

## Filogenia de *Geochelone costarricensis* y la familia Testudinidae (Reptilia: Testudines) en el continente americano \*

Alvaro Coto Rojas y Rafael Arturo Acuña Mesén  
Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

(Recibido: 12 de agosto de 1985)

**Abstract:** A cladistic analysis of 18 shell characters of six American Testudinid genera did not support other classifications. Most sub-genera of *Geochelone* share advanced characters, and close relationships between two groups of *Chelonoidis* were found: *G. cubensis*, *G. carbonaria* and *G. denticulata*; and *G. gringorum*, *G. chilensis* and *G. elephantopus*. Thus, *Geochelone* is not considered monophyletic. Also, *G. costa icensis*, the subgenus *Cymatholcus*, and the genus *Flo idemys* are related. *G. costarricensis* presents a mosaic of characters, chiefly the presence of a nuchal shield, entoplastron crossed by the humeralpectoral sulcus, swollen first neural plate and inconclude division in the second pygal. The phylogenetic relationship between *Styemys*, *Gopherus* and *Scaptochelys* is confirmed.

A finales del siglo XIX, investigadores como Alexander Agassiz y Oliver Hay, discutieron sobre las características evolutivas y zoogeográficas de la familia Testudinidae en todo el mundo y particularmente en el Continente Americano. Según Hay (1908), "los Testudinidae, en varios estadios de desarrollo, se conocen desde los primeros registros en Norte América y parece muy probable que este sea su Centro de distribución. Desde el oeste, se supone que viajaron a Centroamérica y desde ahí migraron a las Islas Galápagos".

Partiendo de estos autores, numerosos trabajos han tratado de comprender el origen y las interrelaciones de los diferentes grupos pertenecientes a esta familia. Auffenberg (1974) propuso que estas tortugas terrestres se originaron a partir de emídidos primitivos en el Cretácico Superior. Alcanzaron su máxima distribución continental en los períodos Oligoceno y Mioceno. Actualmente se conocen más de 200 especies fósiles y 40 especies vivientes (agrupadas en 23 géneros diferentes), cuya dispersión se efectuó en los últimos 50 millones de años.

Entre los trabajos taxonómicos más importantes en los últimos años se pueden citar los de Bramble (1982) en los que considera a *Scapto-*

*chelys* como un nuevo género de tortugas de concha rugosa, además del ya conocido *Gopherus* y el de Crumly (1982) que hace un extenso análisis filogenético del género *Geochelone* basado en la morfología del cráneo.

En Costa Rica, solo se conoce una especie de tortuga terrestre fósil. Los trabajos basados en esta se limitan a su descripción y sistemática por Segura (1944) y Loveridge y Williams (1957), y a su relación con algunas especies sudamericanas de la familia Testudinidae por Auffenberg (1971).

El propósito de este trabajo es estimar las posibles relaciones filogenéticas de *Geochelone costarricensis* y de la familia Testudinidae en el Continente Americano, usando la morfología de la concha, las técnicas del cladismo y además analizar la condición monofilética de la familia.

### MATERIAL Y METODOS

Durante el presente estudio se procedió a realizar un análisis de reconstrucciones, fotografías y descripciones de la mayoría de las especies conocidas hasta el momento en el registro fósil de la familia Testudinidae en América, y

\* Parcialmente financiado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

realizadas por Auffenberg (1962, 1963, 1971 y 1974), Hay (1908), Leidy (1951), Pritchard (1979), Pritchard y Trebbau (1984), Rafinesque (1832), Wermuth y Mertens (1961) y Williams (1950).

De *Geochelone costarricensis* se revisó el tipo de la especie. De *G. carbonaria* se revisaron algunos ejemplares vivos, así como un espécimen facilitado por Peter C.H. Pritchard. A estos individuos se les tomaron seis medidas que se utilizaron en el análisis alométrico de características. Se eligió el caparazón para realizar dicho análisis por ser una estructura que evolucionó rápidamente en las tortugas, y una vez desarrollada, ha variado muy poco en las categorías taxonómicas mayores como el suborden y la familia, pero permite reconocer diferencias sensibles en las categorías menores como el género y la especie.

En esta investigación se examinaron 32 características cualitativas para cada especie. Por otra parte, se usó un calibrador Mauser para las características cuantitativas. Tanto las características cualitativas como cuantitativas se utilizaron en la realización del análisis cladístico. Las variaciones ontogenéticas y alométricas fueron consideradas motivo de exclusión, sobreviviendo 18 características con las que se hizo la comparación taxonómica para determinar la polaridad de características. La clasificación de las especies se puede observar en el Cuadro 1.

La polaridad fue determinada usando los cuatro niveles clásicos de comparación: 1- transformación ontogenética, 2- comparación de fósiles e individuos vivos, 3- grupo de comparación (ver figuras 1 y 4) y 4- relación de forma y función de la estructura. Las hipótesis filogenéticas se formularon a posteriori y se resumieron en el cladograma. La lista completa de los ejemplares revisados puede solicitarse a los autores.

#### Abreviaturas de los códigos de catálogos

- American Museum of Natural History: AMNH
- Museo de Paleontología, Universidad de Costa Rica: CI
- University of Colorado Museum: UCM

#### Análisis de características

El siguiente es el resultado del análisis de características empleadas en la reconstrucción de

la filogenia de *Geochelone costarricensis* y la familia Testudinidae en América. En cada caso se presenta una descripción de la característica respectiva y la justificación de la polaridad. Se incluye información de la distribución de características entre los grupos fósiles y vivos.

La ubicación espacial de las características se muestra en las figuras 2 y 3.

**Forma de la concha (1-FC):** En algunos testudínidos vivos y fósiles como *G. carbonaria*, y *G. incisa* respectivamente, la concha es deprimida lateralmente. Esta es una especialización relacionada con la utilización de refugios (madrigueras, cuevas, grietas, etc.). En tanto que *G. costarricensis*, *Styemys amphiotorax* y *Hadrianus corsoni*, así como *Pseudemys* y *Rhinoclemmys* para la familia Emydidae, presentan la concha convexa, una característica poco útil en la utilización de ese hábitat. Sobre la base de estas observaciones, es posible distinguir que un caparazón ancho y convexo constituye una característica plesiomórfica, mientras que otras condiciones (deprimidas) son apomórficas.

**Tamaño de la concha (2-TC):** Filogenéticamente en la familia Testudinidae la tendencia general es la producción de individuos pequeños. Originalmente los testudínidos primitivos eran de gran tamaño, como el caso de los géneros *Hadrianus* (*H. corsoni* 590 mm en el largo de su caparazón (LC)), *Styemys* (*S. capax* LC = 455 mm, *S. amphiotorax* LC = 511 mm y *Geochelone* (*Cymatholcus*) *schucherti* LC = 750 mm).

En *G. costarricensis* (LC = 216 mm) se observa la tendencia a la disminución del tamaño, propia de la mayoría de los geoquelónidos suramericanos del subgénero *Chelonoidis*, excepto *G. elephantopus*. En *G. carbonaria* LC = 260 mm; *G. chilensis* LC = 220 mm, el caribeño *Monachelys* y el paleártico *Hesperotestudo* (*G. johnstoni* LC = 235 mm) *G. wilsoni* LC = 192 mm) y el género *Scaptochelys* (*S. agassizii* LC = 274 mm).

La presencia de una concha pequeña es considerada como una característica apomórfica.

**Escudo Nucal (3-EN):** La presencia del escudo nucal se considera como una condición plesiomórfica en la familia Testudinidae y está presente en la familia Emydidae. Los testudínidos más antiguos ostentan un escudo lar-

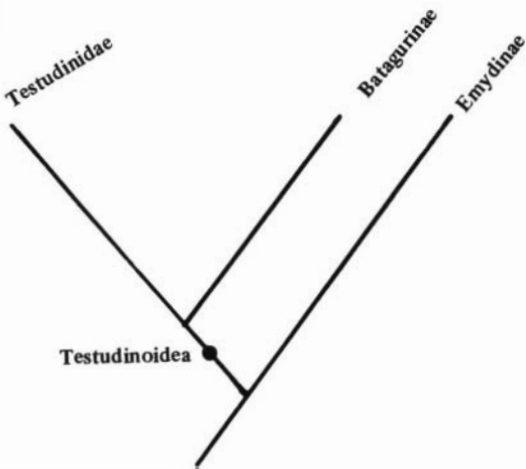
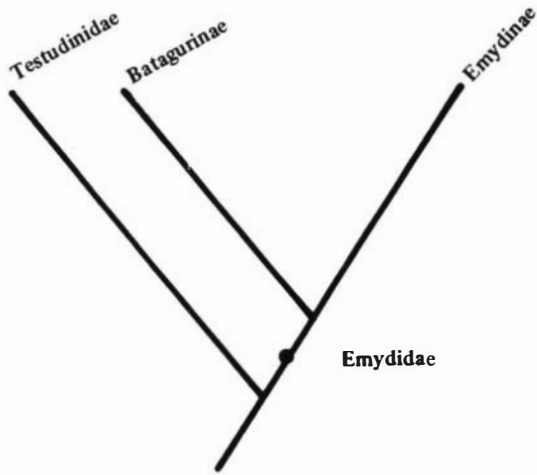


Fig. 1. Dos alternativas usadas para determinar la polaridad de características mediante la hipótesis del grupo de comparación. Estas hipótesis están basadas en los trabajos de Loveridge y Williams (1957), Williams (1950) y Zug (1966).

go y estrecho, como en los géneros *Hadrianus*, *Styemys*, *Gopherus*, *Scaptochelys* y *Geochelone*, (*Cymatholcus*, *Caudochelys* y *Hesperotestudo*). Un escudo nucal corto y ancho (condición parcialmente derivada) la presentan *Floridemys nana* y *G. costarricensis*.

**Abultamiento de la primera placa neural (4-AIN):** Solamente *G. costarricensis* presenta esta característica plesiomórfica, muy común en géneros de otras latitudes como los indosasiáticos *Homopus*, *Indotestudo* y *Kinixys* (Wermuth y Mertens, 1961). Dicho abultamiento causa una depresión de la placa nucal (ver característica 7-EACE).

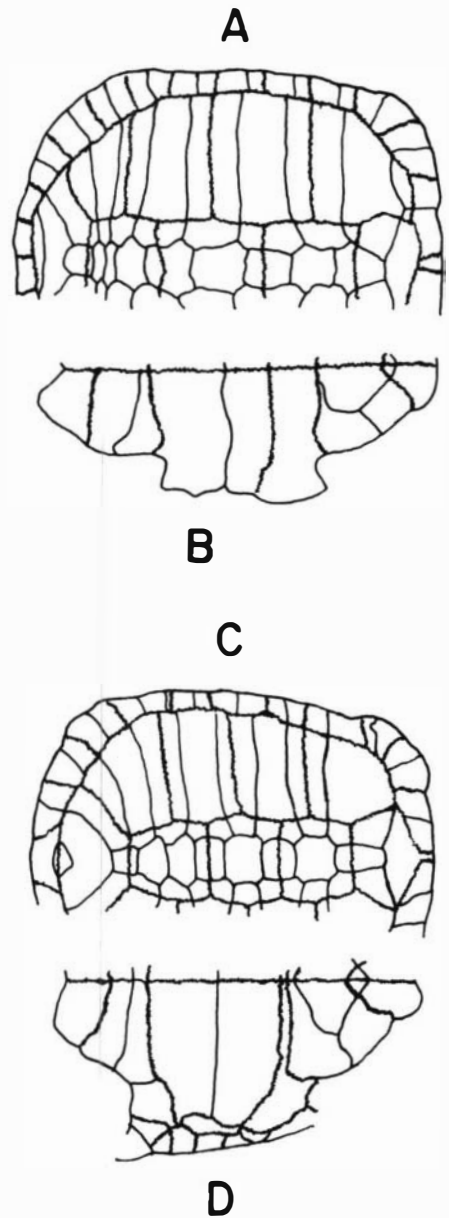


Fig. 2. Vista dorsal (A) y ventral (B) de *Hadrianus corsoni* (AMNH-6027-X 1/105); mismas vistas (C,D) de *Geochelone (Hesperotestudo) impensa* (AMNH-5867, sin escala); según Hay (1908).

**Fórmula neural (5-FN):** En los emídidos (Figura 4) como *Pseudemys*, la primera placa neural es rectangular con un ligero ensanchamiento posterior y de la segunda a la octava placas son hexagonales con ensanchamiento anterior. Los testudínidos tempranos exhibieron esta fórmula y ocasionalmente presentaron una

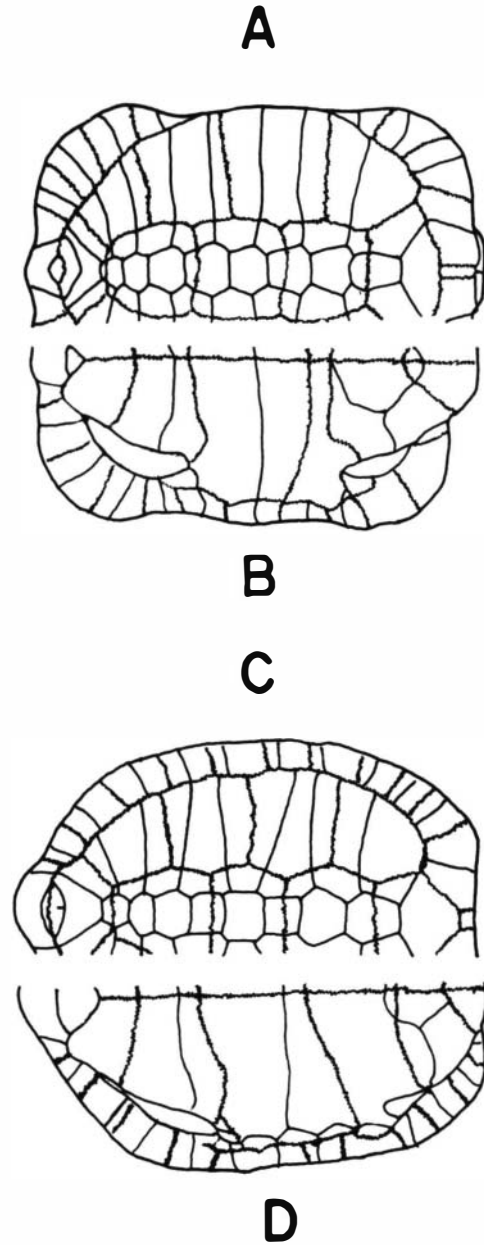


Fig. 3. Vistas dorsal (A) y ventral (B) de *Stylemys amphitorax* (UCM-20575, sin escala) según Auffenberg (1962); mismas vistas (C-D) de *Geochelone costarricensis* (CI-111, sin escala) según reconstrucción de A. Coto, basada en la descripción original.

variante: la cuarta y sexta placas son octogonales; la tercera, quinta y séptima son rectangulares, la octava es hexagonal con ensanchamiento posterior y la primera y segunda hexagonales con ensanchamiento anterior como en *Floride-*

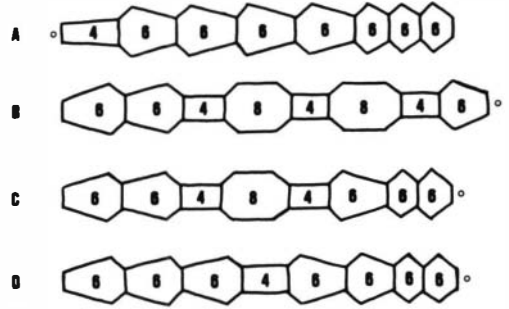


Fig. 4. Evolución de la fórmula neural generalizada para: A- *Pseudemys scripta*, B- *Geochelone hesterna*, C- *Geochelone costarricensis* y D- *Hadrianus corsoni*. Los números indican el total de lados presentes en cada placa neural. Diagramas basados en Auffenberg (1971 y 1974) y Hay (1908). El signo (°) señala la parte delantera de la fórmula neural.

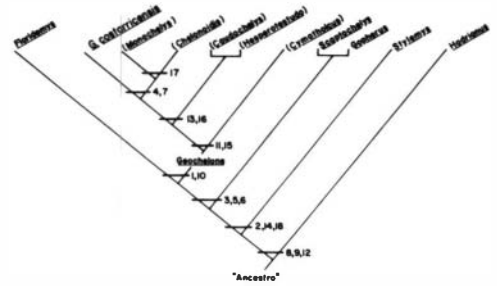


Fig. 5. Cladograma resultante del análisis de características de la concha de seis géneros de la familia Testudinidae. Los números se refieren a las características de los cuadros 2 y 3. El símbolo (—) indica que los grupos presentan las mismas características a nivel de la concha y su separación escapa a este análisis. El "ancestro" es hipotético y presenta todas las características primitivas.

*mys nana*, *G. (Hesperotestudo) wilsoni*, *G. (Caudochelys) brontops*, *G. (Chelonoidis) carbonaria* y *G. (Chelonoidis) hesterna*. Pero *G. costarricensis*, al igual que *Styromys capax* solo presentan la IV placa octagonal, la III y V son rectangulares, la I y II son hexagonales con ensanchamiento posterior y la VI, VII y VIII siguen el patrón de *G. hesterna*.

Un cuarto diseño muestra la I, II y III placas hexagonales con ensanchamiento posterior, la IV rectangular y de la V a la VIII hexagonales con ensanchamiento anterior como en *H. corsoni*.

La presencia de placas neurales octogonales se considera apomórfica.

**Unión sutural neuro-pleural (6-USNP):** Una modificación importante asociada a la fórmula neural es la unión de las placas pleurales con las neurales, que según Auffenberg (1974), fue desarrollada durante la evolución de las tortugas terrestres. En los testudínidos de características primitivas, *Hadrianus* y *Stylemys* (solo *amphiotorax*), la condición plesiomórfica se presenta como la sutura que une la primera y segunda placa neural, situación que se repite para el resto de placas neurales y suturas pleurales. En la condición apomórfica, como en *G. costarricensis*, subgéneros como *Hesperotestudo*, *Caudochelys* y *Chelonoidis*, *Gopherus*, *Scaptochelys* y *Floridemys*, se presentan placas octogonales, el contacto sutural es doble y ausente en la II, V y a veces en la VII neurales.

**Elongación de los elementos anteriores de la concha (7-EACE):** Esta elongación se puede considerar como una consecuencia directa del abultamiento de la I neural, tal como se aprecia en los miembros indoasiáticos *Indotestudo* y *Kinixys*, además de *G. costarricensis*, debido posiblemente a la presencia de una vértebra biconvexa asociada a un cuello largo (Williams, 1950).

**Placas suprapigales (8-SP):** El género más primitivo de la familia Testudinidae (*Hadrianus*) presenta tres placas, donde la segunda abraza a la tercera. Durante la evolución de esta familia, la tendencia consistió en reducir el número de placas y a través del registro fósil se evidencia que se han mantenido dos placas suprapigales desde el Oligoceno: la I abrazando a la II. En *G. costarricensis* sin embargo, se observa una división inconclusa en la II suprapigal, característica única e intermedicamente apomórfica.

**Escudos supracaudales (9-EC):** La mayoría de los miembros de la familia Testudinidae tiene los escudos supracaudales fusionados (apomorfía), con excepción del género *Hadrianus*.

**Región Gular (10-RG):** La región gular ancha (extremo anterior del plastrón) se puede considerar como una característica plesiomórfica que comparten los géneros *Hadrianus*, *Stylemys* y *Geochelone* (*Caudochelys* y *Hesperotestudo*). Entre ésta y la condición intermedicamente apomórfica de una región gular estrecha, hay una gran gama de individuos pertenecientes a los géneros *Scaptochelys*, *Gopherus*,

*Geochelone wilsoni*, *G. cubensis*, *G. denticulata*, *G. carbonaria* y *G. costarricensis*.

La condición apomórfica está presente en *Floridemys*, *Geochelone* (*Cymatholcus*) *schucherti* *G. (Monachelys) monensis* *G. (Chelonoidis) chilensis* y *G. (Chelonoidis) elephantopus*. En esta última es donde se observa la región gular más reducida.

**Forma del epiplastrón (11-FE):** La condición primitiva de un epiplastrón no proyectado anteriormente lo presentan algunas subespecies de *Geochelone* (*Chel.*) *elephantopus* y *Stylemys* (excepto *S. amphiotorax*). Sin embargo, es la condición derivada de un epiplastrón proyectado y lobulado la más común entre los testudínidos de los géneros *Geochelone*, *Gopherus*, *Scaptochelys* y *Floridemys*. Es por tanto, esta última, la condición apomórfica en el grupo.

**Posición del entoplastrón respecto al surco húmero-pectoral (12-EHP):** Un entoplastrón anterior al surco húmero-pectoral constituye la condición plesiomórfica en la familia Testudinidae y típica en los géneros presentes en el Continente Americano. Esta condición la presentan los géneros *Stylemys* (menos *S. amphiotorax*) *Hadrianus* (*H. nebrascensis*), *Gopherus*, *Scaptochelys* y *Geochelone*: *Cymatholcus* (*G. schucherti*), *Hesperotestudo* (*G. johnstoni*), *Chelonoidis* (*G. denticulata*, *G. hesternia* y *G. chilensis*) y *Monachelys* (*G. monensis*).

Una condición intermedicamente apomórfica la presentan algunas especies fósiles como *H. corsoni*, *H. majusculus* y *G. (Hesperotestudo) wilsoni*, donde el surco húmero-pectoral toca la parte posterior del entoplastrón. La condición apomórfica la presentan solamente *G. costarricensis* en América e *Indotestudo* en Asia en las cuales el surco entra en el epiplastrón.

**Posición del surco Gulo-humeral (13-SGH):** La mayoría de las especies revisadas presentan un surco gulo-humeral que entra en el entoplastrón. En este caso tenemos a *Gopherus* (*G. polyphemus*), *Scaptochelys* (*S. agassizi*), *Hadrianus* (*H. corsoni*, *H. majusculus*), *Geochelone costarricensis*, *G. (Hesperotestudo) wilsoni*, *G. (Hesp.) johnstoni* y *G. (Hesp.) angusticeps*.

En otras especies, la mayoría suramericanas, el surco gulo-humeral no toca el entoplastrón, como el caso de *Floridemys nana*, *Geochelone*: *Chelonoidis* (*G. hesternia*, *G. cu-*

*bensis*, *G. denticulata*, *G. chilensis* y *G. elephantopus*) y *Monachelys* (*G. monensis*). Dos casos particulares lo presentan *G. hesterna* y *F. nana*, donde el surco gulo-humeral es casi transverso, produciendo escudos gulares rectangulares. En este caso, la condición apomórfica la constituye un surco gulo-humeral sin tocar el entoplastrón.

#### Escudos pectorales rectangulares (14–EPR):

En los miembros de la familia Testudinidae: *Hadrianus*, *Gopherus*, *Scaptochelys*, *Floridemys* y *Geochelone*, los escudos son generalmente cortos y se hacen más anchos en la región axilar. Sin embargo, en algunas de las especies primitivas como *H. corsoni*, *H. majusculus* y *Stylemys capax*, el surco pectoral-abdominal se encuentra más cercano a la sutura hio-hipoplastral por la línea media. Este fenómeno se enfatiza en *Geochelone costarricensis* donde es tan pronunciado que los escudos pectorales son casi rectangulares. La condición apomórfica está representada por los escudos pectorales delgados, ensanchándose en la región axilar.

**Largo del lóbulo anterior respecto al lóbulo posterior (15–LALP):** Los emídidos analizados tienen el lóbulo anterior del plastrón más corto que el lóbulo posterior, igual situación la presentan *G. costarricensis* (lóbulo anterior/lóbulo posterior LA/LP) = 0.86, *G. chilensis* LA/LP = 0.90 y *G. gringorum* (?). En el resto de las especies estudiadas con excepción de *Geochelone (Cymatholcus) schucherti*, donde el lóbulo anterior y el lóbulo posterior son de igual largo; el patrón opuesto (lóbulo anterior más largo que el posterior) en *G. johnstoni* LA/LP = 1.34, *G. hesterna* LA/LP = 1.25 y *H. corsoni* LA/LP = 1.11. Este último caso es considerado como la condición apomórfica.

**Región anal (16–RA):** La región anal comprende el área que va desde el borde interno de la placa pical hasta la región limitante con el xifiplastrón, por donde emerge la cola. En Emydidae dicha región tiene un área bastante reducida, situación compartida en Testudinidae por *Hadrianus* y *Geochelone (Hesperotestudo)*. Posteriormente, esta región se amplía hasta llegar a la condición apomórfica en *Gopherus* y *Geochelone (Chelonoidis)*, llegando a su máxima expresión en *G. (Chel.) elephantopus*, en la cual la región anal se confunde con el área fe-

moral en una sola región posterior. La condición intermedia la comparten *G. costarricensis*, *Stylemys* y *Geochelone (Cymatholcus)*.

**Muesca anal (17–MA):** Conocida como la depresión posterior del xifiplastrón, su forma y tamaño ha variado mucho desde la aparición de la familia Testudinidae. Con la muesca profunda y los extremos lobulados del xifiplastrón tenemos a *Hadrianus (H. corsoni)* (profundidad de la muesca anal/largo del plastrón  $\times 10^2 = \text{PMA/PL} = 5.94$ , *H. majusculus* PMA/PL = 7.69 y *H. tumidus* PMA/PL = 5.63), *Gopherus polyphemus* PMA/PL = 9.28, *Stylemys amphitorax* PMA/PL = 5.75 y *G. costarricensis* PMA/PL = 7.40. Con la muesca profunda y los extremos del xifiplastrón puntiagudos tenemos a *G. (Cym) schucherti* PMA/PL = 6.72. Con la muesca más ancha esta *G. (Hesp.) johnstoni* PMA/PL = 6.80. En *Chelonoidis* la muesca puede ser igualmente ancha, reducida o ausente, como en *G. cubensis*, o bien, presentando los extremos xifiplastrales lobulados o no como en *G. chilensis* PMA/PL = 7.42, *G. hesterna* PMA/PL = 5.24 y *G. carbonaria* PMA/PL = 5. En *Monachelys* no existe muesca anal y el xifiplastrón carece de proyecciones posteriores. Se puede considerar esta última como la condición apomórfica.

**Margen recurvo y dentado del caparazón (18–MRD):** Ninguna especie americana conocida en la familia Testudinidae tiene el margen de la concha dentada. Sin embargo, es posible distinguir que *Hadrianus*, *Stylemys* y *G. costarricensis* no tienen el margen recurvo; *Gopherus*, *Scaptochelys* y *Geochelone (Hesperotestudo)* y *Caudochelys* tienen el margen recurvo posteriormente y en *Chelonoidis* es posible encontrar especies sin margen recurvo (*G. hesterna*), con margen recurvo posterior (*G. denticulata* y *G. carbonaria*) y totalmente recurvo (*G. elephantopus* y *G. chilensis*). Esta última condición es considerada apomórfica.

## RESULTADOS

El cuadro 2 ilustra la distribución de características de Testudinoidea (excluyendo a Chelydridae) que fueron utilizadas para la confección del cladograma (Figura 5), como una aproximación a la historia filogenética de *Geochelone costarricensis* y la familia Testudinidae en América.

## CUADRO 1

Clasificación de las especies de la familia Testudinidae (Según Auffenberg, 1974 y Pritchard, 1984). Se inicia la cita de la descripción original de los géneros y su distribución geográfica

Género <i>Hadrianus</i> Cope, 1872	Norteamérica
<i>tumidus</i> + <i>corsoni</i> + <i>majusculus</i> +	
Género <i>Stylemys</i> Leidy, 1954	Norteamérica
<i>amphiotorax</i> + <i>capax</i> + <i>nebrascensis</i> +	
Género <i>Gopherus</i> Rafinesque, 1832	Norteamérica
<i>polyphemus</i> <i>flavomarginatus</i>	
Género <i>Scaptochelys</i> Bramble, 1982	Norteamérica
<i>agassizii</i>	
Género <i>Floridemys</i> Williams, 1950	Norteamérica
<i>nana</i> +	
Género <i>Geochelone</i> Fitzinger, 1835	Norteamérica
Subgénero:	
– <i>Cymatholcus</i>	
– <i>schucherti</i> +	
Subgénero:	
– <i>Hesperotestudo</i>	Norteamérica
– <i>impensa</i> +	
– <i>johnstoni</i> +	
– <i>anquisticeps</i> +	
– <i>wilsoni</i> +	
Subgénero:	Norteamérica
– <i>Caudochelys</i>	
– <i>crassiculata</i> +	
– <i>brontops</i> +	
Subgénero:	Caribe y Suramérica
– <i>Chelonoidis</i>	
– <i>carbonaria</i>	
– <i>cubensis</i> +	
– <i>chilensis</i>	
– <i>denticulata</i> +	
– <i>elephantopus</i>	
– <i>hesterna</i> +	
– <i>gringorum</i> +	
Subgénero:	Caribe
– <i>Monachelys</i>	
– <i>monensis</i> +	
Subgénero:	Centroamérica
– indeterminado	
– <i>costarricensis</i> +	

+ = fósil

El cuadro 3 presenta la distribución de características en las 26 especies estudiadas, 16 de las cuales corresponden al género *Geochelone*, tres al género *Stylemys*, tres al género *Hadrianus*,

dos al género *Gopherus* y una para los restantes géneros: *Scaptochelys* y *Floridemys*.

Las mayores diferencias se observan en el tamaño del caparazón (2–TC), la región gular (10–RG), la muesca anal (17–MA) y el margen recurvo del caparazón (18–MRD). En *Stylemys* se encontró una gran semejanza con *Gopherus* y *Scaptochelys*. Estos últimos géneros no pudieron separarse mediante el análisis cladístico aquí utilizado pues sus características diagnósticas están a otro nivel anatómico, como por ejemplo en la cabeza y las extremidades.

Se encontró una notable semejanza entre *G. costarricensis* y *Floridemys nana* y sus diferencias se detectan a nivel del tamaño de la concha y en la región gular. En cuanto a *Hadrianus*, este es un género con características muy primitivas distinguiéndose fácilmente del resto de los géneros estudiados, especialmente por la forma de la concha (1–FC), la fórmula neural (5–FN), las placas suprapigales (8–SP) y los escudos supracaudales (9–EC) (Figura 2 A–B).

Dentro del género *Geochelone* se tuvo un problema similar al que se presentó con *Gopherus-Scaptochelys*. Los subgéneros *Hesperotestudo* y *Caudochelys*, no se pudieron separar en el análisis cladístico debido a que sus características diagnósticas se presentan a nivel de cola y no de caparazón. Se observó una tendencia general en el subgénero *Chelonoidis*: La distribución de apomorfías en las características escogidas con ligeras variaciones en la forma y tamaño de la concha y en la posición del surco gulo-humeral respecto al entoplastrón (13–SGH). Se obtuvieron semejanzas filogenéticas entre las especies caribeñas (*G. cubensis* y *G. monensis*) y las especies nor-suramericanas (*G. carbonaria*, *G. hesterna* y *G. denticulata*) en la región gular, el surco gulo-humeral y el margen recurvo del caparazón. De igual forma, las especies más australes del continente como *G. chilensis* y *G. gringorum* y la isleña *G. elephantopus* muestran algunas semejanzas en cuanto al tamaño de los lóbulos del plastrón (15–LALP), el margen anal y del surco gulo-humeral respecto al entoplastrón.

## DISCUSION

Durante la realización del análisis cladístico surgieron algunas situaciones que dificultaron en parte el arreglo filogenético de *G. costarricensis* en particular y de la familia Testudinidae en general: 1-) Estamos ante una familia con

CUADRO 2

Distribución de las características dentro de Testudinoidea (excepto Chelydridae).  
La condición primitiva se indica con un (-), la condición derivada se indica con un (+).  
Cuando ambas condiciones se presentan en un grupo se indica con un (±).

	<i>Pseudemys</i>	<i>Rhino- clemmys</i>	<i>Hadrianus</i>	<i>Stylemys</i>	<i>Geo- chelone</i>	<i>Flori- demys</i>	<i>Gopherus</i>	<i>Scapto- chelys</i>
1-FC	+	+	-	+	±	+	+	+
2-TC	-	±	-	-	±	+	+	+
3-EN	-	-	-	-	±	-	-	-
4-AIN	+	-	+	+	±	±	+	+
5-FN	-	+	-	±	+	+	±	±
6-USNP	-	+	-	±	±	+	±	±
7-EACE	+	+	+	+	±	+	+	+
8-SP	+	+	-	+	+	+	+	+
9-EC	+	+	-	+	+	+	+	+
10-RG	-	±	-	-	±	+	±	±
11-FE	-	-	-	±	±	+	+	+
12-EHP	±	+	±	±	±	+	-	-
13-SGH	-	-	-	-	±	+	-	-
14-EPR	-	-	±	±	±	+	+	+
15-LALP	-	-	+	+	±	+	+	+
16-RA	-	-	-	-	±	+	+	+
17-MA	-	-	-	-	±	-	-	-
18-MRD	-	±	-	-	±	+	+	+

CUADRO 3

Polaridad para los 18 caracteres usados en el análisis cladístico de la familia Testudinidae en América

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	FC	TC	EN	AIN	FN	USNP	EACE	SP	EC	RG	FE	EHP	SGH	EPR	LALP	RA	MA	MRD
<i>H. corsoni</i>	●	●	●	○	●	●	○	●	●	●	●	○	●	○	○	●	●	●
<i>H. majusculus</i>	●	●	●	○	●	●	○	●	●	●	●	○	●	○	○	○	●	●
<i>H. tumidus</i>	●	●	●	○	●	●	○	●	●	●	●	○	●	○	○	○	●	●
<i>S. amphitorax</i>	○	●	●	○	●	●	○	○	○	●	○	○	●	○	○	○	●	●
<i>S. capax</i>	○	●	●	○	○	○	○	○	○	●	○	●	○	○	○	○	○	●
<i>S. nebrascensis</i>	○	○	●	○	●	●	○	○	○	●	●	●	○	○	○	○	●	●
<i>G. polyphemus</i>	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	●	●	○	○	○	○	○
<i>G. flavomarginatus</i>	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	●	●	○	○	○	○	○
<i>S. agassizi</i>	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	●	●	○	○	○	○	○
<i>F. nano</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. castarricensis</i>	○	○	○	●	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. crassiculata</i>	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. brartopo</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. impensa</i>	○	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. johnstoni</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. wilsoni</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. angusticeps</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. schuchesti</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. gringorum</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. chilensis</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. elephantopus</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. hestern</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. carbonaria</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. denticulata</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. cubensis</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>G. manensis</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

○ = Apomórfico

◐ = inter mediamente opomórfico

● = plesiomórfico



grupos estrechamente emparentados y donde ha ocurrido evolución paralela. Para Crumly (1984) la familia Testudinidae tiene origen monofilético. Por ejemplo, el complejo *Gopherus-Scaptochelys* comparte el conjunto de características derivadas y primitivas a nivel de la concha al igual que *Hesperotestudo-Caudochelys* y su separación escapa al propósito principal del trabajo. 2-) Se encontraron varias combinaciones de características primitivas dentro del género *Geochelone*. 3-) Algunas características derivadas se desarrollaron independientemente con énfasis en *G. costarricensis*. 4-) El tiempo geológico con que esas características derivadas difieren en varios grupos. Por ejemplo, las placas neurales octogonales aparecen en *Stylemys* durante el Eoceno tardío, en *G. costarricensis* durante el Oligoceno tardío y en *Chelonoidis* en el Plioceno-Pleistoceno. El desarrollo de esas placas se explica por la función que cumplen en la vida natural del animal. De acuerdo con P.C.H. Pritchard (1985, com-pers.) la placa octogonal ayuda a distribuir más eficazmente que la placa hexagonal, las presiones que pudieran ejercer sobre la concha los depredadores, y su desarrollo ontogenético se explica como una consecuencia de la retracción en forma de "S" que muestra el cuello en las tortugas criptodiras, de tal forma que al retraer la cabeza, la séptima vértebra cervical que está unida a dicha placa, la hala hacia adelante variando su forma hexagonal en octogonal. Dicha forma fue seleccionada normalmente para la segunda neural y en muchos casos en la cuarta, cuya aparición se explica directamente, por la presión del ambiente.

En forma similar a Crumly (1982) y Pritchard (1984), el cladograma obtenido en esta investigación sugiere que las especies primitivas fueron de ambientes húmedos y las especies derivadas de ambientes semi-áridos o de bosque seco. Sin embargo la adaptación a estos ambientes parece ser una adquisición independiente producida por aislamiento geográfico (e. g. *G. elephantopus* en las islas Galápagos y *G. gigantea* en las islas Seychelles). Es evidente que dicho aislamiento ha influido en un posterior aumento del tamaño del animal, además de que el tipo de ambiente ha influido decididamente en la forma de la concha (e.g. *G. carbonaria* habita comúnmente las selvas húmedas de Suramérica, en tanto que *G. elephantopus* vive en las regiones semiáridas de las Galápagos).

Los resultados obtenidos parecen confirmar la hipótesis de Crumly (1984). Se sugiere una estrecha relación entre *Stylemys*, *Gopherus* y *Scaptochelys*, cuyas características son muy similares a las del subgénero *Hesperotestudo*.

Resulta evidente, que el conjunto de características de *Hesperotestudo-Caudochelys* es bastante homogéneo a nivel de la concha y que *Geochelone* es un género parafilético (Crumly, 1982), donde la combinación de características primitivas y avanzadas conforman un complejo grupo donde sobresale *G. costarricensis*. Esta es en sí misma un mosaico de características, muchas de ellas las comparte con *Chelonoidis* y *Floridemys*, pero algunas de condición plesiomórfica las relacionan con *Cymatholcus* y *Hadrianus*, como la forma del caparazón y la unión de las suturas neuro-pleurales.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a P. Sprechmann, D. Robinson, C. Valerio y A. Castaing, Universidad de Costa Rica y a P.C.H. Pritchard, Florida Audubon Society, por revisar el manuscrito original y aportar sus acertados consejos para la culminación de este trabajo. Nuestro especial agradecimiento a C. Valerio por su valiosa ayuda en la obtención del financiamiento de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica. Finalmente, a M. Montoya y M. García por la preparación de las figuras.

#### RESUMEN

Se realiza un análisis cladístico de la familia Testudinidae en América, basado en la morfología de la concha. Muchos de los subgéneros de *Geochelone* comparten características derivadas. Existe una estrecha relación entre los miembros del subgénero *Chelonoidis*, considerando que el género en cuestión es parafilético. Se vincula a *G. costarricensis* con el primitivo subgénero *Cymatholcus* y con *Floridemys*. Además se confirma la relación entre *Stylemys*, *Gopherus* y *Scaptochelys*.

#### REFERENCIAS

- Auffenberg, W. 1962. *Testudo amphitorax* Cope. Referred to *Stylemys*. Am. Mus. Novitates No. 2120: 1-10.

- Auffenberg, W. 1963. Fossil Testudinidae turtles of Florida Genera *Geochelone* and *Floridemys*. Bull. Florida State Mus., 7: 53-97.
- Auffenberg, W. 1971. A New Fossil tortoise, with Remarks on the Origin of South American Testudines. Copeia 1971: 107-117.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of Fossil Land Tortoises (Testudinidae). Bull. Florida State Mus.; 18: 121-251.
- Bramble, D. 1982. *Scaptochelys*: generic revision and evolution of gopher tortoises. Copeia 1982: 852-867.
- Cope, E.D. 1872. Second account of the Vertebrata from the Bridger Fozenc. Proc. Am. Philos. Soc., 12: 466-468.
- Crumly, C. 1982. A Cladistic Analysis of *Geochelone* Using Cranial Osteology. Jour. Herp., 16: 215-234.
- Crumly, C. 1984. A Hypothesis for the Relationships of Land tortoise Genera (Family Testudinidae). Studia Geológica Salmanticensia, Vol. 1 especial (STUDIA PALEOCHELONIOLOGICA 1): 115-124.
- Fitzinger, L.J. F.L. 1735. Entwurf einer systematischen Anordnungen der Schildkroten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. Ann. Wien. Mus. Nat., 1: 103-128.
- Hay, O.P. 1908. The Fossil Turtle of North America. Carnegie Inst. Washington Publ., 75: 1-568.
- Leidy J. 1951. On a new species of fossil tortoise. Proc. Acad. Sci. Phila., 5: 172-173.
- Loveridge, A. & E.E. Williams. 1957. Revision of the African tortoise and turtles of the suborden Gryptodira. Bull. Mus. Comp. Zool., 115: 163-557.
- Pritchard, P.C.H. 1979. Encyclopedia of turtles T.F.H. Publications, Inc. Jersey City. 895 p.
- Pritchard, P.C.H. & P. Treblau. 1984. Turtles of Venezuela SSAR: Contributions to Herpetology, 2.403 p.
- Rafinesque, C.S. 1832. Description of two new genera of soft shell turtles of North America. Atlantic Jour. Friend Knowl., 1: 64-65 (SSAR reprint 1962).
- Segura, A. 1944. Estudio de la primera especie nueva de tortuga fósil de Costa Rica, con algunas generalidades sobre el orden Testudines. Escuela de Farmacia, Guatemala, 6 (73-74): 9-29; (75-76): 16-25; (77-78): 13-14.
- Wermuth, H. & R. Mertens. 1961. Schildkroten, Krokodile, Bruckenecks. Ver Gustav Fischer Verlag Jena, p. 170-207.
- Williams, E.E. 1950. *Testudo cubensis* and the evolution of Western hemisphere tortoises. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 95: 505-561.
- Zug, G. 1966. The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. Occas. Pap. Mus. Zool. Michigan 647: 1-24.