serie de placas diferenciadas en forma (Figura 11), siendo la N2 octagonal, la N3 cuadrangular, la N4 (por simetría) octagonal y la N8 cuadrangular. Las neurales 2, 3 y 4 son más anchas que largas mientras que la placa 8 es más larga que ancha.

Tienen un largo sobre la línea media de 21.0 mm, 21.2 mm, 19.8 mm, y 21.5 mm, y un ancho mayor de 31.0 mm, 31.5 mm, 25.9 mm y 15.4 mm, respectivamente.

Las neurales 3 y 8 tienen un surco intermarginal que cruza transversalmente la cara dorsal de cada una de ellas; la neural 2 y la 4 muestran sobre la línea media una pequeña prominencia alargada y dos leves depresiones a los lados, las marcas dejadas por los escudos vertebrales juveniles segundo y tercero, respectivamente (Figura 11).

Como resultado del desprendimiento de las vértebras dorsales, la cara visceral de las cuatro placas está excavada sobre la línea media, en la N2, N3 y N4 la excavación es alargada, mientras en la N8 es ovalada y se ubica sólo en la parte anterior.



Placas pleurales. — Este ejemplar cuenta con los pares 3, 4 y 8 y las placas 5 y 6 del lado derecho. De ellas las que se encuentran completas son las placas 3, 4 y 8 del lado derecho, asimismo, permiten apreciar como en su disposición se alternan extremos largos con extremos cortos.

La pleural 3 derecha tiene un largo en el borde proximal de 30 mm, un largo en el borde distal de 12.4 mm y un ancho a mitad de placa de 61.1 mm. La placa PL4 derecha tiene 13.0 mm de largo en el borde proximal y 38.7 mm de largo mayor en la parte distal. El resto de las placas tienen un largo y ancho mayores de: 36.2 mm y 35.4 mm la pleural 4 izquierda; 12.5 mm y 14.5 mm la pleural 5; 35.0 mm y 40.5 mm la pleural 6, y 52.2 mm y 37.0 mm la pleural 8 derecha.

La cara visceral del par 8 destaca por sus rasgos relacionados a la articulación de la cintura pélvica, pues en la parte proximal de cada placa hay un hueco de paredes rugosas formado por el desprendimiento del apoyo óseo donde se articulaba el íleon, y atrás de dicho hueco la placa adquiere una forma cóncava y las paredes presentan múltiples estrías.

Placas periferales del puente esternal. — En este caso se tienen las periferales 3 y 6 más los pares 5 y 7. De estas placas la periferal 5 y la 6 izquierdas están incompletas. La periferal 3 y la 6 y el par 5 coinciden con las características de sus homólogos en el ejemplar UAHMP-1980.

La periferal 3 mide 20.8 mm en la tercera sutura interperiferal y 28.8 mm a nivel del la quilla. La placa 5 derecha tiene 19.7 mm en la sutura pleuro-periferal, 26.2 mm en la sutura perifero-plastral, 55.4 mm en la cuarta sutura interperiferal (39.6 mm segmento dorsal, 17.4 mm segmento lateral) y 54.1 mm en la quinta sutura interperiferal (38.3 mm segmento dorsal, 15.8 mm segmento lateral). La periferal 6 mide 26.6 mm a nivel de quilla, 22.5 mm y 24.5 mm en la quinta y sexta suturas interperiferales, respectivamente. La periferal 7 derecha mide 19.0 mm en la sutura perifero-pleural, 26.2 mm a nivel de quilla y 43.0 mm en las sexta (parte dorsal) y septima suturas interperiferales.

Las placas 7 terminan los puentes esternales y forman los contrafuertes inguinales, su cara dorsal tiene los surcos dispuestos como en el periferal 3 del UAHMP-1980. Son robustas en comparación con las periferales 3, su parte inferior se curva hacia el interior de la coraza y no tienen una pared recta y delgada. En la parte visceral tienen una superficie alargada y ligeramente cóncava y la placa derecha deja ver parte de la proyección del contrafuerte, aquella que forma el filo.

Placas periferales de la abertura posterior. — El aspecto de todas las placas de los pares 8, 9 y 10 es muy semejante y sólo la placa 10 destaca por tener cuatro suturas en vez de tres. Los surcos de la cara dorsal se intersectan como en el periferal 3 del UAHMP-1980. El borde libre de las placas está afilado y forma una orilla de segmentos largos, más o menos rectos, separados por pequeñas puntas donde coinciden los surcos intermarginales (Figura 12).

Las placas del lado izquierdo tienen las siguientes dimensiones: la PF8 y PF9 25.0 y 26.5mm en la sutura perifero-pleural, 22.6 y 24.2 mm en el borde libre, 31.3 mm la octava sutura interperiferal y 30.1 mm en la novena sutura interperiferal; la PF10 22.1 mm en la sutura perifero-pleural, 13.6 mm en la sutura perifero-suprapigal, 25.5 mm en el borde libre y 26.0 mm en la décima sutura interperiferal.



FIGURA— 12. *Gophersa berlandieri*, UAHMP-1979. Fragmento de la parte posterior del caparazón, vista caudal. Línea de escala = 25 mm.

La cara visceral de todo este conjunto de placas muestra un engrosamiento que va formando un reborde a lo largo de la orilla de la coraza, empieza con un grosor de 11.0 mm en la periferal 8 y termina con 9.0 mm en la periferal 10, además, así como cambia de grosor, el reborde desplaza su posición de una placa a otra, pues en la PF8 está cerca de la sutura perifero-pleural y en la PF10, a la mitad de la placa. También se aprecian los surcos del límite interno de los escudos marginales, se ubican aproximadamente en la mitad de las placas periferales y coinciden con la cima del reborde a partir de la periferal 9.

La forma de las periferales 11 es diferente a la de todas las periferales hasta aquí descritas, pues son triangulares (Figura 12). Considerando sólo la placa izquierda que mide 31.9 mm en la sutura perifero-pigal y 34.6 mm en el borde libre. En la parte donde se encuentra la cara visceral y la ventral se continúa el reborde que lleva los surcos divisorios, los cuales forman una horquilla junto con el margino-supracaudal cerca del vertice formado por la sutura interperiferal y perifero-pigal.

Pigal y suprapigal. — La placa pigal tiene aspecto trapezoidal (figura 14) con un lado mayor, sutura suprapigo-pigal, de 51 mm y un lado menor, borde libre de 18.3 mm. La sutura suprapigo-pigal, vista por fuera, tiene un escote circular justo a la mitad, mientras en la parte de la cara visceral todo el lado mayor forma un escote obtuso (como los que se han considerado durante

todo el trabajo de forma "V"). El borde libre de la placa está afilado, como en las periferales, y en la parte de la cara visceral hay un pequeño reborde que es recorrido por el surco divisorio del escudo supracaudal.

La suprapigal está representada por poco más de la mitad izquierda (Figura 12), tiene un largo mayor de 24.3 mm y un ancho mayor de 37.4 mm. Aunque incompleta, por simetría, la placa debió abarcar toda la longitud de la sutura suprapigo-pigal y hacer contacto a cada lado con las periferales 10. La cara dorsal deja ver un surco vertebro-supracaudal, ligeramente curvado hacia el frente.

PLASTRÓN

Hipoplastrones. — Son placas más o menos horizontales con el extremo lateral doblado hacia arriba para formar el puente esternal, se acortan en la línea media y en la parte del puente esternal, y a diferencia de los hioplastrones muy poco de estas placas sobresale para conformar el lóbulo trasero del plastrón, además, la ingle se forma por una curva suave que para nada es un escote como el de la axila en el hioplastron. La base del contrafuerte no se integra hacia el centro de las placas como el contrafuerte de la axila, más bien se curva hacia atrás integrándose al borde libre de la placa, formando una pared o un reborde muy elevado —que da la impresión de un borde muy grueso en la placa si es vista de lado— cuya cima porta el surco divisorio entre la superficie visceral y la externa.

En las dos placas del UAHMP-1979 falta la porción delantera del puente, en la placa izquierda un segmento postero-medial, en la derecha fragmentos de la base del contrafuerte y en las dos placas fragmentos diminutos en diferentes partes. Considerando la placa derecha las medidas son: 40.7 mm de largo sobre la línea media (sutura interhipoplastral), 58.3 mm de largo mayor, 79.0 mm de ancho a nivel del contrafuerte, 61.0 mm en la sutura hio-hipoplastral y 50.3 mm la sutura hio-xifoplastral.

En el lado posterior del contrafuerte inguinal, los surcos de esta superficie forman el escudo inguinal, el cual se observa dividido. La cara ventral exhibe el surco abdomino-femoral, este se encuentra cerca de la sutura hipo-xifiplastral y es más o menos perpendicular a la sutura interhipoplastral hasta el doblez de la placa que marca el puente esternal, pues a partir de este punto se curva hacia atrás dirigiéndose a la curva de la ingle para unirse a los surcos de los escudos inguinales.

Xifiplastrones.— Son placas completas que tienen cuatro esquinas, con los bordes anterior (sutura hipo-xifiplastral) y posterior (borde libre) sesgados de adelante hacia atrás, también son placas anchas por delante y estrechas por atrás, y gruesas en la parte lateral y en la mitad posterior. Ambas placas constituyen la mayor parte del lóbulo posterior del plastrón y debido al sesgo de sus bordes posteriores forman el escote del lóbulo anal (Figura 13).



FIGURA— 13. *Gophera berlandieri*, UAHMP-1979. Fragmento de la parte posterior del plastrón. Vista dorsal. Línea de escala = 25 mm.

Tomando en cuenta a la placa derecha, ésta mide 62.0 mm de largo mayor, 51.8 mm de largo en la línea media (sutura interxifiplastral), 53.4 mm la sutura hipo-xifiplastral y 28.0 mm de ancho hasta la punta trasera.

Desde la cara visceral, el "borde grueso" y el reborde del hipoplastron se continúan hasta la mitad del xifiplastron, a partir de este punto el grosor de la placa se reduce súbitamente hasta formar un borde afilado. El reborde del hipoplastron y el de esta placa llevan sobre su cima el surco divisorio hasta el comienzo de la parte posterior, donde el surco se desvía hacia el vértice de la escotadura del lóbulo anal.

La cara ventral es lisa en la parte anterior y con muchas pequeñas rugosidades en la parte posterior, además tiene el surco femoro-anal, el cual es perpendicular a la sutura interxifiplastral hasta contactar el borde libre lateral. En esta misma cara, el conjunto de hipoplastrones y xifiplastrones, dejan ver una superficie cóncava que empieza desde las suturas hio-hipoplastrales y termina poco antes del vértice de la escotadura anal.

DESCRIPCIÓN DEL EJEMPLAR UAHMP-1981

El UAHMP-1981 es un ejemplar muy deteriorado y se encuentra constituido por muchos fragmentos, de los cuales hay varios de los que se ha podido determinar su correspondencia con huesos de la coraza.

CAPARAZÓN

Periferales de la apertura anterior. — Fragmentos de las periferales 2 y 3 izquierdas. La placa 2 permite apreciar un borde libre afilado con una ligera punta en el extremo de un surco intermarginal muy desgastado; tiene un largo mayor de 37.6 mm, un ancho mayor de 20.5 mm y

un grosor a nivel del reborde de 14.2 mm. La PF3 está muy desgastada, tiene 32 mm de largo mayor y 17.8 mm de ancho mayor.

Periferales del puente esternal. — Un fragmento diminuto de la periferal 4 y dos fragmentos de las periferales 5 y 6 del lado derecho. Estas están deformadas de manera que el pliegue característico que forma a la quilla casi forma una superficie visceral plana. El largo y ancho mayor de cada una de estas placas es de 18.9 mm y 13.0 mm la PF4, 33.4 mm y 27.0 mm la PF5 y 33.0 mm y 27.4 mm la PF6.

Periferales de la apertura posterior. — De esta parte queda un fragmento sin puntas de la periferal 11 izquierda, el cual tiene por largo y ancho mayores 29.0 mm y 22.1 mm, respectivamente.

PLASTRÓN

Epiplastron derecho. — Es un fragmento delgado con el aspecto de un segmento de corona circular, cuya parte posterior es plana. A lo largo del borde externo se observan porciones de la placa que están dirigidos hacia arriba y que pueden representar vestigios del reborde. Tiene 23.7 mm de largo mayor, 14.8 mm en la sutura interepiplastral y 11.2 mm en la sutura epi-hioplastral.

Entoplastron. — Es un fragmento antero-lateral con una sutura epi-entoplastral de 24.5 mm y una sutura ento-hioplastral de 19.0 mm.

Hioplastron derecho. — Es una placa casi completa, en la superficie ventral no se aprecian los surcos de los escudos y la placa carece del pliegue en la parte del puente, pues prácticamente está plana debido a que se deformó durante su fosilización. Tiene un largo mayor de 86.4 mm, 49.2 mm en la sutura interhioplastral, 50.7 mm de largo a nivel de la axila y 82.5 mm en la sutura hio-hipoplastral.

Hipoplastron derecho. — Esta placa se forma por dos fragmentos, uno de la parte anterior y otro de la parte postero-lateral. El fragmento anterior tiene un largo mayor de 32.2 mm; el postero-lateral tiene un largo mayor de 33.0 mm y un ancho mayor de 29.0 mm.

Xifiplastrones. — De estas placas se tiene completa la derecha y un fragmento postero-medial de la izquierda. La forma, grosores y distribución de los grosores en las dos placas son parecidos a los que se observan en el ejemplar UAHMP-1979. La placa derecha mide 50.0 mm de largo mayor, 38.5 mm en la sutura interxifiplastral, 56.1 en la sutura hipo-xifiplastral y 23.3 mm de ancho a nivel de la punta que forma el escote del lóbulo trasero.

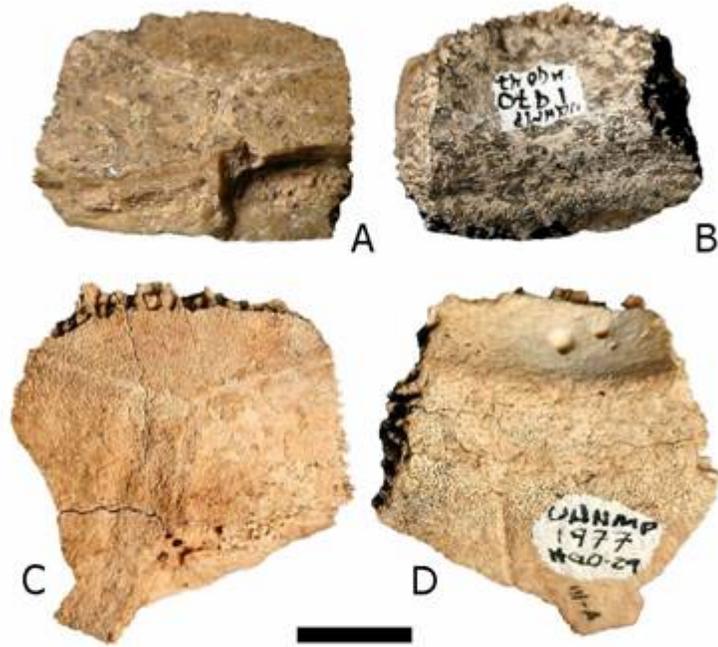
DESCRIPCIÓN DE VARIOS FRAGMENTOS DE LA CORAZA

CAPARAZÓN

Periferales de la apertura anterior. — UAHMP-1970, HGO-47. Fragmento posterior de la periferal 1 izquierda (Figuras 14A y 14B) de 13.0 mm en la sutura nuco-periferal, 15.0 mm en la primera sutura interperiferal y 22.2 mm en la sutura perifero-pleural.

UAHMP-1977, HGO-29. Periferal 1 derecha, fragmento de la parte posterior y un pequeño fragmento intermedio de la parte anterior (figura 14C y 14D), cuyas dimensiones son: 16.0 mm en la sutura nuco-periferal, 19.3 mm en la primera interperiferal, 30.6 mm de largo mayor, 23.8 mm en la sutura perifero-pleural y 36.2 mm de ancho mayor.

UAHMP-1985, HGO-8. Fragmento anterior izquierdo de caparazón que incluye parte de las periferales 1 y 2 y la parte anterior de la pleural 1 (Figura 15). Miden 29.3 mm en la primera interperiferal, 32.0 mm en la segunda interperiferal, 58.0 mm de largo mayor, 25.5 mm en la primera perifero-pleural, 21.2 mm en la segunda perifero-pleural y 67.8 mm de ancho mayor.



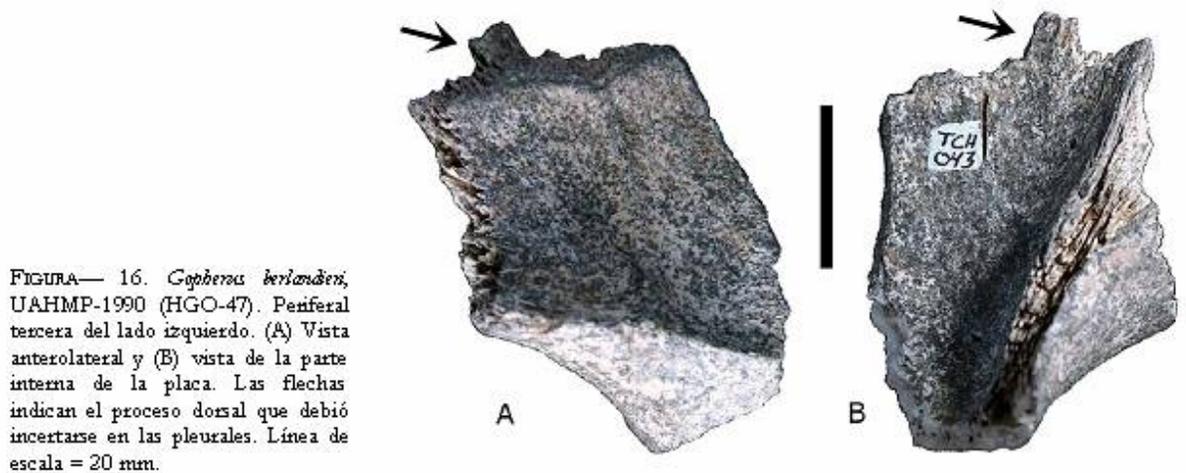
FIGURA— 14. *Gopherus berlandieri*. Periferal primera izquierda, UAHMP-1970 (HGO-47; A, B) y primera derecha, UAHMP-1977 (HGO-29; C, D), cada ejemplar en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 10mm.



FIGURA— 15. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-1985 (HGO-8). Fragmento anterior izquierdo de caparazón, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 20 mm.

Periferales del puente esternal. — UAHMP-1957, HGO-47. Periferal 3 izquierda, es el fragmento de la parte baja de la placa, donde inicia el contrafuerte axilar, el cual mide 31.7 mm de largo mayor y 17.8 mm en la sutura interperiferal (PF2-PF3).

UAHMP- 1990, HGO-47. Periferal 3 izquierda con un proceso en la sutura perifero-pleural (Figura 16). Mide 33.5 mm en la segunda interperiferal, 26.2mm en la tercera interperiferal, 30.0 mm en la sutura perifero-pleural y 26.0 mm a nivel de quilla.



UAHMP-1973, HGO-47. Periferal 5 derecha, un fragmento de la parte inferior que incluye a la quilla (Figuras 17A y 17B). Mide a nivel de la quilla 27.2 mm, en la sutura perifero-hioplstral 23.0 mm, en la sutura perifero-hipoplstral 16.0 mm, en la cuarta sutura interperiferal y 25.6 mm en la quinta interperiferal.

UAHMP-1993, HGO-8. Se trata de un fragmento de la periferal 5 derecha (Figuras 17C y 17D), con las siguientes dimensiones: sutura perifero-pleural, 26.0 mm; cuarta sutura interperiferal, 46.5 mm, y quinta sutura interperiferal, 34.5 mm.

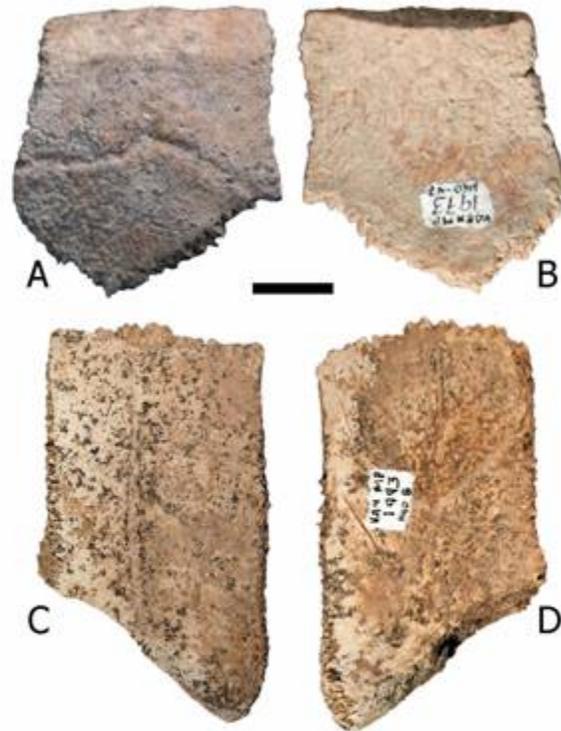
UAHMP-1974, HGO-47. Periferal 7 derecha menos un fragmento delantero. Mide en la sutura perifero-pleural 17.6 mm, a nivel de la quilla 19.2 mm, en la sexta sutura interperiferal 36.2 mm y en la séptima interperiferal 51.8 mm.

UAHMP-1978, HGO-28. Periferal 7 derecha (Figura 18) con un proceso dorsal y bastante gruesa (15.8 mm) a nivel de la séptima sutura interperiferal. Las dimensiones de la placa son: 18.8 mm en la sutura perifero-pleural, 29.8 mm en el borde libre-quilla, 40.5 mm en la sexta interperiferal y 37.3 mm en la séptima interperiferal.

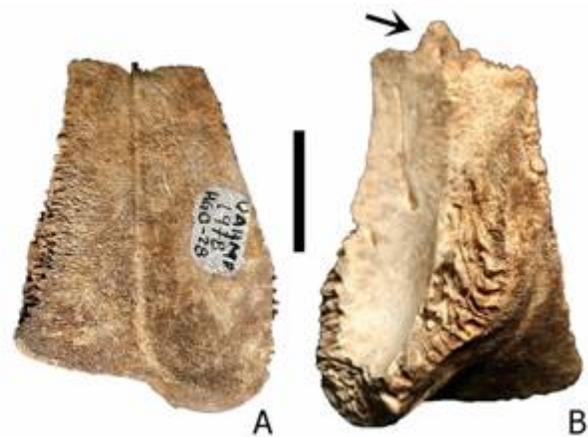
Periferales de la apertura posterior. —

UAHMP-1967, HGO-47. Es una periferal 8 izquierda íntegra (Figuras 19A y 19B), muy gruesa y con un proceso dorsal. La

placa mide 25.5 mm en la sutura perifero-pleural, 23.0 mm en el borde libre, 35.5 mm en la séptima interperiferal y 29.0 mm en la octava interperiferal.



FIGURA— 17. *Gopherus berlandieri* periferales quintas del lado derecho. UAHMP-1973 (HGO-47; A, B), fragmento de la parte inferior; UAHMP-1993 (HGO-8; C, D): fragmento de la parte superior. Cada ejemplar con la vista de la cara externa (A, C) y con la de la cara interna (B, D). Línea de escala = 10 mm.

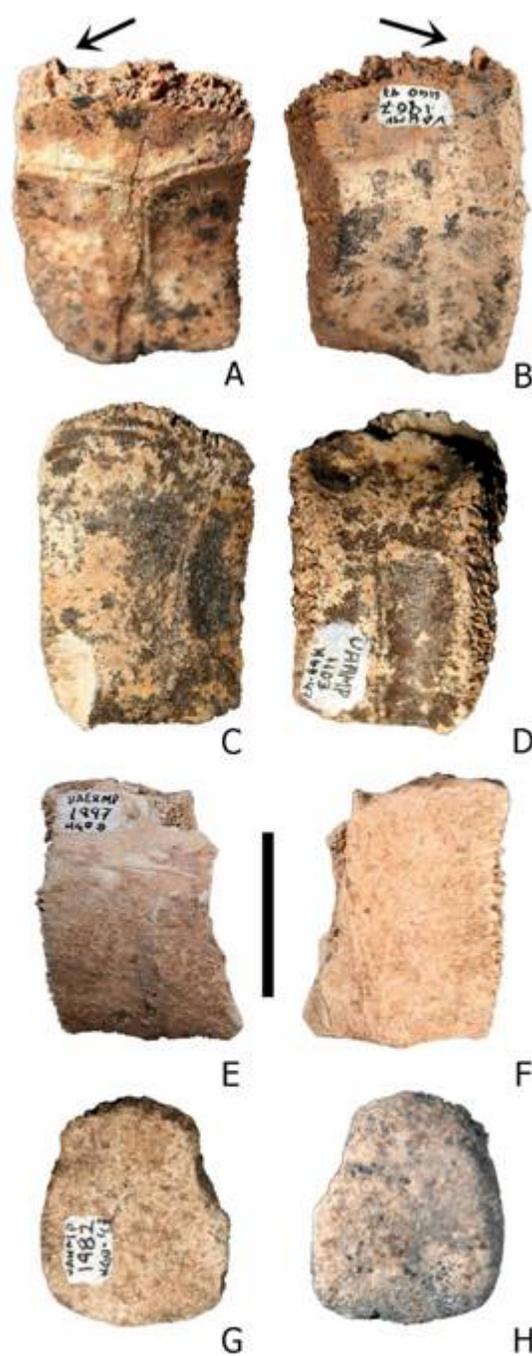


FIGURA— 18. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-1978 (HGO-28). Periferal tercera del lado izquierdo. (A) Vista dorsolateral y (B) vista de la parte interna de la placa. La flecha indica el proceso dorsal que debió insertarse en las pleurales. Línea de escala = 15.0 mm.

UAHMP-1103, HGO-47. Periferal 8 izquierda completa, ligeramente desgastada (Figuras 19C y 19D), la cual mide 25.0 mm en la sutura perifero-pleural, 21.3 mm en el borde libre, 35.1 en la séptima sutura interperiferal y 31.0 mm en la octava interperiferal.

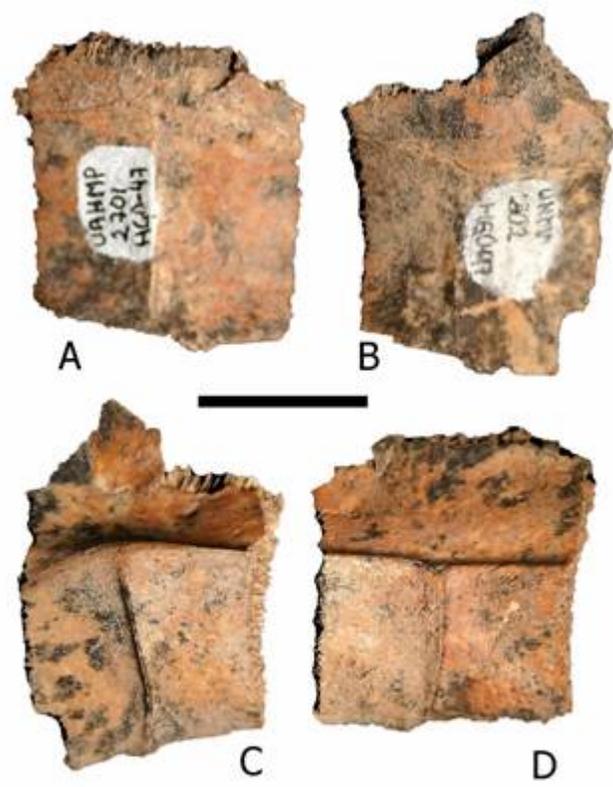
UAHMP-1997, HGO-8. Periferal 9 derecha, la mitad anterior sin las suturas perifero-pleural ni novena interperiferal (Figuras 19E y 19F). Mide en la octava sutura interperiferal 30.4 mm, en el borde libre 20.9 mm.

UAHMP-1982, HGO-47. Periferal 10 del lado derecho con aspecto de canto rodado por sus bordes desgastados (Figuras 19G y 19H). Las dimensiones de la placa son 22.9 mm de largo mayor entre las suturas interperiferales y 28.0 mm de ancho mayor entre el borde libre y la sutura perifero-pleural.



FIGURA— 19. *Gophosia benlandi*, periferales de la apertura posterior. Periferales octavas del lado izquierdo: UAHMP-1967(HGO-47; A, B) y UAHMP-1103 (HGO-47; C, D); periferal novena del lado derecho: UAHMP-1997(HGO-8E, F); periferal décima del lado derecho: UAHMP-1982 (HGO-47; G, H). Cada ejemplar en vista dorsal (A, C, E, G) y ventral (B, D, F, H). Las flechas indican el proceso dorsal que debió insertarse en las pleurales. Línea de escala = 20 mm.

UAHMP-2701, HGO-47. Son la pleurales 9 y 10 del lado derecho (Figura 20), la última con un diminuto fragmento de Pleural. La placa 9 tiene 30.4 mm y 23.4 mm, y la placa 10 31.6 mm y 29.6 mm en la sutura perifero-pleural y en el borde libre, respectivamente. La octava, novena y décima suturas interperiferales miden 24.0mm, 27.4 mm y 18.9 mm respectivamente.

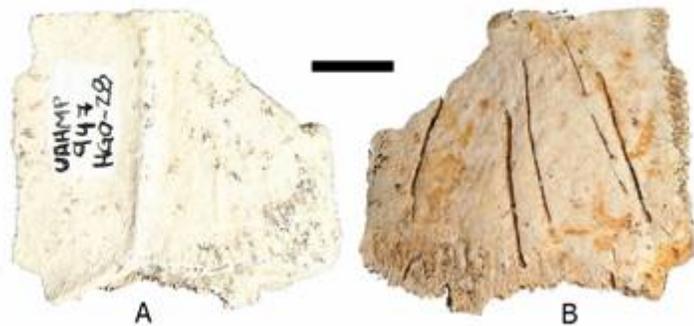


FIGURA— 20. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-2701 (HGO-47). Fragmento de caparazón, periferales novena (B, C) y décima (A, D), de la apertura posterior. Vista dorsal (A, B) y vista ventral (C, D). Línea de escala = 20 mm.

Placas pleurales. — UAHMP-1972, HGO-47. Se trata de una pleural 1

izquierda, menos un fragmento de la parte proximal, que muestra en la superficie ventral una saliente deteriorada, los restos de la porción proximal de la segunda costilla dorsal. Tiene un largo mayor de 46.0 mm, 55.3 mm en la primera sutura interpleural y un ancho mayor de 53.4 mm.

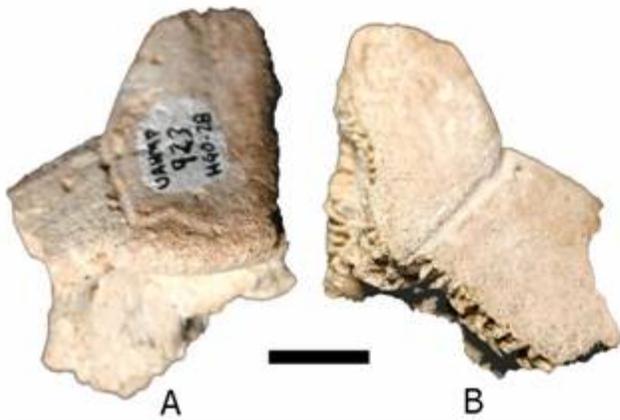
UAHMP-947, HGO-28. Pleural 4 derecha, fragmento de la parte distal (Figura 21). Tiene 39.0 mm en la sutura perifero-pleural, 30.9 mm en la tercera interpleural y 17.5 mm en la cuarta sutura interpleural.



FIGURA— 21. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-947 (HGO-28). Fragmento distal de una pleural cuarta derecha, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 10 mm.

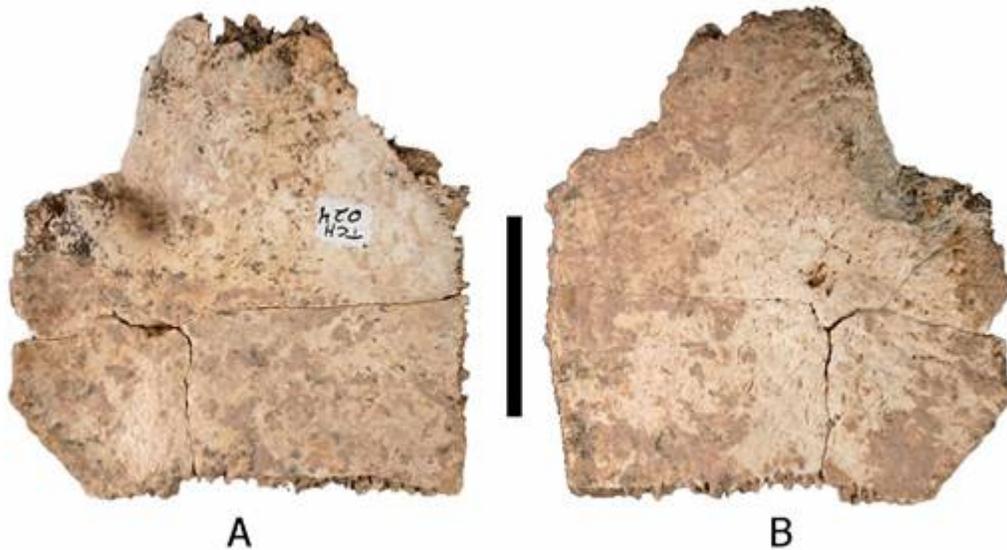
PLASTRÓN

Epiplastron. — UAHMP-923, HGO-28. Pieza del lado izquierdo con una proyección larga, afilada y gruesa y de la cual falta un fragmento de la parte lateral (Figura 22). Mide 29.1 mm en la sutura interepiplastral, 12.0 mm de longitud de la proyección del epiplastron, hasta la unión con el contorno del lóbulo del plastrón, 28.5 mm de ancho mayor y 22.2 mm en la sutura epi-entoplastral.



FIGURA— 22. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-923 (HGO-28). Epiplastron izquierdo, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 10 mm.

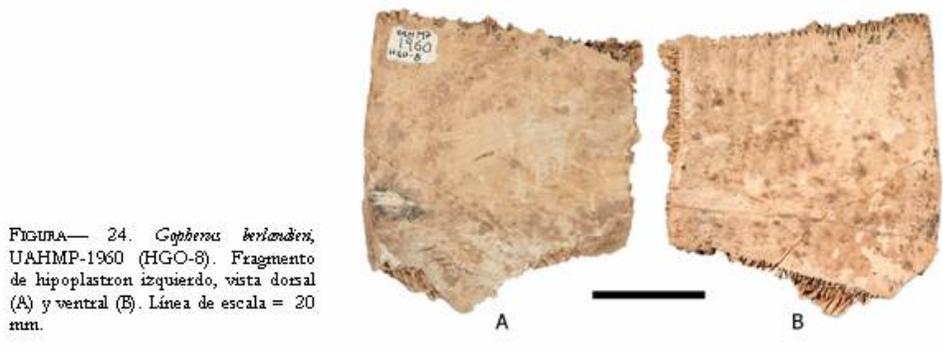
Hioplastron. — UAHMP-1994, HGO-47. Hioplastron izquierdo menos unos pequeños fragmentos delante y atrás del puente esternal (Figura 23). En la sutura interhioplastral mide 50.3



FIGURA— 23. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-1994 (HGO-47). Hioplastrón izquierdo, vista dorsal (A) y vista ventral (B). Línea de escala = 30 mm.

mm, en el largo a nivel de la axila, 48.3 mm, en el largo mayor, 71.2 mm, en el ancho a nivel de la axila, 47.6 mm y en la sutura hio-hipoplastral, 54.5 mm.

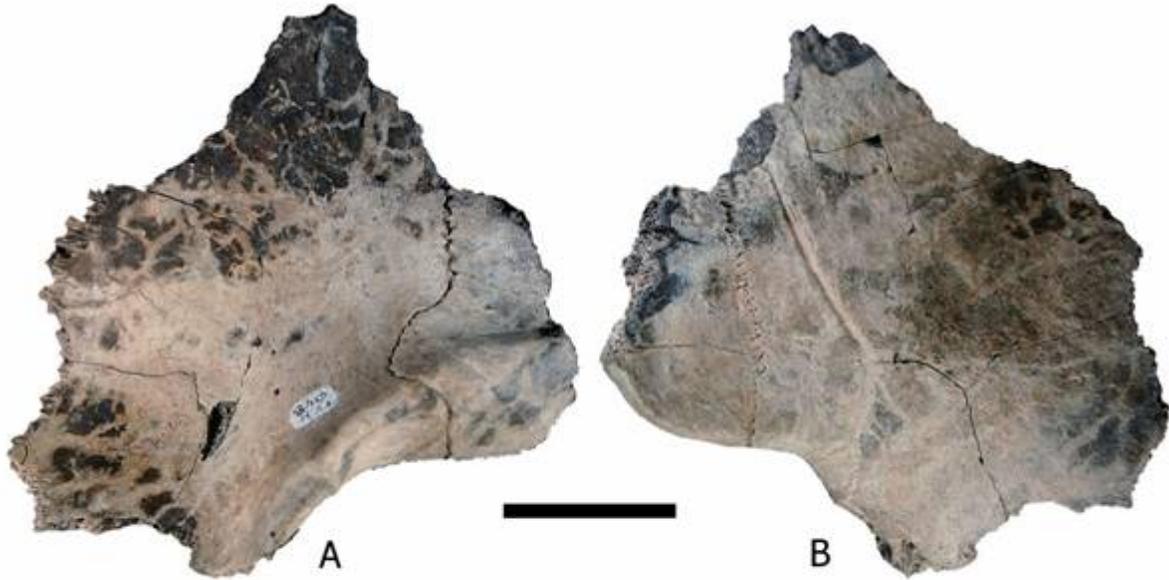
Hipoplastrones. — UAHMP-1960, HGO-8. Es un hipoplastron izquierdo, un fragmento cuadrangular que no incluye la parte que se dobla para formar el puente esternal (Figura 24). El ejemplar tiene 37.6 mm en la sutura interhipoplastral, 53.7 mm de largo mayor, 47.4 mm en la sutura hio-hipoplastral y 40.4 mm en la sutura hipo-xifiplastral.



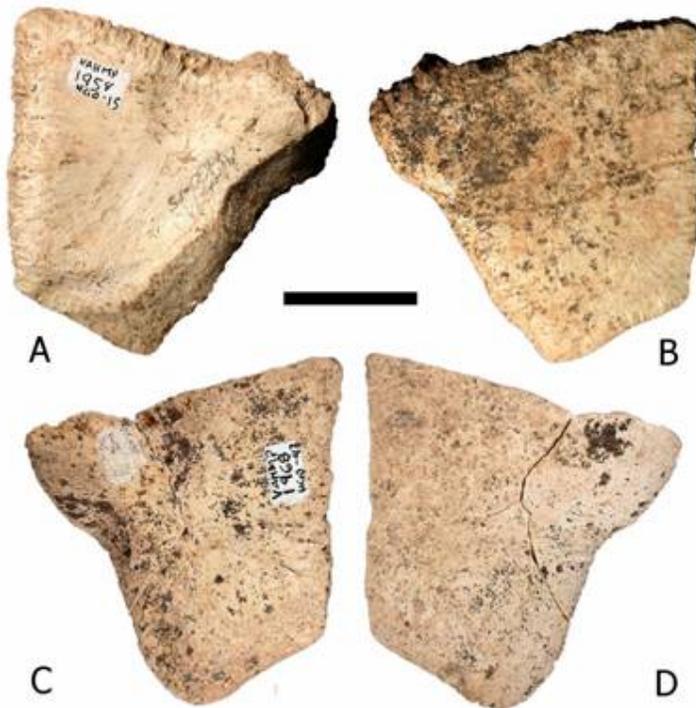
UAHMP-1983, HGO-47. Fragmento medial de hipoplastron derecho, con una superficie ventral convexa al frente y atrás, y una superficie ventral cóncava en el resto de la placa. Tiene un largo mayor de 47.5 mm y un ancho mayor de 61.0 mm.

UAHMP-1998, HGO-8. Es un fragmento posterior izquierdo del plastrón que comprende a casi todo el hipoplastron y a un fragmento de la parte delantera del xifiplastron (Figura 25). El conjunto tiene 92.3 mm de largo mayor; 92.3 mm en la sutura hio-hipoplastral; 42.7 mm en la sutura hipo-xifiplastral, y 94.4 mm de ancho mayor. La parte posterior del hipoplastrón y el fragmento de xifiplastron se curvan formando una superficie cóncava por la cara ventral.

Xifiplastrones. — UAHMP-1954, HGO-15. Un xifiplastron derecho, completo y con la cara ventral formando una superficie plana (Figuras 26A y 26B). La placa mide 52.0 mm de largo mayor, 41.0 mm de largo en la línea media (sutura interxifiplastral), 49.0 mm en la sutura hipo-xifiplastral y 20.8 mm de ancho hasta la punta trasera.



FIGURA— 25. *Gopherus berlandieri*, UAHMP-1998 (HGO-8). Fragmento posterior izquierdo de plastrón, vista dorsal (A) y ventral (B). Línea de escala = 30 mm.



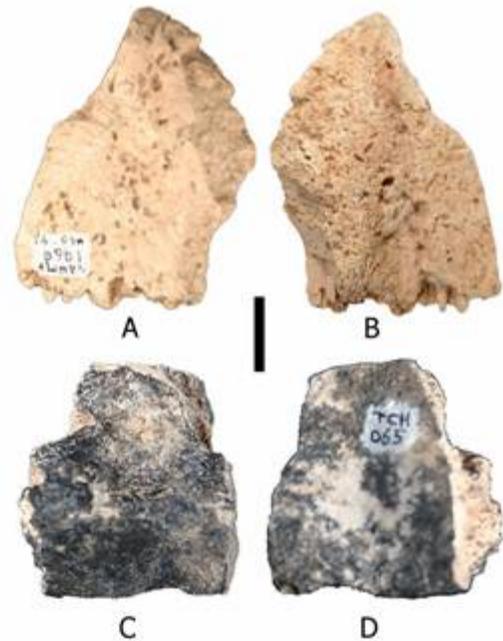
FIGURA— 26. *Gopherus berlandieri*, xifiplastrones de individuos femeninos. Una placa del lado derecho: UAHMP-1954 (HGO-15; A, B), y otra del izquierdo: UAHMP-1968 (HGO-47; C, D). Cada placa en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 20 mm.

UAHMP-1968, HGO-47. Xifiplastron izquierdo que a diferencia de otros fósiles del mismo tipo y los ejemplares ASF tiene un grosor uniforme y una superficie ventral prácticamente plana (Figuras 26C y 26D). La placa mide 53.3 mm de largo mayor, 42.9 mm de largo en la línea media (sutura interxifiplastral), 47.3 mm en la sutura hipoxifiplastral y 20.5 mm de ancho hasta la punta trasera.

UAHMP-1969, HGO-47. Es un fragmento de Xifiplastron derecho, la parte media si a un xifiplastron se le divide a lo largo en tres partes (Figuras 27A y 27B). El fragmento es más grueso

atrás y a los lados que al frente y hacia la línea media, además, la superficie ventral es convexa atrás y cóncava en el frente. La sutura interxifiplastral tiene 25.2 mm, el largo mayor, 30.6 mm y el ancho mayor, 40.0 mm

UAHMP-2000, HGO-47. Xifiplastron izquierdo, fragmento de la parte anterior lateral cuya superficie ventral es cóncava (Figuras 27C y 27D). Con un largo mayor de 28.3 mm y un ancho mayor de 30.7 mm.



FIGURA— 27. *Gophers berlandieri*, fragmentos de xifiplastron de individuos machos. Una placa del lado derecho: UAHMP-1969 (HGO-47; A, B), y otra del izquierdo: UAHMP-2000 (HGO-47; C, D). Cada una en vista dorsal (A, C) y ventral (B, D). Línea de escala = 10 mm.

DESCRIPCIÓN DE UN HÚMERO Y UN CORACOIDES

Húmero. —UAHMP-1962, HGO-47. Húmero izquierdo menos la cabeza y los procesos radial y ulnar (Figura 28). Proximalmente se aprecian la base de la cabeza y las bases de los procesos medial y lateral, los cuales forman una pequeña superficie cóncava por la cara ventral.

Un poco más allá de la porción proximal, el hueso, se hace cilíndrico, en el sentido de la flecha, y se arquea dorsalmente, luego la parte distal se ensancha conforme se aleja y se aplanan en el sentido dorso-ventral, arqueándose el extremo centralmente (Romer, 1956). En una vista dorsal del ejemplar, a la izquierda de éste y en el extremo distal se aprecia un surco que termina distalmente en un foramen, el surco ectepicondilar (Romer, 1956), el cual atraviesa el hueso hasta la cara ventral (Figura 28B).

A lo largo de la flecha tiene 56.0 mm y perpendicularmente a esta medida y por la cara dorsal, tres medidas, 12.5 mm, a nivel de las bases de los procesos medial y lateral; 9.0 mm en la porción más estrecha del hueso, y 24.8 mm en lo más ancho de la parte distal.



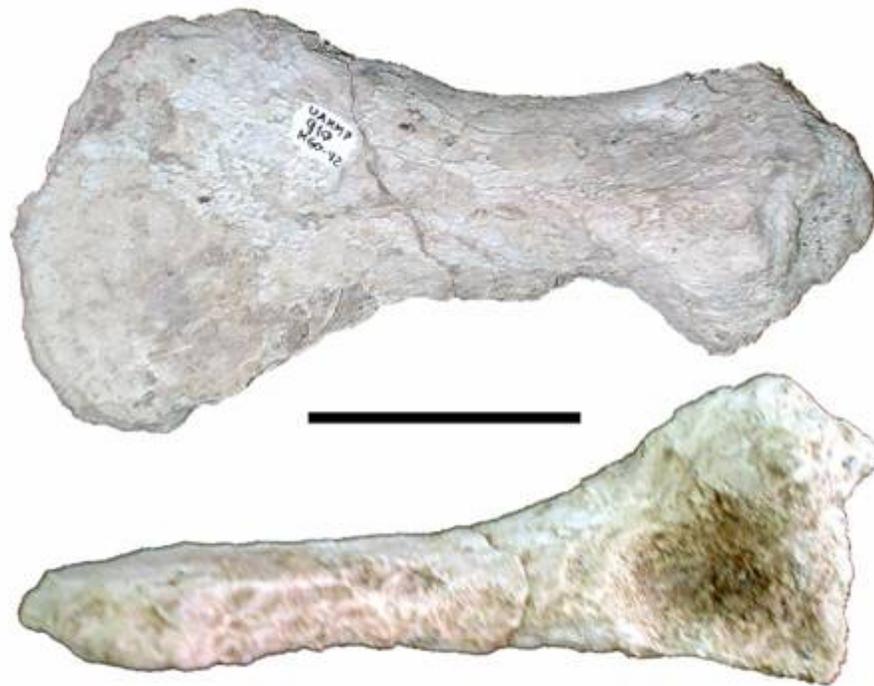
FIGURA— 28. *Gophersia berlandieri*, UAHMP-1962 (HGO-47). Fragmento de un húmero del lado izquierdo.(A) Vista dorsal y (B) caudal. Línea de escala = 20 mm. La flecha señala el surco ectepicondilar.

Coracoides. — UAHMP-910, HGO-42. Es un hueso (Figura 29) de la cintura escapular izquierda, su disposición era debajo de la escápula y atrás del proceso acromión de ésta (Romer, 1956). El coracoides es delgado y amplio, como la hoja de un hacha, en el extremo postero-medial (Hay,

1908; Williams, 1950; Auffenberg, 1974; Pritchard y Trebbau, 1984), además, se engrosa y vuelve estrecho gradualmente hacia el extremo antero-lateral. Tiene una superficie dorsal y otra ventral, la última se reconoce por ser plana.

El ejemplar está deteriorado en toda su superficie y desgastado en lo que serían las puntas anterior y posterior del extremo postero-medial de un coracoides completo.

Se le tomaron cuatro medidas, dos horizontales: 154.0 mm desde el borde de la cavidad glenoidea hasta el borde opuesto y 38.0 mm perpendiculares a la medida anterior y de la parte más estrecha del hueso. Dos verticales o grosores, 59.5 mm de grosor máximo en el extremo de la cavidad glenoidea y 15.4 mm en el borde postero-medial.



FIGURA—29. *Hesperoverreoido (Candidakelyx) sp.*, UAHMP-910 (HGO-42). Coracoides de la cintura escapular izquierda, vista dorsal (arriba) y frontal (abajo). Línea de escala = 50 mm.

DISCUSIÓN

SOBRE LA DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE LOS EJEMPLARES

UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS LOCALIDADES FOSILÍFERAS

Al comparar la distribución de los testudínidos actuales de América del Norte con la ubicación geográfica de las localidades fosilíferas de este trabajo es posible obtener una primera aproximación para determinar la identidad del material descrito, pues permite considerar que los ejemplares pertenecen a la especie más cercana del género *Gopherus*. Asimismo, esta situación brinda una característica que sería compartida por los elementos de la muestra e igualmente sustentaría la determinación individual de aquellos ejemplares que representan sólo una fracción del esqueleto.

De este modo lo más factible es que los fósiles pertenezcan a la especie *Gopherus berlandieri* porque los límites más próximos de su distribución (Ciudad Mante, Tamaulipas) distan de la ciudad de Pachuca (punto de referencia por encontrarse entre las localidades fosilíferas) tan sólo 300 km. El límite más sureño de *Gopherus agassizii* (los Mochis, Sinaloa) dista unos 1200 km, en tanto que el de *G. flavomarginatus* (Tlahualilo, Durango) dista aproximadamente 800 km (INEGI, 1982). *Gopherus polyphemus* no se considera porque está fuera de México.

DETERMINACIÓN A NIVEL DE FAMILIA

A continuación se muestran las características diagnósticas que presentan algunos de los ejemplares UAHMP y que los determinan como testudínidos (Williams, 1950; Auffenberg, 1974; Jiménez-Fuentes, 1981).

Epiplastron con reborde anterior y excavación posterior. — UAHMP-1980 (Figura 10B), UAHMP-1981 y UAHMP-923 (Figura 22).

Placas neurales diferenciadas. — UAHMP-1980: neural 1 cuadrangular y N2 octagonal (con base en el bordes de la neural 1 y los de las pleurales 1 y 2, Figura 6); UAHMP-1979: neural 2 octagonal, neural 3 cuadrangular, neural 4 octagonal y neural 8 cuadrangular (Figura 11).

Placas pleurales en una disposición en la que alternan extremos largos con extremos cortos. — UAHMP-1980: pleurales 2, 3 y 4 (Figura 9); UAHMP-1979: pleural 6 y los pares 4 y 8 (Figura 11).

Costillas extremadamente reducidas. — UAHMP-1980: pleural 1, 2, 3 y 4; UAHMP-1979: pleurales 3 y 4 izquierdas y el par 8; UAHMP-1972 (pleural 1).

Periferales con procesos en la sutura perifero-pleural. — UAHMP-1990 (Figura 16), UAHMP-1978 (Figura 18), UAHMP-1967 (Figura 19).

DETERMINACIÓN A NIVEL DE GÉNERO

Forma del escudo cervical. — Considerando las dimensiones del escudo cervical del UAHMP-1980 (5.5 mm en el borde libre; 4.7 mm en el surco CV-M izquierdo; 6.0 mm en el surco CV-M derecho, y 6.5 mm en el surco CV-V) es posible decir que este escudo tiene aproximadamente el mismo largo y ancho.

Lo anterior corresponde con lo descrito para el género *Gopherus*, donde el cervical es tan ancho o más ancho que largo, y se contrapone con la diagnosis del género *Hesperotestudo*, donde el cervical es más largo que ancho (Williams, 1950; Auffenberg, 1974; Crumly 1994; Meylan y Sterrer, 2000).

Forma del escudo gular. — El ejemplar UAHMP-1980 tiene un gular más largo que ancho (Figura 10A) que es parecido al de los ejemplares ASF y al del género *Gopherus*, (Crumly, 1994), sin embargo, es diferente al del género *Hesperotestudo*, donde se verificó (con base en los trabajos de Auffenberg, 1963, 1962; Meylan y Sterrer, 2000) un escudo con el mismo largo y ancho o un largo menor al ancho.

Forma del escudo pectoral. — Los ejemplares que presentan este escudo son el UAHMP-1980 y el UAHMP-1994. De ellos sólo en el UAHMP-1980 está incompleto, sin embargo, la porción observable es semejante a la misma porción de los ASF. Tanto en los dos UAHMP como en todos los ASF la escama es ancha y con forma trapezoidal, es decir que los surcos H-PT y PT-AB se estrechan hacia la región medial sin llegar a ser paralelos. Tal condición es como la de *Gopherus*, y no como la de *Hesperotestudo*, donde el escudo es estrecho y de lados paralelos cerca de la línea media (Crumly, 1994; Meylan y Sterrer, 2000).

Forma de los escudos inguinales y contacto entre inguinales y femorales. — Estas características están presentes en el UAHMP-1979 y el UAHMP-1968. En ambos, como en los ASF y de acuerdo con lo descrito para *Gopherus*, se observa una escama inguinal chica en breve contacto con el escudo femoral. En el caso del género *Hesperotestudo* se presenta una única escama inguinal grande, muy evidente sobre la superficie ventral del plastrón, y en amplio contacto con el escudo femoral (Crumly, 1994; Meylan y Sterrer, 2000).

Cabe resaltar que la inguinal del UAHMP-1979, al igual que en los ASF, está formada por varias escamas, según lo indican unos surcos mucho menos marcados que aquellos en contacto con los marginales, abdominales y femorales.

Forma de las placas pleurales. — Los ejemplares que permiten apreciar esta característica son el UAHMP-1980 (con las pleurales 2, 3 y 4; Figura 9) y el UAHMP-1979 (con las pleurales 4 y 3, Figura 11), en ellos las placas tienen extremos distales y proximales que contrastan en longitud es decir que su aspecto tiende a ser triangular.

La única referencia sobre este carácter se encontró en el trabajo de Hibbard (1944). Por lo anterior para verificar este carácter fueron comparados las pleurales del UAHMP-1980 y las del UAHMP-1979 con sus homólogos en los ejemplares ASF y en ilustraciones de las cuatro especies

actuales del género *Gopherus*, así como con ilustraciones de los fósiles de *Hesperotestudo incisa*, *H. johnstoni*, *H. wilsoni* y *H. crassiscutata*.

De la comparación resultó que hay una mayor similitud entre las pleurales de los UAHMP y las de ejemplares del género *Gopherus*, ya que dichas placas en *Hesperotestudo* tienen extremos proximales y distales con largos de poca diferencia, es decir, que las pleurales tienden a ser rectangulares y no, aproximadamente triangulares como en *Gopherus*. De hecho en los ejemplares ASF-1 y ASF-3 se aprecia una exageración de este carácter ya que las pleurales 2, 4, 6 y 8 unen sus extremos distales de modo que impiden que los mismos extremos en las pleurales 3, 5 y 7 contacten la banda de periferales. Un ejemplo de esta condición dentro del registro fósil lo son los ejemplares de *G. auffenbergi* (= *G. berlandieri*, Mooser, 1972).

Aspecto de la superficie y grosor de las placas. — Sobre estos caracteres, en fósiles de *Geochelone wilsoni* (= *Hesperotestudo wilsoni*) y de *Gopherus agassizii*, Moodie y Van Devender (1979) comentan que el caparazón de *Geochelone wilsoni* presenta crestas muy prominentes (los surcos de crecimiento de los escudos epidérmicos) en tanto que el de *Gopherus agassizii* es más liso y a menudo proporcionalmente más delgado.

Efectivamente, aunque no se cuente con ejemplares de *Gopherus agassizii*, al comparar los elementos homólogos, tanto entre ejemplares fósiles como entre fósiles y los ASF, se observó que todas las placas tienen superficies lisas y que los surcos de crecimiento presentes en algunos de ellos son poco prominentes.

En cuanto al grosor, este es muy similar en la mayor parte de los ejemplares, por lo que es posible establecer que en lo general las placas son delgadas como las de los ejemplares ASF.

Los que no guardaron la misma semejanza difieren en dos modos, exhibiendo dimensiones proporcionalmente más grandes con respecto a sus homólogos fósiles y ASF (UAHMP-1967 y UAHMP-1978), y mostrando un grosor desproporcionado (UAHMP-1967 y UAHMP-1978), sin

embargo, las suturas en todos estos ejemplares están bien desarrolladas por lo que es posible considerar que se trataba de organismos adultos, quizá de edad muy avanzada por sus dimensiones. Con base en esto último y considerando que todas las placas son lisas sin surcos de crecimiento prominentes es factible asignarlas al género *Gopherus*.

Otras referencias sobre estos caracteres lo son los trabajos de Hibbard (1944), Williams (1950), Oelrich (1957) y Auffenberg (1962, 1963).

Presencia de surco ectepicondilar en el húmero. — El único ejemplar que corresponde a un húmero y que presenta el surco ectepicondilar lo es el UAHMP-1962 (Figura 28). La presencia de dicha estructura permite asignar al ejemplar al género *Gopherus*, ya que el género *Hesperotestudo* carece de surco ectepicondilar (Crumly, 1994; Meylan y Sterrer, 2000).

Talla gigante. — Considerando el tamaño del ejemplar UAHMP-910, se comparó la medida que hay desde el borde de la cavidad glenoidea hasta el borde opuesto del coracoides (154.0 mm) con la misma medida pero del INAH-1 (49.7 mm, Figura 30) esto dejó ver una diferencia de tamaño tres veces mayor para el UAHMP-910. Asimismo, se considera que este ejemplar fue de talla gigante al estimar la longitud de su caparazón en 982.3 mm (con base en los valores anteriores y el largo del caparazón del INAH-1, 317.0 mm).

De entre los testudínidos del Pleistoceno de América del Norte, destacan los miembros del grupo *Caudochelys* del género *Hesperotestudo* porque poseían tallas gigantes. Asimismo, las considerables dimensiones de los restos de estas tortugas han sido usadas para su determinación taxonómica (p. ej. Hibbard, 1955; Auffenberg, 1963; Jackson y Kaye, 1975).

El presente ejemplar fue registrado en otro trabajo (Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a) como *Geochelone* sp. utilizando el criterio anterior, sin embargo, considerando la información de la introducción (basada en los trabajos de: Williams, 1950; Auffenberg, 1963,

1974; Meylan y Sterrer, 2000) y que el ejemplar UAHMP-910 no puede aportar información para su determinación específica se le reclasificará como *Hesperotestudo* sp. del grupo *Caudochelys*.



FIGURA— 30. *Gopherus flavimarginatus*, INAH-2. Coracoides izquierdo, vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha). Línea de escala = 20 mm.

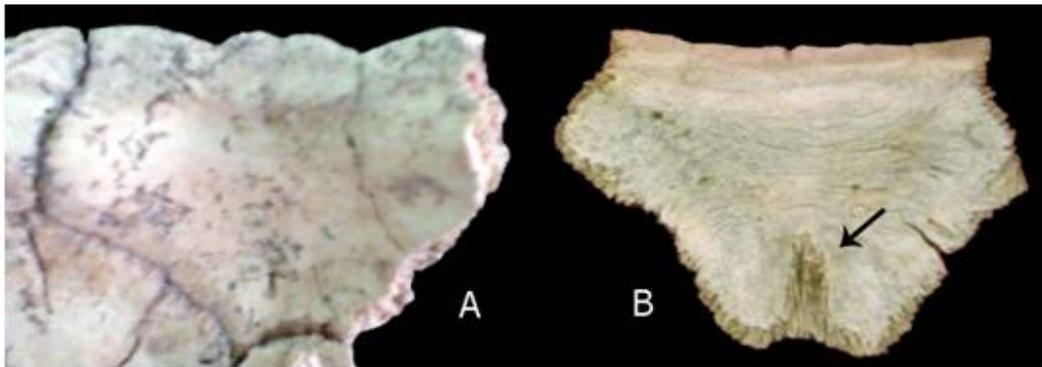
DETERMINACIÓN A NIVEL DE ESPECIE

La información que hasta aquí se ha mostrado permite clasificar al ejemplar UAHMP-910 como *Hesperotestudo* sp., asimismo, restringir las diferentes opciones para clasificar al resto de los ejemplares dentro del género *Gopherus* e incluso sugerir con base en la ubicación geográfica de las localidades que pertenecen a la especie *Gopherus berlandieri*. Para corroborarlo se discutirán algunas de las características que distinguen a esta especie a nivel específico y que son apreciables en los ejemplares UAHMP.

Suturaciones en la cara visceral del nual. — La presencia o ausencia de suturaciones en la superficie visceral de la placa nual, cerca de la sutura nuco-neural, es una de las características

anatómicas que separan a los grupos *Gopherus* y *Xerobates* del género *Gopherus* (Figura 31). Este carácter está directamente relacionado con la tendencia a escarbar porque las tortugas que se han especializado en este hábito (*Gopherus polyphemus* y *G. flavomarginatus*) necesitan apoyar la cabeza contra la pared donde escarban y en consecuencia han desarrollado un refuerzo en la unión de las vértebras con el caparazón. El refuerzo es un crecimiento óseo que invade considerablemente la superficie de la cara visceral de la placa nucal y que sirve de apoyo a la primera vértebra dorsal (Bramble, 1982).

El ejemplar en el que se puede verificar este carácter lo es el UAHMP-1980. En él la placa nucal tiene una superficie lisa que carece de suturaciones o de cualquier rastro de crecimiento óseo (Figura 31A). La condición anterior se observa también en los ejemplares ASF y concuerda con lo descrito para *Gopherus agassizii* y *G. berlandieri* (Bramble, 1982; Crumly, 1994)



FIGURA—31. Placas nucales. A) UAHMP-1980; B) INAH-2. Ambos ejemplares pertenecen al género *Gopherus*, pero a diferentes grupos: el UAHMP-1980 al grupo *Xerobates* y el INAH-2 al grupo *Gopherus sensu stricto*. La flecha indica las suturaciones que dejó el crecimiento óseo que brinda soporte al arco neural de la primera vértebra dorsal en los miembros del grupo *Gopherus sensu stricto*.

Grado de osificación alto ligado a una talla chica. — En las placas el grado de osificación se puede observar en los bordes donde se articulan unas a otras, cuando son romos y sin suturaciones y cuando entre las placas se forman aberturas (fontanelas) se manifiesta un bajo grado de osificación y una edad juvenil. Por el contrario, un estado adulto, donde el grado de osificación es alto, deja ver bordes con numerosas suturaciones y placas unidas en estrecho contacto. Por lo

tanto, de acuerdo con lo escrito, prácticamente todas las placas de este trabajo son de ejemplares adultos porque en ellas se aprecia un grado de osificación alto.

Respecto a la talla, en trabajos como los de Auffenberg (1976), Ernst y Barbour (1989) y Germano (1993) se ha registrado que entre las especies del género *Gopherus* existen diferencias de tamaño, siendo *Gopherus flavomarginatus* la especie más grande, *G. berlandieri* la más chica y las otras dos de tamaño intermedio. Con base en esto se considera que las dimensiones de los ejemplares ASF, que pertenecen a la especie *Gopherus berlandieri*, son chicas.

Utilizando las dimensiones de los ejemplares ASF como parámetro y comparándolas con las del material fósil de este trabajo se observa que en lo general son semejantes y que permiten estimar una longitud para el plastrón —no se calculó la longitud del caparazón porque los ejemplares ASF están incompletos— de 197.5 mm para el UAHMP-1979, de 155.8 mm para el UAHMP-1980 y de 208.1 mm para el UAHMP-1981 (Cuadro 4).

Cuadro— 4. Cálculo de la longitud del plastrón de los ejemplares UAHMP.

MEDIDAS	EJEMPLARES				
	UAHMP 1979	UAHMP 1980	UAHMP 1981	PROM. ASF	INAH-1
Largo del hipoplastron a nivel de la Axila	50.7	40.0	—	55.1	70.0
Ancho del plastrón a nivel de la sutura hipoplastral	—	—	101.1	104.4	141.0
Largo del plastrón	197.5	155.8	208.1	214.8	311.8

Los números en diferente fuente y en negritas corresponden a los valores calculados con base en las dimensiones de los ASF. Se añadieron las medidas del INAH-1 para comparadas con el resto de los ejemplares. Todas las medidas son en milímetros.

Conjuntando el grado de osificación y la talla aproximada de los UAHMP, se descarta la posibilidad de que los ejemplares pudieran ser considerados organismos juveniles de las especies *Gopherus polyphemus*, *G. flavomarginatus* y *G. agassizii*, asimismo, se establece su afinidad con la especie *Gopherus berlandieri*.

Forma del escudo pigal. — Esta característica no se puede verificar en lo ejemplares ASF, no obstante, de acuerdo con Auffenberg (1976) "el pigal es generalmente más triangular en *Gopherus berlandieri* que en las otras especies".

En la descripción del ejemplar UAHMP-1979 se escribió que el pigal tiene forma trapezoidal (Figura 32), sin embargo, debido a la diferencia de medidas en los bordes que corresponderían con la base menor y la mayor de un trapecio, tiende a ser triangular.

Lo anterior se expresa de manera cuantitativa obteniendo el cociente de la división de la base mayor (51 mm) con la menor (18.3 mm), esto da como resultado 2.79 mm. Al comparar dicho cociente con el del ejemplar INAH-1, 1.64 (34.2/20.8), se comprueba que efectivamente el pigal del UAHMP-1979 tiende a ser triangular como en *Gopherus berlandieri*.

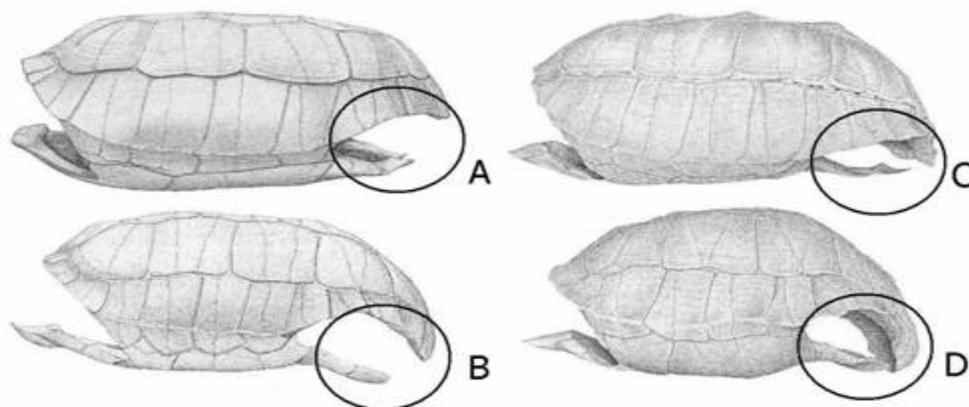


FIGURA— 32. *Gopherus flavimarginatus*, INAH-2. Vista caudal de la coraza. Línea de escala = 50 MM.

Conformación de la orilla superior de la abertura trasera de la coraza. — En el ejemplar UAHMP-1979, el segmento de placas periferales que estaría sobre las piernas, a partir del contrafuerte inguinal, se tuerce levantando ligeramente el extremo libre de las placas y formando una campana en cada lado (figura 12). Después de dichas campanas los periferales vuelven a torcerse en sentido opuesto provocando que el par 11 y el pigal tengan los extremos libres dirigidos hacia abajo y ligeramente hacia delante, muy cerca de las puntas del lóbulo posterior del plastrón —de estar completa la coraza, el pigal quedaría escondido en una vista dorsal.

Esta conformación respalda la pertenencia del UAHMP-1979 a la especie *Gopherus berlandieri*, pues en el caso de *Gopherus polyphemus* (Figura 33A) y *G. agassizii* (Figura 33B) el par 11 y

el pigal están más separados que en el ejemplar UAHMP-1979. Por otro lado la conformación de este ejemplar sólo se asemeja con la de *Gopherus flavomarginatus* (Figura 33C), sin embargo, debido a la talla y a la distribución de esta especie, *G. berlandieri* (Figura 33D) sigue siendo la única opción viable.



Figura— 33. Vista lateral de la coraza de las cuatro especies actuales del género *Gopherus*. (A) *Gopherus polyphemus*, (B) *G. agassizi*, (C) *G. flavomarginatus* y (D) *G. berlandieri*. Los círculos señalan las diferencias en la conformación de la abertura posterior de las cuatro especies, nótese como la punta del caparazón está separada del plastrón en A y B y como está dista poco del plastrón en B y D. En D la modificación es tan extrema que vuelve muy estrecha la abertura trasera. Modificado de Auffenberg (1976).

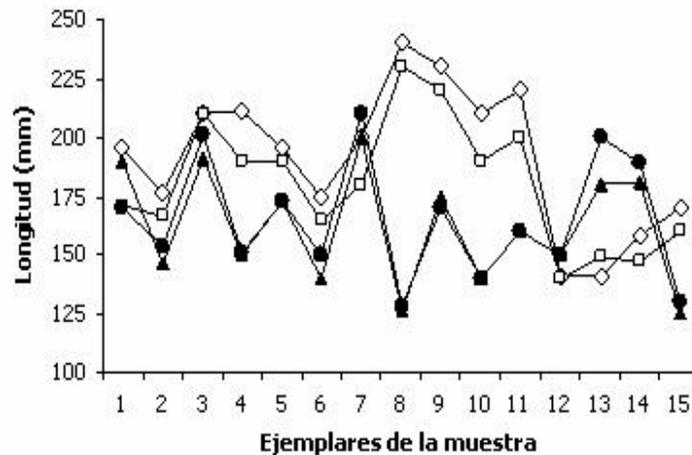
De acuerdo con las discusiones sobre la morfología y la anatomía, así como de la ubicación geográfica de las localidades de las cuales se obtuvo este material fósil, los siguientes ejemplares son asignados a la especie *Gopherus berlandieri*: UAHMP-923, UAHMP-947, UAHMP-1103, UAHMP-1954, UAHMP-1957, UAHMP-1960, UAHMP-1962, UAHMP-1967, UAHMP-1968, UAHMP-1969, UAHMP-1970, UAHMP-1972, UAHMP-1973, UAHMP-1974, UAHMP-1977, UAHMP-1978, UAHMP-1979, UAHMP-1980, UAHMP-1981, UAHMP-1982, UAHMP-1983, UAHMP-1985, UAHMP-1990, UAHMP-1993, UAHMP-1994, UAHMP-1997, UAHMP-1998, UAHMP-2000, UAHMP-2701.

DIMORFISMO SEXUAL

Entre los ejemplares UAHMP se han identificado características (tales como talla, forma de los epiplastrones y forma del lóbulo posterior del plastrón) que permiten determinar si se trataba de individuos machos o hembras.

Talla. — De acuerdo con Germano (1993), en la especie *Gopherus berlandieri* los machos son más grandes que las hembras.

Lo anterior fue posible comprobarlo al construir una gráfica (Figura 34) que consideraba las medidas del caparazón y del plastrón de una muestra de 15 machos y 15 hembras adultos de dicha especie (cortesía de Salum-Fares, com. pers.). En ella se observa cierto solapamiento entre los valores de machos y hembras, sin embargo, los máximos valores que alcanzan las hembras llegan a los 200 mm en el caparazón y 210 mm en el plastrón, mientras que en el caso de los machos llegan a alcanzar hasta 240 mm y 230 mm, respectivamente. Asimismo, al considerar promedios las medidas de los machos tienen 191.5 mm en el caparazón y 180.5 mm, en el plastrón, en tanto que las hembras tienen 165.1 mm y 161.8 mm, respectivamente. De este modo se observa que efectivamente existen diferencias en el tamaño de machos y hembras.



FIGURA— 34. Dimorfismo sexual, expresado por el tamaño del caparazón y el plastrón, en una muestra de 30 ejemplares de la especie *Gopherus berlandieri* (Salum-Fares com. pers.). Los rombos y círculos corresponden a medidas del caparazón; los cuadros y triángulos a medidas del plastrón; las figuras huecas son medidas de los machos; las figuras sólidas son medidas de las hembras.

Considerando los datos que se acaban de analizar y los del Cuadro 4 (cálculo de la talla) es posible sugerir que tanto el UAHMP-1979, como el UAHMP-1981 son machos por tener una longitud en el plastrón cercana al promedio de los 15 machos (e incluso como la del promedio los

ejemplares ASF). Por otro lado, el ejemplar UAHMP-1980 corresponde a un individuo hembra por sus dimensiones más parecidas al promedio de las 15 hembras de la muestra.

Forma de los epiplastrones. — En los epiplastrones de los ejemplares ASF se observa una proyección larga, afilada anteriormente y gruesa posteriormente. Aunque esta descripción es sólo de los huesos coincide parcialmente con lo que describió Williams (1950) sobre la proyección gular del plastrón en los machos de la especie *Gopherus berlandieri* ("...es alargada, muy afilada, profundamente escotada y muy gruesa").

El UAHMP-923 es un epiplastrón que coincide con lo descrito para los ASF, por lo que es posible considerar que se trataba de un individuo macho.

Por otro lado el epiplastron del ejemplar UAHMP-1980 es diferente, pues tiene una proyección corta y ligeramente cónica. Esta conformación, junto con la información de la talla, apoya la propuesta de que este ejemplar fue un individuo hembra.

Forma de la parte posterior del plastrón y de los xifiplastrones. — Auffenberg (1976), escribió que una de las características más notables del dimorfismo sexual en la coraza del género *Gopherus* lo es la presencia de una superficie cóncava dispuesta sobre la sutura hipo-xifiplastral en el plastrón de los machos adultos y un plastrón plano en el de hembras y machos jóvenes, añadiendo que la superficie cóncava está más desarrollada en las tortugas de *Gopherus berlandieri* y menos en las de *G. polyphemus*.

Los ejemplares ASF son machos como se ha venido explicando, y en todos se verifican las características arriba mostradas, adicionalmente se ha observado en ellos que los xifiplastrones son gruesos hacia los lados y delgados hacia el frente y la línea media.

En el ejemplar UAHMP-1979 el conjunto de los hipoplastrones y xifiplastrones da forma, por la cara ventral, a una superficie cóncava que coincide con lo descrito por Auffenberg (1979) y que es como la de los ejemplares ASF. Asimismo, los xifiplastrones tienen la misma distribución

del grosor como estos últimos, por lo tanto, con base en esta evidencia dicho ejemplar es considerado como un individuo macho.

En el caso de los xifiplastrones UAHMP-1954 y UAHMP-1968 se observa una superficie ventral plana y un grosor uniforme en las placas. Por otro lado los fragmentos UAHMP- 1969 y UAHMP-2000 tienen una superficie ventral cóncava y la distribución del grosor semejante a la de los ejemplares ASF. Estas diferencias sugieren que los UAHMP-1954 y UAHMP-1968 son hembras y los UAHMP- 1969 y UAHMP-2000 machos.

ACLARACIONES SOBRE ALGUNOS REGISTROS DEL APARTADO DE ANTECEDENTES

Algunos de los registros tienen una serie de datos que permiten realizar algunas modificaciones a los mismos y hacerlos más consistentes con la información analizada en el presente trabajo, a continuación serán discutidos debido a que parte de esta información será ocupada para estudiar los patrones de distribución de la Familia Testudinidae.

El material fósil de testudínidos de los trabajos de Hibbard (1955), Brattstrom (1955), Miller (1980), Mooser (1982), Barrios (1985) y Cruz-Muñoz (2001) fue registrado utilizando una clasificación que dejó de estar vigente. En ellos los ejemplares fueron asignados al género *Testudo* y/o al género *Geochelone*, ahora restringidos al Viejo Mundo.

La clasificación de dichos trabajos es incompatible con los trabajos actuales, por lo tanto, serán asignados al género *Hesperotestudo* con base en información de Williams (1950), Auffenberg (1963, 1974) y Meylan y Sterrer (2000). El de Nájera-Hernández y Castillo-Cerón (2004a) no fue incluido dentro de esta asignación porque ya fue discutido en la determinación taxonómica del UAHMP-910 (pag. 64).

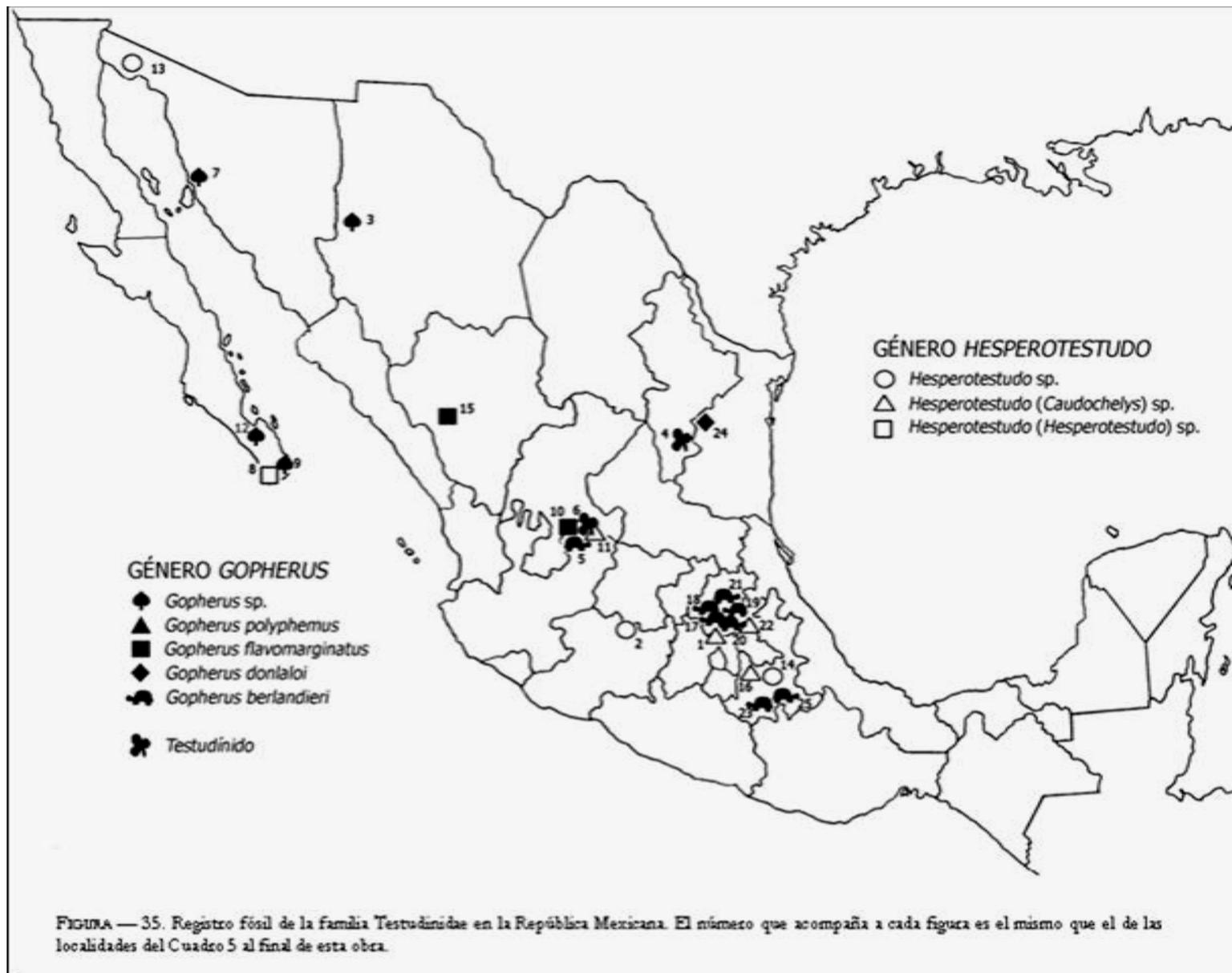
Por otro lado, considerando que Hibbard (1955) y Mooser (1980) describieron el material fósil como ejemplares de gran tamaño, estos serán asignados al grupo *Caudochelys* del género *Hesperotestudo* (Hibbard, 1955; Auffenberg, 1963; Jackson y Kaye, 1975). Asimismo, el ejemplar

CRINAH-1841 (un hioplastron izquierdo de las colecciones del Centro Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia de Puebla) registrado por Cruz-Muñoz (2001) es asignado de la misma forma, pues su fotografía, aunque no permite apreciar detalles si permite estimar el tamaño, el cual sobrepasa las dimensiones de los UAHMP, ASF e INAH-1 (por ejemplo el CRINAH-1841 tiene 97.7 mm de largo a nivel de la axila; el INAH-1, 70.0 mm, y los ASF, un promedio de 55.8 mm).

En cuanto a los registros de Moodie y Van Devender (1979: *Gopherus agassizii*) y de McCord (2002: *G. berlandieri*), no es posible aclarar su identidad taxonómica, pues se carece de información suficiente para hacerlo, por lo tanto se sugiere considerarles simplemente como *Gopherus* sp. hasta que se recaben los datos para determinarlos adecuadamente.

Como se mencionó en los antecedentes, Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros (2004) asignan material de testudínidos a la especie *Gopherus berlandieri*, sin embargo, en un trabajo más detallado Tovar-Liceaga (2005a) refiere dicho material como *Gopherus* sp. Debido a que en una ocasión fue posible revisar el material (gracias a la propia autora) el registro será considerado como perteneciente a la especie *Gopherus berlandieri* porque el aspecto de algunos de los ejemplares no difiere de manera substancial en relación con el de los fósiles de este trabajo y porque sus registros, como los de este trabajo, se encuentran en la misma situación con respecto a la distribución y proximidad de las especies actuales del género *Gopherus*.

Para finalizar esta sección los registros se representaran gráficamente dentro del mapa de la Figura 35, asimismo, serán resumidos en el Cuadro 5 al final de este trabajo.



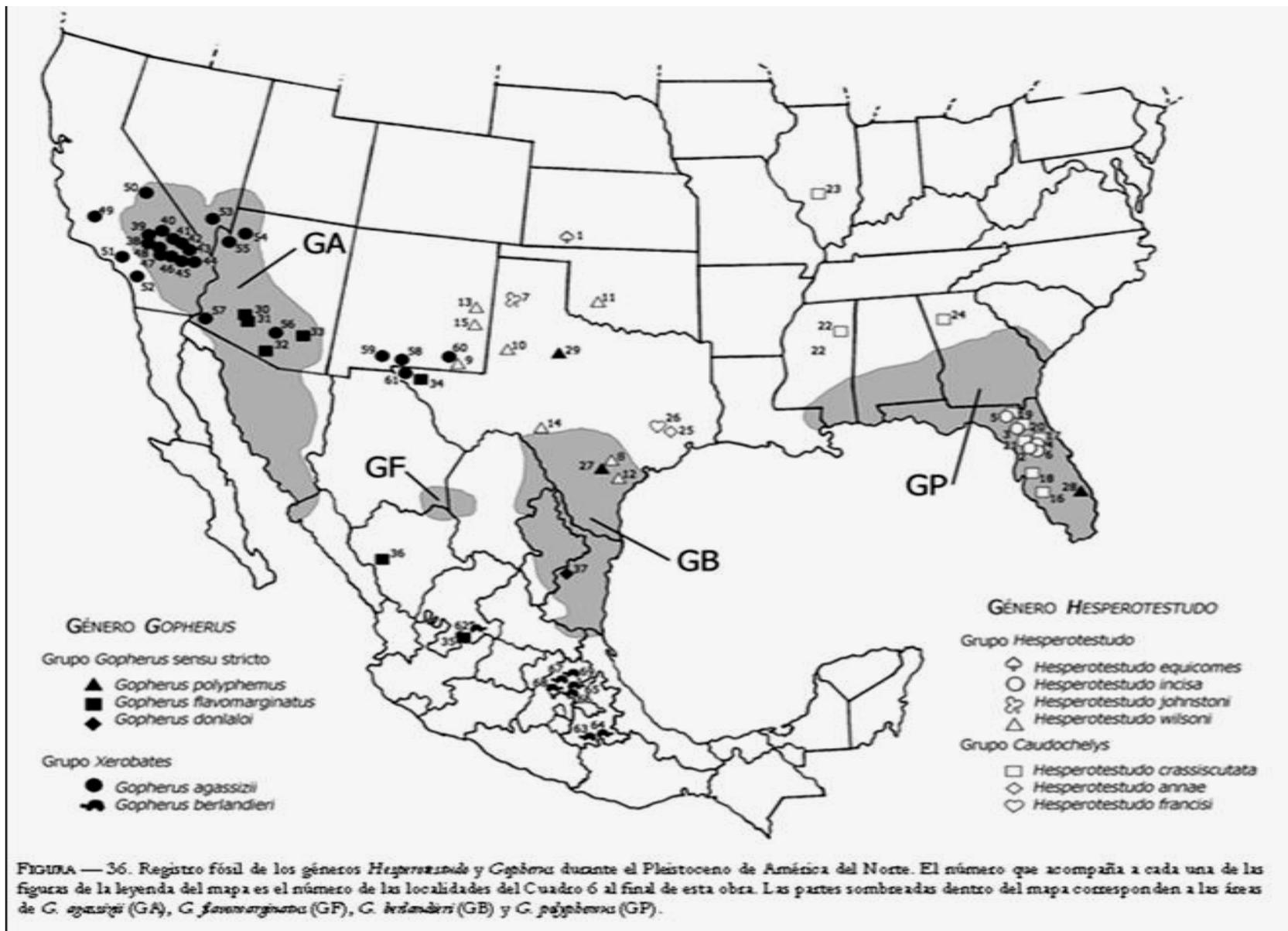
SOBRE ALGUNAS CONSIDERACIONES BIOGEOGRÁFICAS

REGISTRO FÓSIL DE LOS GÉNEROS *HESPEROTESTUDO* Y *GOPHERUS* EN AMÉRICA DEL NORTE

El registro fósil de los testudínidos del Pleistoceno de América del Norte continental está constituido por 69 localidades (Cuadro 6 al final de esta obra; incluyendo los registros de “El Frotón”, “Chicavasco”, “El Barrio”, “Barranca del Berrendo” y Barranca San Agustín” de este trabajo) que corresponden a siete especies del género *Hesperotestudo* y a cinco del género *Gopherus*.

Al ubicar las localidades en un mapa donde se han delimitado las áreas de distribución actuales del género *Gopherus* (Figura 36) se aprecia lo siguiente:

- 1) Las localidades con fósiles de *Gopherus agassizii* coinciden con el área de distribución actual de esta especie, pero también se observa que lo hacen en la parte norte (E. U.) y que algunas localidades se distribuyen fuera, en la costa suroeste de California (49, 51, 52), sur de Nuevo México (58, 59, 60) y extremo oeste de Texas (61).
- 2) En el caso de *Gopherus flavomarginatus* las localidades fosilíferas se sitúan en el sur de Arizona (30, 31, 32, 33), oeste de Texas (34), oeste de Durango (36) y en Aguascalientes (35), y por lo tanto muy separadas de su área de distribución actual. Incluso las localidades de Arizona se encuentran entre la localidades fosilíferas y en medio del área de distribución actual de *G. agassizii*.
- 3) Las localidades con fósiles de *Gopherus berlandieri* no son abarcadas por su área de distribución actual, sino que se encuentran en Aguascalientes (62), Hidalgo (65, 66, 67, 68, 69) y en la parte sur de Puebla (63, 64). Por el contrario, dentro de dicha área se encuentran registros de especies completamente diferentes y poco afines: *Hesperotestudo wilsoni* (8, 12, 14), *Gopherus polyphemus* (27) y *G. donlaloii* (37).



- 4) Las localidades fosilíferas de *Gopherus polyphemus* ocurren dentro, sur de Florida (28), y fuera, parte central (29) y sur (27) de Texas, del área de distribución actual; asimismo, dentro de dicha área también hay localidades con fósiles de *Hesperotestudo incisa* (2, 3, 4, 5, 6) y *H. crassiscutata* (17, 18, 19, 20, 21).

A estas diferencias hay que agregar otra, la de una distribución simpátrica, pues las localidades de especies distintas y con la misma edad se localizan dentro de una misma área. Dicha forma de distribución puede proponerse considerando que durante el Pleistoceno existió un mayor número de especies de testudínidos sobre la superficie de América del Norte, asimismo, con base en áreas de distribución de dichas especies muy amplias.

La distribución simpátrica ya antes había sido observada dentro del registro fósil (Mooser, 1980, Bramble, 1982; Morafka, 1988) y sobre ella Moodie y Van Devender (1979) comentan, respecto a *Gopherus flavomarginatus*, *G. agassizii*, *G. berlandieri* y *Geochelone wilsoni* (= *Hesperotestudo wilsoni*): "... Los registros de los fósiles de estas tortugas son pobres, pero sugieren que las área de distribución durante el Pleistoceno tardío fueron contiguas y con simpatria local".

Dentro de este trabajo, la distribución simpátrica se puede verificar en cuatro áreas, con base en los mapas de la Figuras 35 y 36. Primero, en el suroeste de Nuevo Mexico, por los registros de *Hesperotestudo wilsoni* (9) y *Gopherus agassizii* (60) de la localidad Dry Cave, de hecho los fósiles fueron encontrados dentro del mismo depósito (Moodie y Van Devender, 1979).

Segundo, en la península de Florida por los registros de *Gopherus polyphemus* y los de *Hesperotestudo incisa* (2, 3, 4, 5, 6) y *H. crassiscutata* (17, 18, 19, 20, 21). En el caso de *Gopherus polyphemus* además de la localidad 28 del Cuadro 6 (al final de este trabajo) se ha tomado en consideración un mapa, del trabajo de Auffenberg y Franz (1978e), donde se muestran 14 localidades con fósiles de esta especie. Tales localidades no se incluyeron dentro de dicho cuadro porque la obra no muestra alguna referencia escrita (p. ej. nombres de las localidades, condados).

Tercero, en Aguascalientes por los registros de *Gopherus berlandieri* (62), *G. flavomarginatus* (35) y *Hesperotestudo (Candochelys)* sp. (registro 11, Figura 35) de la barranca Cedazo.

Cuarto y último, entre Hidalgo y Estado de México por los registros de *Gopherus berlandieri* (65, 66, 67, 68, 69) y *Hesperotestudo (Candochelys)* sp. (registros 1 y 22, Figura 35).

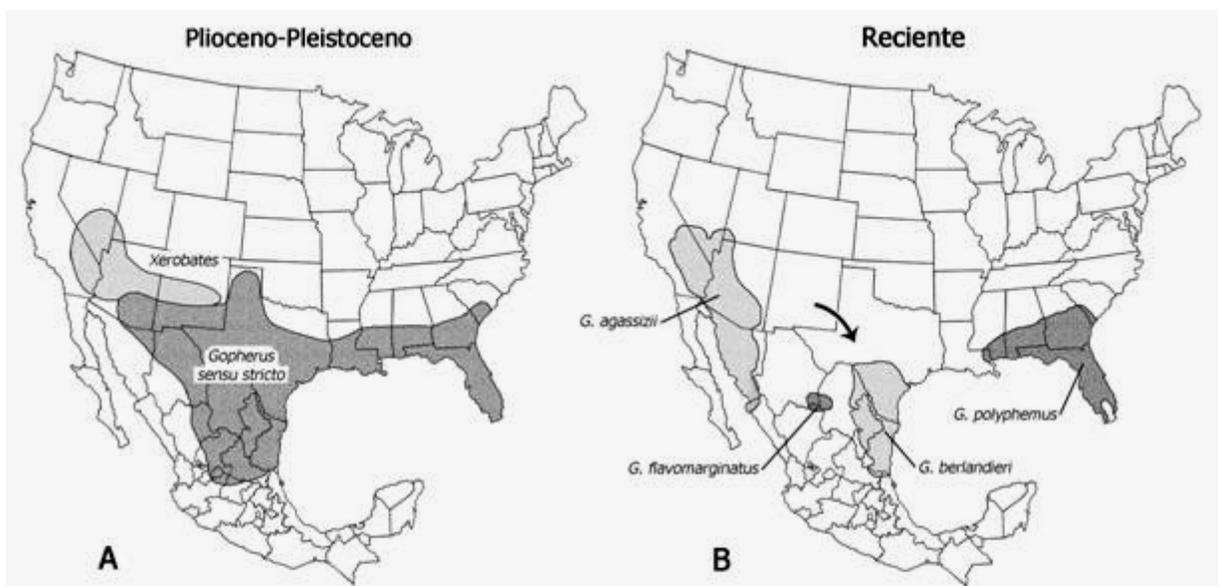
Las distribuciones simpátricas destacan porque en cada una de ellas se encuentran involucrados dos géneros (*Hesperotestudo* y *Gopherus*) y tortugas que contrastan en tamaño y hábitos. Es posible suponer que la heterogeneidad de características permitiera la coexistencia de varias especies dentro de una misma área, pues ello permitiría la repartición de recursos.

Al comparar el tamaño se tienen tortugas de talla moderada (*Hesperotestudo incisa*, 231.0 mm; *H. wilsoni*, 196.5 mm; *Gopherus polyphemus*, 270.0 mm; *G. flavomarginatus*, 370.8 mm; *G. agassizii*, 490.0 mm y *G. berlandieri*, 220.0 mm) y de talla gigante (*Hesperotestudo crassiscutata*, 1150 mm; Auffenberg, 1963; Ernst y Barbour, 1989; Moodie y Van Devender, 1979). Entonces el tamaño implica que las de talla moderada estuvieron y están restringidas a consumir plantas hasta un intervalo de altura menor respecto al de las gigantes (p. ej. *Gopherus agassizii* consume plantas hasta una altura aproximada de 15 cm: Morafka y Berry, 2002).

Respecto a los hábitos, las tortugas del género *Gopherus* han tenido la tendencia de excavar, mientras las del género *Hesperotestudo* no la tenían (Moodie y Van Devender, 1979; Morafka, 1988). Asimismo, dentro del género *Gopherus*, como se ha visto, no todas las tortugas tienen la misma tendencia a excavar, y por ejemplo *Gopherus polyphemus*, por su grado de especialización en la excavación de madrigueras, ocupa lugares con sustratos especiales (suelos arenosos: Bramble, 1982).

HISTORIA DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *GOPHERUS*

De acuerdo con Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004), incluyendo únicamente la última parte de su hipótesis (Figura 37), en un tiempo comprendido entre el Plioceno y el Pleistoceno el grupo *Gopherus sensu stricto* tuvo una distribución muy amplia y continua. *Gopherus canyonensis* se distribuía en el noroeste de Texas y probablemente hasta Arizona. *Gopherus donlatoi* se encontraba en la región de Tamaulipas y probablemente abarcando desde Texas hasta San Luis Potosí, en parte de lo que hoy es el área de distribución de *G. berlandieri*. *Gopherus flavomarginatus* tenía una distribución que iba desde el sureste de Nuevo México y oeste de Texas hasta Aguascalientes, abarcando su área de distribución actual. *Gopherus polyphemus* abarcaba su área de distribución actual y probablemente Texas.



Figura— 37. Historia de los patrones de distribución del género *Gopherus* A) En un tiempo durante el Plioceno y el Pleistoceno el grupo *Gopherus sensu stricto* (*Gopherus canyonensis*, *G. donlatoi* y *G. flavomarginatus* y *G. polyphemus*) tenía una distribución que iba desde Arizona hasta la Florida y desde Texas hasta Aguascalientes, mientras el grupo *Xerobates* con el ancestro *G. agassizii* *G. berlandieri* ocupaba un área que iba de la parte sur de California hasta la parte sur de Nuevo México. B) Al final del Pleistoceno se extinguieron *Gopherus canyonensis* y *G. donlatoi*, permitiendo que la especie *G. berlandieri*, divergida del ancestro *G. agassizii* *G. berlandieri* extendiera su distribución hasta su posición actual al tiempo que separaba a *G. flavomarginatus* y a *G. polyphemus*. La flecha representa el sentido del desplazamiento de *Gopherus berlandieri* (mapas redibujados y modificados de Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004).

Por otro lado el grupo *Xerobates*, con el ancestro *G. agassizii*-*G. berlandieri*, se mantuvo al margen de la distribución de los *Gopherus sensu stricto*, ocupando un área que iba de la parte sur de California hasta la parte sur de Nuevo Mexico y cubriendo lo que es hoy la parte norte del área de distribución de *Gopherus agassizii*

A principios del Pleistoceno empezaron una serie de cambios en estos patrones de distribución. *Gopherus canyonensis* se extingue, dejando a *G. donlaloii* como un puente que mantuvo la continuidad de distribución entre el resto de representantes del grupo *Gopherus sensu stricto*, *G. flavomarginatus* y *G. polyphemus*.

La disposición actual de las áreas de distribución de las especies del género *Gopherus* ocurrió a raíz de:

- a) La extinción de *G. donlaloii* al final del Pleistoceno.
- b) La reducción del área de distribución de *G. flavomarginatus* y *G. polyphemus*.
- c) La movilización, a finales del Pleistoceno, de *Gopherus berlandieri* desde la región del ancestro *Xerobates* hasta la región donde se encuentra actualmente.
- d) Al asentamiento de *Gopherus berlandieri* en su área de distribución actual, compitiendo con las tortugas de *G. donlaloii* hasta extinguir las o simplemente ocupando un área desocupada tras la extinción de *G. donlaloii*.

Con base en lo anterior la alopatría en la distribución del género *Gopherus* se debe tanto a la reducción de las áreas que ocupaban las especies actuales como a la extinción de especies como *G. donlaloii*. Por otro lado, la disyunción ocurrió por la extinción de *Gopherus donlaloii* y por la posterior ocupación de su área de distribución por parte de *Gopherus berlandieri* justo entre las áreas de distribución de *G. polyphemus* y *G. flavomarginatus*.

Cuando se trató de reconstruir la evolución de los patrones de distribución del género *Gopherus* a partir de la hipótesis de Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004), los registros fósiles de este trabajo y la distribución actual de dicho género se observaron las siguientes coincidencias:

1. Se respalda el área de distribución extensa que durante el Pleistoceno tuvo el grupo *Gopherus sensu stricto* con las localidades de *G. flavomarginatus* en el sur de Arizona (30, 31, 32, 33), oeste de Texas (34), Aguascalientes (35) y Durango (36); con las de *G. polyphemus* ene. Centro (29) y sur de Texas (27), y con las de *G. donlaloii* en Tamaulipas (37).
2. Se respalda la alopatria del género por la reducción en las áreas de distribución y extinción de algunas de sus especies.
3. Se respalda la disyunción de las especies del grupo *Gopherus sensu stricto* debido a la extinción de *Gopherus donlaloii* y la posterior ocupación de su área de distribución por *G. berlandieri*.

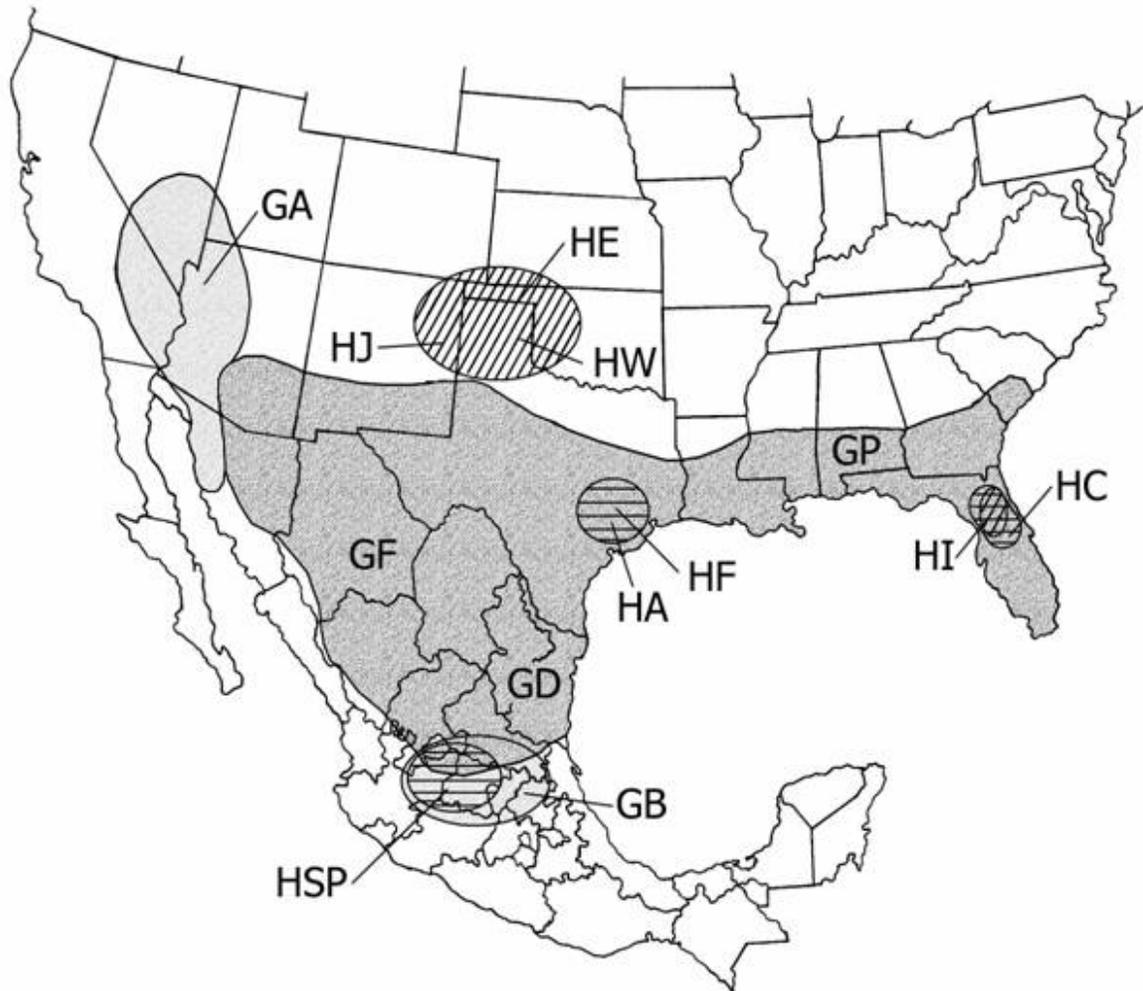
Asimismo se observó que esta hipótesis es inconsistente en cuanto al lugar del cual se sugiere que migró *Gopherus berlandieri*, pues no hay registros de esta especie a lo largo de la ruta propuesta y tampoco en la región de la que se supone se movió (suroeste de E. U.).

Debido a lo anterior se hará una propuesta diferente para satisfacer dicha inconsistencia, como parte de una hipótesis que reconstruya la historia de los patrones de distribución de la familia Testudinidae en la parte continental de América del Norte.

EVOLUCIÓN DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA FAMILIA TESTUDINIDAE EN LA PARTE CONTINENTAL DE AMÉRICA DEL NORTE

DISTRIBUCIÓN DE LOS TESTUDÍNIDOS DURANTE EL PLEISTOCENO TEMPRANO Y MEDIO

A principios y hasta mediados del Pleistoceno (Figura 38) las tortugas del grupo *Gopherus sensu stricto* se distribuyeron desde el sur de Arizona hasta la Florida, y desde Texas hasta Aguascalientes



Figura—38. Hipótesis biogeográfica, patrones de distribución de los testudínidos pleistocénicos de América del Norte del Pleistoceno temprano-medio. Durante el Pleistoceno temprano y medio el grupo *Gopherus sensu stricto* (*Gopherus polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. donaldoi*) se distribuía desde el sur de Arizona hasta la Florida, y desde de Texas hasta Aguascalientes. El grupo *Xerobates* se distribuía en el suroeste de Estados Unidos y noroeste de México (*Gopherus agassizii*), asimismo, en la parte central de México (*G. berlandieri*). El género *Hesperotestudo* se distribuía con miembros del grupo *Hesperotestudo* en la parte central de Estado Unidos y en Florida, y con miembros del grupo *Candocheilus* en el suroeste de Texas, en la parte central de Florida y en la región de Aguascalientes en México.

Las áreas coloreadas corresponden a las de la distribución del género *Gopherus* (gris oscuro: grupo *Gopherus sensu stricto*; gris claro: grupo *Xerobates*), las no coloreadas pero con líneas al género *Hesperotestudo* (líneas horizontales: grupo *Candocheilus*; líneas diagonales: grupo *Hesperotestudo*). GA, *Gopherus agassizii*; GB, *G. berlandieri*; GD, *G. donaldoi*; GF, *G. flavomarginatus*; GP, *G. polyphemus*; HA, *Hesperotestudo annae*; HC, *H. crassicaudata*; HE, *H. egei*; HF, *H. francisi*; HI, *H. incisus*; HJ, *H. jordanii*; HW, *H. ussouri*.

(Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004). Esta distribución se respalda por los fósiles de *Gopherus flavomarginatus* en el sur de Arizona (30, 31, 32, 33), oeste de Texas (34) y Aguascalientes (35), asimismo, por los de *G. polyphemus* en Texas (27, 29).

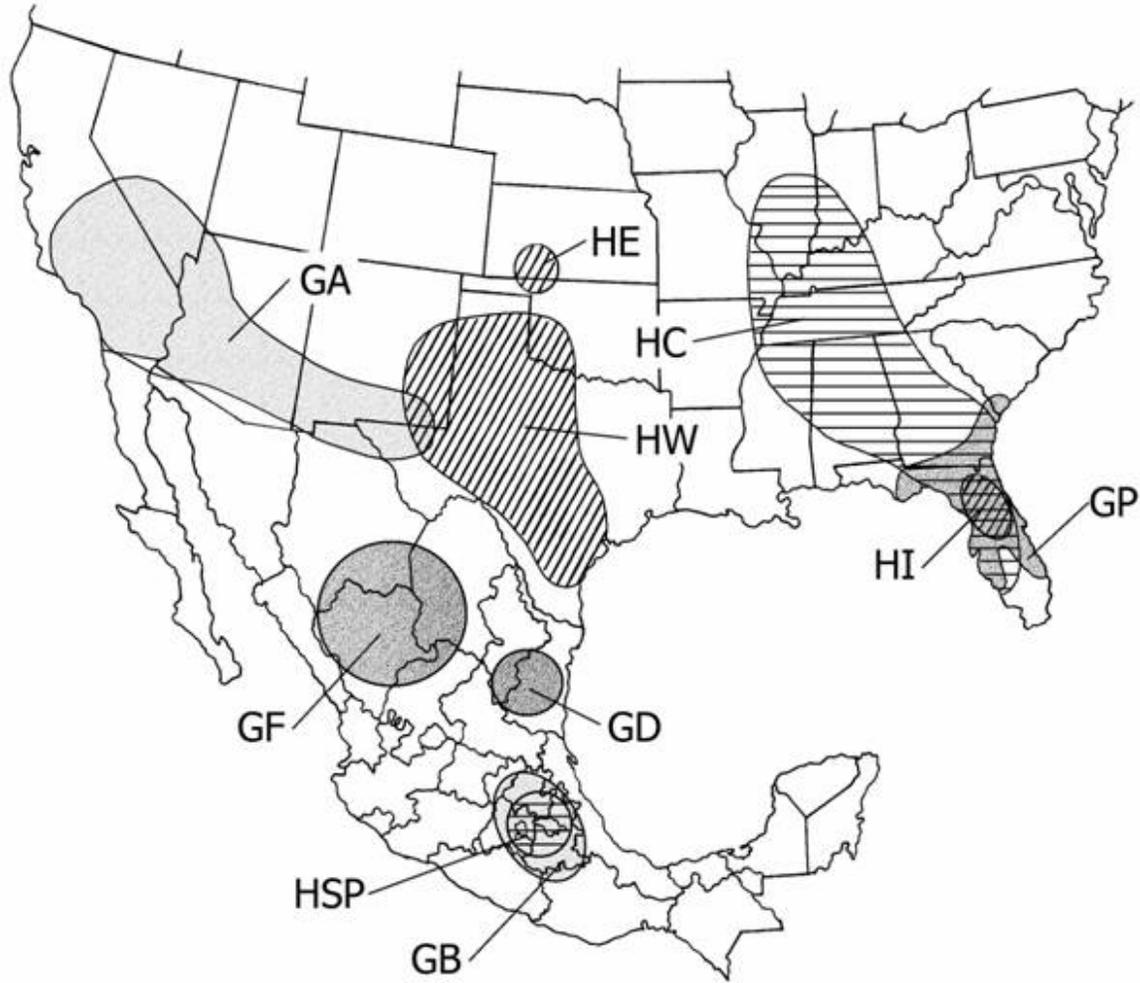
El grupo *Xerobates*, mientras tanto, se mantuvo al margen de la distribución de los *Gopherus sensu stricto*, *G. agassizii* en una posición semejante a la actual y *G. berlandieri* en la parte Central de México. Se proponen estas distribuciones con base en la ubicación de los registros de *Gopherus berlandieri* del Pleistoceno temprano-medio (62, 69) y con los del Pleistoceno tardío de ambas especies (*G. agassizii*: 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 61; *G. berlandieri*: 63,65, 66, 67, 68), pues al no contar con suficiente información es más factible sugerir que un taxón ha permanecido en un mismo sitio (el de los fósiles del Pleistoceno tardío) a lo largo del tiempo que sugerir que se encontraba en otro lugar.

En el caso del género *Hesperotestudo* la distribución para el grupo *Caudochebys* era en el sureste de Texas por los registros de *Hesperotestudo annae* (25) y *H. francisi* (26); en la península de Florida por los registros pliocénicos de *H. hayi* (= *Geochelone hayi*: Auffenberg, 1974) y los de *H. crassiscutata* del Pleistoceno tardío, y en la parte central de México por un registro pliocénico de Michoacán (registro 2, Figura 35) y por el registro del Pleistoceno medio de Aguascalientes (registro 7, Figura 35).

Se considera que la distribución del grupo *Hesperotestudo* fue en la parte central de Estados Unidos por el registro de *Hesperotestudo johnstoni* en el norte de Texas (7) y por la presencia de *H. riggsi* (= *Geochelone riggsi*) en el suroeste de Kansas y la de *H. turgida* (= *Geochelone turgida*) en Oklahoma, Kansas y Texas, ambas especies pertenecientes a la línea Turgida, al igual que *H. johnstoni* y *H. wilsoni*, del Plioceno (Auffenberg, 1974). Asimismo, se tienen registros del grupo *Hesperotestudo* en Florida, con base en los fósiles de *H. incisa* del Pleistoceno tardío y con los de *Hesperotestudo alleni* (= *Geochelone alleni*) del Plioceno (Auffenberg, 1974).

DISTRIBUCIÓN DE LOS TESTUDÍNIDOS DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO

En el pleistoceno tardío (Figura 39) *Gopherus polyphemus* se distribuye dentro de lo que ahora es su área de distribución actual (28; Auffenberg y Franz, 1978e); *G. flavomarginatus*, entre Chihuahua,



Figura—39. Hipótesis biogeográfica, patrones de distribución de los testudínidos pleistocénicos de América del Norte durante el Pleistoceno tardío. Grupo *Gopherus sensu strictu*: *Gopherus flavovirginatus* se reserva a la parte norte de la Altiplanicie Mexicana; *G. polyphemus* prácticamente se restringe a la parte central de Florida y los registros de *G. donlatoi* sugieren su distribución en la parte centro-oeste de Tamaulipas. Grupo *Xerobates*: *Gopherus agassizii* se distribuye en el sur de California, sur de Arizona, sur de Nuevo México oeste de Texas y *G. berlandieri* abarca la parte centro-sur de Hidalgo, hasta el sur de Puebla. Grupo *Candocheys*: *Hesperotestudo crassicauda* se distribuyó en la parte central de Illinois, noroeste de Misisipi, noroeste de Georgia y en la península de Florida; *Hesperotestudo (Candocheys) sp.* en la región de Hidalgo y Estado de México. Grupo *Hesperotestudo* *Hesperotestudo usilsons* en el suroeste de Nuevo México, sur de Kansas, noroeste y sureste de Texas; *H. swisa* se distribuye en la parte central de Florida.

Las áreas de distribución de *Hesperotestudo crassicauda* y las de *H. usilsons* están basadas en los trabajos de Holman (1995) y Moodie y Van Devender (1979), respectivamente. Para la simbología revisar la Figura 38.

Durango y Coahuila —con base en su distribución actual— y en el oeste de Durango (36), y *G. donlatoi*, en la parte centro-oeste de Tamaulipas (37).

Respecto al grupo *Xerobates*, los registros de *Gopherus agassizii* ubican a esta especie en el sur de California (38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 49, 50), noroeste (54, 55) y sur de Arizona (56, 57),

sur de Nuevo Mexico (58, 59, 60) y oeste de Texas (61). Todos estos corresponden al Pleistoceno tardío y no se han considerado aquellos cuya edad fue determinada como Pleistoceno.

En el caso de la otra especie del grupo *Xerobates*, *Gopherus berlandieri*, los registros indican que se distribuyó en la parte centro-sur de Hidalgo (65, 66, 67, 68) y en el sur de Puebla (63, 64).

Refiriéndose al género *Hesperotestudo*, se tiene que *Hesperotestudo crassiscutata* se distribuyó en la parte central de Illinois (23), noroeste de Misisipi (22), noroeste de Georgia (24) y en la península de Florida (16, 17, 18, 19, 20, 21). *Hesperotestudo wilsoni* lo hizo en el sureste de Nuevo Mexico (9, 13, 15); centro-noroeste (10), centro-sureste (14) y sureste (8, 12) de Texas, y en el sur de Oklahoma (11). Del mismo modo, *Hesperotestudo incisa* en la parte central de Florida (2, 3, 4, 5, 6).

DINÁMICA DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS TESTUDÍNIDOS DURANTE EL PLEISTOCENO Y EL HOLOCENO

Al comparar los patrones de distribución del Pleistoceno temprano-medio con los del Pleistoceno tardío se considera que hubo una reducción en el área de distribución de *Gopherus flavomarginatus* y de *G. polyphemus* (grupo *Gopherus sensu stricto*) con base en la falta de registros fuera y alejados de las áreas de distribución actuales de estas especies.

También se considera que *Gopherus agassizii* y *Hesperotestudo wilsoni* extendieron su distribución en dirección sureste, porque en el Pleistoceno temprano-medio no se registra la presencia de fósiles de estas dos especies en áreas que para el Pleistoceno tardío sí la registran, de hecho en dichas áreas se distribuyeron *Gopherus flavomarginatus* (sur de Arizona: 30, 31, 32, 33; oeste de Texas: 34) y *G. polyphemus* (centro-norte de Texas: 27, 29).

De acuerdo con los registros del Pleistoceno tardío y las áreas de distribución actuales *Gopherus agassizii* se extinguió en Nuevo México y Texas; *G. flavomarginatus* redujo su distribución al Bolsón de Mapimí; *G. berlandieri* migró del sur, se extinguió en Hidalgo y Puebla y se estableció en

medio de las áreas de *G. flavomarginatus* y de *G. polyphemus* (justo donde llegaron a habitar *G. donlalo* y *Hesperotestudo wilsoni*), y *Gopherus polyphemus* consolidó su distribución actual.

Gopherus berlandieri pudo llegar a un área desocupada de testudínidos o competir hasta extinguir a *G. donlalo* en Tamaulipas (Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004) y a *Hesperotestudo wilsoni* en Texas.

La distribución alopátrida de los testudínidos actuales se debe a la disminución del número de especies y a la reducción de las áreas que en algún momento llegaron a ocupar. Por otro lado la disyunción actual del género sólo puede ser explicada para el grupo *Gopherus sensu stricto* con base en la fragmentación de su área de distribución, por la extinción de algunos de sus miembros y por el establecimiento de *G. berlandieri* en su área de distribución actual, entre *G. flavomarginatus* y *G. polyphemus*.

La disyunción entre *Gopherus agassizii* y *G. berlandieri* no puede ser explicada con la información de este trabajo, sin embargo, lo disponible sugiere que es previa al Pleistoceno.

CONCLUSIONES

Con base en un análisis anatómico y morfológico del material fósil revisado en este trabajo se determinó que 29 ejemplares pertenecen a la especie *Gopherus berlandieri* y uno a *Hesperotestudo* sp. del grupo *Candobelys*. Los restos de *Gopherus berlandieri* procedieron de las localidades "El Barrio", "Chicavasco", "El Frontón", "Barranca del Berrendo" y "Barranca San Agustín". *Hesperotestudo* sp. provino de "Barranca Jagüey Viejo".

En "El Barrio" se registraron y describieron ocho placas periferales, una pleural, un hioplastron, un hipoplastron, tres xifiplastrones, tres fragmentos de coraza y un húmero; en "Chicavasco", dos periferales, un hipoplastron y tres fragmentos de coraza; en "El Frontón", un xifiplastron; en "Barranca del Berrendo", una pleural, una periferal y un epiplastron; en "Barranca San Agustín", una periferal, y en "Barranca Jagüey Viejo", un coracoides.

Se determinaron las áreas de distribución de las especies de los géneros *Hesperotestudo* (*H. crassiscutata*, *H. annae*, *H. francisi*, *H. equicomis*, *H. riggsi*, *H. johnstoni*, *H. wilsoni*, *H. incisa*) y *Gopherus* (*G. polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. donlatoi*, *G. agassizii* y *G. berlandieri*) para el Pleistoceno temprano-medio y el Pleistoceno tardío.

El análisis de dichas áreas reveló que cambiaron de forma, extensión y ubicación tanto en el Pleistoceno temprano-medio como en el Pleistoceno tardío y el Holoceno. Se observó la disminución en el número de especies conforme se llega al Holoceno. También, que existe un fenómeno de simpatría en las distribuciones del Pleistoceno y otro de alopatría en las del Holoceno. En el caso del género *Gopherus* se apreció que el patrón de disyunción que se observa en la actualidad empezó desde el Pleistoceno temprano en el grupo *Xerobates*, mientras que en el *Gopherus sensu stricto* desde el Pleistoceno tardío.

La distribución simpátrica de los testudínidos del Pleistoceno ocurrió en cuatro regiones: suroeste de Nuevo Mexico, península de Florida, Aguascalientes y entre Hidalgo y Estado de México. En dichas regiones coincidieron los dos géneros (*Hesperotestudo* y *Gopherus*) y tortugas que contrastaban en tamaño y hábitos.

REFERENCIAS

- Anderson, E. 1995. Who's who in the Pleistocene: a mammalian bestiary. En: Martin, P. S. y R. G. Klein (Eds.). Quaternary Extinctions: a prehistoric revolution. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona, Estados Unidos. 892pp.
- Auffenberg, W. 1962. A new species of *Geochelone* from the Pleistocene of Texas. *Copeia*. (3):627-636.
- Auffenberg, W. 1963. Fossil testudinine turtles of Florida, genera *Geochelone* and *Floridemyx*. *Bulletin of the Florida State Museum*. 7(2):53-97.
- Auffenberg, W. 1971. A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American testudinines. *Copeia*. (1):106-117.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida State Museum*. 20(2):47-110.
- Auffenberg, W. 1976. The genus *Gopherus* (Testudinidae): parte I, Osteology and relationships of extant species. *Bulletin of the Florida State Museum*. 20(2):47-110.
- Auffenberg, W. y R. Franz. 1978a. *Gopherus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*.: 211.1-211.2.
- Auffenberg, W. y R. Franz. 1978b. *Gopherus agassizii*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*.: 212.1-212.2.
- Auffenberg, W. y R. Franz. 1978c. *Gopherus berlandieri*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*.: 213.1-213.2.
- Auffenberg, W. y R. Franz. 1978d. *Gopherus flavomarginatus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*.: 214.1-214.2.

- Auffenberg, W. y R. Franz. 1978e. *Gopherus polyphemus*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.: 215.1-215.2.
- Barrios R., H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 474 pp.
- Bramble, D. M. 1982. *Scaptocheilus*: generic revision and evolution of gopher tortoises. Copeia. (4):102-109.
- Brattstrom, B. H. 1955. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from México. Bulletin, Southern California Academy of Sciences. 54(parte 1):1-4.
- Brattstrom, B. H. 1958. New records of Cenozoic amphibians and reptiles from California. Bulletin, Southern California Academy of Sciences. 57(parte 1):5-13.
- Brattstrom, B. H. 1961. Some new fossil tortoises from western North America with remarks on zoogeography and paleontology of tortoises. Journal of Paleontology 35(3):543-560.
- Bravo-Cuevas, V. M. 2002. Reporte técnico: diferenciación geológica y bioestratigráfica de la formación Tarango para el Estado de Hidalgo, Centro de México. Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. 59pp.
- Cabral-Perdomo, M. A. 2001. Vertebrados Pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, Estado de Hidalgo. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 85 pp.
- Castillo-Cerón, J. M., I. Goyenechea M. y C. López R. 2002. Herpetofauna fósil de Hidalgo. En: Programa y Resúmenes, VII Reunión Nacional de Herpetología. Sociedad Herpetológica Mexicana. Guanajuato, Guanajuato, México. p. 39 y 40.

- Castillo-Cerón, J. M., M. A. Cabral-Perdomo y Ó. Carranza-Castañeda. 1996. Vertebrados fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. 127 pp.
- Crumly, 1994. Phylogenetic systematics of North American Tortoises (genus *Gopherus*: evidence for their classification. En: Bury, R. B. y D. J. Germano. (Eds.) Biology of North American Tortoises. United States Department of the interior, National Biological Survey, Fish and Wild Life Research. Washington D. C., Estados Unidos. (13):7-32.
- Cruz-Muñoz, V. 2001. Catálogo de vertebrados fósiles del Centro Regional INAH de Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla de los Ángeles, Puebla, México. 71 pp.
- Ernst, C. H. y R. W. Barbour. 1989. Turtles of the World. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., Estados Unidos. 313 pp.
- Ferrusquia-Villafranca, I. 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. En: Ferrusquia-Villafranca, I. (Ed). Conexiones terrestres entre Norte y Sudamerica. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, Monografía. (101):193-221.
- Germano, D. J. 1993. Shell Morphology of North American Tortoises. The American Midland Naturalist. 129(2):319-335.
- Guzman, A. F. y O. J. Polaco, 1998. Tortugas fósiles de Durango y Zacatecas. En: Memoria del VI Congreso Nacional de Paleontología, resúmenes. Sociedad Mexicana de Paleontología. Distrito Federal, México. p. 28 y 29.
- Hay, O. P. 1908. The fossil turtles of North America. Carnegie Institution of Washington. Washington, Estados Unidos. 568pp.

- Hibbard, C. W. 1944. A new land tortoise, *Testudo riggsi*, from the Middle Pliocene of Seward County, Kansas. University of Kansas Science Bulletin. 30(7):71-76.
- Hibbard, C. W. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. University of Michigan Contributions of the Museum of Paleontology. 12(5)47-96.
- Holman, J. A. 1995. Pleistocene amphibians and reptiles in North America. Oxford Monographs on Geology and Geophysics. (32):1-243.
- Hutchison, J. H. 1996. Testudines. En: Prothero, D. R. y R. J. Emry. (Eds.) The terrestrial Eocene-Oligocene Transition in North América. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Hutchison, J. H. 1991. Early Kinosterninae (Reptilia: Testudines) and their phylogenetic significance. Journal of Vertebrate Paleontology. 11(2):145-167.
- INEGI. 1982. Estados Unidos Mexicanos: carta geográfica, escala 1: 4 000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- INEGI, 1998. Pachuca: carta topográfica F14-11, escala 1: 250 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Iverson, J. B., 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Editado particularmente. Indiana, Estados Unidos. 363 pp.
- Jackson, C. G. y J. M. Kaye. 1975. Giant tortoises in the late Pleistocene of Mississippi. Herpetologica. 31:421
- Jiménez-Fuentes, E. 1981. Primeros Testudinidae (Chelonia) del Vallesiense de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). Estudios Geológicos. 37: 359-368.
- Jiménez -Fuentes, E. 1985. Quelonios fósiles de Astaraciense de Paracuellos del Jarama y de Henares I (Madrid). En: Alberdi, M. T. (Ed.). Geología y Paleontología del Terciario

Continental de la Provincia de Madrid. Servicio de Publicaciones del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. 105pp.

Jiménez-Fuentes, E. y S. Martín de Jesús. 1989. Quelonios fósiles de la Cuenca de Guadix Baza (Granada). En: Alberdi, M.T. y F. P. Bonadonna (Eds.). Geología y paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza: trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario. Museo Nacional de Ciencias Naturales-Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. 355pp.

Joyce, W. G., J. P. Parham y J. A. Gauthier. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxón names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology*. 78(5):989-1013.

Lamb, T. y C. Lydeard. 1994. A molecular phylogeny of the Gopher Tortoises, with comments on familial relationships within the Testudinoidea. *Molecular Phylogenetics and evolution*. 3(4):283-291.

Lopez R., M. del C., M. G. Guzmán G., M. Hernández M. y J. Castillo-Cerón. 2002. Tortugas pleistocénicas del Estado de Hidalgo, México. En: Ponencias, VII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Paleontológica Mexicana. Guadalajara, Jalisco, México. 139pp.

Lundelius, E. L., T. Downs, E. H. Lindsay, H. A. Semken, R. J. Zarkrewski, C. S. Churcher, C. R. Harington, G. E. Schultz y S. D. Webb. 1987. The North American Quaternary Sequence. En: Wodburne, M. O. (ed.). *Cenozoic mammals of North América: geochronology and biostratigraphy*. University of California Press, Berkeley, California, Estados Unidos

May, P., P. Reser y P. Leiggi. 1994. Macrovertebrate preparation. En: Leiggi, P. y P. May (Eds.). *Vertebrate Paleontological Techniques, volume one*. Cambridge University Press. Nueva York, Nueva York, Estados Unidos. 339pp.

- McCord, R. D. 2002. Fossil history and evolution of the gopher tortoises (genus *Gopherus*). En: Van Devender, T. R. (Ed.) The Sonoran Desert Tortoise: Natural History, Biology, and Conservation. The University of Arizona Press and the Arizona-Sonoran Desert Museum. Tucson, Arizona, Estados Unidos. 389pp.
- Meylan, P. A. y W. Sterrer. 2000. *Hesperotestudo* (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus. Zoological Journal of the Linnean Society. (128):51-76.
- Miller, W. E. 1980. The late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, México. Journal of Paleontology. 54(4):762-805.
- Milstead, W. W. 1956. Fossil turtles of Friesenhahn Cave, Texas, with the description of a new species of *Testudo*. Copeia. (3):162-171.
- Moodie K. B. y T. R. Van Devender. 1979. Extinction and extirpation in the herpetofauna of the southern High Plains with emphasis on *Geochelone wilsoni* (Testudinidae). Herpetologica. 35(3):198-206.
- Mooser, O. 1972. A new species of Pleistocene fossil tortoise, genus *Gopherus*, from Aguascalientes, Aguascalientes, Mexico. The Southwestern Naturalist. 17(1):61-65.
- Mooser, O. 1980. Pleistocene fossil turtles from Aguascalientes, State of Aguascalientes. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista. 4(1):63-66.
- Morafka, D. J. 1988. Historical biogeography of the Bolson Tortoise. Annals of the Carnegie Museum. (57):47-72.
- Morafka, D. J. y K. H. Berry. 2002. Is *Gopherus agassizii* a desert-adapted tortoise, or an exaptive opportunist?, Implications for tortoise conservation. Chelonian Conservation and Biology. 4(2):263-287.

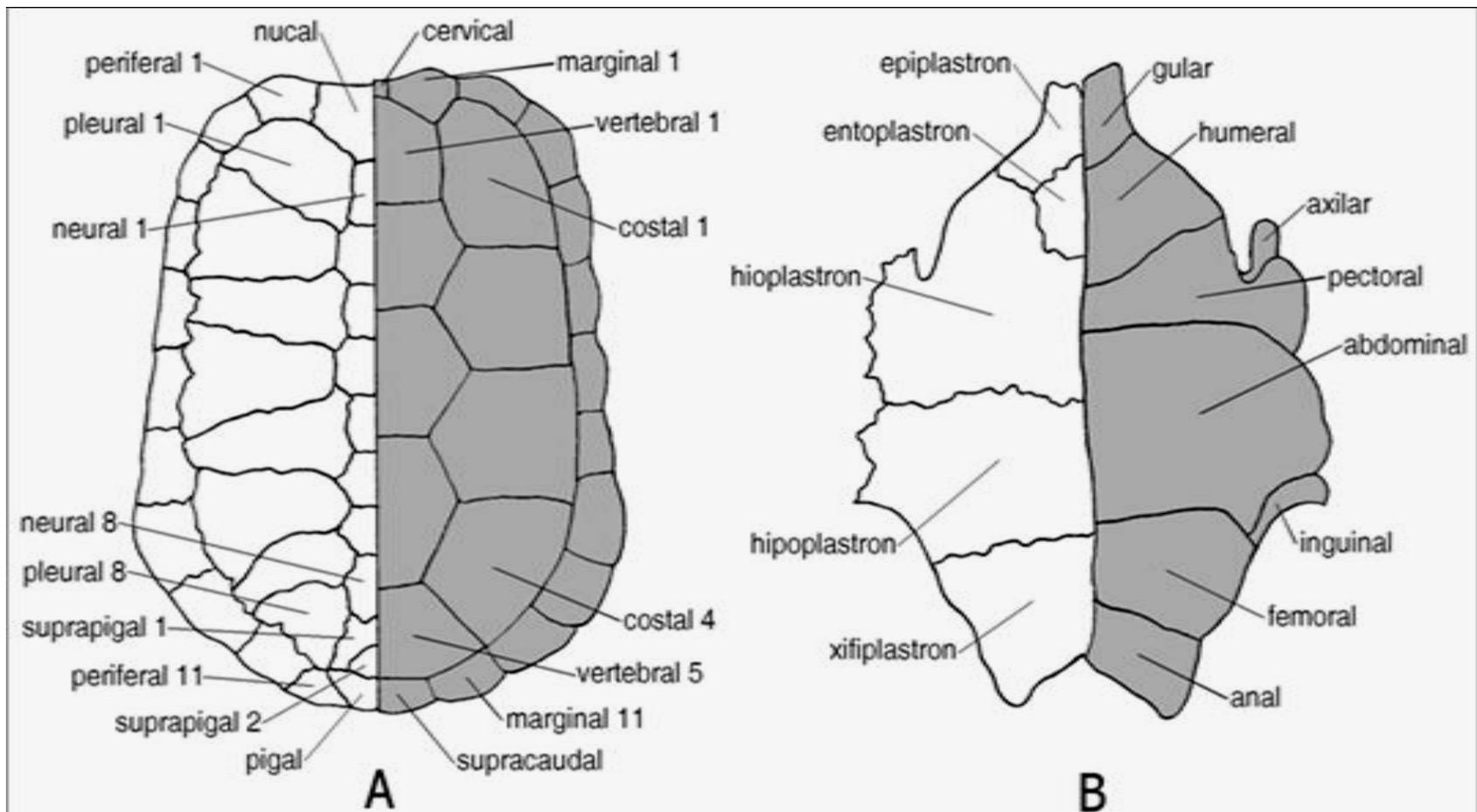
- Nájera-Hernández, L. y J. M. Castillo-Cerón. 2004 a. Fósiles de testudínidos del Estado de Hidalgo. En: IX Congreso Nacional de Paleontología, libro de resúmenes. Sociedad Mexicana de Paleontología. Tuxtla Gutierrez, Chiapas, México. 95 p.
- Nájera-Hernández, L. y J. M. Castillo-Cerón. 2004 b. *Gopherus* en el Pleistoceno del Estado de Hidalgo. En: Resúmenes, VIII Reunión Nacional de Herpetología. Sociedad Herpetológica Mexicana. Villahermosa, Tabasco, México. 187 p.
- Oelrich, T. M. 1957. The status of the upper Pliocene Turtle, *Testudo turgida* Cope. *Journal of Paleontology*. 31(1):28-241.
- Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Nueva York, Estados Unidos. 403 pp.
- Reynoso, V. H. y M. Montellano-Ballesteros. 2004. A new giant turtle of the genus *Gopherus* (Chelonia:Testudinidae) from the Pleistocene of Tamaulipas, México, and a review of the phylogeny and biogeography of Gopher Tortoises. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 24(4)822-837.
- Romer, A. S. 1956. Osteology of the reptiles. The University of Chicago Press. Estados Unidos. 772pp.
- Shaffer, H. B., P. Meylan y M. L. Mcknight. 1997. Test of turtle phylogeny: Molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology*. 46(2):235-268.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1979. Synopsis of the herpetofauna of Mexico, guide to Mexican turtles. John-Johnson. Estados Unidos. 1044pp.
- Tovar-Liceaga, R. E. y M. Montellano-Ballesteros. 2004. Microfauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. En: IX Congreso Nacional de Paleontología, libro de resúmenes. Sociedad Mexicana de Paleontología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 95 p.

- Tovar-Liceaga, R. E. 2005a. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nueva, Puebla. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 120pp.
- Tovar-Liceaga, R. E. 2005 b. Análisis de la distribución de la herpetofauna pleistocénica de México. En: Herpetología Americana, Memoria del VII Congreso Latinoamericano de Herpetología. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Autónoma del Estado de México. Cuernavaca, Morelos, México. 132 p.
- Van Devender, T. R., K. B. Moodie y A. H. Harris. 1976. The desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in the Pleistocene of northern Chihuahua Desert. *Herpetologica*. 32(3):298-304.
- Van Devender, T. R. y J. I. Mead. 1978. Early Holocene and late Pleistocene amphibians and reptiles in Sonoran Desert packrat middens. *Copeia*. (3):464-475.
- Van Devender, T. R. y K. B. Moodie. 1977. The desert tortoise in the late Pleistocene with comments about its earlier history. En: Proceedings of 1977 symposium, the Desert Tortoise Council. Estados Unidos. 187pp.
- Williams, E. 1950. *Testudo cubensis* and the evolution of western hemisphere tortoises. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 95(1):1-36.
- Williams, E. 1952. A new fossil Tortoise from Mona Island, West Indies, and a tentative arrangement of the tortoises of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 99(9):545-560.

GLOSARIO

- Abdominales.** Son las dos escamas a nivel del puente esternal y dispuestas atrás de los escudos pectorales y delante de los femorales (Figura 40).
- Anales.** Son los dos escudos más posteriores del plastrón (Figura 40).
- Axila.** Se denomina así, a la región donde se forma un escote por la intersección del lóbulo anterior del plastrón con la base inmediata del contrafuerte del puente esternal.
- Borde libre.** El borde en las placas que no es una sutura y en consecuencia el que no colinda con otras placas.
- Caparazón.** Se conoce como caparazón a la parte superior de la coraza (V. la explicación de coraza).
- Cervical.** Es el escudo más anterior y sobre la línea media del caparazón que limita a los lados con los primeros escudos marginales y atrás con el primer escudo vertebral (Figura 40).
- Contrafuerte.** Es la estructura a manera de columna adosada a una pared que inicia o termina los puentes esternales, recibe el nombre de axilar cuando es el primer caso, e inguinal cuando, el segundo (Figura 10, pag. 34).
- Coraza.** Es la estructura dura, conformada por huesos y escamas, que envuelve el cuerpo de las tortugas y que tiene una apertura anterior para la cabeza y los miembros delanteros, y otra posterior para los miembros traseros y la cola. Se forma por una parte dorsal llamada caparazón, espaldar o carapacho y otra ventral llamada plastrón o peto que están unidas a los costados por las estructuras llamadas puentes esternales.
- Costales.** Son dos series de escudos, una del lado izquierdo y otra del derecho, dispuestas entre las series de escudos marginales y la serie de escudos vertebrales (Figura 40).
- Entoplastron.** Es la placa única, dispuesta en la parte anterior y sobre la línea media del plastrón, aunque en medio de los epiplastrones e hioplastrones (Figura 40).
- Epiplastrones.** El par de placas más anterior del plastrón; aquel dispuesto delante de los hioplastrones y el entoplastron, y donde se forma la proyección gular (Figura 40).
- Escudos.** Son los elementos epidérmicos, escamas, que recubren a los elementos óseos de la coraza de las tortugas (Figura 40).
- Espaldar.** Como el caparazón, la parte dorsal de la coraza.
- Femorales.** Es el par de escudos después de la ingle y aquellos escudos entre los abdominales al frente y los anales atrás (Figura 40).
- Gular.** Es el par de escudos más anterior del plastrón y el que se encuentra delante de los humerales (Figura 40).
- Hioplastrones.** Son el par de placas donde se encuentran las axilas, se ubican detrás de los epiplastrones y el entoplastron, y delante de los hipoplastrones (Figura 40).
- Hipoplastrones.** Son el par de placas donde se forman las ingles, aquellas atrás de los hioplastrones y delante de los xifiplastrones (Figura 40).
- Humerales.** Es el par de escudos entre los gulares y los pectorales (Figura 40).
- Ingle.** Es la región formada por la intersección del lóbulo posterior del plastrón y el contrafuerte inmediato del puente esternal.
- Lóbulo.** Es una estructura que sobresale de algo, en este caso se aplica a cualquiera de las dos partes salientes del plastrón, una al frente de los contrafuertes axilares y otra atrás de los contrafuertes inguinales.
- Marginales.** Son las series de escudos, una izquierda y otra derecha, que forman el contorno del caparazón, desde el cervical en la parte anterior y hasta el supracaudal en la posterior (Figura 40).

- Neurales.** Las placas dispuestas sobre la línea media y que forman una fila detrás de la nugal, hasta antes de las suprapigales (Figura 40).
- Nugal.** El hueso o placa dispuesto al frente y sobre la línea media del caparazón. Es una placa única que limita a los lados con las primeras placas de las bandas, izquierda y derecha, de placas periferales; atrás y a los lados con las primeras pleurales, y atrás con la primera neural (Figura 40).
- Pectorales.** Las dos escamas a nivel de la axila y que se encuentran entre los humerales al frente y los abdominales atrás (Figura 40).
- Periferales.** La serie de placas a la izquierda y a la derecha que forman el contorno del caparazón; las placas de la parte superior de las aberturas de la coraza y las que llevan la quilla en el puente esternal (Figura 40).
- Peto.** Es la parte ventral de la coraza (V. la explicación del término coraza)
- Pigal.** La placa única más posterior y sobre la línea media del caparazón, dispuesta atrás de las suprapigales y entre las últimas placas periferales (Figura 40).
- Placas.** Elementos óseos que constituyen la coraza de las tortugas, recubiertos por los escudos y más numerosos que estos últimos.
- Plastrón.** Parte ventral de la coraza.
- Pleurales.** Son las placas pares, dispuestas entre las series de placas periferales y la nugal y las series de placas neurales y suprapigales (Figura 40).
- Proyección gular.** Es la saliente que se forma al frente del lóbulo anterior del plastrón, que en especies como *Gopherus berlandieri* se bifurca en la parte más anterior (Figura 10, pag. 34).
- Puente esternal.** Cada una de las estructuras que conectan por los costados la parte dorsal y ventral de la coraza.
- Reborde.** Engrosamiento mas o menos estrecho y saliente que se forma a lo largo del borde de algunas placas de la coraza (Figura 10, pag. 34).
- Superficie dorsal.** Una de las subdivisiones de la superficie externa.
- Superficie externa.** Es aquella superficie en los huesos de la coraza que se muestra al exterior de la misma, también se le considera como aquella superficie que fue cubierta por las escamas. Se subdivide en una superficie externa dorsal y otra externa ventral de acuerdo a su posición sobre o debajo de la coraza o placa.
- Superficie interna.** Es la superficie dentro de la coraza que no alcanzan las escamas y que se encuentra dirigida hacia las entrañas del organismo, también se le llama superficie interna visceral.
- Superficie ventral.** Una de las subdivisiones de la superficie externa.
- Superficie visceral.** (V. superficie interna).
- Supracaudal.** Es el escudo más posterior y sobre la línea media del caparazón, aquel detrás del último escudo vertebral y entre los últimos escudos marginales (Figura 40).
- Suprapigales.** Son dos placas en la parte posterior y sobre la línea media del caparazón que se encuentran atrás de la serie de neurales, entre las últimas pleurales y antes del pigal (Figura 40).
- Surco divisorio.** Es el surco que indica el alcance máximo de los escudos epidérmicos hacia el interior de la coraza (Figura 10, pag. 34).
- Surcos.** Ranuras largas, de bordes prominentes, que sobresalen de la superficie de las placas óseas cuando se han retirado los escudos epidérmicos y que corresponden a las uniones de dichos escudos.
- Vertebrales.** Es la serie de escudos que forma una fila sobre la línea media, atrás del cervical, pero delante del supracaudal (Figura 40).
- Xifiplastrones.** Es el par de placas más posterior del plastrón y el dispuesto inmediatamente después de los hipoplastrones (Figura 40).



FIGURA— 40. Nomenclatura para los escudos y las placas del caparazón del género *Cypselus*. (A) Vista dorsal del caparazón, (B) vista ventral del plastrón. Los huesos corresponden a la parte clara de los dibujos y las escamas a la parte colocada en gris. La nomenclatura está basada en los trabajos de Hux(1908), Romer (1956), Jiménez-Fuentes (1981, 1985 y 1989), Patchard y Tzebas (1984), Ernst y Barbour (1989) y Hutchinson (1991).

Cuadro— 5. Registro fósil de la familia Testudinidae en la República Mexicana.

Reg.	Especie	Sinónimo	Localidad	Edad	Referencias
1	<i>Hep erotestudo</i> (<i>Cavadochelys</i>) sp.	<i>Testudo</i> sp.	Valle de Tequixquiac, Mpio. de Tequixquiac, Estado de México.	Fleisto cenozo tardeño (Sangamonian o- Wäseonsidian o)	Hibbard, 1955.
2	<i>Hep erotestudo</i> sp.	<i>Testudo</i> sp.	La Goleta, Mpio. de Morelia, Michoacán.	Plioceno	Brattstrom, 1955.
3	<i>Gopherus</i> sp.		Yepomera, Mpio. de Temósachi, Chihuahua.	Plioceno	Brattstrom, 1961.
4	Testudínido		Río Virgenes, Mpio. de Aramberme, Nuevo León.	Plioceno	Brattstrom, 1961.
5	<i>Gopherus berlandieri</i>	<i>Gopherus woffenbergi</i>	Barranca Cedazo, Mpio. de Agüascalientes, Agüascalientes.	Fleisto cenozo medio	Moser, 1972.
6	Testudínido		Zoyatal, Mpio. de Agüascalientes, Agüascalientes.	Mioceno tardeño (Barstoviano)	Ferrusquía-Villafranca, 1978.
7	<i>Gopherus</i> sp.	<i>Gopherus agassizii</i> <i>Gopherus berlandieri</i>	Desembogue, Mpio. de Hiquito, Sonora.	Fleisto cenozo	Moñe y Van Deventer, 1979. McCorr, 2002
8	<i>Hep erotestudo</i> (<i>Hep erotestudo</i>) sp., línea Turgida.	<i>Geochelone</i> sp.	Las Tunas, Mpio. de los Cabos, Baja California Sur.	Plioceno tardeño (Blancano)	Miller, 1980.
9	<i>Gopherus</i> sp.		Las Tunas, Mpio. de los Cabos, Baja California Sur.	Plioceno tardeño (Blancano)	Miller, 1980.
10	<i>Gopherus flavomarginatus</i>		Barranca Cedazo, Mpio. de Agüascalientes, Agüascalientes.	Fleisto cenozo medio	Moser, 1980.
11	<i>Hep erotestudo</i> (<i>Cavadochelys</i>) sp.	<i>Geochelone</i> sp.	Barranca Cedazo, Mpio. de Agüascalientes, Agüascalientes.	Fleisto cenozo medio	Moser, 1980.
12	<i>Gopherus</i> sp.		El Carrizal, Mpio. de la Paz, Baja California Sur.	Fleisto cenozo tardeño	Barnes, 1985.
13	<i>Hep erotestudo</i> sp.	<i>Geochelone</i> sp.	El Golfo, Mpio. de San Luis Río Colorado, Sonora.	Fleisto cenozo medio	Barnes, 1985.
14	<i>Hep erotestudo</i> sp.	<i>Testudo</i> sp.	Fuente de Atepatzingo, Mpio. de Puebla, Puebla.	Fleisto cenozo tardeño	Barnes, 1985.

Cuadro— 5. (Continuación).

Reg.	Especie	Sinónimo	Localidad	Edad	Referencias
15	<i>Gophers flavomarginatus</i>		Cerro de Herreros, Mpio. de Santiago Papasquiaro, Durango.	Fleisto cenozo	Guzmán y Polaco, 1998.
16	<i>Hesperotestudo (Carabochelys) sp.</i>	<i>Testudo sp.</i>	San Buena Aventura, Mpio. de Nealticán, Puebla.	Fleisto cenozo medio a tardío (kansaniense-uissoniano)	Cruz-Muñoz, 2001.
17	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	El Barrio, Mpio. de San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Bravo-Cuevas, 2002; Lopez et al., 2002; Castillo-Cerón et al., 2002; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004b.
18	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	Chicavaso, Mpio. de Actopan, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo	Lopez et al., 2002; Castillo-Cerón et al., 2002; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004b.
19	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	Epazoyucan II-Barranca del Berrendo, Mpio. de Epazoyucan, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Lopez et al., 2002; Castillo-Cerón et al., 2002; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004b.
20	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	Epazoyucan III-Barranca San Agustín, Mpio. de Epazoyucan, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Lopez et al., 2002; Castillo-Cerón et al., 2002; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004b.
21	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	El Frontón, Mpio. de Atotonilco el Grande, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo temprano (Irvingtoniano)	Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004b.
22	<i>Hesperotestudo (Carabochelys) sp.</i>	<i>Geochelone sp.</i>	Barranca Jagüey Viejo, Mpio. de Singuilucan, Hidalgo, México.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004a.
23	<i>Gophers berlandieri</i>	<i>Gophers sp.</i>	Santa Cruz Nuevo, Puebla.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros, 2004; Tovar-Liceaga, 2005.
24	<i>Gophers darwini</i>		Epido de San Lázaro, Mpio. de Villagran, Tamaulipas.	Fleisto cenozo tardío (Rancholabreano)	Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004.
25	<i>Gophers berlandieri</i>		Valle de Tekuacán, Mpio. de Tekuacan, Puebla.	Fleisto cenozo	Tovar-Liceaga, 2005.

Cuadro—6. Registro fósil de las especies de testudínidos de los géneros *Hesperotestudo* y *Gochelone* del Pleistoceno de América del Norte.

Reg.	Especie	Sinónimos	Localidades	Edad	Referencias
<i>Género Hesperotestudo</i>					
Grupo Hesperotestudo					
1.	<i>Hesperotestudo apertum</i>	<i>Gochelone apertum</i>	Craig Quarry, Co. de Meade, Kansas, E. U.	Pleistoceno tardío (Neogaminiense)	1, 3, 10
2.	<i>Hesperotestudo iuxta</i>	<i>Gochelone iuxta</i>	Plot 5, Ocala Lime Company, Co. de Marion, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	1, 2, 3
3.	<i>Hesperotestudo iuxta</i>	<i>Gochelone iuxta</i>	Halle, Co. de Alachua, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
4.	<i>Hesperotestudo iuxta</i>	<i>Gochelone iuxta</i>	Reddick, Co. de Marion, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
5.	<i>Hesperotestudo iuxta</i>	<i>Gochelone iuxta</i>	Intravulcanic River, Co. de Columbia, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
6.	<i>Hesperotestudo iuxta</i>	<i>Gochelone iuxta</i>	Zuber, Co. de Marion, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
7.	<i>Hesperotestudo plebotus</i>	<i>Gochelone plebotus</i>	Casa Canyon, Co. de Randall, Texas, E. U.	Pleistoceno temprano	1
8.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Fraserburgh Cave, Co. de Bexar, Texas, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano o Wisconsiniano)	14, 1, 3, 10
9.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Dry Cave, Co. de Eddy, New Mexico, E. U.	Pleistoceno tardío	15, 10
10.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Lubbock Lake, Co. de Lubbock, Texas, E. U.	Pleistoceno tardío	15
11.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Dombs, Co. de Caddo, Oklahoma, E. U.	Pleistoceno tardío	15, 10
12.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Badiner Ranch, Co. de Bexar, Texas, E. U.	Pleistoceno tardío	15
13.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Blackwater Draw, Co. de Curry, New Mexico, E. U.	Pleistoceno tardío	15
14.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Shuler Cave, Co. de Edwards, Texas, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano) 11,000 a.	10
15.	<i>Hesperotestudo allisoni</i>	<i>Gochelone allisoni</i>	Brown Sand Wedge, Co. de Roosevelt, Nuevo Mexico, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano) 11,000 a.	10
Grupo Gochelone					
16.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Shoals of Peace Creek, Co. de DeSoto, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2, 3
17.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Eichelberger Cave, Co. de Marion, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
18.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Hillsborough River State Park, Co. de Hillsborough, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
19.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Intravulcanic River, Co. de Columbia, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
20.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Kanapaha, Co. de Alachua, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2
21.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Reddick, Co. de Marion, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	2, 10
22.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Cadapa Creek, entre el Co. de Clay y el de Lowndes, Mississippi, E. U.	Pleistoceno tardío (Wisconsiniano)	11
23.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Hogwood farm, Co. de Montgomery, Illinois, E. U.	Pleistoceno tardío (Neogaminiense)	2, 10
24.	<i>Hesperotestudo ovalistata</i>	<i>Gochelone ovalistata</i>	Licks Quarry, Co. de Butts, Georgia, E. U.	Pleistoceno tardío (Wisconsiniano)	10
25.	<i>Hesperotestudo avanae</i>	<i>Gochelone avanae</i>	Brazos River, Co. de Borden, Texas, E. U.	Pleistoceno temprano	1
26.	<i>Hesperotestudo fuscata</i>	<i>Gochelone fuscata</i>	Temple, Co. de Bell, Texas, E. U.	Pleistoceno temprano	3

Cuadro—6. (Continuación).

Reg.	Especie	Sinónimos	Localidades	Edad	Referencias
Género <i>Gophers</i>					
Grupo <i>Gophers</i>sensu stricto					
27	<i>Gophers polyphema</i>	<i>Gophers atavus</i>	Condado de Atascosa, Texas, E. U.	Pleistoceno medio	3, 4, 10, 20
28	<i>Gophers polyphema</i>	<i>Gophers praxinos</i>	Condado de St. Lucie, Florida, E. U.	Pleistoceno tardío	3, 20
29	<i>Gophers polyphema</i>		Gilliland, Co. de Knox, Texas, E. U.	Pleistoceno (Irvingtoniano)	10
30	<i>Gophers flavomargatus</i>		Phoenix, Co. de Maricopa, Arizona, E. U.	Pleistoceno	4, 20
31	<i>Gophers flavomargatus</i>		El Mirage, Co. de Maricopa, Arizona, E. U.	Pleistoceno	4, 20
32	<i>Gophers flavomargatus</i>		Safford, Co. de Pima, Arizona, E. U.	Pleistoceno	4, 20
33	<i>Gophers flavomargatus</i>		Ajo, Co. de Graham, Arizona, E. U.	Pleistoceno	4, 20
34	<i>Gophers flavomargatus</i>	<i>Gophers lacertus</i>	Condado de Hardeman, Texas, E. U.	Pleistoceno temprano	3, 4, 20
35	<i>Gophers flavomargatus</i>		Barranca Cuervo, Mpio. de Aguascalientes, Aguascalientes, México.	Pleistoceno medio	17, 20
36	<i>Gophers flavomargatus</i>		Mpio. de Santiago Papasquiaro, Durango, México.	Pleistoceno tardío	9
37	<i>Gophers dolalis</i>		Ejido de San Lázaro, Mpio. de Villahermosa, Tamaulipas.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	20
Grupo <i>Xerobates</i>					
38	<i>Gophers agassizii</i>		Anelope Cave, Inyo Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano, 11,080 a.)	13
39	<i>Gophers agassizii</i>		Coal Water Coal Gasification Site, Daguerre, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano, 500,000-11,000 a.)	13
40	<i>Gophers agassizii</i>		Kocoumef Cave, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Holoceno (9,850 a.)	13
41	<i>Gophers agassizii</i>		Ludlow Cave, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	13
42	<i>Gophers agassizii</i>		Mescal Range, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	5, 24, 15, 13
43	<i>Gophers agassizii</i>		Michell Caverns, Presidente Montes, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano) y Holoceno	13
44	<i>Gophers agassizii</i>		Newberry Cave, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano) y Holoceno	13
45	<i>Gophers agassizii</i>		Schilling Cave, Newberry Montes, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano, 12,500 a.)	5, 6, 25, 24, 15, 13
46	<i>Gophers agassizii</i>		Solar One Generation Station, Daguerre, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano) y Holoceno	13
47	<i>Gophers agassizii</i>		Morris Dry Lake, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno	6, 15
48	<i>Gophers agassizii</i>		Whipple Mountains, Co. de San Bernardino, California, E. U.	Pleistoceno	15
49	<i>Gophers agassizii</i>		McKinick Asphalt, Co. de Kern, California, E. U.	Pleistoceno tardío (Rancholabreano, 38,000 a.)	24, 15, 25, 13

Cuadro—6. (Continuación).

Reg.	Especie	Sinónimos	Localidades	Edad	Referencias
Género <i>Gophers</i>					
Grupo <i>Xerobatus</i>					
50	<i>Gophers aguarzú</i>		Paramo Cruz, Co. de Inyo, California, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 11,980 a)	13, 15
51	<i>Gophers aguarzú</i>		Los Angeles Localities, Co. de Los Angeles, California, E. U.	Pléistoceno	25, 15
52	<i>Gophers aguarzú</i>		Coveau Pt, Co. de Orange, California, E. U.	Pléistoceno	15
53	<i>Gophers aguarzú</i>		Gypsum Cave, Co. de Clark, Nevada, E. U.	Pléistoceno	6, 25, 24, 15, 20
54	<i>Gophers aguarzú</i>		Vulture Cave, Grand Canyon, Co. de Mohave, Arizona, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 30,000-12,230 a)	13
55	<i>Gophers aguarzú</i>		Rampart Cave, Grand Canyon, Co. de Mohave, Arizona, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 19,000-12,230 a)	25, 24, 15, 13
56	<i>Gophers aguarzú</i>		Picacho Peak, Co. del Pinal, Arizona, E. U.	(sin datos)	15, 13
57	<i>Gophers aguarzú</i>		Wellton Hills, Co. de Yuma, Arizona, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 8,750 a)	15, 13
58	<i>Gophers aguarzú</i>		Conkling's Cavern y Shelter Cave en Bishop's Cap, Co. de Doña Ana, Nuevo México, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana) y Holoceno (12,520-11,330 a)	6, 23, 25, 15, 13, 20
59	<i>Gophers aguarzú</i>		Rebber's Cave, Co. de Doña Ana, Nuevo México, E. U.	(sin datos)	6, 23, 25, 15, 15, 20
60	<i>Gophers aguarzú</i>		Dry Cave, Co. de Eddy, Nuevo México, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 33,590-25,100 a)	23, 25, 15, 13, 20
61	<i>Gophers aguarzú</i>		Huaco Mountains, Co. de El Paso, Texas, E. U.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana, 34,000 a)	25, 15, 13
62	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers auffenbergi</i>	Barranca Gedazo, Mpio. de Agoncillo, Agoncillo, México.	Pléistoceno medio	16, 4
63	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	Sanja Cruz Nueva, Mpio. de Atoyac, Puebla, México.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana)	21, 22
64	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	Valle de Tehuacán, Mpio. de Tehuacán, Puebla, México.	Pléistoceno	22
65	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	Epanoyuan II Barranca del Berrendo, Mpio. de Epanoyuan, Hidalgo, México.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana)	8, 12, 18, 19, 26
66	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	Epanoyuan II Barranca San Agustín, Mpio. de Epanoyuan, Hidalgo, México.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana)	8, 12, 18, 19, 26
67	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	Chicrasco, Mpio. de Atoyac, Hidalgo, México.	Pléistoceno	8, 12, 18, 19, 26
68	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	El Barrio, Mpio. de San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo, México.	Pléistoceno tardío (Rancholabreana)	7, 8, 12, 18, 19, 26
69	<i>Gophers herlambri</i>	<i>Gophers</i> sp.	El Facón, Mpio. de Antonito el Grande, Hidalgo, México.	Pléistoceno antiguo (Irvingtoniano)	18, 19, 26

1) Auffenberg, 1962; 2) Auffenberg, 1963; 3) Auffenberg, 1974; 4) Bramble, 1982; 5) Branson, 1958; 6) Branson, 1961; 7) Bravo Cuevas, 2002; 8) Castillo-Carón *et al.*, 2002; 9) Gorman y Polaco, 1998; 10) Holman, 1995; 11) Jackson y Kaye, 1975; 12) Lopez *et al.*, 2002; 13) McCard, 2002; 14) Milstead, 1956; 15) Moadie y Van Devender, 1979; 16) Mosser, 1972; 17) Mosser, 1980; 18) Nájera-Hernández y Castillo-Carón, 2004 a; 19) Nájera-Hernández y Castillo-Carón, 2004 b; 20) Rejón y Morrellano-Ballesteros, 2004; 21) Torralba-Lizaga y Morrellano-Ballesteros, 2004; 22) Torralba-Lizaga, 2005; 23) Van Devender *et al.*, 1976; 24) Van Devender y Mead, 1978; 25) Van Devender y Moadie, 1977; 26) *este trabajo*.



FIGURA— 41. *Gopherus flavimarginatus*, INAH-2. Coraza: caparazón, vista dorsal (arriba), y plastrón, vista ventral (abajo). Línea de escala = 50 mm.