

Nuevos datos sobre la tortuga pleurodira del Eoceno medio de Alemania *Neochelys franzeni* Schleich 1993: implicaciones derivadas del hallazgo de un ejemplar juvenil

New data on the pleurodiran turtle from the middle Eocene of Germany Neochelys franzeni Schleich 1993: implications arising from the discovery of a juvenile specimen

Adán Pérez-García^{1,2}

¹Centro de Geología, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (FCUL), Edifício C6, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal. paleontologo@gmail.com

²Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, C/ Senda del Rey, 9, 28040 Madrid, España.

ABSTRACT

Pleurodira was an abundant and diverse clade of turtles in the Eocene of Europe. The best known representative is Neochelys. Several species have been assigned to it. One of the poorly-known species is the German Neochelys franzeni. The study of an unpublished specimen, which is attributed here to this taxon, and identified as a juvenile individual, sheds new light on both the knowledge about this species and on the ontogeny and the intraspecific and interspecific variability of the genus.

Key-words: Chelonii, Pleurodira, Neochelys, Eocene, Europa.

RESUMEN

Pleurodira fue un clado de quelonios abundante y diverso en el Eoceno de Europa. El representante mejor conocido es Neochelys. A este género se han asignado varias especies. Una de las peor conocidas es la alemana Neochelys franzeni. El estudio de un ejemplar inédito, que es aquí atribuido a este taxón y que corresponde a un individuo juvenil, aporta nuevos datos tanto sobre esa especie como sobre la ontogenia y la variabilidad intraespecífica e interespecífica del género.

Palabras clave: Chelonii, Pleurodira, Neochelys, Eoceno, Europa.

Geogaceta, 57 (2015), 71-74.
ISSN (versión impresa): 0213-683X
ISSN (Internet): 2173-6545

Fecha de recepción: 2 de julio de 2014
Fecha de revisión: 22 de octubre de 2014
Fecha de aceptación: 28 de noviembre de 2014

Introducción

La fauna de tortugas del Cenozoico de Europa está mayoritariamente integrada por miembros de Cryptodira (Lapparent de Broin, 2001). Durante el Mesozoico dicho clado de quelonios había sufrido una importante diversificación en Laurasia, de la misma forma que Pleurodira lo había hecho en Gondwana (Lapparent de Broin, 2000). La distribución geográfica de Pleurodira es más restringida que la de Cryptodira, estando sus representantes limitados a regiones con temperaturas relativamente elevadas. Las actuales pleurodiras habitan exclusivamente en ambientes continentales de agua dulce, normalmente en áreas intertropicales, en continentes que formaron parte de Gondwana: África, Sudamérica y Oceanía. La posición relativa entre las distintas masas continentales, así como las variaciones en la temperatura global del

planeta, produjeron modificaciones en su área de distribución. De esta manera, se identifican varios linajes de Pleurodira que migraron a Europa en distintos momentos del Cretácico Superior y Cenozoico. Todos ellos pertenecen a Pelomedusoides. La mayor abundancia y diversidad de este clado en Europa se registra en el Eoceno, con formas exclusivas de esa época. Concretamente se trata de miembros de Podocnemididae Erymnochelyinae, un clado que sobrevive en la actualidad, representado por el quelonio de Madagascar *Erymnochelys madagascariensis*. Más de una decena de especies se identifican en el Eoceno de Europa, la mayoría de ellas formando parte del género exclusivamente europeo *Neochelys*. Este género está relativamente bien representado, tanto mediante material craneal como postcraneal. El tamaño conocido para los representantes adultos de las distintas especies que ac-

tualmente son atribuidas a *Neochelys* oscila entre cerca de 20 cm a unos 55 cm (ver Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013 y referencias allí incluidas).

Recientes estudios (ver Lapparent de Broin, 2003; Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013) han suministrado comparaciones entre todas las especies conocidas de *Neochelys*, aportando nuevos caracteres que ayudan a mejorar sus diagnósticos y mostrando la necesidad de la revisión detallada de varios de sus representantes. Uno de ellos, hasta ahora conocido exclusivamente por los limitados datos aportados en su publicación original, y por algunos otros detalles indicados por Lapparent de Broin (2003) y por Pérez-García y Lapparent de Broin (2013), es *Neochelys franzeni*. Esta especie fue definida en el Luteciense inferior (Eoceno medio, MP11) de Messel (Hessen, Alemania) (Schleich, 1993). Al material conocido en su publicación original, el holotipo (SMF

ME1091) y el paratipo (SMF ME 715), se añadió un tercer esqueleto (SMF ME1267), de mayor tamaño, no descrito en detalle pero incluido en las comparaciones realizadas entre esa especie y las otras de este género (ver Lapparent de Broin, 2003; Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013) (Fig. 1).

Además de estos escasos especímenes de Pleurodira, varios clados de Cryptodira han sido reconocidos en Messel (Carettochelyidae, Testudinoidea, Trionychidae), siendo *Allaeochelys* (Carettochelyidae) y *Euroemys* (Testudinoidea) relativamente abundantes (Schleich, 1993; Hervet, 2004; Joyce et al., 2012). Material de esta localidad no sólo forma parte de colecciones de varios museos alemanes, sino también de otros países, como es el caso del Institut Royal des Sciences Naturelles, en Bruselas (Bélgica). Entre la colección de tortugas provenientes de Messel de este museo se incluye un ejemplar inédito que hasta ahora figuraba como perteneciente a una Cryptodira Testudinoidea. Dicho espécimen es analizado en este trabajo. Su estudio permite su asignación a Pleurodira y, más concretamente, a *Neochelys*.

El estudio del nuevo ejemplar de *Neochelys* de Messel (IRSNB R 0293), y su comparación con el holotipo y paratipo de *Neochelys franzeni*, así como con el ejemplar SMF ME1267 (Fig. 1), permiten identi-

ficar representantes de este taxón en varias etapas del desarrollo ontogenético, evaluar la validez de los caracteres incluidos en la diagnosis de esta especie, comparar otros caracteres de este taxón con aquellos disponibles en otros representantes del género y, en definitiva, mejorar el conocimiento sobre esta escasamente conocida especie de *Neochelys*.

Abreviaturas institucionales

IRSNB, Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruselas, Bélgica; SMF, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt, Alemania.

Paleontología sistemática

- Chelonii** Latreille 1800
- Pleurodira** Cope 1864
- Pelomedusoides** Cope 1868
- Podocnemidoidea** Cope 1868
- Podocnemididae** Cope 1868
- Erymnochelyinae** Broin 1988
- Neochelys** Bergounioux 1954
- Neochelys franzeni* Schleich 1993

Material

IRSNB R 0293, un esqueleto parcial, en vista dorsal, en el que es posible observar

gran parte del espaldar y del cráneo (Figs. 1C y 2).

Descripción

El ejemplar analizado se trata de un individuo de pequeño tamaño, siendo la longitud máxima de su espaldar de unos 65 mm.

A pesar de que su cráneo está aplastado, se puede interpretar que el rostro era más corto que las órbitas, siendo relativamente estrecho y con márgenes laterales subparalelos. Este ejemplar carece de surco interorbital. Las órbitas están orientadas lateralmente. La sutura entre los prefrontales y los frontales carece de una marcada prominencia medial. No existe contacto entre los parietales y los yugales. Aunque la región posterior del cráneo está parcialmente cubierta por el espaldar, la parte expuesta permite observar que la emarginación temporal era corta, con su mayor desarrollo situado lateralmente. Su escudo interparietal es cordiforme, con el margen anterior interpretado como bilobulado.

El espaldar es elíptico, más largo que ancho. Se observa el desarrollo de una cresta medial, que comienza sobre la segunda neural. La máxima longitud del primer par de costales es aproximadamente el doble que la del segundo par. Las periferales del primer par son más largas que an-

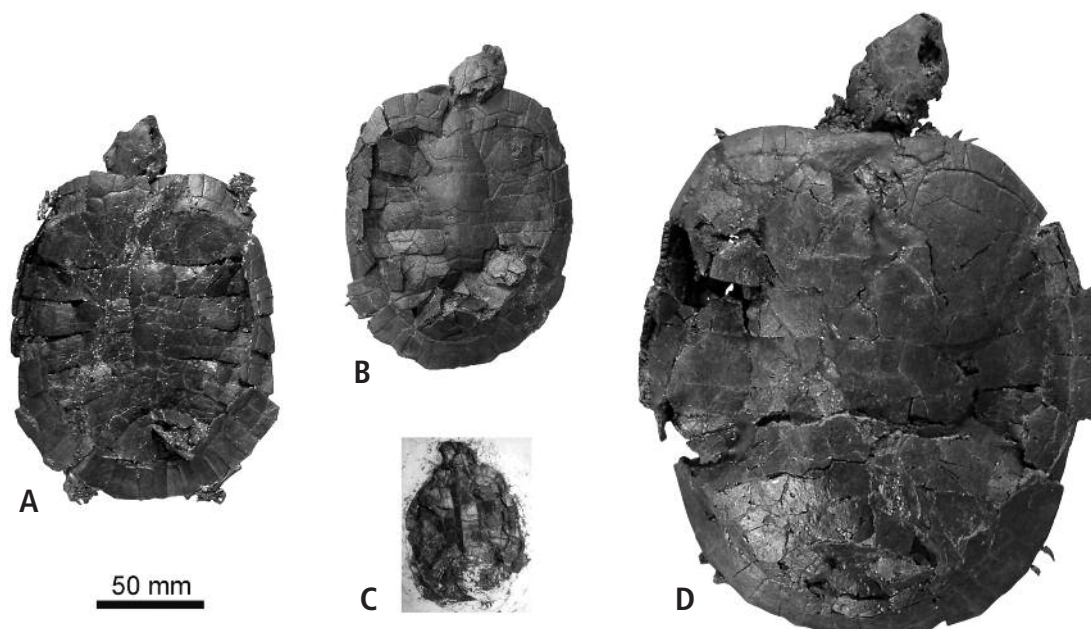


Fig. 1.- Varios ejemplares de la tortuga pleurodira *Neochelys franzeni*, provenientes del Luteciense inferior (Eoceno medio, MP11) de Messel (Hessen, Alemania). A) Holotipo, SMF ME1091. B) Paratipo, SMF ME 715. C) IRSNB R 0293, ejemplar juvenil presentado por primera vez en este trabajo. D) SMF ME1267, ejemplar adulto figurado por primera vez aquí.

Fig. 2.- Several specimens of the pleurodiran turtle *Neochelys franzeni*, from the early Lutetian (middle Eocene, MP11) of Messel (Hessen, Germany). A) Holotype, SMF ME1091. B) Paratype, SMF ME 715. C) IRSNB R 0293, juvenile specimen presented in this paper. D) SMF ME1267, adult specimen figured here for the first time.

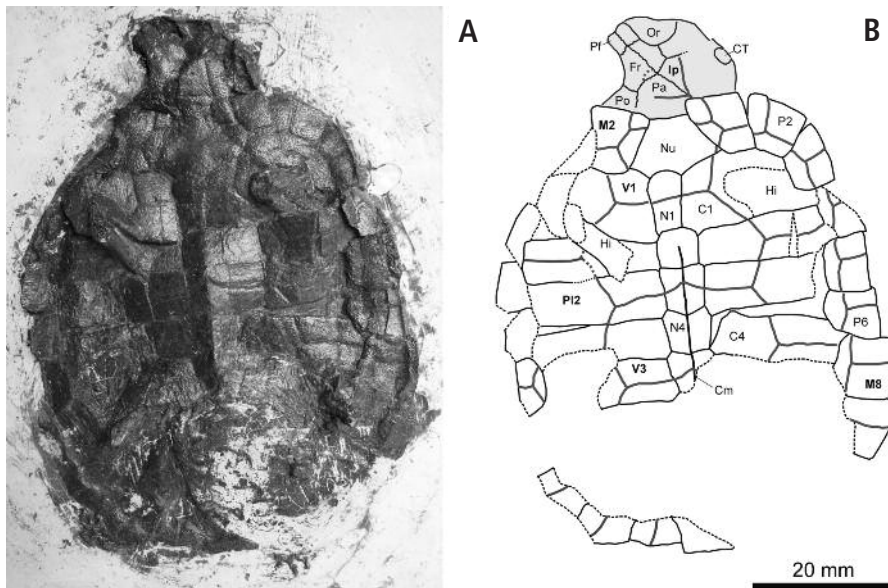


Fig. 2.- IRSNB R 0293, ejemplar juvenil de la tortuga pleurodira *Neochelys franzeni*, provenientes del Luteciense inferior (Eoceno medio, MP11) de Messel (Hessen, Alemania). A) Fotografía. B) Representación esquemática, en el cual el cráneo está representado en color gris, y los elementos del caparazón en blanco. Abreviaturas: C, costal; Cm, cresta medial; Ct, cavum tympani; Fr, frontal; Hi, hioplastrón; Ip, escudo interparietal; M, marginal; N, neural; Nu, nuchal; Or, órbita; P, periferal; Pa, parietal; Po, postorbital; Pl, pleural; Pr, prefrontal; V, vertebral.

Fig. 2.- IRSNB R 0293 juvenile specimen of the pleurodiran turtle *Neochelys franzeni*, from the early Lutetian (middle Eocene, MP11) of Messel (Hessen, Germany). A) Photography. B) Interpretive drawing, where the skull is represented in gray, and the shell elements in white. Abbreviations: C, costal; Cm, medial keel; Ct, cavum tympani; Fr, frontal; Hi, hyoplastron; Ip, interparietal scute; M, marginal; N, neural; Nu, nuchal; Or, orbit; P, peripheral; Pa, parietal; Po, postorbital; Pl, pleural; Pr, prefrontal; V, vertebral.

chas. Se observa el desarrollo de pequeñas protrusiones en la zona de contacto entre los surcos delimitando los escudos marginales y el margen posterior del espaldar. La máxima anchura del primer escudo vertebral es mayor que la de la placa nuchal. Sus márgenes postero-laterales, mucho más largos que los antero-laterales, son rectos y anteriormente divergentes. Los vertebrales segundo, tercero y cuarto son más anchos que el primero. El conjunto de los vertebrales segundo y tercero es ligeramente más ancho que largo, siendo ambas longitudes similares. Teniendo en cuenta que las periferales anteriores están desarticuladas respecto a la serie costal, se observa que el primer par de escudos pleurales es más ancho que largo. Los primeros marginales se superponen a más de un tercio, pero a menos de la mitad, de la longitud del margen latero-anterior de la placa nuchal. El primer par de marginales parece ser menos de dos veces más ancho que largo.

Discusión

El ejemplar analizado comparte con los miembros de *Neochelys* una combinación

de caracteres exclusiva (sensu Lapparent de Broin, 2003, y Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013), que permite su atribución a este género: Rostro más corto que las órbitas, estrecho y prominente, con sus márgenes laterales subparalelos; espacio interorbital aproximadamente tan ancho como la longitud de las órbitas, siendo más estrecho que en el taxón del Mioceno de Brasil *Caninemys tridentata*; ausencia del surco interorbital reconocido en los miembros del género actualmente distribuido en la mitad norte de Sudamérica *Podocnemis*, y en algunos representantes del taxón del Oligoceno de Egipto "*Podocnemis*" *fajumensis*; órbitas orientadas lateralmente, aunque menos que en el taxón del Eoceno superior u Oligoceno inferior de Egipto *Dacquemys paleomorpha*; ausencia de una marcada prominencia medial en la región medial del margen anterior de los frontales, a diferencia de "*Podocnemis*" *fajumensis*; ausencia de contacto entre los parietales y los yugales, contrastando con la disposición conocida para los miembros de *Podocnemis*, en los que los postorbitales están reducidos y, como consecuencia, el yugal y el parietal se encuentran en con-

tacto; corta emarginación temporal, como en el caso de *Dacquemys paleomorpha*, con su máxima longitud situada lateralmente, tal como ocurre en *Erymnochelys madagascariensis*; escudo interparietal cordiforme, con una concavidad medial en su margen anterior, siendo esta morfología compartida con taxones tales como *Dacquemys paleomorpha* y la especie del Cretácico Superior de Sudamérica *Bauruemys elegans*; longitud máxima del primer par de costales aproximadamente el doble que la del segundo par, al contrario que lo observado en podocnemídeos tales como el taxón del Oligoceno de Egipto *Stereogenys libyca* o el del Eoceno superior de ese mismo país *Cordichelys antiqua*; presencia de protrusiones en el margen distal de las periferales posteriores, en la región de contacto con los surcos que delimitan los escudos marginales, como se observa en *Erymnochelys madagascariensis* pero no en la tortuga del Plioceno de Kenia *Kenyemys williamsi* o en la del Mioceno superior-Plioceno inferior de Kenia *Turkanemys pattersoni*, taxones cercanamente emparentados con dicha especie; primer escudo vertebral más ancho que la placa nuchal, a diferencia de *Kenyemys williamsi* y de *Stereogenys libyca*; primer par de marginales más cortos que la mitad de la longitud de la sutura entre la placa nuchal y el primer par de periferales, tal como ocurre en *Erymnochelys madagascariensis* pero no en el taxón del Paleoceno de Bolivia *Lapparentemys vilavilensis*.

Como se ha indicado, en la localidad de Messel se definió una especie de *Neochelys*, *N. franzeni*, a partir de dos esqueletos relativamente completos (ver introducción). Todos los caracteres que fueron empleados en su diagnóstico corresponden al caparazón, tanto al espaldar como al plastrón (ver Schleich, 1993). Debido que la información sobre el caparazón del ejemplar IRSNB R 0293 está restringida a su espaldar, parcialmente conservado, sólo algunos de esos caracteres pueden ser comparados. Todos ellos son compatibles con los que diagnostican a dicha especie: primer par de escudos pleurales más anchos que largos; primer escudo vertebral notablemente más estrecho que los vertebrales segundo y tercero; conjunto de vertebrales segundo y tercero aproximadamente tan ancho como largo; cresta dorso-medial bien desarrollada sobre la mitad posterior del espaldar. El hallazgo de este ejemplar de pequeño tamaño y el

del ejemplar adulto SMF ME1267 (ver Lapparent de Broin, 2003; Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013; Fig. 1D) no permiten mantener algunos de los caracteres propuestos por Schleich (1993) en la diagnosis de esta especie. Así pues, la idea de que la longitud máxima alcanzada por este taxón es cercana a 15 cm es refutada debido a que SMF ME1267 corresponde a un ejemplar con una longitud notablemente superior. Por lo tanto, la consideración realizada por Schleich (1993) sobre que la ligera diferencia de tamaño entre el holotipo y el paratipo podría deberse al dimorfismo no es aquí apoyada.

La condición de tener el primer par de escudos pleurales más anchos que largos, observada en los cuatro ejemplares conocidos de *N. franzeni* (Fig. 1), es compartida con otras especies de *Neochelys*, tales como *N. liriae*, *N. eocaenica* y *N. capellinii*. La longitud de ese par de escudos es mayor que su anchura en algunos ejemplares de *N. arenarum*, *N. laurenti*, *N. zamorensis* y *N. salmanticensis*. Sin embargo, se observa cierta variabilidad en este carácter, con ejemplares de estos últimos taxones en los que ambas dimensiones son iguales o en los que, incluso, la anchura llega a ser mayor que la longitud, tal como ocurre en *N. franzeni*.

Aunque el primer escudo vertebral de IRSNB R 0293 (Figs. 1C y 2) es notablemente más estrecho que los vertebrales segundo y tercero, al igual que en el holotipo y paratipo de *N. franzeni* (Figs. 1A y B), la anchura de ese escudo en el ejemplar SMF ME1267 es ligeramente inferior a la de esos escudos (Fig. 1D), siendo esta condición compartida con la mayoría de los representantes de las otras especies conocidas de *Neochelys*. De hecho, ese carácter también se reconoce como sometido a variabilidad individual en otras especies, tal como ocurre en *N. capellinii*, con el primer vertebral muy estrecho en relación a los vertebrales segundo y tercero en el ejemplar figurado por Broin (1977, fig. 55a) pero no en otros (ver Broin, 1977, fig. 6).

El conjunto de los escudos vertebrales segundo y tercero es ligeramente más largo que ancho en el caso del holotipo y para-

tipo de *N. franzeni* (Figs. 1A y B), pero se observa la relación inversa en el caso del ejemplar IRSNB R 0293 (Figs. 1C y 2). Sin embargo, la relación longitud/anchura es mayor en el ejemplar de mayor tamaño (SMF ME1267) (Fig. 1D). Por tanto, éste carácter varía con la ontogenia, tal como ocurre en la mayoría de los quelonios.

La cresta medial del espaldar es más pronunciada y más larga en el caso del ejemplar IRSNB R 0293 que en el del holotipo y el paratipo (Figs. 1A y C). Se observa que el desarrollo de dicha estructura también se modifica con la ontogenia, careciendo de un buen desarrollo en SMF ME1267 (Fig. 1D). No se identifica la presencia de una cresta medial en ningún otro taxón de *Neochelys*, ni en formas adultas ni en el material conocido correspondiente a individuos subadultos o juveniles.

Por lo tanto, la diagnosis de *N. franzeni* necesita ser revisada. Sin embargo, la combinación de los caracteres comentados, así como de otros (ver Lapparent de Broin, 2003; Pérez-García y Lapparent de Broin, 2013), permiten confirmar la validez de dicha especie, y realizar la atribución de ejemplar IRSNB R 0293 a la misma: morfología elíptica del espaldar, más largo que ancho, en contraste con la forma pentagonal que caracteriza a *N. liriae*; presencia de las periferales del primer par más largas que anchas, también contrastando con la condición observada en *N. liriae*; primer par de marginales menos de dos veces más ancho que largo, al igual que se observa en *N. franzeni*, *N. arenarum*, *N. zamorensis* y *N. salmanticensis*, pero no en *N. laurenti*, *N. liriae*, *N. eocaenica* y *N. capellinii*; primer par de marginales superponiéndose a más de un tercio de la longitud del margen latero-anterior de la placa nugal, tal como ocurre en *N. franzeni*, *N. arenarum*, algunos representantes de *N. laurenti*, *N. zamorensis* y *N. salmanticensis*, pero no en otros ejemplares atribuidos a *N. laurenti*, y en los de *N. liriae*, *N. eocaenica* y *N. capellinii*; presencia de márgenes latero-posteriores del primer escudo vertebral rectos o poco sinuosos, compartida con *N. franzeni*, *N. arenarum*, *N. capellinii*, *N. salmanticensis* y *N. zamorensis*, pero no con *N. liriae*, *N. laurenti* y *N. eocaenica*.

Conclusiones

El ejemplar hasta ahora inédito IRSNB R 0293, procedente del Luteciense inferior (Eoceno medio, MP11) de Messel (Hessen, Alemania), se reconoce como perteneciente a una tortuga pleurodira. En la localidad de Messel se definió la escasamente conocida especie *Neochelys franzeni*. IRSNB R 0293 es asignado a dicha especie, siendo identificado como un ejemplar juvenil. Su estudio, unido a la revisión de los ejemplares hasta ahora conocidos de ese taxón (el holotipo, el paratipo, y el ejemplar SMF ME1267) aportan por primera vez datos sobre la ontogenia de esta especie, así como sobre su variabilidad individual, y pone en relieve la necesidad de la propuesta de una nueva diagnosis.

Agradecimientos

El autor agradece a France de Lapparent de Broin (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, MNHN) las discusiones y documentación; Thierry Smith (IRSNB) y a los conservadores del SMF, MNHN y, especialmente, del IRSNB (Annelise Folie) su colaboración; a Salvador Bailón, a un revisor anónimo y a los editores los comentarios y sugerencias realizadas; y al proyecto Synthesys y a la Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) la financiación.

Referencias

- Broin, F. de (1977). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 38, 1-366.
- Hervet, S. (2004). *Annales de Paléontologie* 90, 13-78.
- Joyce, W.G., Micklich, N., Schaal, S.F.K. y Scheyer, T.M. (2012). *Biology Letters* 8, 846-848.
- Lapparent de Broin, F. de (2000). *Palaeontologia Africana* 36, 43-82.
- Lapparent de Broin, F. de (2001). *Dumerilia* 4, 155-216.
- Lapparent de Broin, F. de (2003). *Ciências da Terra* 15, 117-132.
- Pérez-García, A. y Lapparent de Broin, F. de (2013). *Comptes Rendus Palevol* 12, 269-277.
- Schleich, H.-H. (1993). *Kaupia* 3, 15-21.