

10.

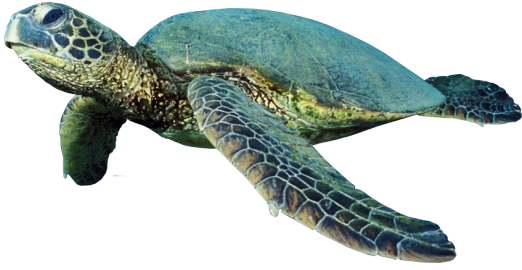
TESTUDINES: SISTEMÁTICA, DIVERSIDAD Y MORFOLOGÍA

**Orden Testudines (Archelosauria [= Archosauromorpha]:
Testudinata)**



Infraclass Archelosauria* (= Archosauromorpha): Testudinata Klein, 1760

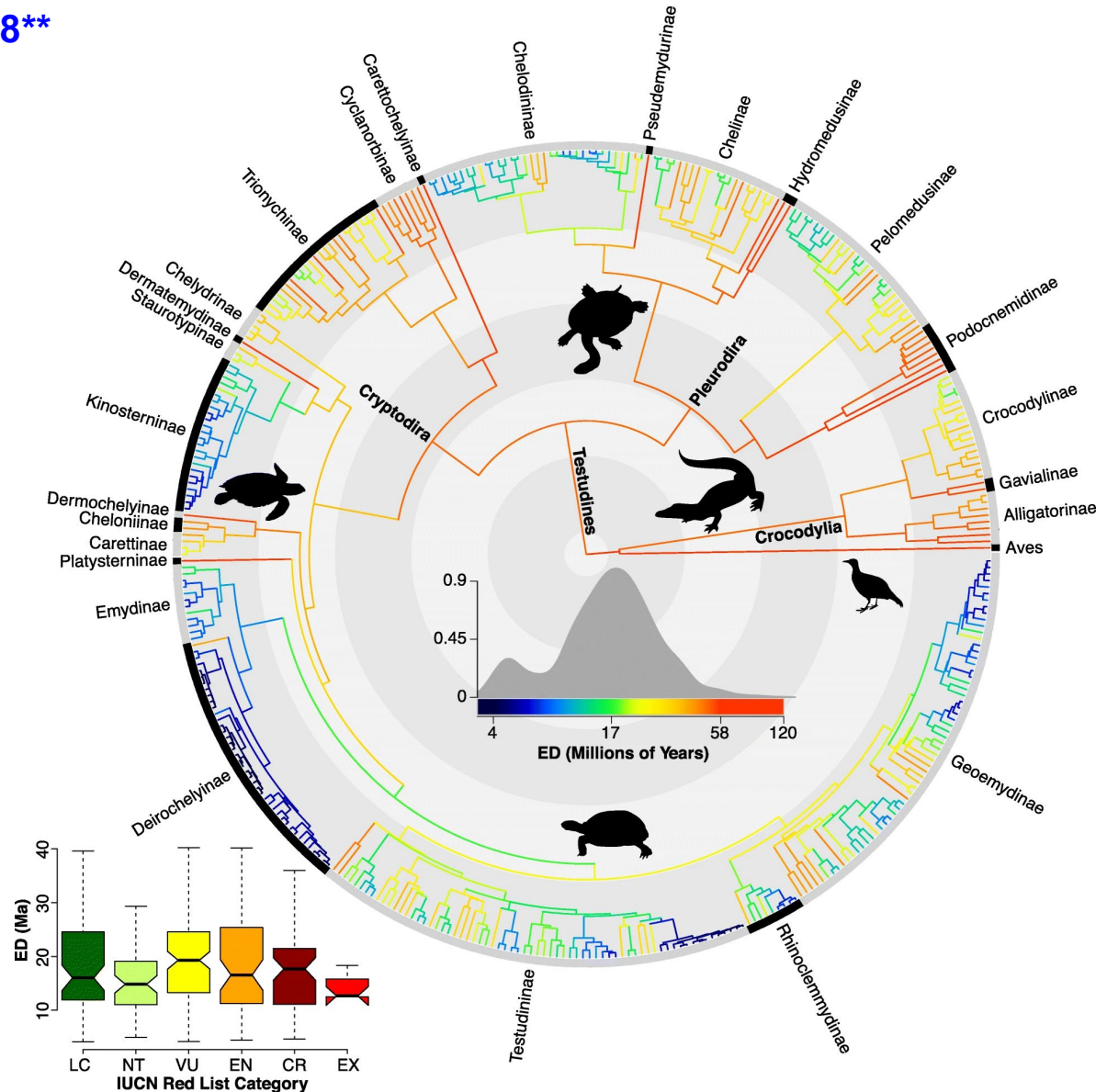
Orden Testudines Batsch, 1788**



* Crawford et al. (2015). A phylogenomic analysis of turtles. *Mol. Phylog. Evol.* 83: 250-257 (nombre propuesto para nombrar al clado compuesto de Archosauria + Chelonia)

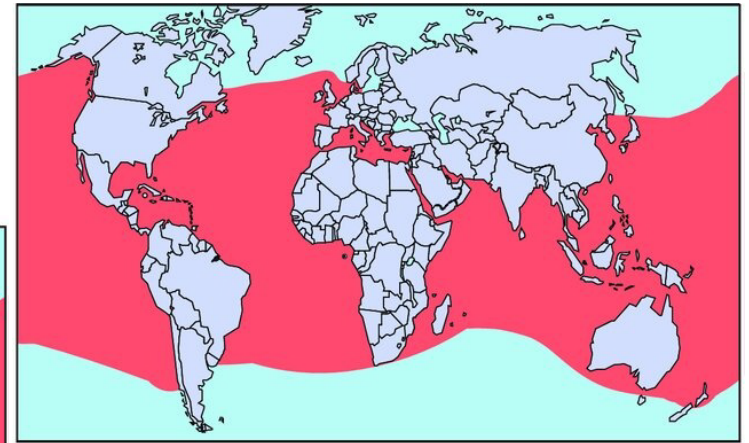
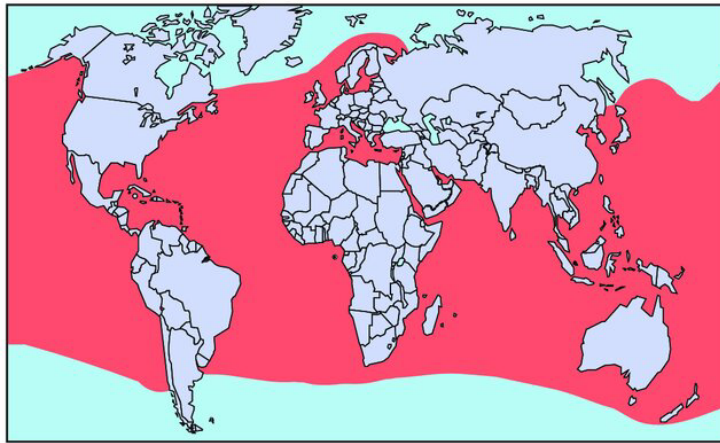
** Joyce et al. (2004). Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *J. Paleontol.* 78: 989-1013 (restringieron este nombre a las tortugas modernas)

Colston et al. 2020. Phylogenetic and spatial distribution of evolutionary diversification, isolation, and threat in turtles and crocodilians (non-avian archosauromorphs). *BMC Evol. Biol.* 20: 81



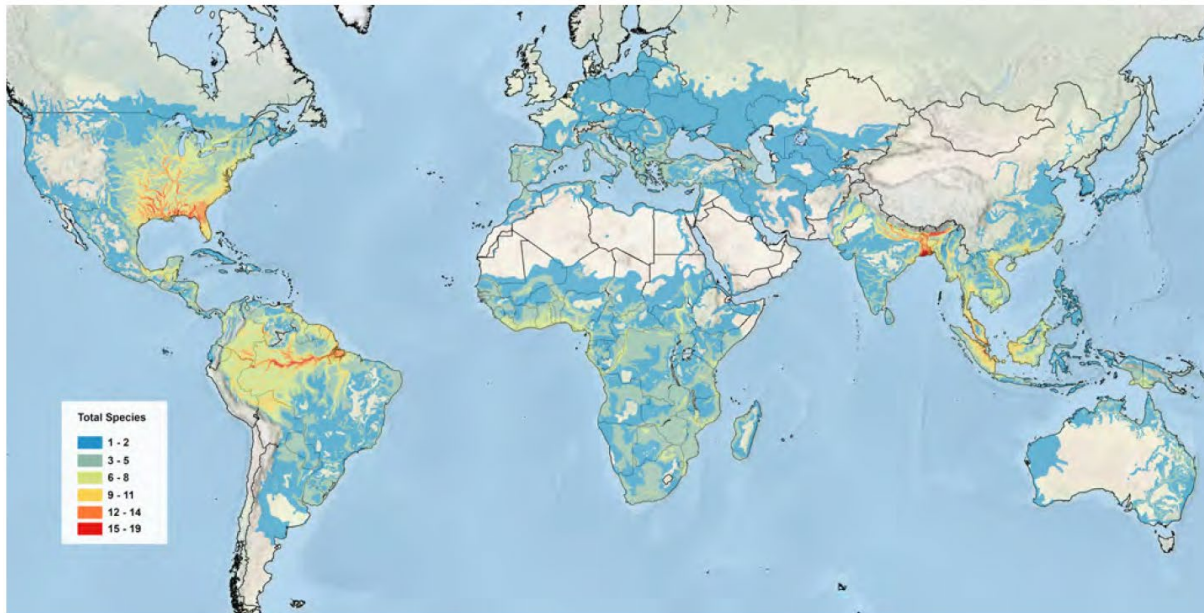
Características generales

Cosmopolitas, habitan fríos y estacionales hasta tropicales



Cheloniidae (tortugas marinas)

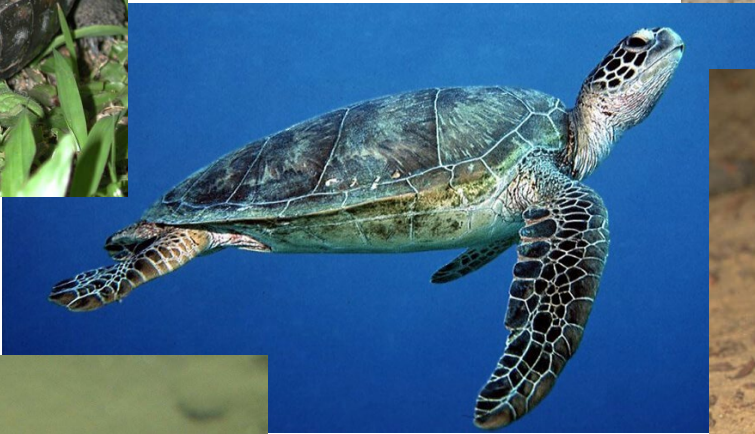
Dermochelyidae (tortugas marinas)



Tortugas acuáticas,
semiacuáticas y terrestres

Stanford et al. 2025. Turtles in trouble: the world's most endangered tortoises and freshwater turtles. Turtle Conservation Coalition. IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Turtle Conservancy, Turtle Survival Alliance, Turtle Conservation Fund, Re:wild, and Chelonian Research Foundation. Ojai, California. 77 pp.

- Ecológica y morfológicamente diversas
- Variedad amplia de tamaños corporales



- Adaptaciones fisiológicas avanzadas
- Historia de vida caracterizadas por crecimiento lento, tardanza en la madurez sexual y longevidad

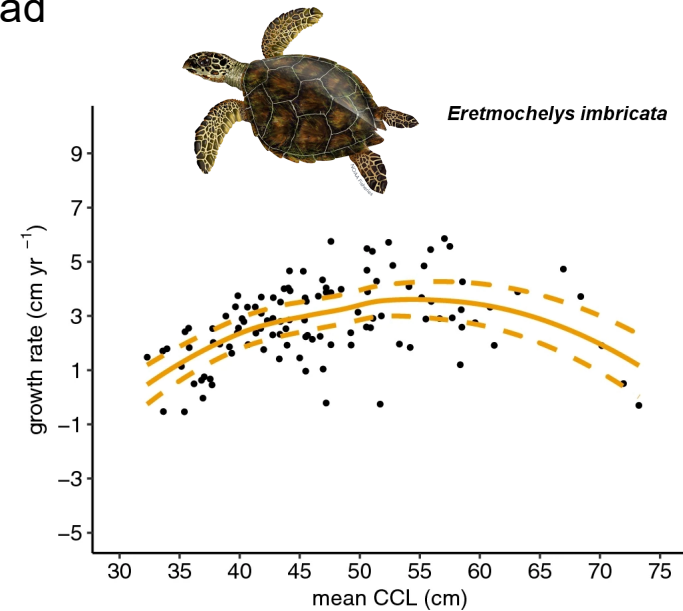
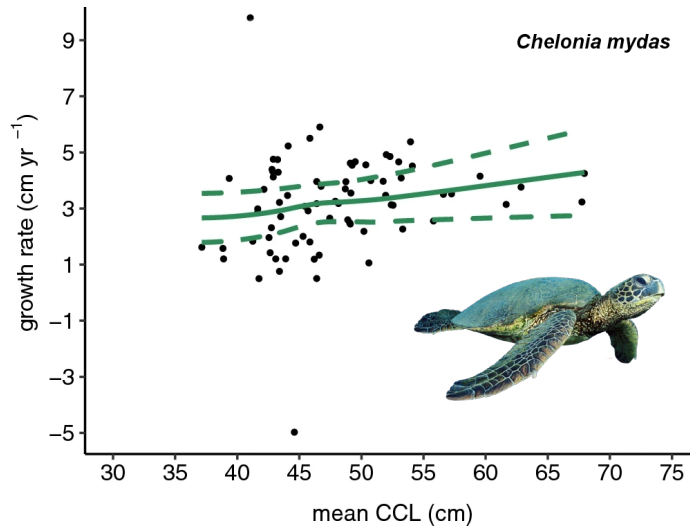


Table 2. Lifespan prediction of marine turtle species using promoter CpG density.

Species	Prediction (- 5.9% Error)	Prediction	Prediction (+ 5.9% Error)
Leatherback sea turtle (<i>Dermochelys coriacea</i>)	85.1	90.4	95.7
Loggerhead sea turtle (<i>Caretta caretta</i>)	59.1	62.8	66.5
Olive Ridley sea turtle (<i>Lepidochelys olivacea</i>)	51.1	54.3	57.5
Hawksbill sea turtle (<i>Eretmochelys imbricata</i>)	50.1	53.2	56.4
Flatback sea turtle (<i>Natator depressus</i>)	47.4	50.4	53.4

CpG = cytosine-phosphate-guanine

Sanchez et al. 2023. Growth rate and projected age at sexual maturity for immature hawksbill turtles and green turtles foraging in the remote marine protected area of Aldabra Atoll, Seychelles. Mar. Biol. 170: 49

Mayne et al. 2020, Lifespan estimation in marine turtles using genomic promoter CpG density. PLoS One. 15: e0236888

Diversidad: contenido y distribución

- 366 especies en el mundo
 - 14 familias
- Colombia: 33 especies (9 familias)
 - 28 continentales/semiacuáticas/acuáticas
 - Cinco marinas



Páez, V.P., Bock, B.C., Alzate-Estrada, D.A., Barrientos-Muñoz, K.G., Cartagena-Otálvaro, V.M., Echeverry-Alcendra, A., Gómez-Rincón, M.T., Ramírez-Gallego, C., del Río, J.S. & Vallejo-Betancur, M.M. 2022. Turtles of Colombia: an annotated analysis of their diversity, distribution, and conservation status. *Amphib. Reptile Conserv.* 16: 106-135

Dos grandes grupos, divididos por **la forma de retracción del cuello**

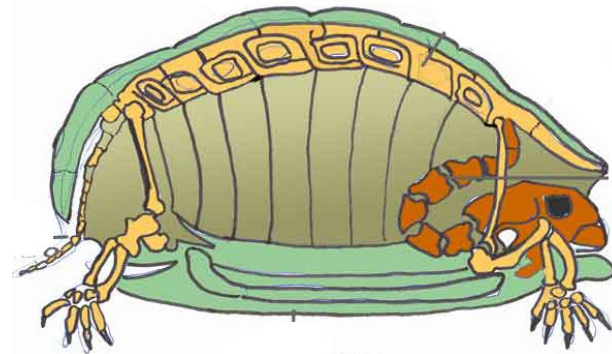
Pleurodira

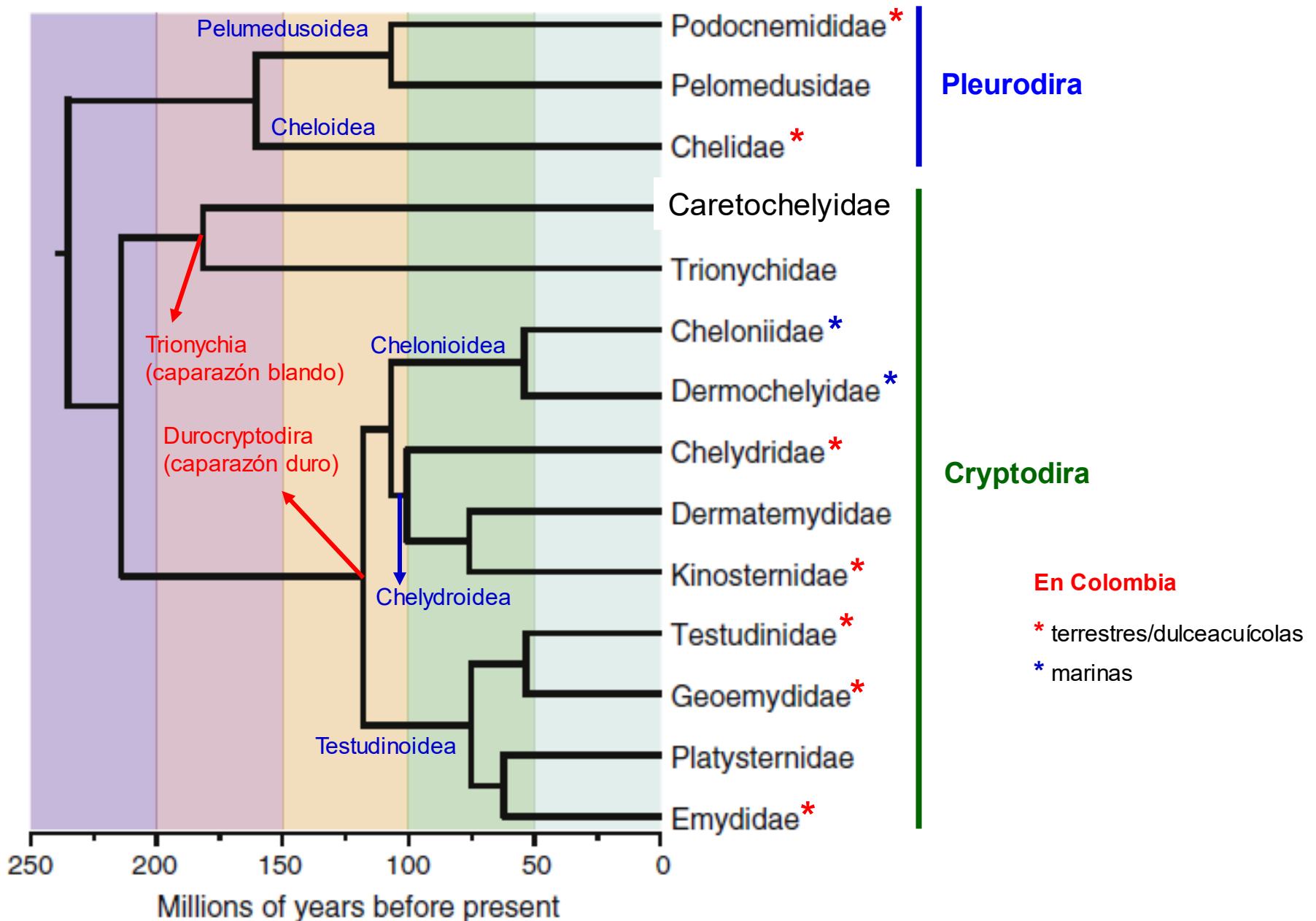
- Cabeza expuesta en la brecha caparazón-plastrón
- Cintura pélvica fusionada al plastrón



Cryptodira

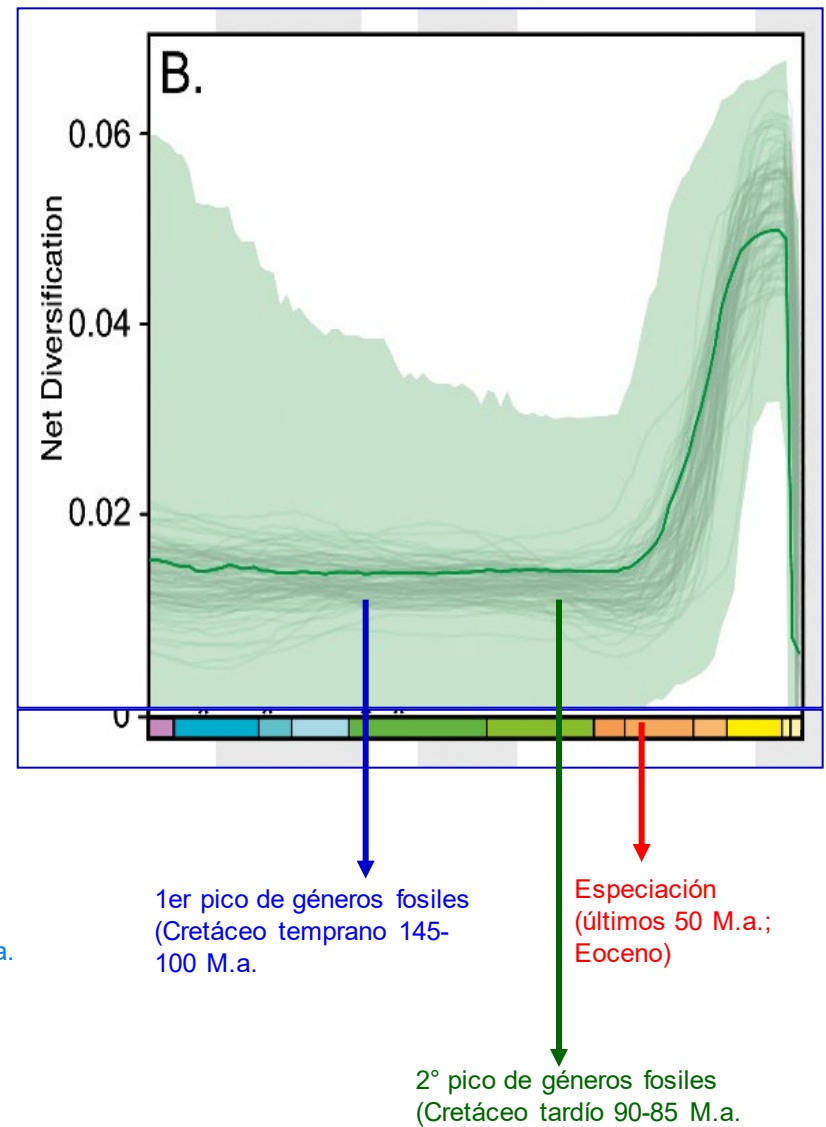
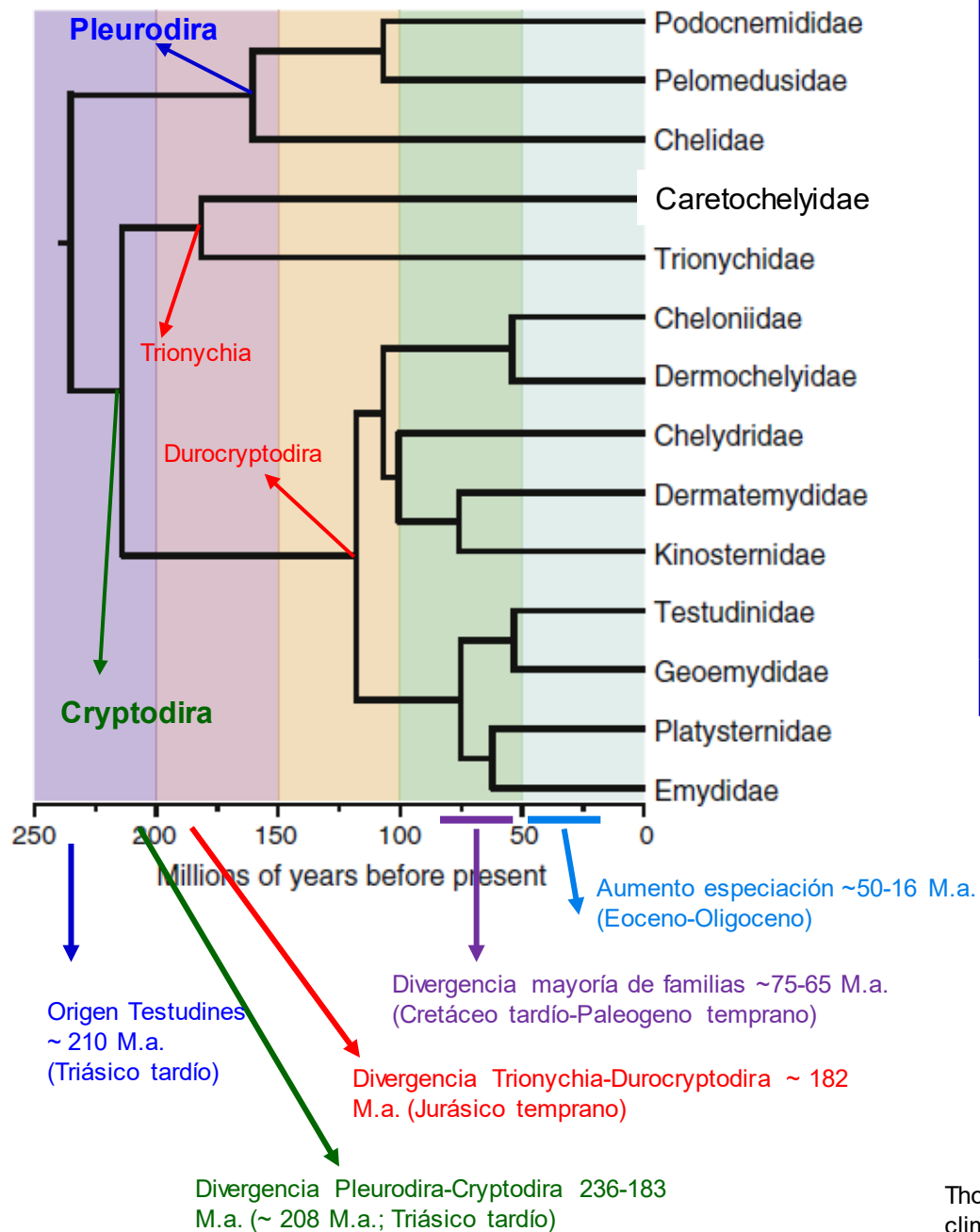
- Extremo del rostro expuesto
- Articulación flexible entre cintura pélvica y plastrón





Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2014. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Fourth edition. Elsevier, London. 757 pp.

Thomson, R.C., Spinks, P.Q. & Shaffer, H.B. 2021. A global phylogeny of turtles reveals a burst of climate-associated diversification on continental margins. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 118: e2012215118



Thomson et al. 2021. A global phylogeny of turtles reveals a burst of climate-associated diversification on continental margins. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 118: e2012215118

Filogenia Testudinata (= Pantestudines)

Registro fósil

Registro fósil muy bueno: concha, estructura durable



Eunotosaurus africanus 1892
(Testudinata, ~ 260 M.a.)

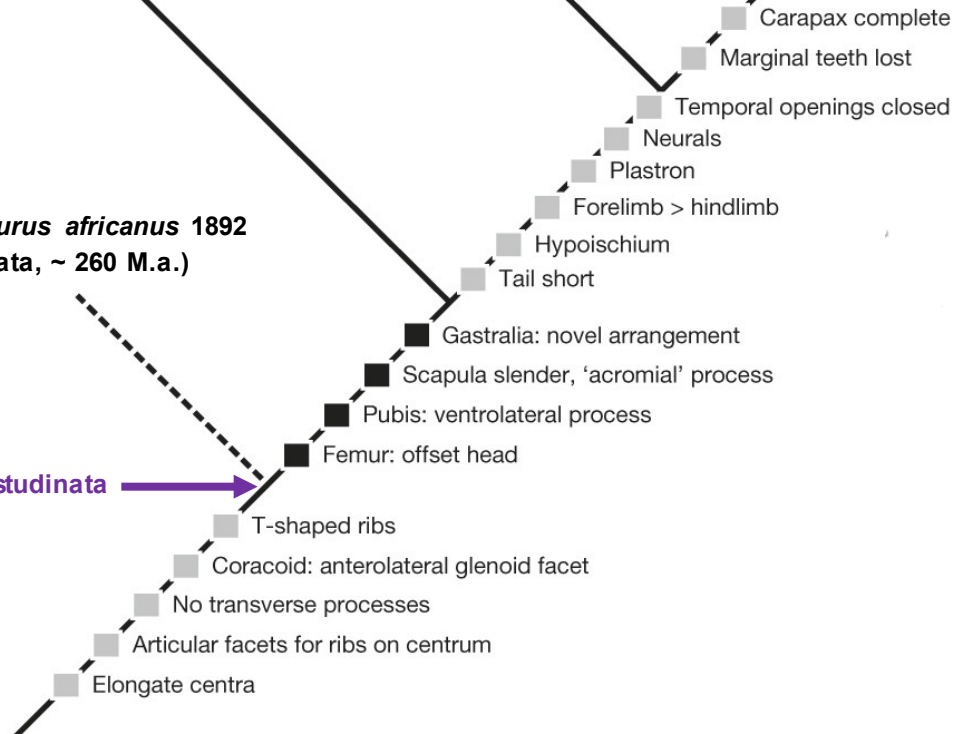
Pappochelys rosinae 2015
(Testudinata, ~ 240 M.a.)

Odontochelys semitestacea 2008
(Testudinata, ~ 220 M.a.)

Proganochelys quenstedti 1887
(Testudinata, ~ 215 M.a.)

Testudines
(~ 156 M.a.)

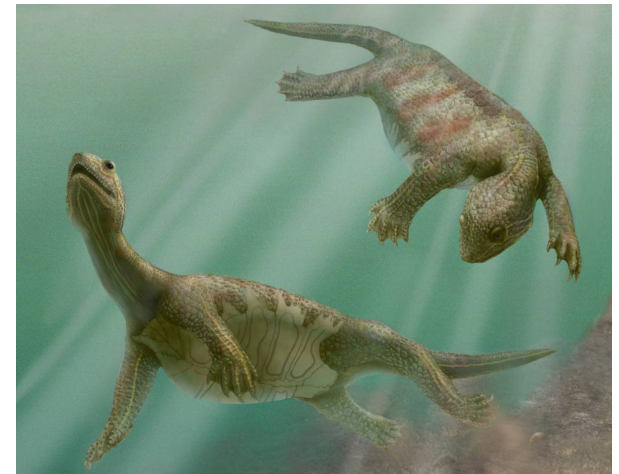
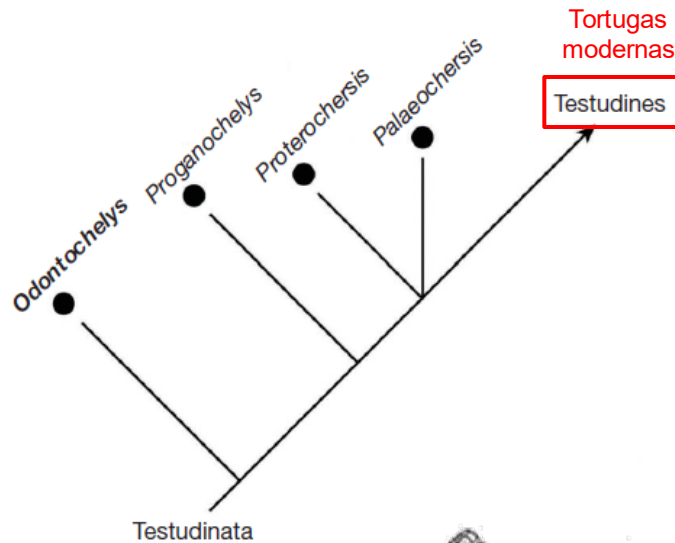
Testudinata



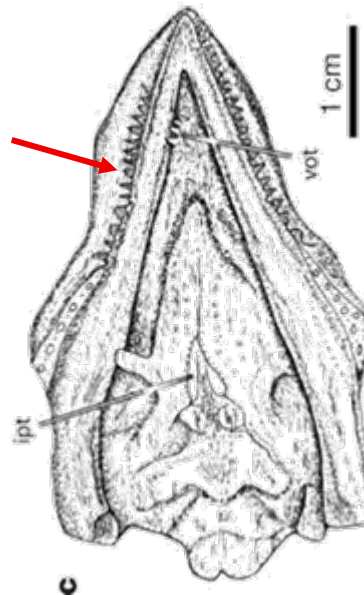
Schoch & Sues. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. Nature 523: 584-587

Odontochelys semitestacea Li et al. 2008

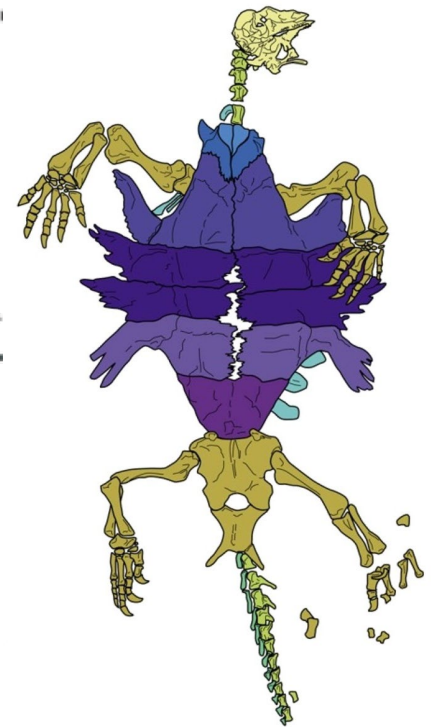
Triassic	Upper	Rhaetian
		Norian
		Carnian
	Middle	Ladinian
		Anisian
	Lower	Scythian



- Marina
- Dentición
- Caparazón poca osificación de elementos dermales
- Plastrón desarrollado



Vista dorsal

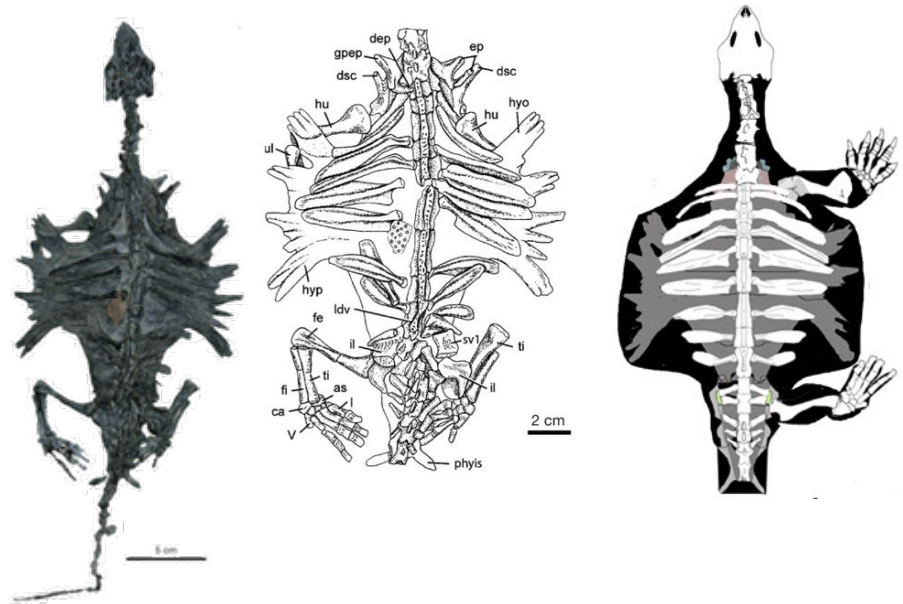


Vista ventral

Implicaciones evolutivas

Origen y desarrollo del caparazón

- El caparazón no desarrollado (**poco osificado**) de *Odontochelys* es ancestral o derivado?



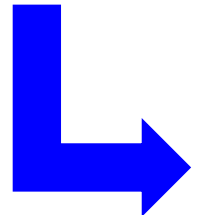
- Li *et al.* (2008): desarrollo incompleto del caparazón en *Odontochelys* es un **estado ancestral**
- Reisz & Head (2008): poca osificación dermal en el caparazón es **perdida secundaria**, por lo tanto un **estado derivado**
- Gilbert *et al.* (2001): análisis basados en **embriogénesis y neonatos**: el caparazón se osifica muy temprano en el embrión

Li *et al.* 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501

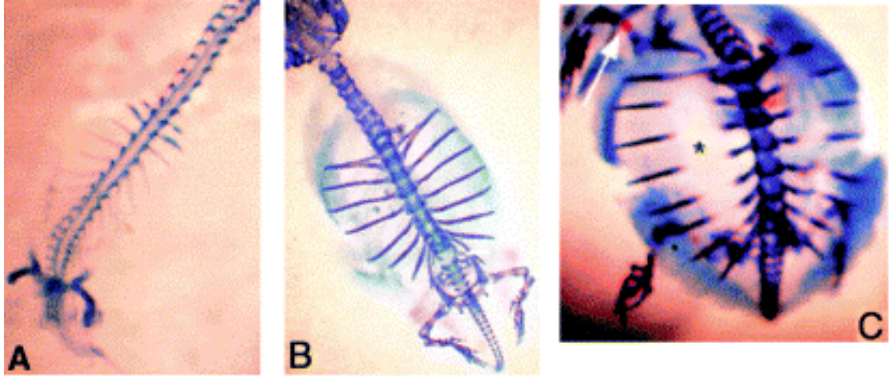
Reisz & Head. 2008. Turtle origins out to sea. *Nature* 456: 450-451

Gilbert *et al.* 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evol. Dev.* 3: 47-58

Gilbert & Barresi. 2016. *Developmental biology*. 11th ed.. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA. 810 pp.

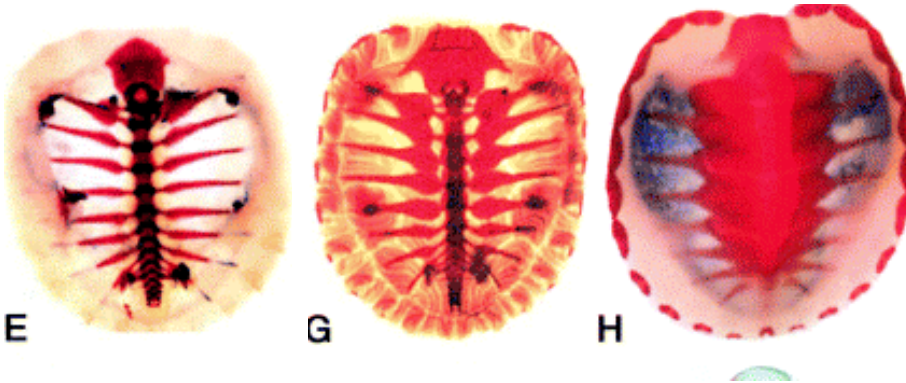


Osificación costillas embriones (*Trachemys scripta*)



- Costillas migran hacia la dermis en vez de formar una caja torácica (ejemplo de **heterotopía**: cambio en la posición)
 - Ciertas regiones de la dermis atraen células precursoras de las costillas (único en tortugas al sintetizar Fgf10 (factor de crecimiento fibroblástico FGF))

Osificación dermis neonatos (*Trachemys scripta*)



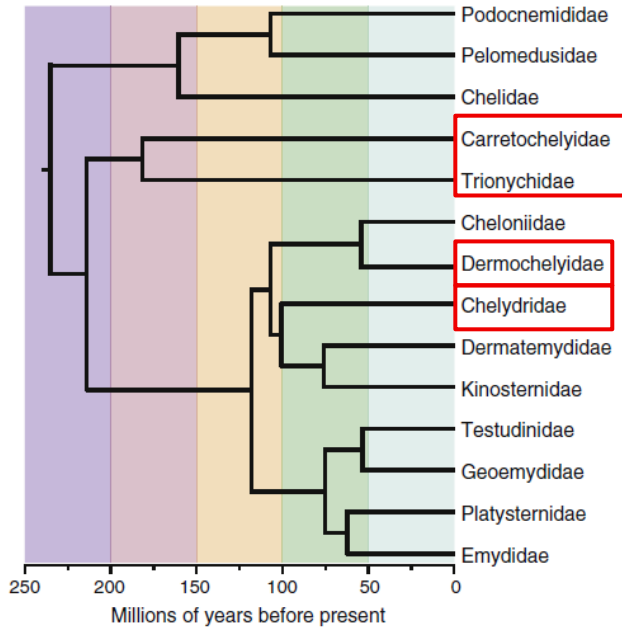
Cartilago (azul); Hueso (rojo)

- Crecimiento lateral de costillas hace que la escápula resida dentro de las costillas (debido a que los músculos establecen nuevos sitios de unión)
- Una vez dentro de la dermis: células de las costillas se osifican (desde los 36 días de edad)
 - Por producción de proteínas morfogenéticas óseas (BMPs)
- Ya incrustada la costilla en la dermis, esta induce a las células dérmicas a osificarse, por responder a las BMPs (en neonatos)

Gilbert et al. 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evol. Dev.* 3: 47-58

Gilbert & Barresi. 2016. *Developmental biology*. 11th ed.. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA. 810 pp.

Algunas familias de tortugas acuáticas y marinas (grupos derivados en Testudines):
caparazón poco osificado y son grupos derivados



Apalone spinifera
(Cryptodira: Trionychidae)



Carettochelys insculpta
(Cryptodira: Carettochelyidae)



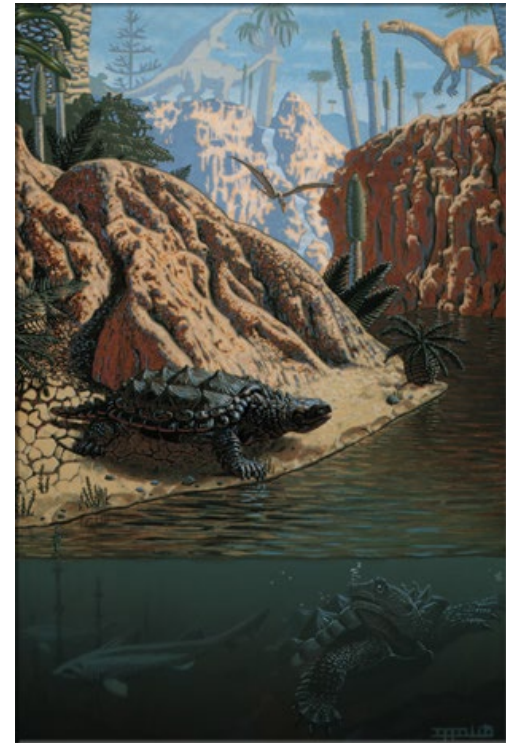
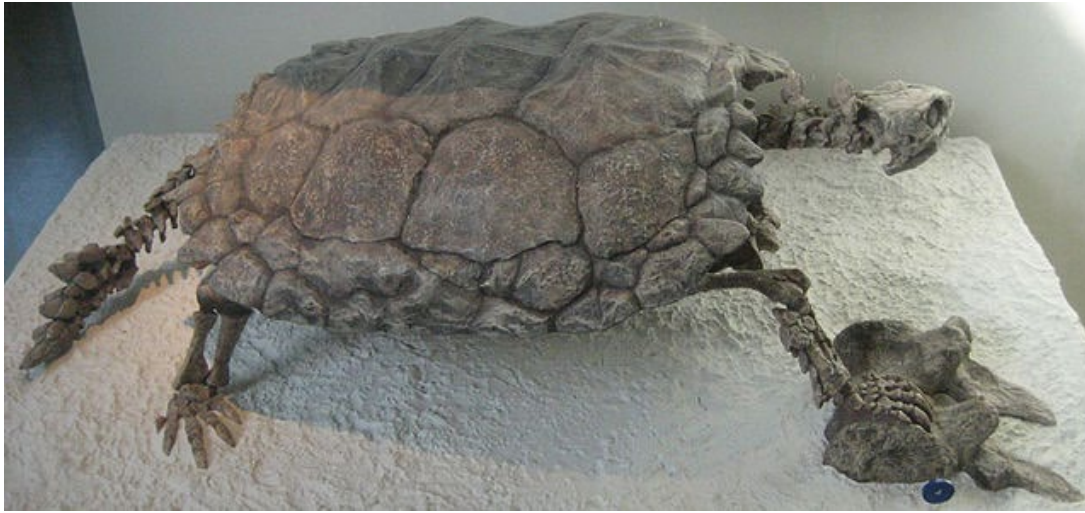
Dermochelys coriacea
(Cryptodira: Dermochelyidae)



Macrochelys temminckii
(Cryptodira: Chelydridae)

Proganochelys quenstedti Baur, 1887

Concha verdadera (costillas y vértebras fusionadas a osteodermos) y cintura pectoral fusionada a los huesos dérmicos, formando un plastrón



¿Dónde se originaron las tortugas?

- **Origen acuático de las tortugas**

- Li et al. (2008): evidencias de *Odontochelys*

- **Origen terrestre de las tortugas**

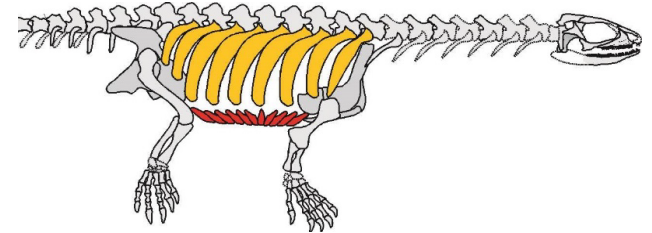
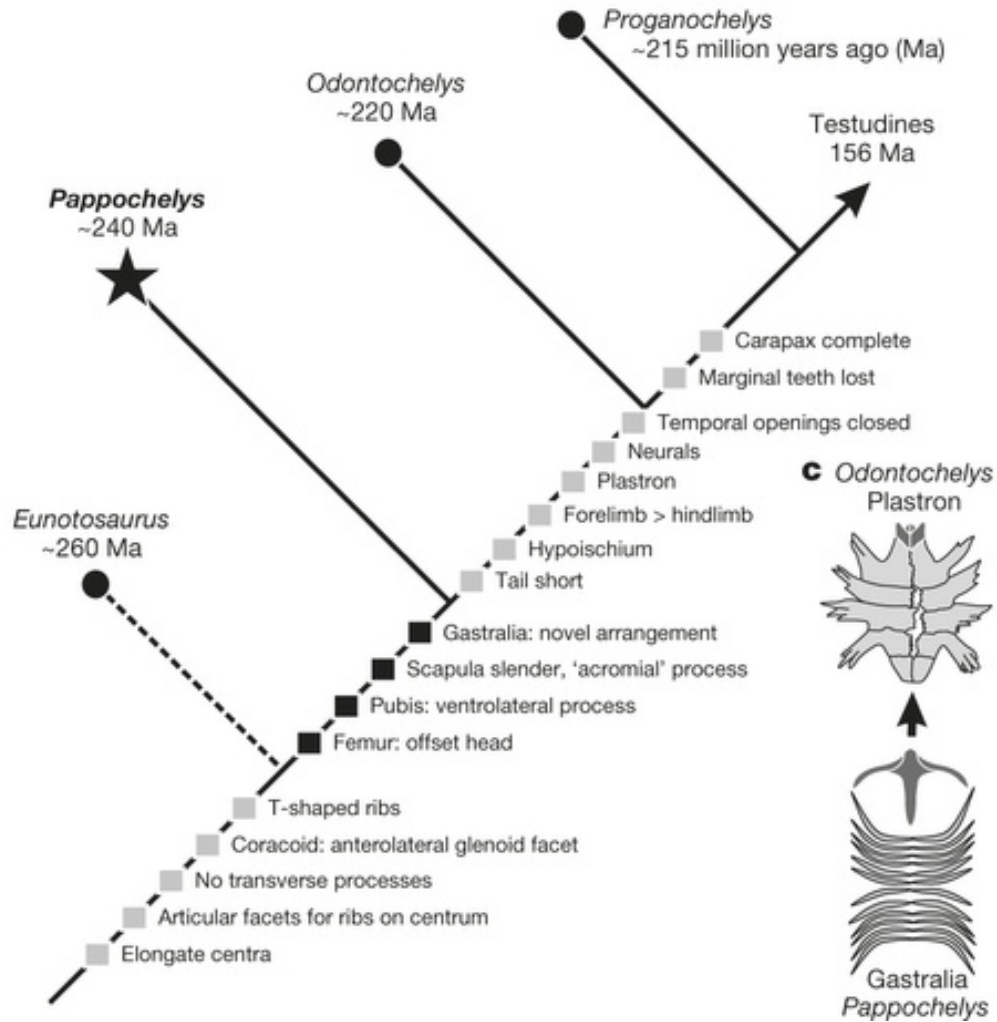
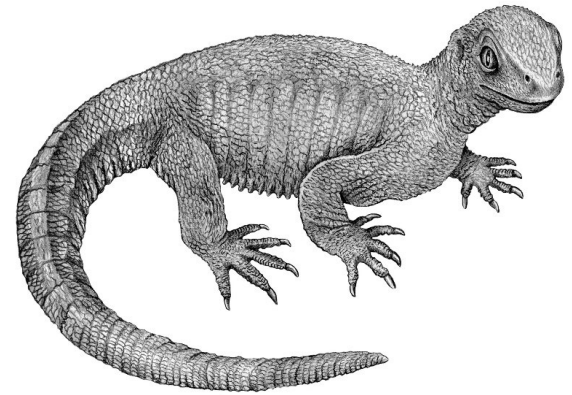
- **Terrestre** (Scheyer & Sander 2007): según evidencia osteológica en *Proganochelys*, otros fósiles posteriores y especies actuales
- **Terrestre** (Reisz & Head 2008; Joyce 2015): *Odontochelys* es temprana radiación de tortugas marinas desde un ambiente terrestre
- Entonces... Debe existir una tortuga mas antigua que *Odontochelys* terrestre con caparazón desarrollado (*Reisz & Head 2008; Lyson & Gilbert 2009*)

Scheyer & Sander. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. Proc. R. Soc. B 274: 1885-1893

Lyson & Gilbert. 2009. Turtles all the way down: loggerheads at the root of the chelonian tree. Evol. Dev. 11: 133-135

Joyce, W.G. 2015. The origin of turtles: a paleontological perspective. J. Exp. Zool., B 324: 181-193

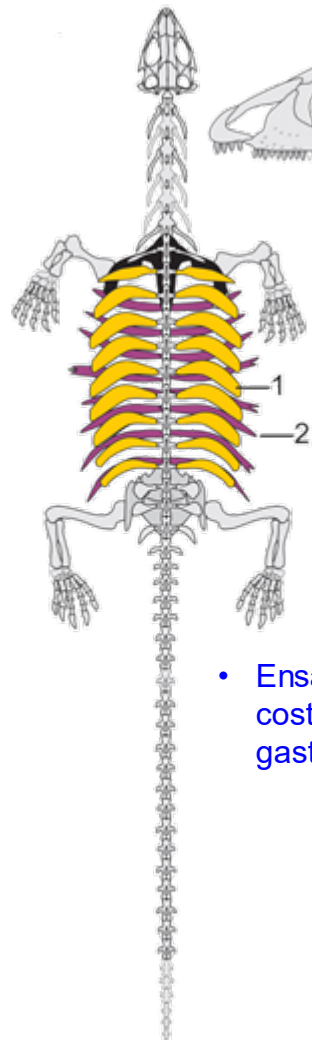
Pappochelys rosinae Schoch & Sues 2015



Schoch & Sues. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* 523: 584-587

El origen diápsido de las tortugas

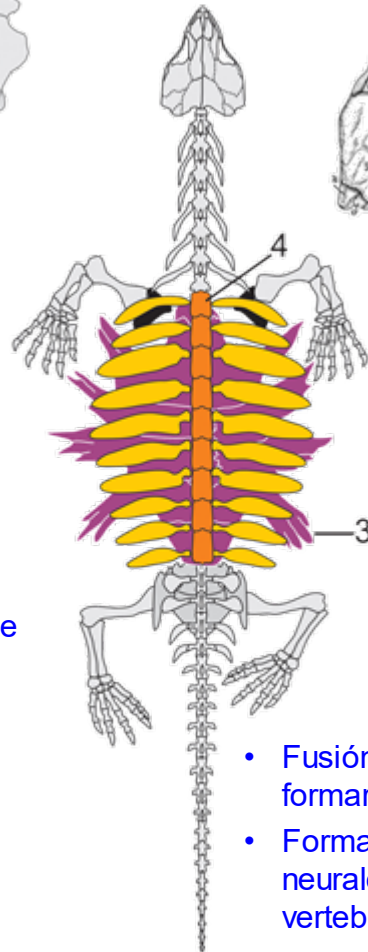
Pappochelys



Cráneo diápsido

- Ensanchamiento de costillas (1) y gastralias (2)

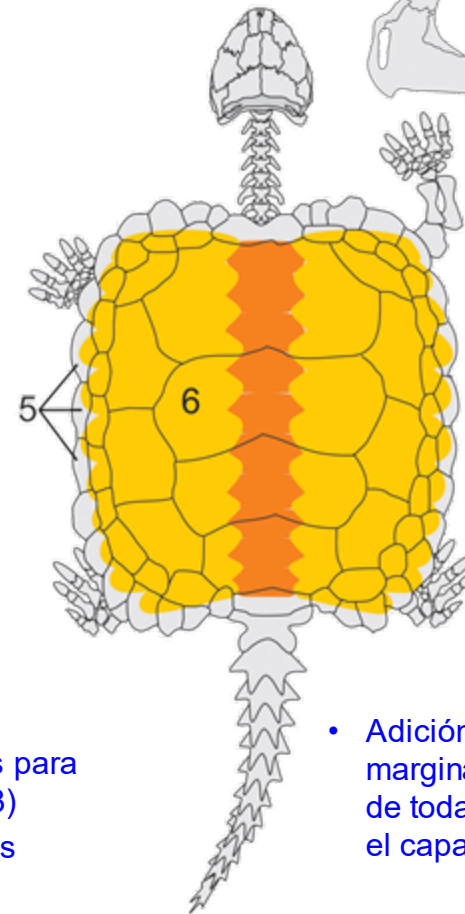
Odontochelys



Cráneo anápsido

- Fusión de gastralias para formar el plastrón (3)
- Formación de placas neurales sobre las vertebrae (4)

Proganochelys

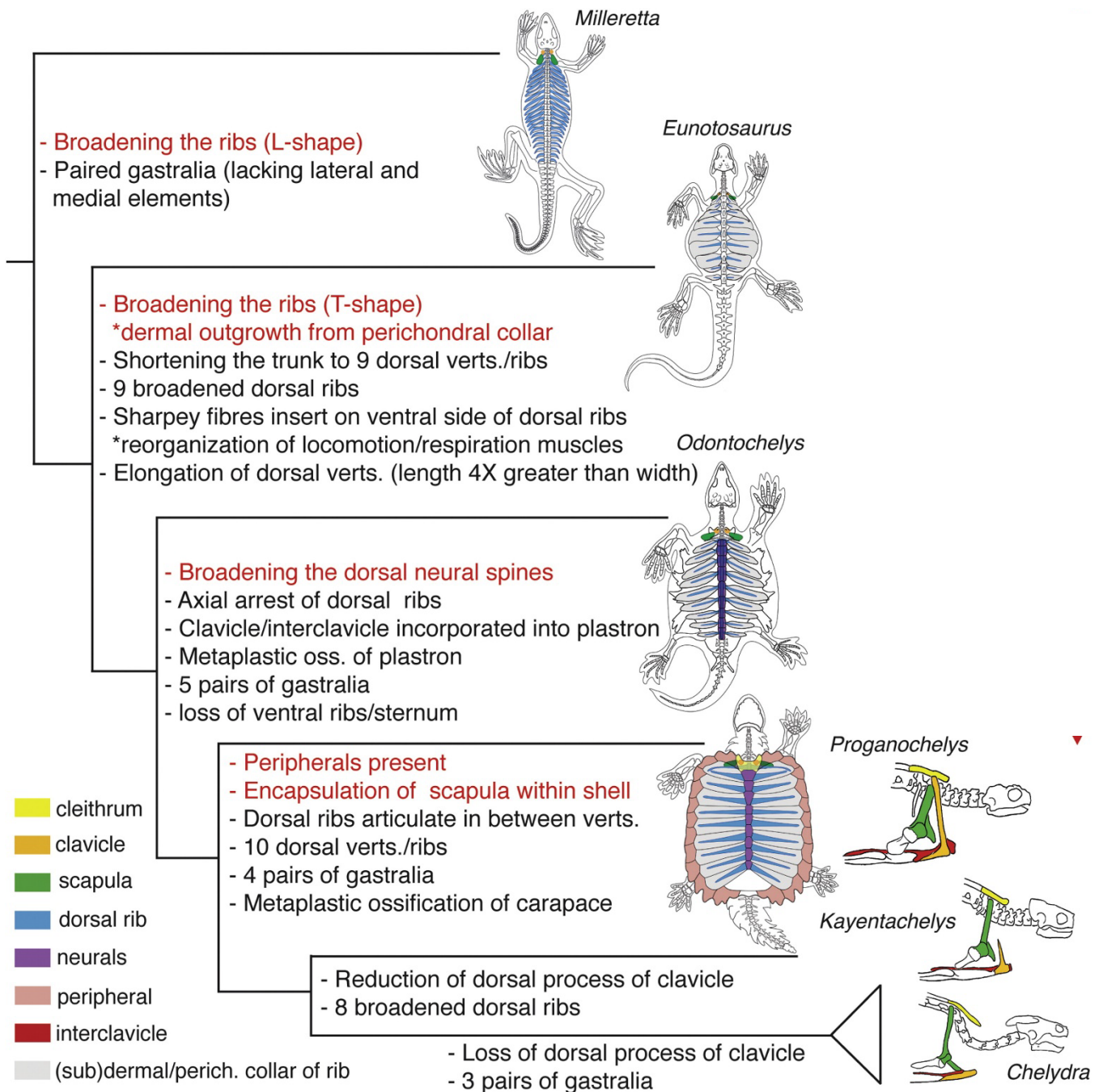


Cráneo anápsido

- Adición de elementos marginales (5) y sutura de todas las placas en el caparazón (6)

Modelo evolutivo del desarrollo de la concha de las tortugas

Lyson et al. 2013. Evolutionary origin of the turtle shell. Curr. Biol. 23: 1113-1119



Origen fosorial de la concha de las tortugas

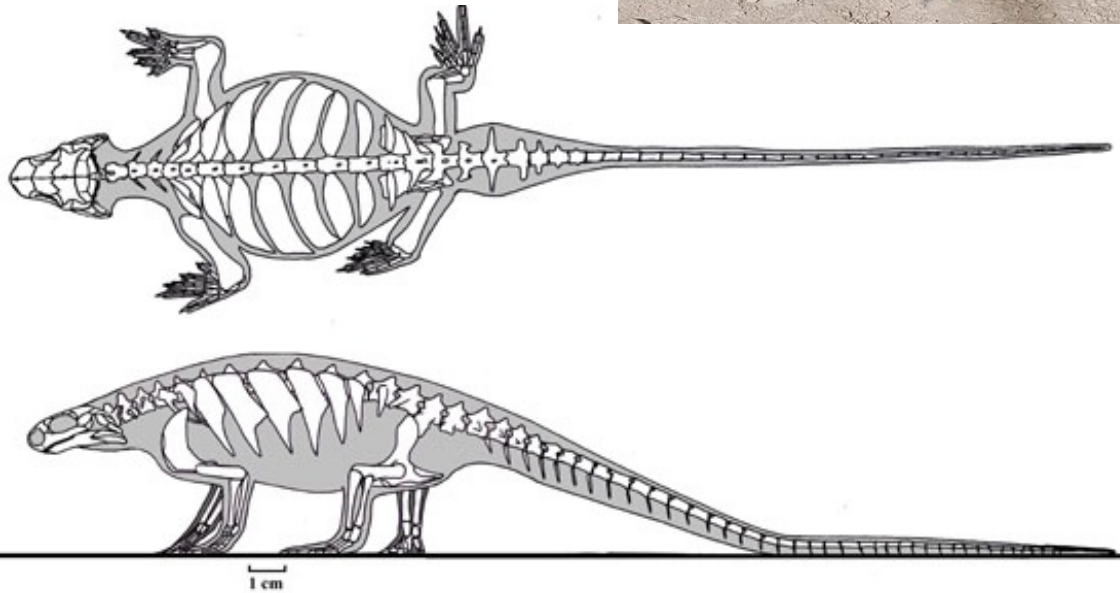


Adaptación: Andrey Atuchin

Lyson et al. (2016): basados en fósiles de tortugas con concha parcial sugieren que la protoconcha de costillas anchas (*Eunotosaurus* Seeley 1892) **fue inicialmente una adaptación para excavar (junto con adaptaciones de la cintura pectoral)** y no para protección de depredadores.

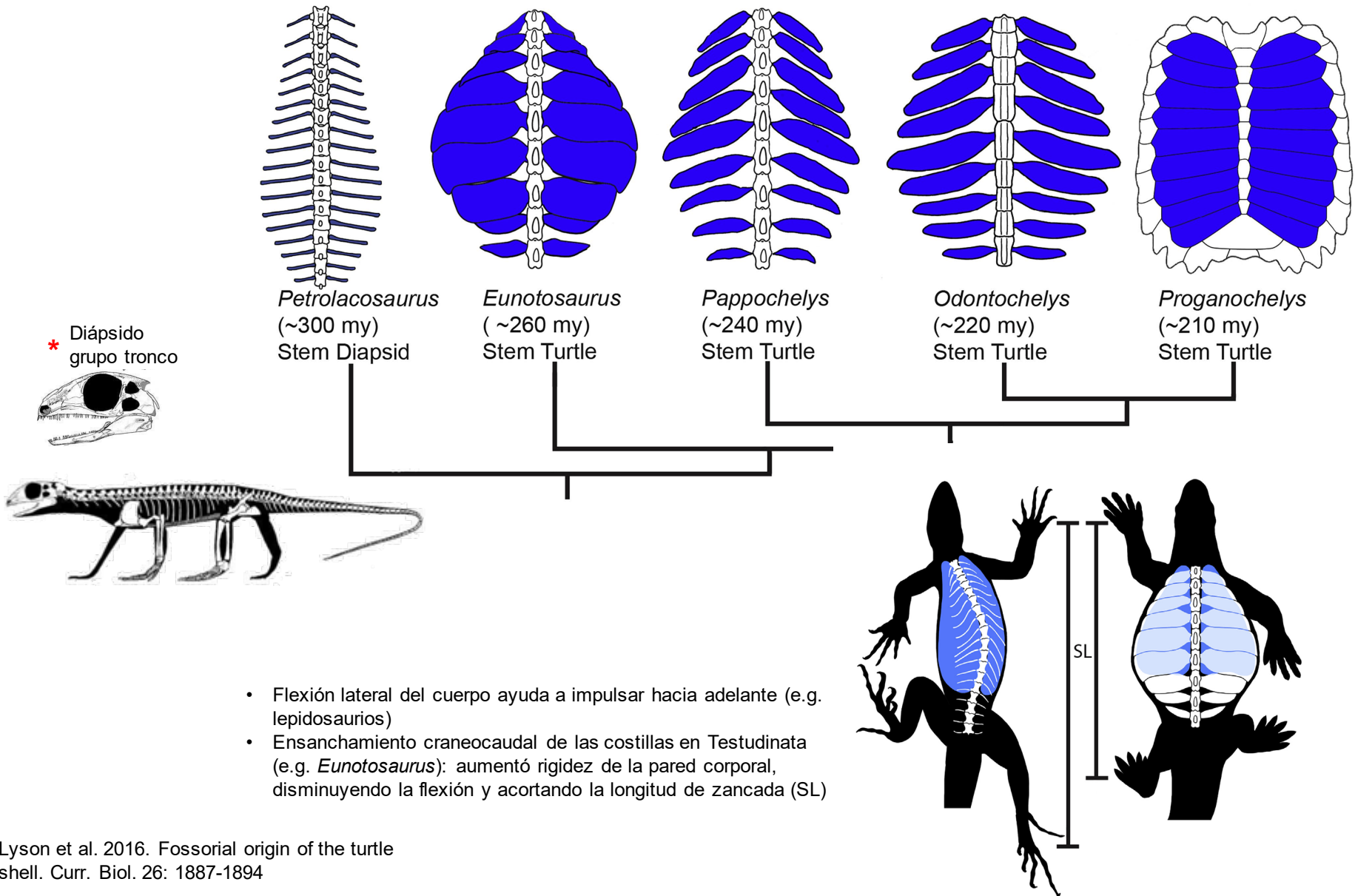
Lyson et al. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. *Curr. Biol.* 26: 1887-1894

Eunotosaurus africanus Seeley 1892

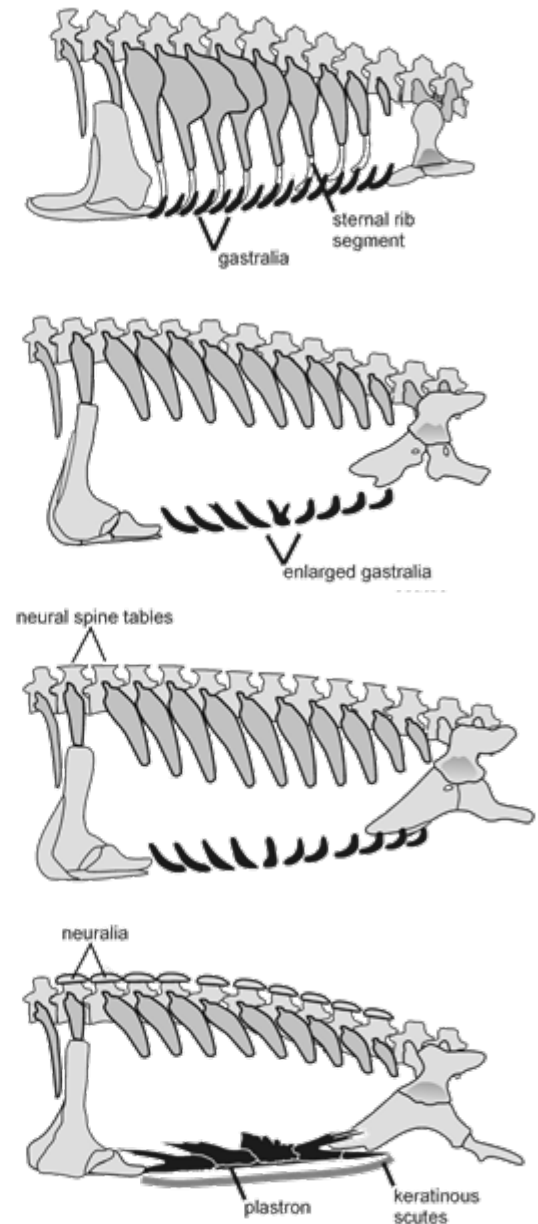
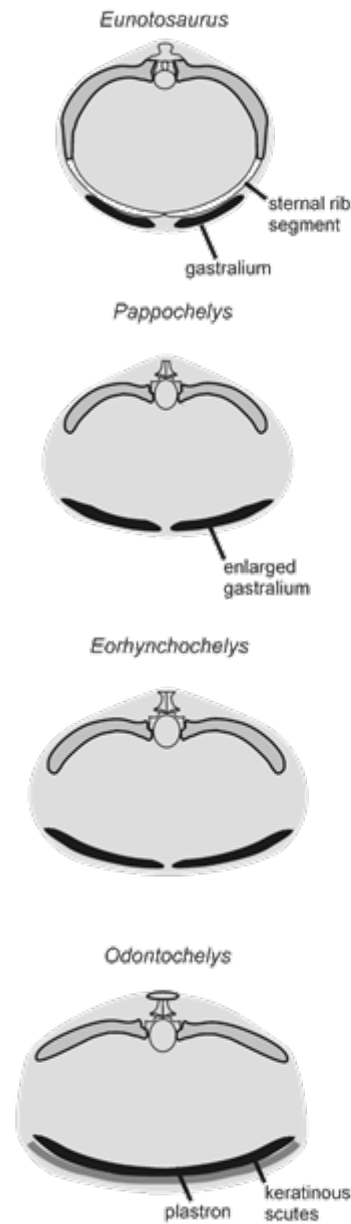
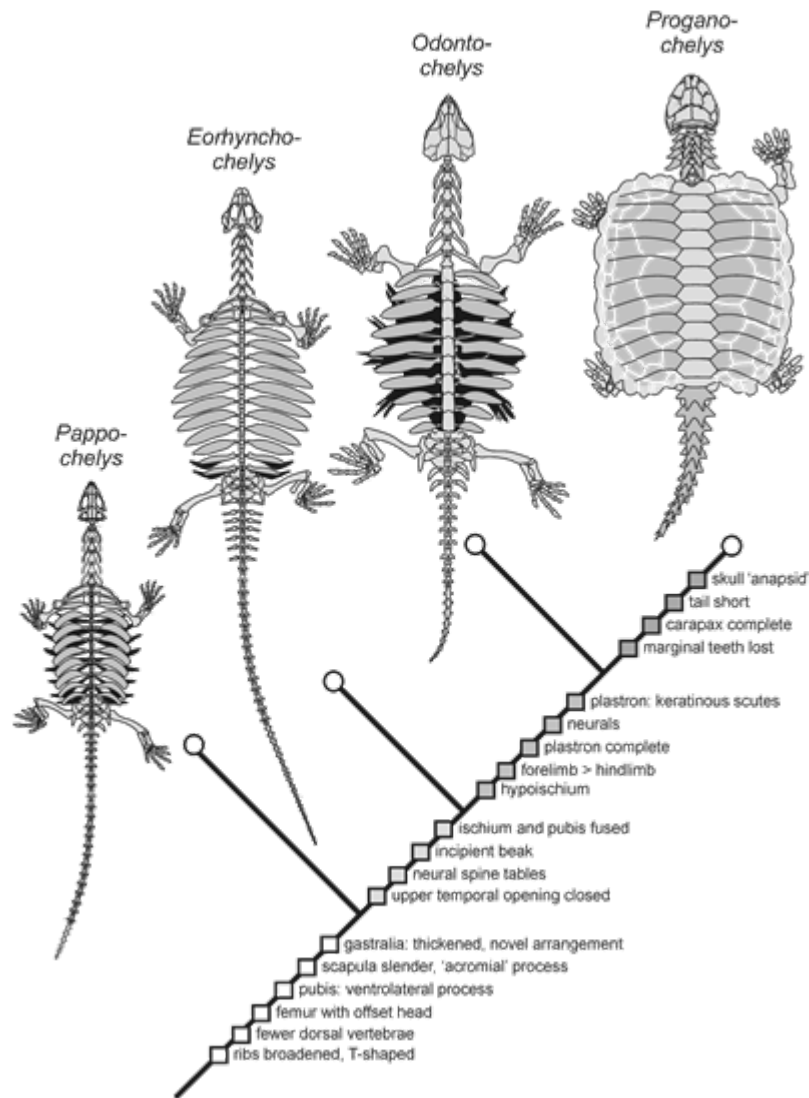


Seeley. 1892. On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West), *Eunotosaurus africanus* (Seeley). Q. J. Geol. Soc. 48: 583-585

Registro fósil documenta la historia evolutiva del ensanchamiento de las costillas (en posición dorsal; azul) y el inicio de la concha en tortugas



Etapas tempranas en el desarrollo del caparazón en Testudinata

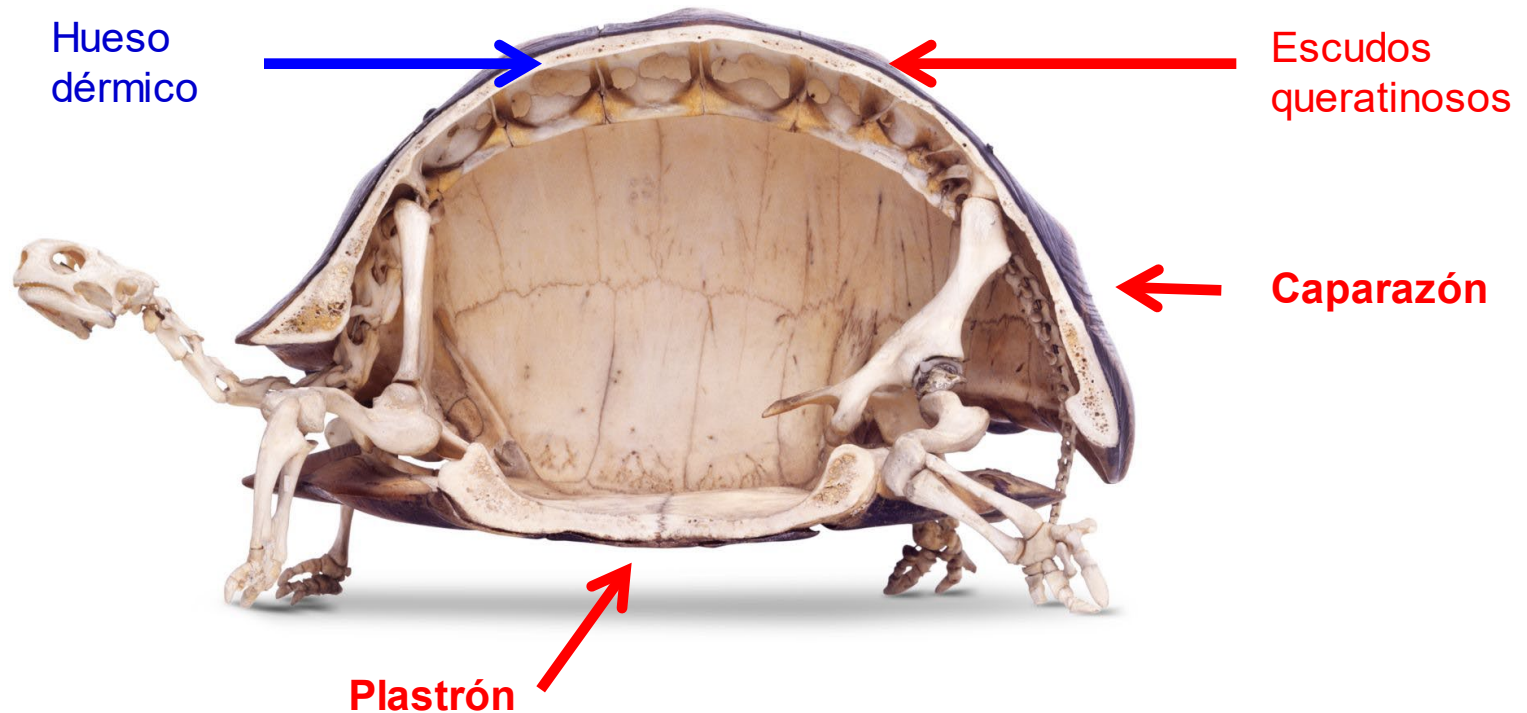


Secuencia histórica

¿Qué es una tortuga?:

Grupo más fácilmente reconocible de todos los organismos por la presencia de:

Concha ósea: guarda dentro el resto del animal, 59-61 huesos originados en la **capa dérmica**, cubiertos de **escudos queratinosos**



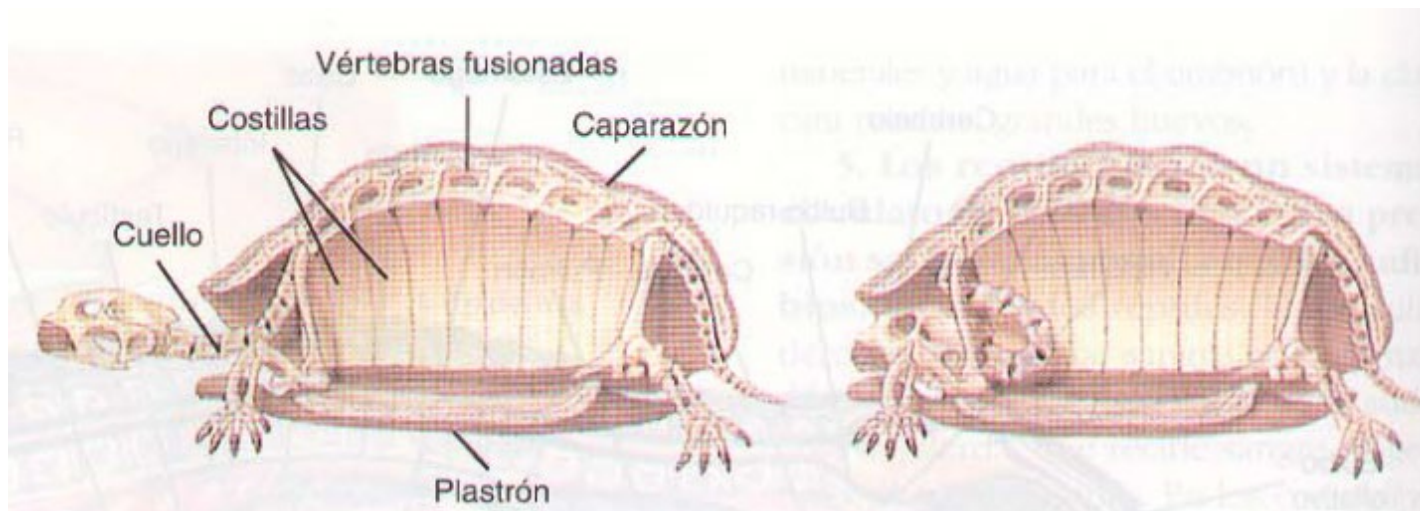
Persistencia del grupo por mas de 220 MA (Triásico tardío y probablemente desde antes) dan testimonio de la eficacia de la concha y sus estrategias de vida

Función concha

- Protección dorsal y ventral
- Concede mayor capacidad para almacenar alimentos y agua
- Permite producir un gran volumen de huevos



¿Flexibilidad? Cuello flexible (ocho vértebras cervicales)



CAPARAZÓN: comprende caja torácica (costillas y vértebras) y elementos dérmicos con la cintura escapular y pélvica

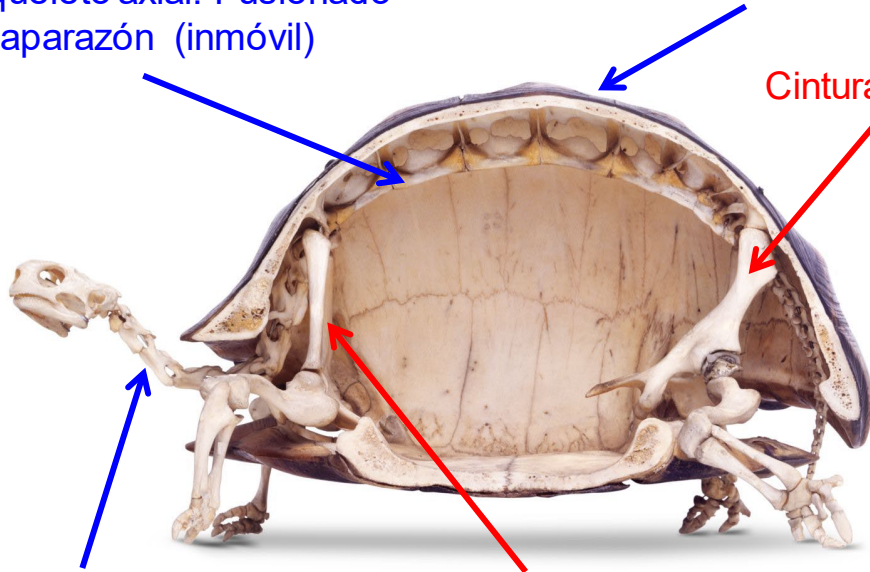
Esqueleto axial. Fusionado al caparazón (inmóvil)

Placas dérmicas

Cintura pélvica

Cintura escapular

Región cervical
(8 vértebras;
cuello): flexible



- Presencia de concha los hace mas pesados que otros reptiles del mismo tamaño
- Variación en la “dureza” del caparazón

Caparazón blando

Dermochelyidae, Carettochelyidae y Trionychidae:
caparazón sin escudos córneos; cubierto con un cuero.
Condición secundaria



Dermochelys coriácea
(Dermochelyidae)



Carettochelys insculpta (Carettochelyidae)

Pelodiscus sinensis (Trionychidae)

Forma: variaciones relacionadas con el hábitat

- **Terrestres:** relativamente altos y curvos



Chelonoidis carbonaria



Geochelone platynota

- **Marinas y acuáticas:** relativamente más plano



Lepidochelys olivacea (marina)



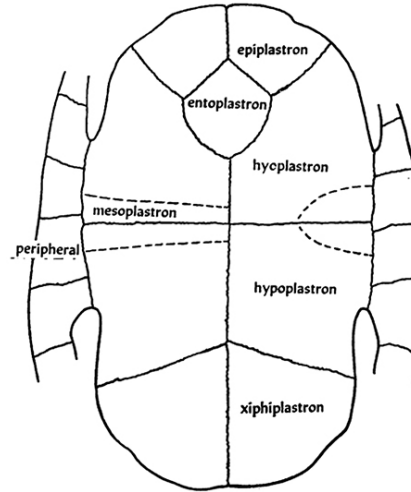
Chrysemys picta (semiacuática)

Plastrón

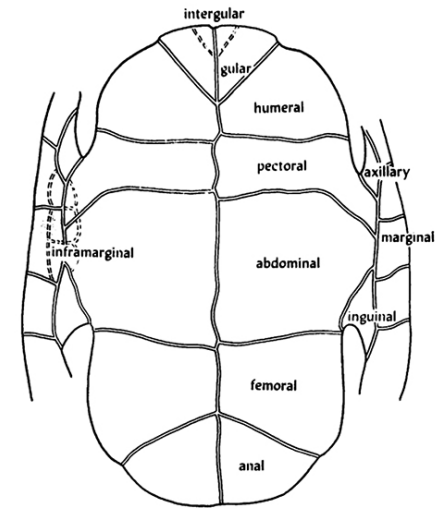
Estructura sólida o con elementos óseos que se articulan (bisagras)

Casi plano y unido al caparazón por un "puente" óseo formado por extensiones laterales del plastrón

Constituida por:



Huesos dérmicos



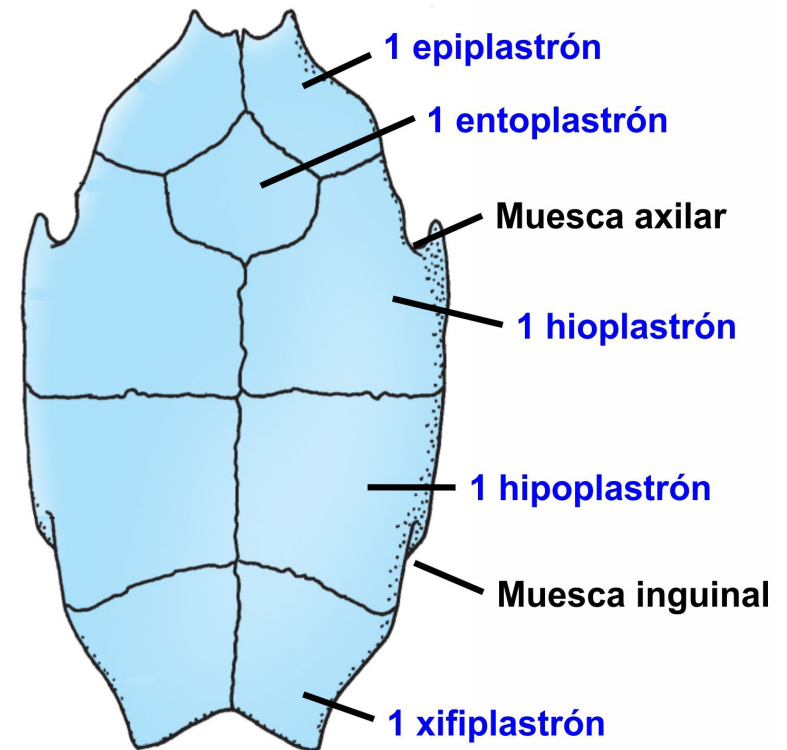
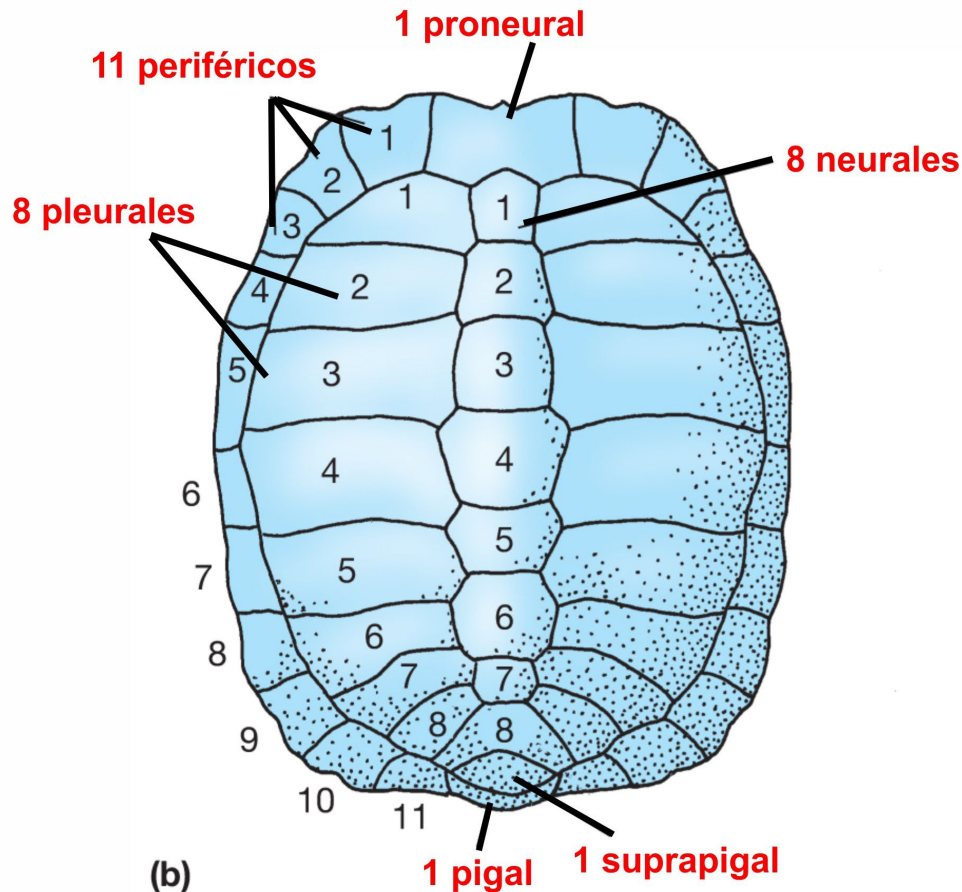
Cobertura de escudos epidérmicos

Puente
óseo

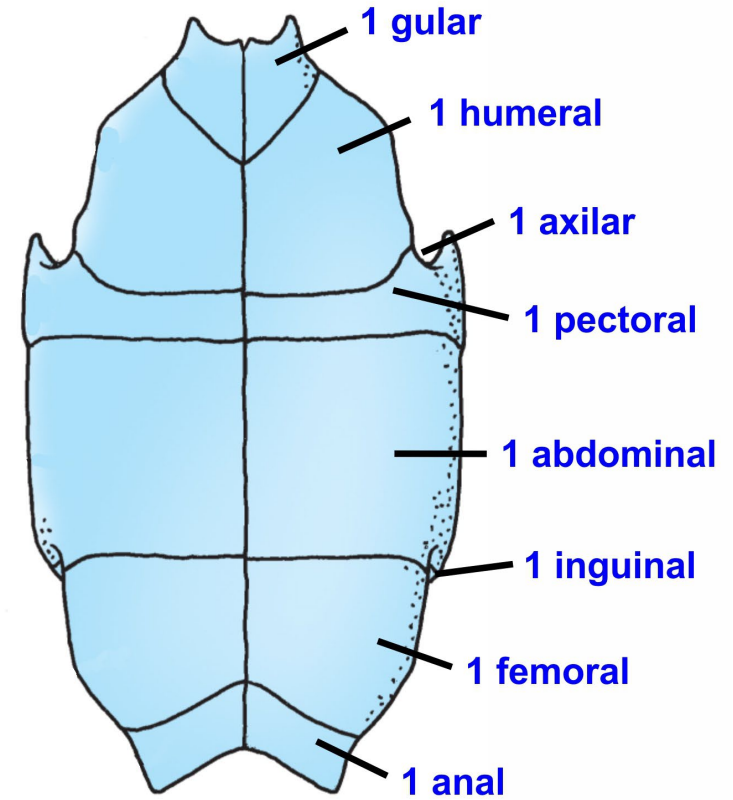
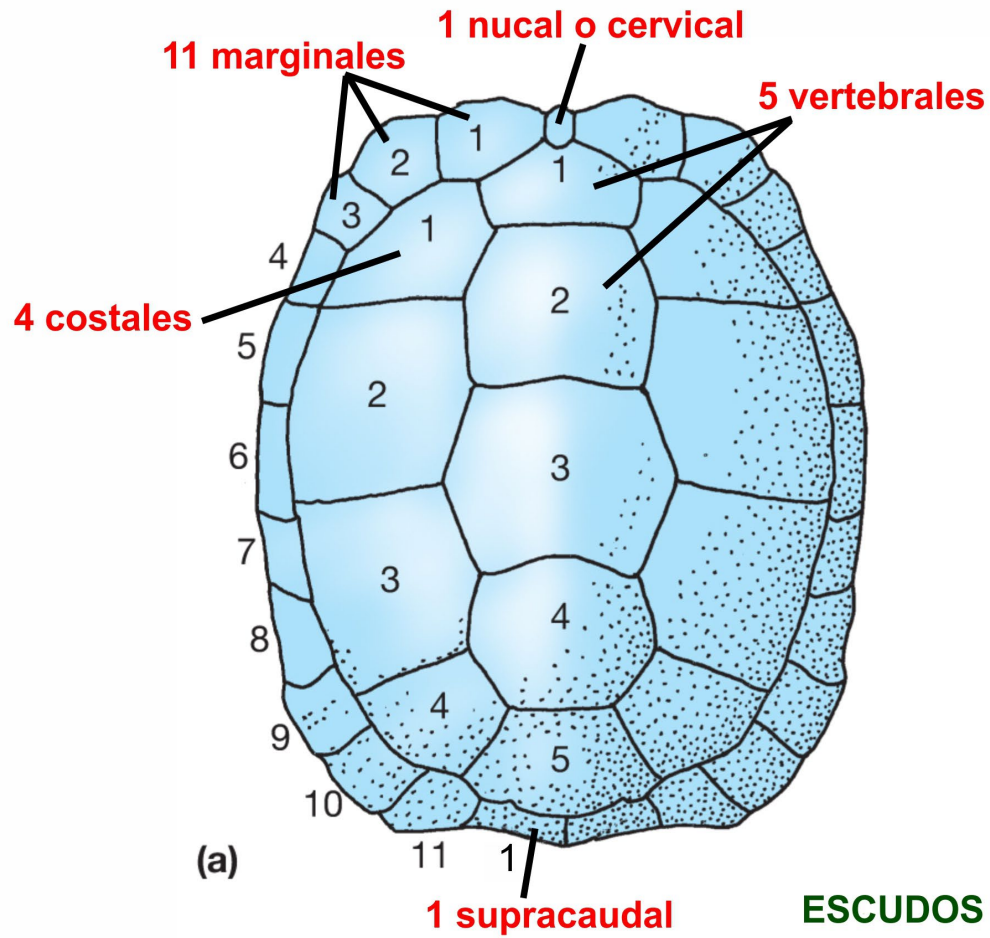


Taxonomía de los huesos y escudos dérmicos queratinosos del caparazón y del plastrón

- El número de **huesos** y **escudos** se cuentan por un lado del caparazón y plastrón (utilidad taxonómica)



Escudos dérmicos

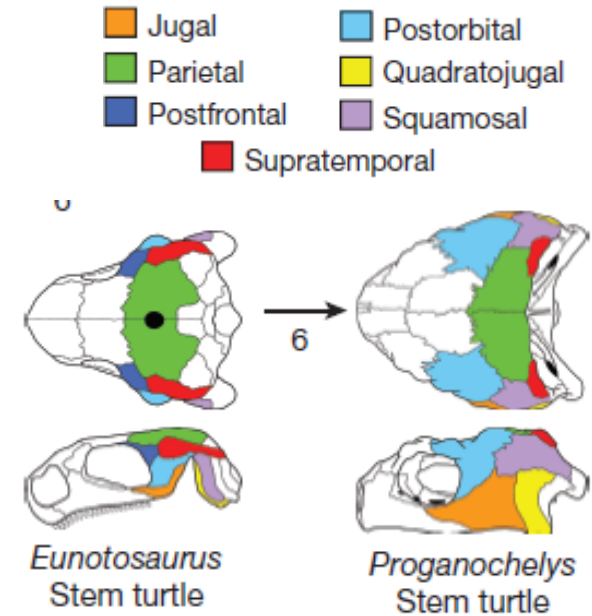


ESCUDOS DÉRMICOS

Cráneo anápsido

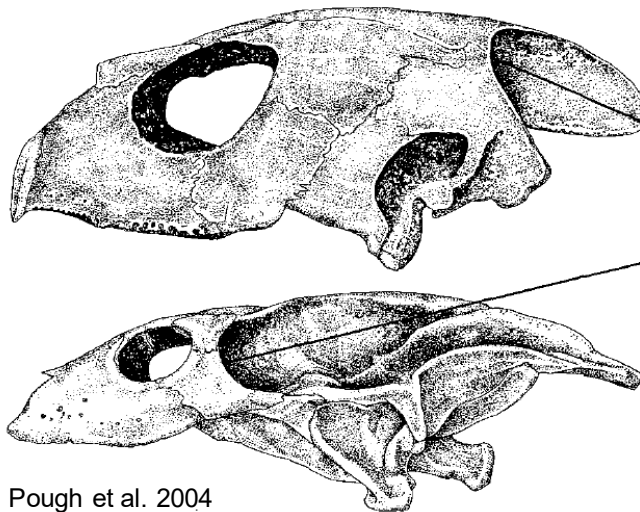
Pérdida secundaria de fenestras temporales superior (FTS) e inferior (FTI) desde una condición diápsida (Bever et al. 2015)

- **Pérdida FTS:** expansión postorbital, escamoso y parietal
- **Pérdida FTI:** expansión de yugal, cuadradoyugal, y escamoso
- Presencia de emarginación craneal
 - Espacio para músculos
 - Variación tortuga marinas vs. dulceacuícolas/terrestres



Marina:
Lepidochelys

Dulceacuícola:
Trionyx



Pough et al. 2004

Pough et al. 2004. Herpetology. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, New Jersey. 726 pp.

Bever et al. 2015. Evolutionary origin of the turtle skull. Nature 525: 239-242