

## **LAS TORTUGAS PLEISTOCENAS DEL EXTREMO MERIDIONAL DE LA PROVINCIA DE SANTA FE, ARGENTINA**

MARCELO S. DE LA FUENTE (\*)

FUENTE, M. S. DE LA (1997): Las tortugas pleistocenas del extremo meridional de la Provincia de Santa Fe, Argentina [**The turtles of the Pleistocene of the southern Santa Fe Province, Argentina.**]. *Stvd.Geol.Salmant.*, **33**: p. 67-90. Salamanca.

(FECHA DE RECEPCIÓN: 1997-09-30) (FECHA DE ADMISIÓN: 1997-10-07) (ÚLTIMA REVISIÓN: 97-11-28)

**RESUMEN:** Una variada quelonofauna se ha encontrado en los afloramientos del Pleistoceno tardío expuestos en las riberas de los ríos Carcarañá y Coronda, en el extremo meridional de la provincia de Santa Fe, Argentina. Se describen los restos desarticulados de un quelido decorado (*cf. Phrynops* sp.), un testudinino de pequeño tamaño (*Chelonoidis chilensis*), un testudinino gigante (*Chelonoidis* sp.) (río Carcarañá) y un emídido (*cf. Trachemys* sp.) (río Coronda)

**Palabras clave:** Chelonii, Chelidae, Emydidae, Testudinidae, Pleistoceno tardío, río Carcarañá, río Coronda, Santa Fe, Argentina.

**ABSTRACT:** The Late Pleistocene outcrops from Carcarañá and Coronda rivers, southern Santa Fe Province, Argentina, yielded a diverse fauna of turtles. A decorated chelid turtle (*cf. Phrynops* sp.), a small tortoise

---

(\*): Departamento Científico Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Paseo del Bosque S/Nº 1900 La Plata, Argentina  
E-mail: [museo@isis.unlp.edu.ar](mailto:museo@isis.unlp.edu.ar)

(*Chelonoidis chilensis*), a giant tortoise (*Chelonoidis* sp.) (Carcarañá river) and an emydid turtle (cf. *Trachemys* sp.) (Coronda, river) are described.

**Key words:** Chelonii, Chelidae, Emydidae, Testudinidae, Late Pleistocene, Carcarañá river, Coronda river, Santa Fe, Argentina.

## INTRODUCCIÓN

Como resultado de una excursión geológica-paleontológica realizada durante 1925 por LUCAS KRAGLIEVICH y ALFREDO CASTELLANOS a las márgenes del río Carcarañá, desde Los Surgentes (provincia de Córdoba) hasta Casilda (provincia de Santa Fe), y completada por el segundo investigador hasta su desembocadura con el río Paraná, fueron exhumados una gran variedad de vertebrados fósiles. Entre ellos una placa del plastrón de una tortuga terrestre gigante. Posteriormente, durante el período comprendido entre los años 1934-1946 el Sr. OSVALDO CORONEL legó al Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires una gran colección de vertebrados pleistocénicos realizada en las barrancas de los ríos Coronda y Carcarañá, en las cercanías de su desembocadura en el río Paraná (Fig. 1). Entre estos vertebrados fósiles se pueden reconocer peces (Siluriformes), reptiles (Chelonii) y mamíferos (Artiodactyla, Carnivora, Litopterna, Notoungulata, Perissodactyla, Proboscidea, Xenarthra). Entre las tortugas de esta colección se identificaron especímenes correspondientes a pleurodiras acuáticas (Chelidae), cryptodiras acuáticas (Emydidae) y terrestres (Testudininae).

Si bien varios han sido los investigadores que hicieron referencia a la estratigrafía y al contenido fosilífero de los diferentes horizontes pleistocenos-holocenos expuestos en las barrancas del Carcarañá en la primera mitad de este siglo (i.e. DE CARLES, 1912; CASTELLANOS, 1924, 1940; FRENGUELLI, 1928, 1932) y exclusivamente a la estratigrafía en tiempos recientes (IRIONDO & KRÖLING, 1995), no efectuaron menciones sobre el hallazgo de tortugas en dichos horizontes.

El estudio taxonómico de las tortugas pleistocénicas del extremo meridional de la provincia de Santa Fe es el objetivo de este trabajo. Entre las tortugas acuáticas fue posible discriminar pleurodiras Chelidae (cf. *Phrynops* sp.) y cryptodiras Emydidae (cf. *Trachemys* sp), mientras que entre las formas terrestres se distinguen testudininos de pequeño a moderado tamaño (*Chelonoidis chilensis*) y formas gigantes con moderadas gibas vertebrales (*Chelonoidis* sp.). Estas formas gigantes están actualmente extintas en América del Sur. Las tres familias (Chelidae, Emydidae y Testudinidae) representadas por estos taxones en el Pleistoceno del sur de la provincia de Santa Fe (junto a los Kinosternidae, sin registro fósil en el territorio argentino) constituyen la totalidad de los grupos de tortugas, que con diferentes historias biogeográficas, integran la quelonofauna argentina actual.

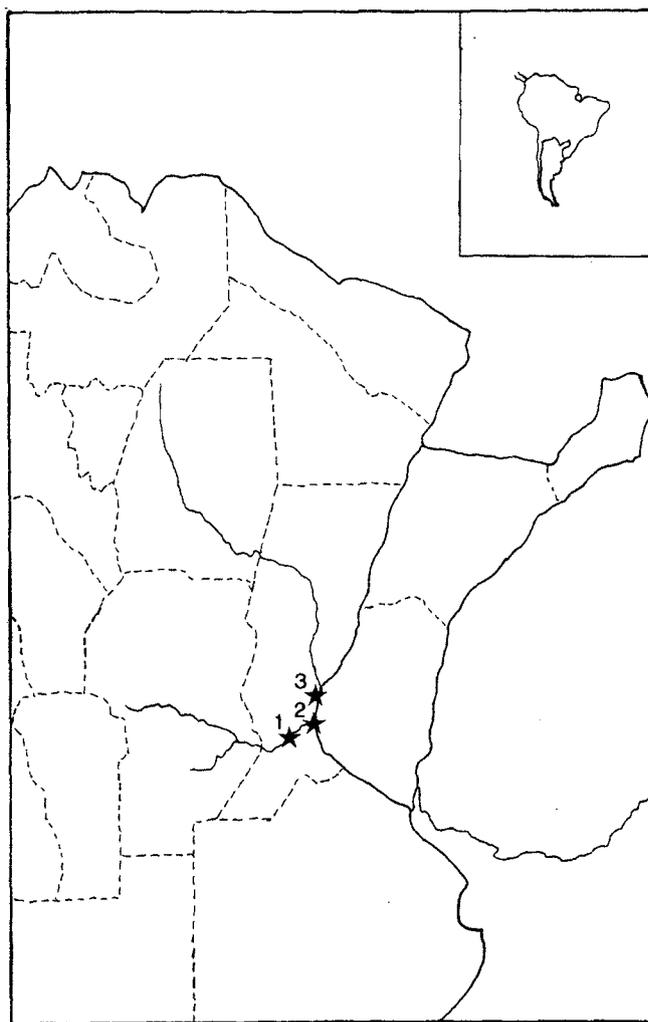


Figura 1: Situación geográfica de las localidades con tortugas en afloramientos pleistocénicos expuestos en las barrancas de los ríos Carcarañá (1 y 2) y Coronda (3).

## SISTEMÁTICA

### Orden Chelonii Brogniart, 1800

#### Infraorden Pleurodira Cope, 1868

#### Familia Chelidae Gray, 1830

#### *cf. Prynops sp.*

**Material referido:** MACN (= Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"). MACN 12061 a-b: dos xifiplastrones izquierdos; MACN 12018 hipoplastrón izquierdo; MACN 12079 placa periférica posterior izquierda. MACN 12241 a: séptima placa periférica derecha.

**Procedencia geográfica y antigüedad:** Las tortugas proceden de sedimentitas de Edad Lujanense (Pleistoceno tardío) aflorantes en las barrancas del río Carcarañá en las proximidades del puente carretero Rosario-Santa Fe, Departamento de San Lorenzo, provincia de Santa Fe (Fig. 1: 2).

## DESCRIPCIÓN

El espécimen MACN 12018 está representado por un fragmento del hipoplastron izquierdo. En la superficie ventral del mismo se distingue la decoración constituida por finos surcos dicotomisados y anastomosados, tal cual se observa en las restantes placas de esta especie del Carcarañá (Fig. 2: N y O)

Dos xifiplastrones izquierdos con la numeración MACN 12061-a corresponden a individuos de similar morfología y proporciones. Las muescas anales son profundas y poseen márgenes sinuosos que limitan agudas proyecciones xifiplastrales. Las trazas de los surcos femoro-anales son ligeramente sinuosas y la ornamentación está constituida por finos surcos, ampliamente distribuidos, que se dicotomisán y se anastomosán en la superficie ventral de ambas placas. Sobre la superficie visceral de dichas placas se observan las cicatrices producidas por el ligamento por sutura de la cintura pélvica con el plastrón. En la placa mejor preservada el contorno de la cicatriz del pubis es ovalada y el ángulo formado entre la proyección del eje mayor de la cicatriz y la línea media del plastrón es de 25°. La cicatriz del isquión está ligeramente apartada de los márgenes del xifiplastrón en ambas placas. La cicatriz del isquión tiene forma de L en ambas placas formando un ángulo de 120° entre ambas ramas (Fig. 2: A, B, C y D).

El ejemplar MACN 12079 consiste en una novena placa periférica izquierda. En el margen medial se distingue una depresión donde se inserta el extremo lateral de la séptima placa pleural. Vista en sección, la placa presenta una ligera curvatura en su extremo lateral. En la superficie dorsal se aprecia el surco que limita a los escudos marginales noveno y décimo (Fig. 2: P, Q, R y S).

La pieza MACN 12241 corresponde a la séptima placa periférica derecha de otro individuo. En la superficie visceral se aprecia la cavidad donde se adhiere el proceso inguinal del hipoplastrón y una cavidad profunda donde se inserta el extremo lateral de la quinta costilla pleural. La superficie dorsal y ventral de esta placa, cubierta por los escudos epidérmicos, presenta la misma decoración descrita para las placas restantes (Fig. 2: E, F, G y H).

## OBSERVACIONES

A pesar de que la naturaleza fragmentaria del material descrito imposibilita efectuar su determinación precisa, ciertos rasgos anatómicos observados en las placas permiten sugerir la filiación taxonómica de estas tortugas. En tal sentido las cicatrices isquio-púbicas en la superficie visceral del xifiplastrón indican un ligamento por sutura de la pelvis con el plastrón. Este tipo de relación entre la pelvis y el caparazón es un carácter sinapomórfico de los pleurodiros. Asimismo, la disposición de las cicatrices sobre el xifiplastron, y la forma de las puntas xifiplastrales, aunque diferentes a *Phrynops vanderhaegei* (ver BOUR & PAULER, 1988), son comparables a las especies que componen el complejo *Phrynops geoffroanus* (ver RHODIN & MITTERMEIER, 1983). Dos de las especies que componen este complejo y presentan estas características, al igual que *Phrynops*

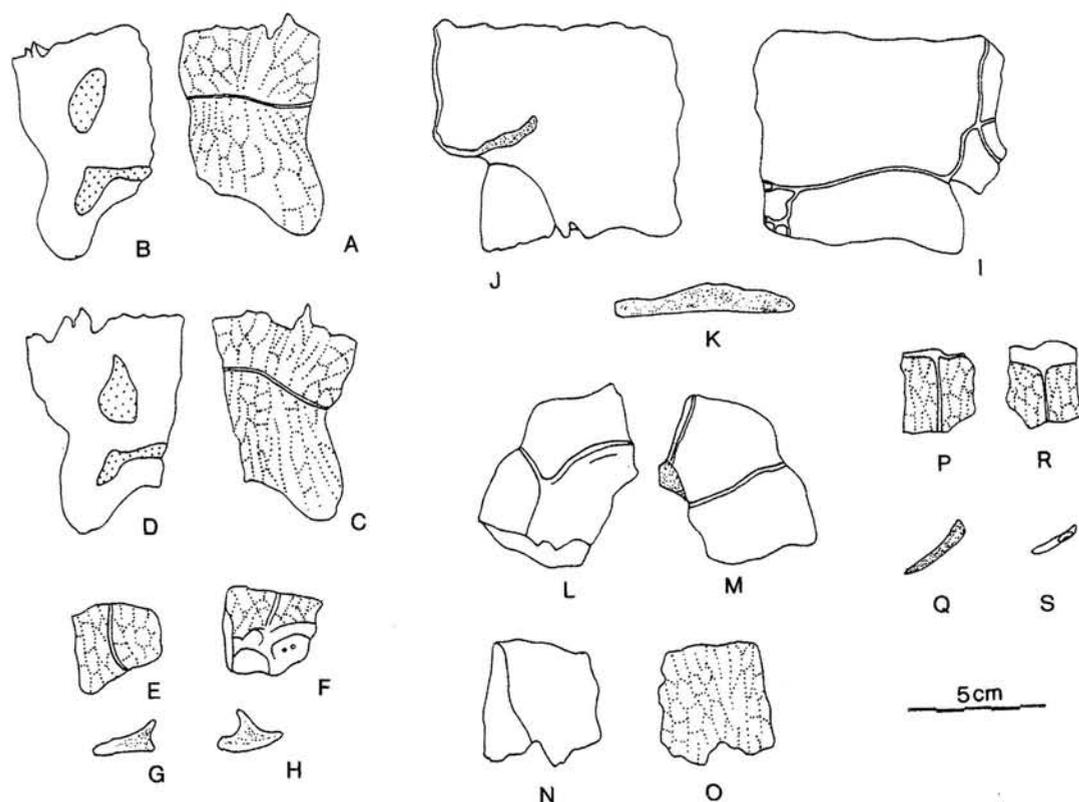


Figura 2: cf. *Phrynops* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2).

MACN 12061 a: (A-C) vista ventral y (B-D) vista visceral de los xifiplastra izquierdos. MACN 12241 a: (E) vista dorsal, (F) vista visceral y (G-H) secciones transversales de la séptima placa periférica derecha. MACN 12018: (N) vista visceral y (O) vista ventral del hipoplastron izquierdo. MACN 12079: (P) vista dorsal, (R) vista visceral, (Q) sección transversal y (S) superficie proximal de la novena placa periférica izquierda.

cf. *Trachemys* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Coronda frente a la isla El Encanto (3). MACN 16632 a: (I) vista ventral, (J) vista visceral, (K) sección transversal del hipoplastron izquierdo; (L) vista visceral y (M) vista ventral del epiplastron izquierdo.

*vanderhaegei*, se distribuyen en el territorio argentino: *Phrynops williamsi* (restringida a la provincia de Misiones) y *Phrynops hylarii* (especie ampliamente distribuida en la llanura chacabonaerense y la mesopotamia argentina)(ver RICHARD & DE LA FUENTE, 1992). La decoración de la superficie ventral del xifiplastron, constituida por finos surcos dicotomisados y anastomosados, en los ejemplares del Carcarañá es la misma que se aprecia en *Phrynops hylarii*, aunque es diferente a la presente a *Phrynops williamsi* (superficie con finas estrías orientadas) o en *P.geoffroanus* (superficie lisa con finos surcos dicotomisados). Cabe destacar que *P.hylarii* habita en la actualidad en los tributarios del río Carcarañá.

**Infraorden Cryptodira Cope, 1868****Familia Emydidae Gray, 1825***cf. Trachemys sp.*

**Material referido:** MACN 16632 a: epiplastrón e hipoplastrón izquierdos correspondientes a un individuo.

**Procedencia geográfica y antigüedad:** Los materiales proceden de sedimentitas de Edad Lujanense (Pleistoceno tardío) aflorantes en las barrancas del río Coronda frente a la isla El Encanto, Departamento San Jerónimo, provincia de Santa Fe (Fig. 1: 3).

**DESCRIPCIÓN**

Del ejemplar MACN 16632 se preservan dos placas del plastrón. Una de ellas es un epiplastrón izquierdo. En la superficie ventral del mismo se distingue el surco gular-húmeral y el que que separa ambos escudos gulares, los cuales se extienden sobre el entoplastrón. En la superficie visceral se distingue la marcada extensión de los escudos gular y húmeral formando un reborde equivalente al observado en *Trachemys dorbigni* (Fig. 2: L y M).

La otra placa preservada corresponde al hipoplastrón izquierdo del mismo espécimen. No se conserva el extremo del proceso inguinal el cuál habría permanecido fusionado con las placas periféricas y pleurales correspondientes del caparazón dorsal. Sobre la superficie ventral se observa la traza ligeramente sinuosa del surco abdominal-femoral. En el sector posteromedial de la placa se forman una serie de pequeños escudos supernumerarios de contorno irregular. Otros escudos inframarginales están presentes en la base del puente (Fig. 2: I, J, K).

**OBSERVACIONES**

Aunque inicialmente estos dos fragmentos del plastrón (MACN 16632) fueron atribuidos a Chelidae indet. (DE LA FUENTE, 1988) un estudio comparativo realizado entre estos restos y emídidos sudamericanos permitió referir los mismos a esta familia de tortugas cryptodiras primariamente acuáticas. Ciertos rasgos como la ausencia de escudo integular en el epiplastrón izquierdo es una indicación de que su asignación a los pleurodiros era errónea. Otros caracteres tales como: la forma del epiplastrón y el hipoplastrón, la disposición de los escudos epidérmicos gulares y humerales en la superficie ventral y visceral de ambas placas preservadas en el ejemplar MACN 16632 se observan en las especies vivientes sudamericanas atribuidas al género *Trachemys*. Desafortunadamente y dada la naturaleza fragmentaria de los restos estudiados no se pueden identificar los seis caracteres listados por VANZOLINI (1995) por no estar preservados en el ejemplar del Coronda los elementos óseos donde ellos se distribuyen. No obstante, los elementos óseos conservados son similares en su morfología a las especies sudamericanas de *Trachemys*.

La familia Emydidae constituye el principal grupo de tortugas vivientes. En tal sentido PRITCHARD (1979) ha reconocido 85 especies, aproximadamente 1/3 del total de todas las especies de quelonios vivientes conocidas. Aunque este cosmopolita grupo de tortugas ha desarrollado distintos linajes adaptados a diferentes ambientes acuáticos, repetidas veces han evolucionado tipos terrestres. A pesar de que los Emydidae están más ampliamente distribuidos en el Hemisferio Norte, se extienden en el extremo septentrional de América del Sur hasta una línea imaginaria comprendida entre el sur de Ecuador y la boca del Amazonas (PRITCHARD & TREBBAU, 1984) con dos formas aisladas en el extremo meridional de Brasil y el nordeste de Argentina: *Trachemys dorbigni* (Duméril & Bibron, 1835) y *Trachemys adiutrix* Vanzolini, 1995 (FREIBERG, 1969; VANZOLINI, 1995). Según VANZOLINI (1995) las principales diferencias morfológicas entre estas dos especies meridionales asignadas a *Trachemys* se observan en el caparazón dorsal, mientras que los plastrones son similares. Por tal motivo y en virtud de disponer solo de restos fragmentarios del plastrón no es posible efectuar una determinación específica de las tortugas del Coronda. Cabe por último destacar que la presencia de *Trachemys cf. T. scripta dorbigni* procedente de sedimentitas (correspondientes al Pleistoceno superior-Holoceno inferior) expuestas en las barrancas del Arroyo Perucho Verna (Departamento de Colón, provincia de Entre Ríos, Argentina) fue previamente mencionado por BROIN & DE LA FUENTE (1993 a y b).

### **Familia Testudinidae Batsch, 1788**

#### **Género *Chelonoidis* Fitzinger, 1835**

#### ***Chelonoidis chilensis* (Gray, 1870)**

**Material referido:** MACN 11451a-MACN 11451b-MACN 11940-MACN 11962-MACN 12061b-MACN 12384-MACN 12451-MACN 12950-MACN 14147. La totalidad de las piezas son placas fragmentarias del caparazón dorsal y el plastrón.

**Procedencia geográfica y antigüedad:** Las tortugas proceden de sedimentitas de Edad Lujanense (Pleistocenotardío) aflorantes en las barrancas del río Carcarañá en las proximidades del puente carretero Rosario-Santa Fe (Ruta Nacional N° 11), Departamento de San Lorenzo, provincia de Santa Fe (Fig. 1: 2).

### **DESCRIPCIÓN**

Entre las numerosas placas dérmicas que figuran con el número de colección MACN 11451, cinco placas del caparazón dorsal y dos del plastrón corresponden a un individuo adulto de talla media. El caparazón dorsal en este ejemplar es deprimido como lo confirma la sección transversal de la placa pleural izquierda (Fig. 3: F y N). Como en la mayoría de los testudinidos post-eocenos, tal como lo demuestra la expansión del extremo medial de la quinta placa pleural, los extremos mediales de la segunda hasta la sexta pleural están caracterizadas por un

estrechamiento y un ensanchamiento alternativo. Sobre la superficie dorsal se observa la traza de los surcos que delimitan a los escudos vertebrales tercero y cuarto y al tercer escudo costal. En la superficie ventral se aprecia la reducción extrema de las costillas, característica de los testudínidos más evolucionados. También se preserva un fragmento lateral de la octava placa pleural (Fig. 3: H e I). Sobre cuya superficie dorsal se observan las impresiones de los anillos de crecimiento y el trazo del surco que separa el cuarto escudo costal del quinto vertebral. El extremo lateral de la costilla desaparece totalmente, como en la mayoría de los testudínidos y es reemplazado en los individuos adultos, como el descrito, por un proceso ascendente de la placa periférica. Dicho proceso se inserta en el margen lateral y la superficie visceral de la placa pleural.

De los once pares de placas periféricas usualmente presentes en el caparazón dorsal, sólo se preservan dos placas del margen izquierdo y una del derecho. Estas son: la segunda izquierda que conforma el borde anterior del caparazón (Fig. 3: A, B, O), la quinta izquierda que forma parte del puente (Fig. 3: G y O) y la octava derecha del borde posterior del caparazón (Fig. 3: C, D y E). Los márgenes de las placas periféricas segunda y octava son ligeramente subserradas y como rasgo característico la quinta placa periférica presenta una quilla discontinua y poco desarrollada. El plastrón de un testudínido consta de nueve placas óseas. Sólo dos de ellas están preservadas en el espécimen MACN 11451a: el entoplastrón y el hipoplastrón izquierdo. El entoplastrón (Fig. 3: J, K y P) es ligeramente más ancho que largo. Los bordes antero-laterales son rectilíneos y los posterolaterales curvos. En vista ventral se aprecia como los surcos gulo-húmerales atraviesan el sector anterior del entoplastrón. Sobre la superficie visceral de dicha placa se distingue la cresta donde se adhieren ligamentos y musculatura. La porción distal de dicha cresta se extiende por detrás de la placa con forma de estilete. Sobre la superficie ventral del hipoplastrón izquierdo (Fig. 3: L, M, P) se diferencian los surcos que limitan a los escudos abdominal, femoral e inguinal. Este último escudo, poco conspicuo, es estrecho en su parte proximal y se ensancha en la distal. Una condición similar se observa en los ejemplares actuales de *Chelonoidis chilensis*. La relación entre el ancho basal del hipoplastrón y el espesor de su cara externa es de 3,9. Este coeficiente está comprendido dentro del rango de variación correspondiente a la tortuga de tierra argentina.

Parte de un hioplastrón derecho corresponde a otro individuo de pequeño tamaño catalogado con el número MACN 11451b. El escaso espesor de esta placa y la extensión de la sutura hioplastral en este espécimen representaría a un ejemplar inmaduro. Sobre la superficie ventral se distinguen los surcos que limitan a los escudos humeral, pectoral y abdominal. El escudo pectoral, estrecho en su línea media, se ensancha ligeramente en su extremo centro lateral (Fig. 4: A y B).

El ejemplar MACN 11940 es un xifiplastrón derecho de un individuo adulto de pequeño tamaño (Fig. 4: C) en el cual la traza del surco femoro-anal, ligeramente sinuosa e inclinada, está más próxima a la sutura hipo-xifiplastral, limitando un gran escudo anal. La relación entre el ancho basal del xifiplastrón y su espesor es 5,6. La muesca anal es poco profunda, representada por un índice de 3,1 (relación entre el ancho y la profundidad de la muesca anal).

El extremo lateral de la cuarta placa pleural derecha de un individuo adulto de tamaño pequeño lleva la numeración MACN 11962. En la superficie dorsal están bien marcados los anillos de crecimiento y los surcos que limitan los escudos segundo y tercero y el tercer escudo vertebral. En el extremo lateral de la superficie visceral se distingue el proceso ascendente de la placa periférica correspondiente (Fig. 4: D y E).

Dos placas del margen del caparazón dorsal se preservan del MACN 11992. Una de ellas es la séptima periférica derecha. Sobre la superficie externa de esta placa los surcos están bien marcados, limitando a los escudos marginales séptimo y octavo, así como una parte del escudo abdominal y el extremo ensanchado del escudo inguinal. Asimismo, sobre esta superficie se distingue una quilla poco marcada. En la superficie visceral se observa la cicatriz resultante del contacto por sutura entre el proceso inguinal del hipoplastrón y la placa del caparazón (Fig. 4: F y G). La otra placa es la undécima periférica derecha en cuya superficie dorsal se distinguen el último escudo marginal y el supracaudal. El margen lateral de la placa es subserrado y ligeramente curvo (Fig. 4: H e I).

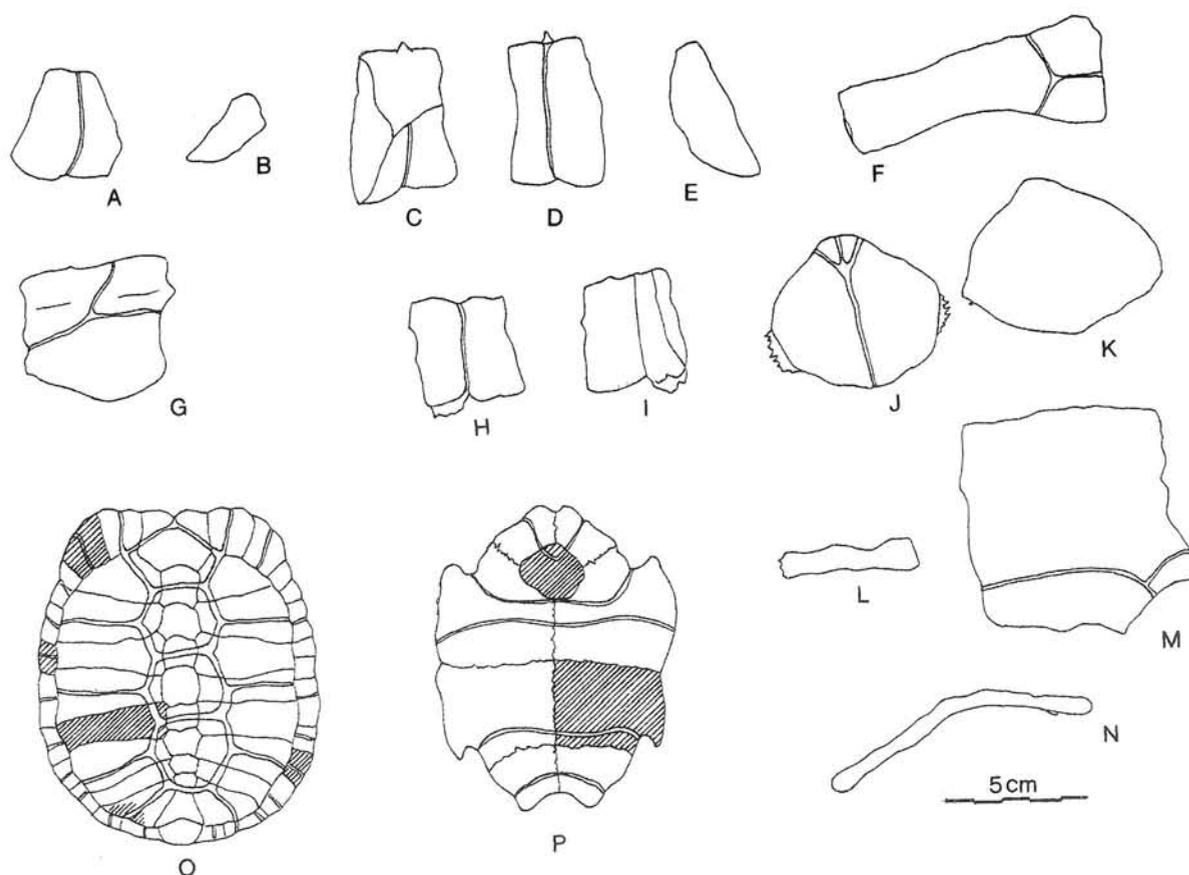


Figura 3: *Chelonoidis chilensis* s.l. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2). MACN 11451 a: (A) vista dorsal y (B) sección transversal de la octava placa periférica izquierda; (C) vista visceral, (D) vista dorsal y (E) sección transversal de la octava placa periférica derecha; (F) vista dorsal y (N) sección transversal de la quinta pleural izquierda; (G) vista dorsal de la quinta placa periférica izquierda; (H) vista dorsal e (I) vista visceral del fragmento lateral del la octava pleural izquierda; (J) vista ventral y (K) vista visceral del entoplastron; (L) sección transversal y (M) vista ventral del hipoplastron; (O) esquema del caparazón dorsal y (P) del plastron de *Chelonoidis chilensis* que muestra la posición de las placas dérmicas preservadas en la tortuga fósil del Carcarañá.

El espécimen MACN 12061b preserva algunas placas del caparazón dorsal y del plastrón. Entre ellas es posible identificar una placa neural cuya posición en la serie no puede determinarse con certeza (Figura 4: O y P). Otra de las placas corresponde a la octava periférica izquierda (Fig. 4: M y N). En el margen medial de dicha placa se distingue parte del proceso ascendente que se liga por sutura a la superficie visceral de la sexta pleural. Asimismo, el margen distal es subserrado. El xifiplastrón derecho es la única placa que se preserva en el plastrón (Fig. 4: J, K, L). La traza del surco femoro-anal es ligeramente curva, limitando un escudo anal proporcionalmente corto. La muesca anal es relativamente profunda. El coeficiente de la relación entre el ancho y la profundidad de la muesca anal es de 1,3. Por otra parte, la establecida entre el ancho basal del xifiplastrón y su espesor alcanza un valor de 2,9. Este está comprendido dentro del rango de variación intraespecífica de *Chelonoidis chilensis*.

Las piezas numeradas como MACN 12384-12451-12950-14147 corresponden a la placa nugal, el entoplastrón, la placa pigal, el hipo-xifiplastrón izquierdo de cuatro individuos de tamaño pequeño. La placa nugal (Fig. 4: Q y R) carece de escudo cervical, característica de las especies de testudínidos sudamericanos referidas a *Chelonoidis*. El entoplastrón (Fig. 4: S y T) es más largo que ancho. Los márgenes anterolaterales son rectilíneos y los posterolaterales curvos. El surco gulo-húmeral atraviesa el entoplastrón en su parte anterior. En la superficie visceral se distingue la cresta para la adherencia de músculos y ligamentos. La placa pigal (Fig. 4: W) es similar por su forma a la presente en *C. chilensis*. La relación entre el ancho dorsal y el ventral en esta placa alcanza un valor de 2,1. El hipo-xifiplastrón izquierdo (Fig. 4: U y V) de otra tortuga de pequeño tamaño puede también ser referido a *C. chilensis*. En la superficie ventral del mismo se aprecian los surcos femoro-abdominal y femoro-anal. La longitud del escudo anal es proporcionalmente corto en relación a la longitud del escudo femoral, medida en la línea media del plastrón. La razón entre el ancho basal del xifiplastrón y su espesor es de 3,6. Por otra parte, la muesca anal es profunda y el valor resultante del cociente entre el ancho y la profundidad de la muesca anal es de 1,6.

## DETERMINACIÓN

A pesar de contar con restos aislados y fragmentarios se ha logrado determinar una serie de características morfológicas que permiten asignarlos a *Chelonoidis chilensis*. Tales caracteres son: 1) el estrechamiento antero-posterior del escudo inguinal expuesto en la superficie ventral del plastrón, 2) los márgenes subserrados de las placas periféricas que constituyen parte de los bordes libres del caparazón, 3) la presencia de una quilla sobre la superficie externa de las placas periféricas que forman el puente, 4) las pequeñas dimensiones de los especímenes y (5) el valor de la relación entre el ancho basal del xifiplastrón y el espesor en su margen lateral, que está comprendido dentro del rango de variación de la tortuga de tierra argentina viviente.

La presencia de *Chelonoidis chilensis* en el Pleistoceno argentino ya había sido mencionada por AUFFENBERG (1969) quien se refirió a los ejemplares colectados en depósitos cercanos a Córdoba sin dar otras precisiones sobre la localización geográfica y estratigráfica. Para dicho autor los especímenes fósiles alcanzaron el

doble del tamaño de sus representantes actuales. Sin embargo, es importante tener en cuenta que el rango de longitud lineal del caparazón en los individuos adultos vivientes de *C. chilensis* es variable, alcanzando algunos ejemplares, como el mencionado por FREIBERG (1973) para General Acha (provincia de La Pampa, Argentina), una longitud máxima de 430 mm. La longitud lineal máxima de los ejemplares fósiles del Carcarañá se encuentran dentro del rango de la especie actual.

En cuanto a la determinación del material se debe aclarar que el material del Carcarañá se refiere como *C. chilensis sensu lato* dado que el "status" taxonómico de la tortuga de tierra argentina está en discusión desde que FREIBERG (1973) postuló la existencia de tres especies [*C. chilensis* (Gray, 1870), *C. donosobarrosi*

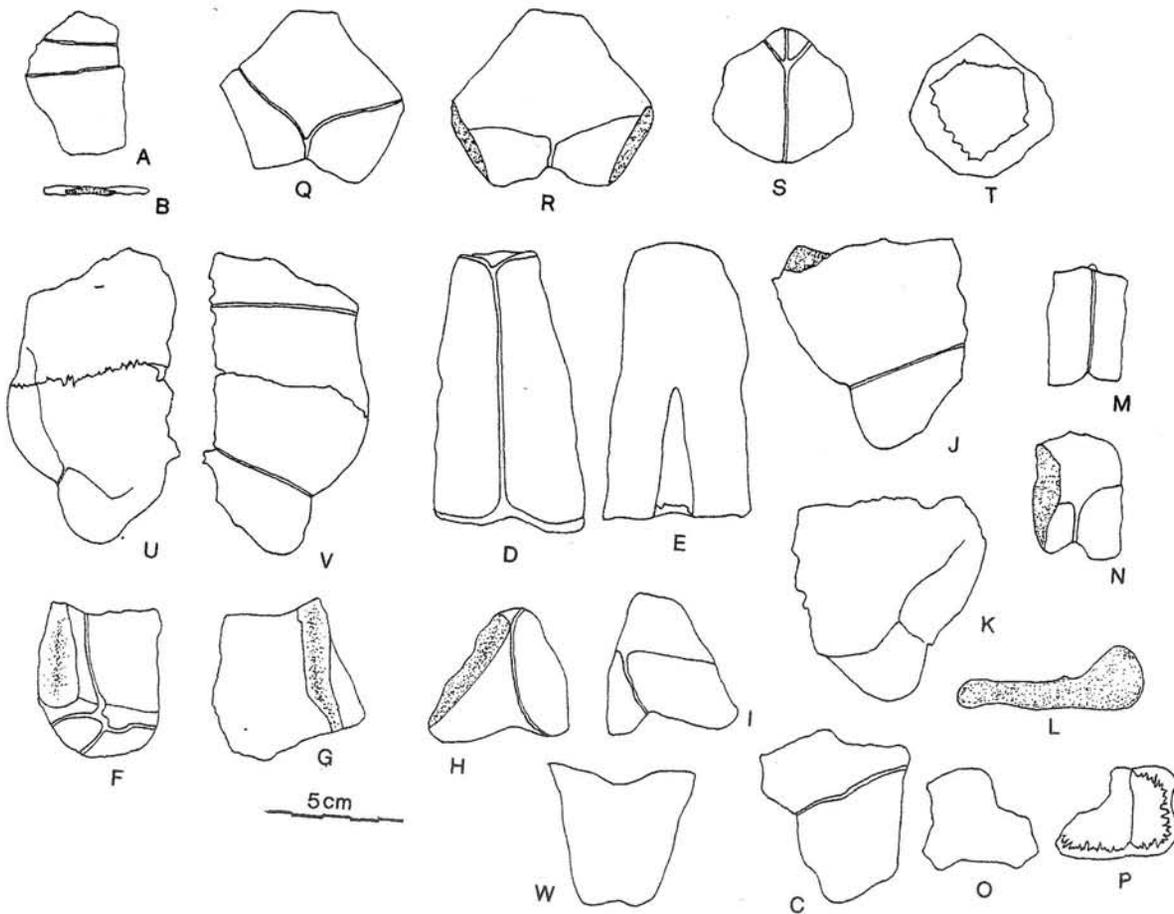


Figura 4: *Chelonoidis chilensis* s.l. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2). MACN 11451 b: (A) vista ventral y (B) sección longitudinal del hioplastron derecho. MACN 11940: (C) vista ventral del xifiplastron derecho. MACN 11962: (D) vista dorsal y (E) vista visceral de la cuarta placa pleural derecha. MACN 11992 (F) vista dorsal y (G) vista visceral de la séptima placa periférica derecha, (H) vista dorsal e (I) vista visceral de la undécima placa periférica derecha. MACN 12061 b (J) vista ventral, (K) vista visceral y (L) sección transversal del xifiplastron derecho; (M) vista dorsal y (N) vista visceral de la octava placa periférica izquierda; (O) vista dorsal y (P) vista visceral de una placa neural de posición anterior en la serie. MACN 12384: (Q) vista dorsal y (R) vista visceral de la placa nuchal; MACN 12451: (S) vista ventral y (T) vista visceral del entoplastron. MACN 14147: (U) vista visceral y (V) vista ventral del hipo-xifiplastron izquierdo. MACN 12950: (W) vista dorsal de la placa pigal.

(Freiberg, 1973) y *C. petersi* (Freiberg, 1973)]. Aunque autores como WERMUTH & MERTENS (1977), AUFFENBERG (*sensu* PRITCHARD, 1979), y GROOMBRIDGE (1982), sostienen la validez de una sola especie (*C. chilensis*), otros como CEI (1986) dan la razón a FREIBERG. Una diferente posición es sostenida por FERNÁNDEZ (1988) quien propone la validez de dos especies. Esta autora en su trabajo de Tesis Doctoral, después de un exhaustivo examen de los holotipos de las especies actuales y del estudio de nuevos ejemplares, solamente sostiene a *C. chilensis* (= *C. donosobarrosi*) y a *C. petersi*.

Dada la naturaleza fragmentaria del material fósil del Carcarañá y a que FREIBERG (1973) erigió las nuevas especies sobre la base de caracteres de morfología externa y coloración (los cuales en su mayor parte no pueden distinguirse en el material fósil) se refiere el material a *C. chilensis* (*s.l.*).

### *Chelonoidis* sp.

**Material referido:** MACN 10113, MACN 11451c-11451d, MACN 11478a-11478b-MACN 11547-MACN 11711-MACN 12113-MACN 12128-MACN 12384-MACN 14160-MACN 15959. Placas dérmicas del caparazón y un fragmento distal de un húmero izquierdo correspondiente a varios individuos colectados por L. KRAGLIEVICH, A. CASTELLANOS y O. CORONEL.

**Procedencia geográfica y antigüedad:** Las tortugas proceden de sedimentitas de Edad Lujanense (Pleistoceno tardío) aflorantes en las barrancas del río Carcarañá, en el trecho comprendido entre San José de La Esquina y Casilda (un espécimen MACN 10113), Departamento Caseros (Fig. 1: 1), así como en las proximidades de los puentes del ferrocarril y carretero Rosario-Santa Fe, Departamento San Lorenzo, provincia de Santa Fe (los ejemplares restantes) (Fig. 1: 2).

### DESCRIPCIÓN

El espécimen MACN 10113 es un hioplastrón derecho de gran tamaño (406 mm de longitud máxima). Dicha placa está completamente preservada con excepción de parte del puente. El espesor de esta placa es considerable alcanzando en el contacto hio-hipoplastral un valor de 38 mm. Todas las suturas del hioplastrón son dentadas, en particular la que contacta los hioplastra en la línea media, desarrollándose en dicha sutura una más delicada dentición. Sobre la superficie ventral se aprecia una sutura epi-hioplastral rectilínea así como el surco húmero-pectoral. La traza de dicho surco es rectilínea en buena parte de su trayectoria, la cual toca el entoplastrón, se dirige en su tramo distal hacia la escotadura axilar formando un ángulo obtuso de 115° (Fig. 6: G).

Al ejemplar MACN 11451d corresponden cuatro placas de un caparazón dorsal de gran tamaño. La primera suprapigal es la única placa impar de la línea media del caparazón dorsal que se preserva (Fig. 5: A y B). Los contactos de esta placa con la última neural, el octavo par de placas pleurales y la segunda suprapigal le confieren a la placa suprapigal forma de A. Esta disposición es la más frecuente observada en

las especies vivientes y fósiles atribuidas a *Geochelone* (*s.l.*) (ver LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957). Sobre la superficie dorsal se distingue una giba poco pronunciada, sin presentar una contraparte cóncava en la vista visceral. En esta vista se aprecia la prolongación de la cicatriz producida por la separación de la vértebra dorsal suturada contra la última placa neural. El espesor de la primera placa suprapigal varía ligeramente, presentando su margen anterior más adelgazado en relación al sector ocupado por la giba.

Las otras tres placas son la cuarta, la undécima periféricas izquierdas y la novena derecha (Fig. 5: C, D, E, F y G). La cuarta periférica, que forma parte del puente, preserva sólo un fragmento proximal. La suturas que la contactan con la segunda pleural y la quinta periférica son fuertemente dentadas. La undécima periférica izquierda presenta el margen lateral subserrado. Sobre la superficie dorsal se distingue el surco que separa al último escudo marginal del supracaudal. El lóbulo posterior de esta placa, junto con la pigal, se proyectan hacia atrás y afuera. La novena periférica derecha, que junto con la placa anterior forman parte del borde posterior del caparazón dorsal, presenta su margen distal subserrado.

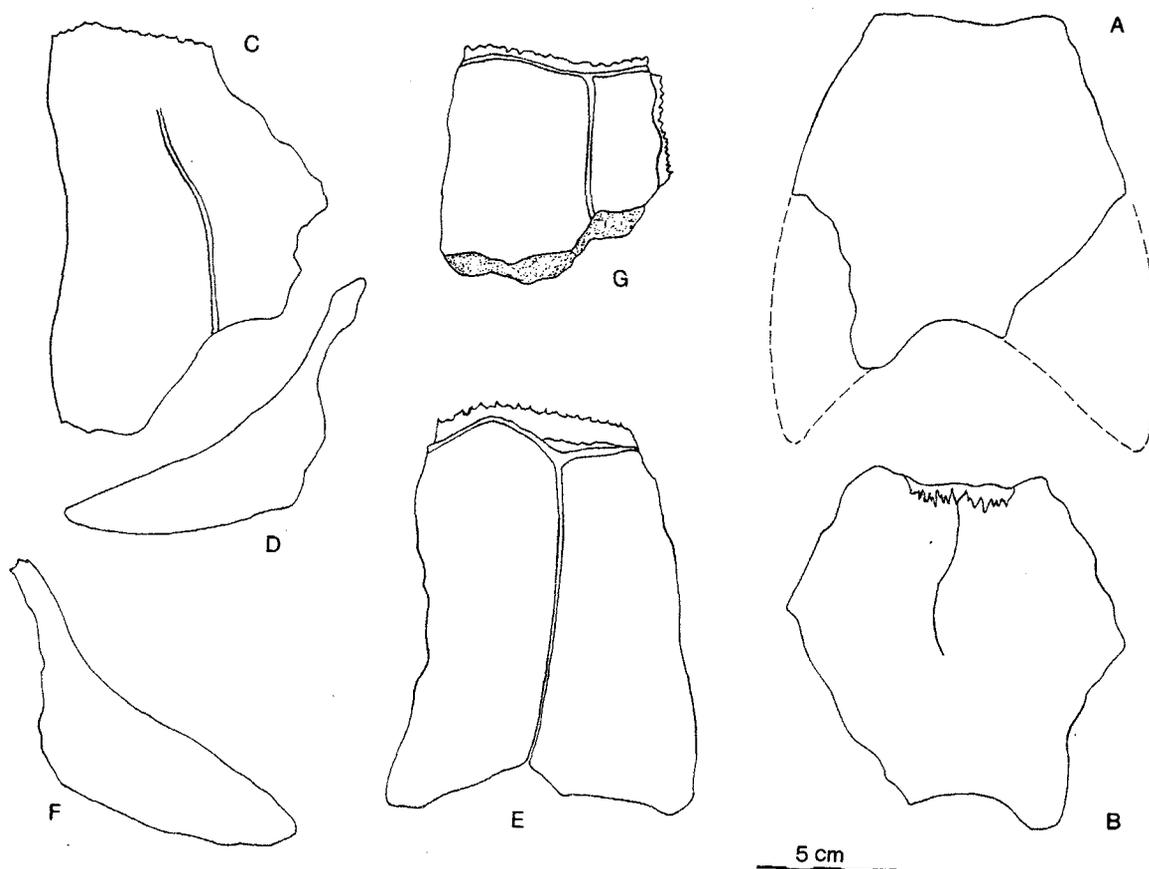


Figura 5: *Chelonoidis* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2). MACN 11451 d: (A) vista dorsal y (B) vista visceral de la placa suprapigal I, (C) vista dorsal y (D) sección transversal de la undécima placa periférica izquierda, (E) vista dorsal y (F) sección transversal de la novena placa periférica derecha, (G) fragmento medial de la cuarta placa periférica izquierda.

El espécimen 11451c sólo preserva dos placas del caparazón dorsal. Una de ellas es una placa nucal de enormes proporciones, ligeramente más ancha que larga (Fig. 6: A). La superficie dorsal de esta placa carece del escudo cervical, condición derivada presente en todas las tortugas terrestres sudamericanas referidas al género *Chelonoidis*. La otra placa del caparazón dorsal es probablemente la octava placa neural de forma octagonal (Fig. 6: B y C). Dicha placa presenta una giba poco pronunciada y sin contraparte cóncava en la superficie visceral.

El MACN 12113 es un xifiplastrón derecho de forma cuadrangular en cuya superficie ventral el surco femoro-anal es rectilíneo y horizontal, curvándose en el extremo lateral de la placa. La relación entre el ancho basal de esta placa y su espesor en su cara externa es de 3,3. La muesca anal es poco profunda y el coeficiente resultante del cociente entre el ancho y la profundidad de la misma es de 2,6 (Fig. 6: D, E y F).

Tres placas dérmicas del margen del caparazón dorsal de un individuo adulto de tamaño gigante se corresponde con la numeración MACN 11478 a. Dos de ellas son las periféricas derechas séptima y octava (Fig. 7: A, B y C), la restante es la novena izquierda (Fig. 7: D y E). La séptima periférica forma parte del puente, como lo demuestra la cicatriz producida por la ruptura del proceso inguinal del plastrón, suturado a la placa. Asimismo, en su cara externa se distinguen los surcos

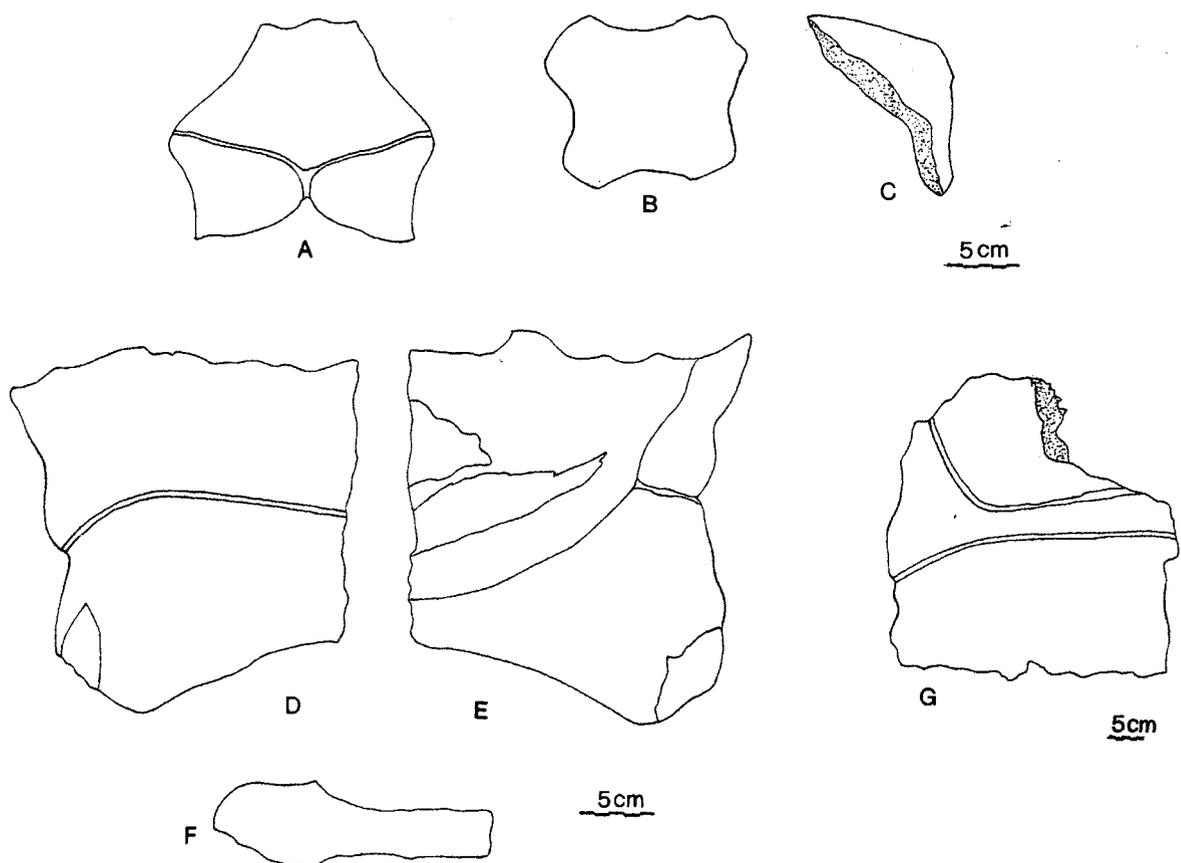


Figura 6: *Chelonoidis* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (1 y 2). MACN 11451 c: (A) vista dorsal de la placa nucal, (B) vista dorsal y (C) vista lateral de la octava placa neural. MACN 12113: (D) vista ventral, (E) vista visceral y (F) sección transversal basal del xifiplastron derecho. MACN 10113 (G) vista ventral del hioplastron derecho.

que definen a los escudos marginales séptimo y octavo y una quilla poco pronunciada. Las periféricas octava derecha y novena izquierda, que forman parte del borde posterior del caparazón dorsal, presentan sus márgenes laterales sinuosos.

El espécimen MACN 11478 b consiste en un hioplastrón derecho de otra tortuga terrestre de gran tamaño (Fig. 7: F). la preservación de esta placa es incompleta, faltando su mitad posterior. La sutura hio-entoplastral indica la existencia de un entoplastron de gran tamaño con márgenes postero-laterales redondeados. También sobre la superficie ventral se distingue la traza del surco húmero-pectoral, de trayectoria rectilínea curvándose en su extremo lateral para formar un ángulo de  $145^\circ$ .

El extremo distal de un húmero izquierdo corresponde al individuo MACN 12128 (Fig. 7: G, H e I). Dicho extremo presenta una considerable expansión. Esta condición, según AUFFENBERG (1971), se presenta en las especies vivientes como *Chelonoidis nigra* (Quoy & Gaimard, 1824) y *C. chilensis* (Gray, 1870). La superficie articular se encuentra sobre una elevación dirigida ventralmente. En

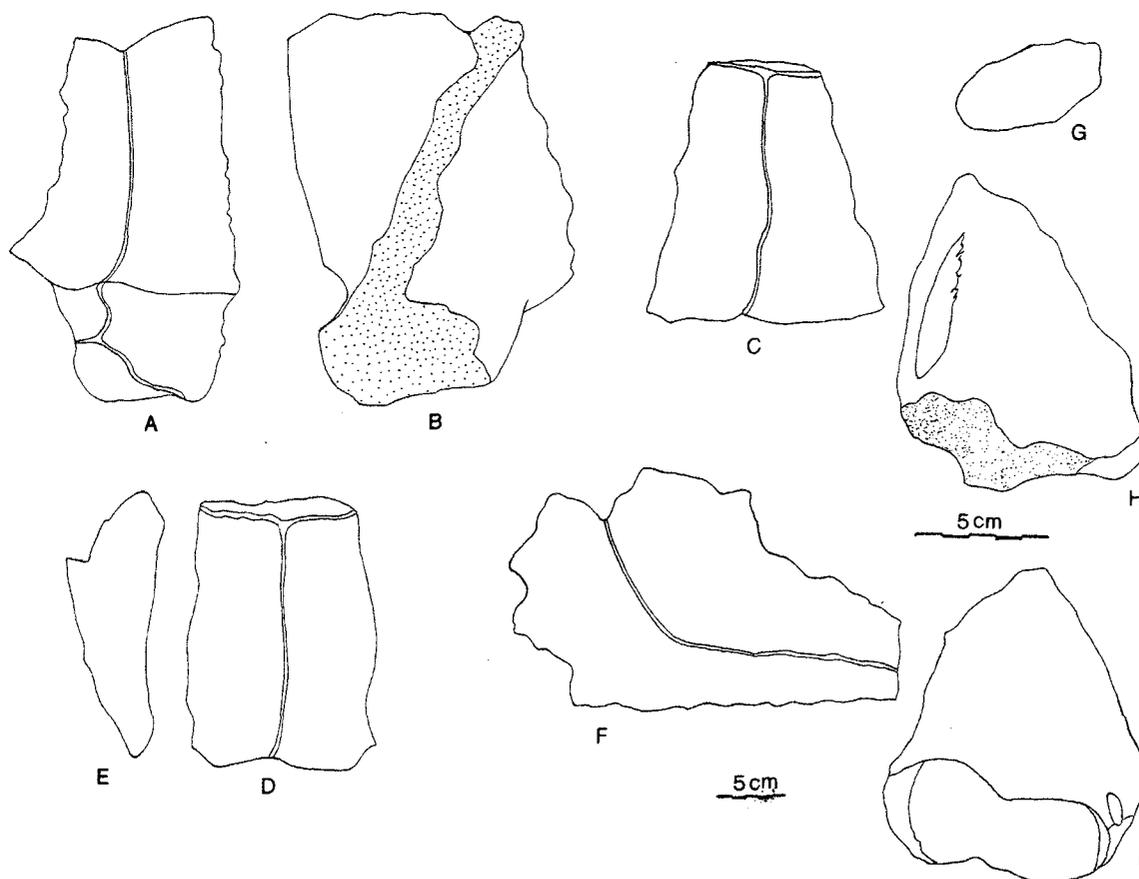


Figura 7: *Chelonoidis* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2). MACN 11478: (A) vista dorsal y (B) vista visceral de la séptima placa periférica derecha, (D) vista dorsal y (E) sección transversal de la novena placa periférica izquierda. MACN 11478 b: (F) vista ventral del hioplastron derecho; (G) sección transversal, (H) superficie dorsal e (I) superficie ventral del fragmento distal del húmero izquierdo.

dicha superficie se distingue: el *capitellum*, mediante el cual articula el húmero con el radio y la *tróclea* mediante la cual este elemento articula con la ulna. El *canal ectepicondylar*, de posición lateral sobre la superficie dorsal, se extiende en el extremo distal de la diáfisis sin alcanzar el nivel del *capitellum*.

El espécimen MACN 11547 está representado por una placa neural hexagonal de gran tamaño, con márgenes antero-laterales más cortos que los postero-laterales (Fig. 8: B). A pesar de que la posición precisa en la serie neural no se puede establecer, es posible situarla entre las cuatro posteriores, ya que la condición más frecuente entre las primeras neurales es una alternancia de placas cuadrangulares y octogonales. Esta placa neural presenta una giba situada en el sector antero-central de la superficie dorsal, observándose una contraparte concava en vista visceral. En dicha superficie visceral se distingue la cicatriz resultante de la ruptura de la vértebra dorsal suturada a la placa neural. Como particularidad, esta cicatriz está parcialmente destruida y presenta una serie de surcos radiales anastomosados a su alrededor (Fig. 8: A). Posiblemente estos rastros sean producto de la actividad de insectos necrófagos.

Una séptima placa periférica izquierda cuyo número de colección es MACN 11711 corresponde a otro individuo adulto de gran talla. Sobre la superficie externa se distingue una quilla bien definida y el surco que separa a los escudos marginales séptimo y octavo (Fig. 8: C).

El ejemplar MACN 12384 está representado por una sola placa neural de forma hexagonal y por fragmentos de placas periféricas. A diferencia de la placa neural anteriormente descrita (MACN 11547), la giba en esta placa está situada en el extremo distal de la misma. Asimismo, no se observa una contraparte concava en la superficie visceral, presentando incluso el mayor espesor en el extremo distal de esta placa. Dichas características, que permiten diferenciarla de la placa neural anteriormente descrita, indican que la distinta estructura responde a una diferente posición en la serie neural (Fig. 8: D, E y F).

Las otras placas del caparazón dorsal del mismo individuo son los fragmentos laterales de las placas periféricas primera y segunda del margen anterior derecho (Fig. 8: G). Los bordes libres laterales de éstas son sinuosos, presentando amplios lóbulos. Otros fragmentos preservados corresponden a las periféricas derechas novena, décima y undécima.

Sólo un sector del borde posterior del caparazón se preserva del individuo MACN 14160. Este sector comprende la placa pigal y la undécima periférica derechas (Fig. 8: H). La proyección externa de dicha placa y la posición inclinada de la pigal determinan el resalto del borde posterior del caparazón. El margen lateral de la undécima placa periférica es sinuoso. A su vez la placa pigal es más alta (172 mm) que ancha (165 mm) y la relación entre el ancho dorsal (165 mm) y el ventral (82) de esta placa alcanza un valor de 2,0.

El MACN 15959 es un fragmento del xifiplastrón derecho. En la superficie ventral de esta placa se aprecia el trazo del surco femoro-anal, de trayectoria rectilínea y horizontal, limitando un corto escudo anal. La muesca anal es profunda y el coeficiente resultante de la relación entre el ancho (154 mm) y la profundidad (103) de la muesca anal alcanza un valor de 1,5 (Fig. 8: I y J).

## COMPARACIONES

Dos especies de gran tamaño, del Pleistoceno de América del Sur, fueron descritas sobre la base de material fragmentario. Estas son ?*Chelonoidis sellowii* (Weiss, 1830) y ?*C. elata* (Gervais, 1877). El ejemplar tipo de ?*C. sellowii* hallado en Paso del Catalán, río Quequay, Paysandu, Uruguay, preserva sólo ocho placas fragmentarias del caparazón, de las cuales la más completa es la décima placa periférica. Los ángulos que forman los márgenes de las placas periféricas, del borde posterior del caparazón dorsal, en el MACN 11451 son similares a los que se observan en la ilustración de WEISS (1830: lám V, fig. 6), determinando un margen de tipo subserrado. Asimismo, los márgenes de las placas periféricas del espécimen MACN 11478 son sinuosos. Otra placa que puede ser comparada es el xifiplastrón. El figurado por WEISS (*op. cit.*, lám. V, fig. 7 y 8) se asemeja por su forma al MACN 15959, diferenciándose por la posición del surco femoro-anal y por la distancia existente entre dicho surco y el extremo distal de la placa (ver Fig. 8: I y

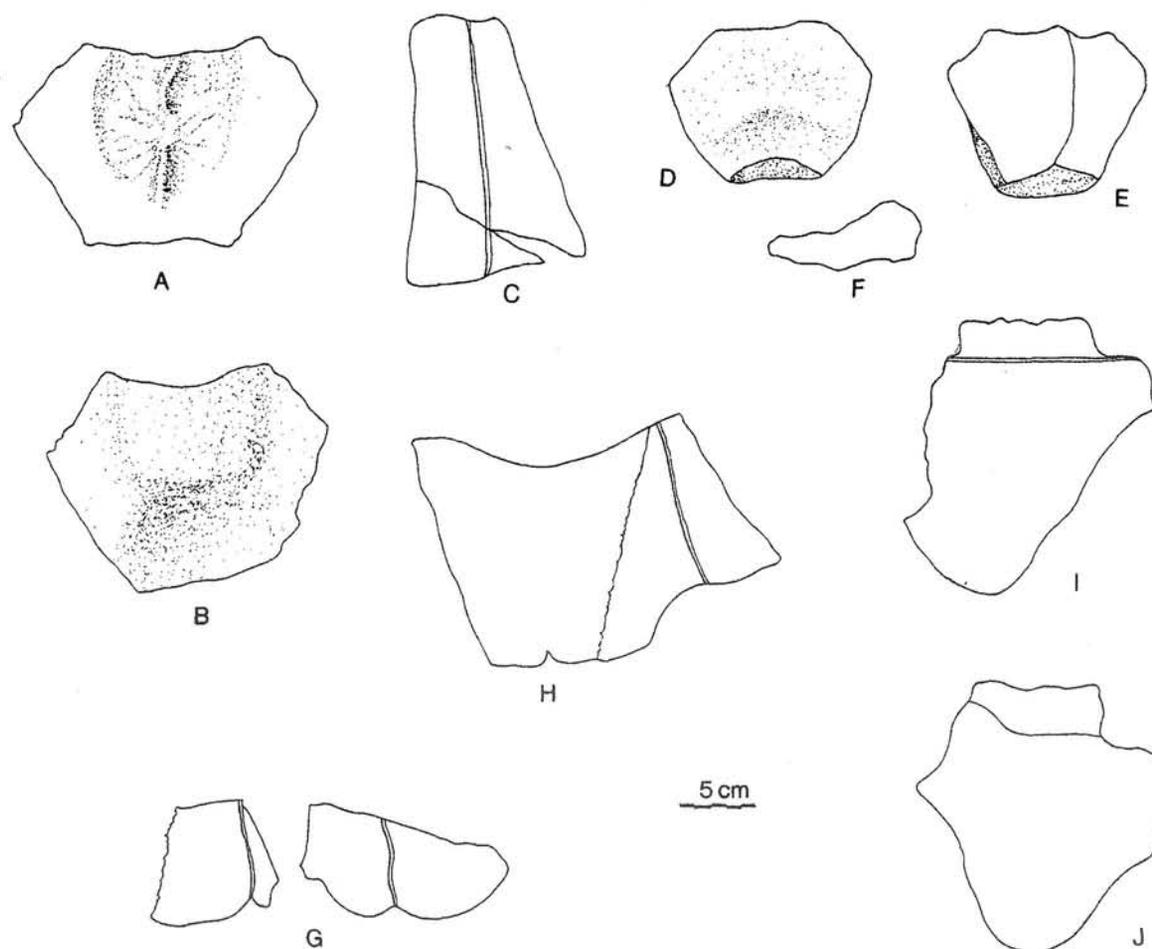


Figura 8: *Chelonoidis* sp. Afloramientos pleistocénicos de las barrancas del río Carcarañá (2). MACN 11457: (A) vista visceral y (B) vista dorsal de una placa neural de posición indeterminada. MACN 11711: (C) vista dorsal de la séptima placa periférica derecha. MACN 12384: (D) vista dorsal, (E) vista visceral y (F) vista lateral de una placa neural de posición indeterminada; (G) vista dorsal de las placas periféricas primera y segunda. MACN 14160: (H) vista dorsal de la placa pical y la undécima periférica derecha. MACN 15959: (I) vista ventral y (J) vista visceral del xifiplastron derecho.

J). A su vez se diferencia del xifiplastron MACN 12113 por su forma y la posición del surco femoro-anal (ver Fig. 6: D y E). Cabe mencionar que las diferencias morfológicas, entre los dos ejemplares del Carcarañá, como las formas del xifiplastron y la profundidad de la muesca anal, podrían ser resultado de dimorfismo sexual.

Por su parte ACHAVAL (M.S.) describió un caparazón dorsal y fragmentos del plastron de una *Chelonoidis* gigante colectada en sedimentitas pleistocenas de la Formación Libertad, aflorantes en el arroyo Nañez, Río Negro, Uruguay. El ejemplar descrito por ACHAVAL se asemeja a los especímenes del Carcarañá, en términos generales, por el tamaño y la presencia de gibas vertebrales sobre el caparazón dorsal. Sin embargo, cabe destacar que el tamaño que alcanzaron algunos especímenes del Carcarañá superaron largamente los 970 mm de longitud del caparazón dorsal de la tortuga pleistocena de arroyo Nañez. Un tamaño equivalente es alcanzado por algunas variedades de la especie actual *Chelonoidis nigra* (ver VAN DENBURGH, 1914; FRITTS, 1983, PRITCHARD, 1979, 1996). Asimismo presenta diferencias morfológicas menores en el caparazón dorsal, tales como la forma de la placa nual y la presencia de una placa preneural.

La otra especie gigante nominada y descrita en el siglo pasado es ?*Chelonoidis elata* (Gervais, 1877). El espécimen tipo procede de sedimentitas del Pleistoceno tardío aflorante “en la región inferior de la Cuenca Amazónica Brasil” (ver GERVAIS, 1877). El tipo está representado por parte del dentario, los extremos proximales del cúbito y el radio, así como por un fragmento del plastron. La mala preservación de este último resto impide realizar una comparación con las tortugas del Carcarañá. Por otra parte, AUFFENBERG (1974) consideró a ?*C. elata* como un posible sinónimo de ?*C. sellowii*. A pesar de ello, por el momento esta sinonimia está lejos de ser probada dada la naturaleza fragmentaria y los elementos óseos no comparables en ambos holotipos.

Grandes especímenes de testudínidos procedentes del Miembro 1 (Lujanense) de la Formación Ñuapua, expuestos en la Quebrada de Ñuapua (Departamento de Chuquisaca, Bolivia), fueron referidos por BROIN (1991) a *Chelonoidis* sp. Los materiales fósiles de Ñuapua corresponden a tres especímenes. Uno de ellos representado por una placa pigal y los dos restantes por placas pleurales y una neural de considerable espesor respectivamente. La placa pigal, correspondiente a un caparazón de 100 cm de longitud, fue la única placa descrita e ilustrada por BROIN (1991: Plate III, 3 a y b). Dicha placa, en la forma de Ñuapua, aunque difiere en forma y proporciones de la pigal preservada en uno de los especímenes de Carcarañá MACN 14160 (Fig. 8: H), indicando una probable diferenciación específica, comparte con la forma de Carcarañá uno de los rasgos que según BROIN (1991) es diagnóstico del género *Chelonoidis*: un acortamiento lateral de la parte posterior de la suprapigal 2. Aunque esta placa no está preservada en ninguno de los especímenes gigantes del Carcarañá, ciertos rasgos presentes en la placa suprapigal 1 (contacto por sutura con la suprapigal 2) del ejemplar MACN 11451 d (Fig. 5: A y B) y en la pigal del MACN 14160 (Fig. 8: H) permiten inferir el mencionado acortamiento lateral de la suprapigal 2 en los especímenes santafecinos.

La presencia de tortugas terrestres también está documentada en el Pleistoceno de las Antillas occidentales (HOOIJER, 1963; WILLIAMS, 1950, 1952). Una de estas especies de gran tamaño, *Chelonoidis cubensis* (Leidy), procedente del Pleistoceno de Chapopote Spring (Baños de Ciego Montero, provincia Las Villas, Cuba), fue redesignada por WILLIAMS (1950). Después de realizar un detallado estudio anatómico encontró cierta semejanza con las especies de América del Sur y refirió la tortuga cubana al taxón *Chelonoidis*.

Cabe señalar que ciertas características morfológicas presentes en el caparazón de *C. cubensis* permiten diferenciarla de los ejemplares del Pleistoceno de Carcarañá. Entre otras se puede enumerar: el menor espesor de las placas óseas y la presencia de crestas agudas separando los bordes de los escudos vertebrales.

## DISCUSIÓN

Las diferentes familias de tortugas casiquelidias (Chelidae, Testudinidae, Emydidae) registradas en las sedimentitas pleistocénicas del sur de la provincia de Santa Fe representan, junto con los Kinosternidae (sin registro fósil en Argentina), la totalidad de las familias de tortugas continentales que se distribuyen en la actualidad en el territorio argentino (FREIBERG, 1967; RICHARD & DE LA FUENTE, 1992). Estos distintos grupos de tortugas han tenido una historia biogeográfica muy distinta. Por ejemplo, los Chelidae se diversificaron en masas continentales meridionales que formaron parte de surgondwana (e.g. Patagonia) durante el Cretácico y el Paleógeno, colonizando *a posteriori* el norte de América del Sur a partir del Oligoceno (BROIN & DE LA FUENTE, 1993 a y b). A favor del origen austral de los quélidos PRITCHARD (1984) y PRITCHARD & TREBBAU (1984) argumentaron: 1) que los registros más antiguos de estas tortugas se hallaron en regiones meridionales de América del Sur (Patagonia) y Australasia (Australia meridional y Tasmania), 2) aún los quélidos tropicales se caracterizan por una sorprendente tolerancia a condiciones más frías en comparación con otros grupos de pleurodiros, 3) mientras que los reptiles normalmente exhiben un aumento de la diversidad hacia los trópicos, los quélidos presentan su mayor diversidad en los extremos meridionales de su distribución en América del Sur y Australia.

Los testudinidos testudininos sudamericanos han tenido otro origen biogeográfico y para poder inferirlo se deben considerar algunos de los acontecimientos cenogénicos que contribuyeron a conformar la composición actual de la fauna de los Tetrápodos sudamericanos, así como el carácter aislado y accidental del poblamiento insular. En este sentido cabe señalar que estas peculiares cryptodiras terrestres, junto con los roedores histricognatos, primates ceboideos, lagartos escindidos y anuros microhilidos, efectuaron su irrupción en América del Sur por medio de dispersión accidental, cuando este continente estuvo aislado y por consiguiente cerrado a todo intercambio faunístico masivo con otras masas continentales (ver SIMPSON, 1943, 1950, 1980; REIG, 1962, 1981; PATTERSON & PASCUAL, 1972; LAURENT, 1979; PASCUAL, 1984 a, b). En virtud de la naturaleza de "continente isla" de América del Sur durante la mayor parte del Terciario, es

interesante destacar aquí las posibilidades que tienen las tortugas terrestres para efectuar travesías transoceánicas. Según PRITCHARD (1984), a diferencia de lo que ocurre con las tortugas dulceacuícolas, los quelonios terrestres pueden atravesar barreras marinas sin necesidad de puentes continentales. Características tales como: 1) un tegumento impermeable que evita la deshidratación osmótica resultante de la interacción con el medio marino; y 2) la capacidad de flotación de estas tortugas hace factible que un testudinino sea transportado por deriva pasiva hacia una región distante, posibilitando un poblamiento insular accidental. Por otra parte, el establecimiento de colonizaciones por medio de travesías transoceánicas exitosas está ampliamente documentado en las tortugas terrestres por los ejemplos conocidos de poblamiento insular (i.e. BOUR, 1988). Asimismo, se ha constatado la presencia de "balsas naturales" en el océano, alejadas de la costa conteniendo vertebrados (POWERS, 1911 y RIDLEY, 1930 *vide* CIOCHON & CHIARELLI, 1980).

Considerando la naturaleza monofilética de los Testudininos sudamericanos diversos autores (SIMPSON, 1942, 1943, WILLIAMS, 1950; AUFFENBERG, 1971) han sugerido un origen en América del Norte o en América Central. Análisis cladísticos realizados por otros autores como CRUMLY (1984) no sostienen la monofilia del grupo sudamericano. Estas circunstancias llevan a CRUMLY (*op. cit*) a sugerir invasiones múltiples desde el Norte, no descartando un origen africano para alguno de sus miembros. Este origen fue sugerido por DE LA FUENTE (1988, 1994) para todos los testudininos del continente sudamericano.

Para sustentar las diferentes hipótesis sobre el origen geográfico de los roedores histicognatos y primates ceboideos diversos autores propusieron rutas de migración transoceánicas alternativas hacia América del Sur. Éstas también permiten explicar la irrupción de los testudininos en este continente. Por ejemplo, autores franceses como HOFFSTETTER (1972, 1974, 1975, 1980) y LAVOCAT (1969, 1971) se pronunciaron por un origen africano de estos grupos de mamíferos. En este sentido propusieron una migración transatlántica durante el Eoceno superior. Para los autores arriba mencionados el cruce accidental del Océano Atlántico fue favorecido por una corriente ecuatorial y los vientos alisios de dirección este-oeste, así como por la menor distancia existente entre África y América del Sur. Asimismo, la posible existencia de islas oceánicas actualmente sumergidas, alejadas de la costa, tanto de Brasil como de África Occidental, durante el Terciario temprano (TARLING, 1980), habría posibilitado la deriva pasiva por medio de balsas naturales.

Cabe consignar que en favor de los holartícticos, SIMONS (1976) ha argüido que las distancias entre África y América del Sur en el Terciario temprano eran mayores que las supuestas por HOFFSTETTER y LAVOCAT y ha expresado por consiguiente sus dudas de que una dispersión pasiva desde África hacia América del Sur fuera efectiva. Asimismo las distancias entre ambas Américas no serían lo suficientemente extensas como para impedir el intercambio faunístico entre ellas. La existencia de cadenas de islas volcánicas en mesoamérica constituiría una evidencia adicional que corroboraría este intercambio. Sin embargo TARLING (1980) sugiere que durante el Eoceno tardío-Oligoceno temprano (época durante la cual se prevé que las tortugas terrestres invadieron América del Sur) la separación entre las tierras emergidas de mesoamérica y América del Sur excedió los 1200 km.

También TARLING (*op.cit.*) destaca que las corrientes de la región panameña se desplazarían trasladando materiales hacia el Golfo de México, imposibilitando la migración de fauna desde mesoamérica hacia América del Sur. Por el contrario, las corrientes oceánicas que se desplazaban hacia el oeste a lo largo de la costa septentrional de América del Sur alcanzarían las islas volcánicas centroamericanas, facilitando la dispersión de fauna sudamericana hacia el norte por deriva pasiva.

De la lectura de estos párrafos se desprende que los datos aún son insuficientes para apoyar como definitiva alguna de estas dos hipótesis sobre el origen de los de los testudininos Neotropicales.

Finalmente, la presencia de Emydidae referidos como *cf Trachemys* sp. provee evidencias del arribo en el Pleistoceno de un grupo laurasiático. Éste es un género bien establecido en la actualidad en América del Sur junto a *Kinosternon* (Kinosternidae) y *Chelydra* (Chelydridae). restringido este último a la parte noroccidental de América del Sur. Éstos son grupos de arribo reciente en América del Sur, que probablemente estén relacionados con la conexión del puente panameño. Este evento posibilitó la irrupción de cryptodiras acuáticas continentales que con anterioridad estaban imposibilitadas de atravesar una barrera marina.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. JOSÉ F. BONAPARTE, quien puso a mi disposición el material del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" de Buenos Aires para su estudio y al Sr. MARTÍN BARRIOS por las ilustraciones. También, al Dr. E. JIMÉNEZ FUENTES (Universidad de Salamanca), que revisó el artículo

## BIBLIOGRAFÍA

- AUFFENBERG, W. (1969): Land of the Chaco tortoise. *Int. Turt. Soc. J.*, **3** (3): 16-19.
- 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). *Bull. Florida State Mus., Biol.*, **18** (2): 121-251.
- BOUR, R. (1988): Tortues et Insularité : les tortues des Seychelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **112** (3-4): 401-418.
- BOUR, R & PAULER I. (1988): Identité de *Phrynops vanderhaegei* Bour, 1979, et des espèces affines (Reptilia: Chelidae). *Mesogée*, **47**: 3-24.
- BROIN, F. de (1991): Fossil Turtle from Bolivia. In: SUAREZ-SORUCO R., ed., *Fósiles y Facies de Bolivia*. Vol. 1, Vertebrados, *Rev. Técn YPFB*, **12**: (3-4): 509-527.

- BROIN, F. de & DE LA FUENTE, M. (1993 a): Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. Actes Table Ronde Européenne, Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique latine, Lyon, 1992. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **125**: 73-84.
- BROIN, F. de & DE LA FUENTE, M. (1993 b): Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Ann. Paléont.*, **79** (3): 169-132.
- CASTELLANOS, A. (1924): Contribución al estudio de la paleoantropología argentina. Restos descubiertos en las lagunas Melincué (provincia de Santa Fe). *Rev. Univ. Nac. Córdoba*, **21**: 279-310.
- CASTELLANOS, A. (1940): Breve reseña sobre la estratigrafía Pampeana de Santa Fe. In Lucas Kraglevich. *Obras Completas*, **3**: 894-903.
- CEI, J. (1986): Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monogr.*, **4**: 528 pp.
- CIOCHON, R. & CHIARELLI, A. (1980): Paleobiogeography Perspective on the Origin of the Platyrrhini. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. R. L. CIOCHON & A. B. CHIARELLI (eds), Plenum Press, New York: 459-493.
- CRUMLY, C. R. (1984): *The evolution of land tortoises (Testudinidae)*. Unpublished Ph. D. dissertation, Rutgers. The State University. Newark.
- DE CARLES, E. (1912): Relación acerca de los yacimientos fosilíferos del arroyo Frías y sedimentos de las barrancas del río Paraná al norte y sur de Santa Fe. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, **23**: 245-252.
- DE LA FUENTE, M. (1988): *Las Tortugas Chelidae (Pleurodira) y Testudinidae (Cryptodira) del Cenozoico argentino*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- DE LA FUENTE, M. (1994): Descripción de nuevos especímenes y relaciones filogenéticas de *Chelonoidis gringorum* (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno temprano de Patagonia Central. *Studia Geol. Salmanticensis*, **30**: 107-131.
- FERNÁNDEZ, M. (1988): *Las Testudinidae (Reptilia: Chelonii) argentinas: osteología y distribución geográfica*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- FREIBERG, M. (1967): Tortugas de la Argentina. *Cienc. Invest., Buenos Aires*, **23** (8): 351-363.
- FREIBERG, M. (1969): Una nueva subespecie de *Pseudemys dorbigni* (Duméril et Bibron) (Reptilia, Chelonia, Emydidae). *Physis, Buenos Aires*, **28** (77): 299-314.
- FREIBERG, M. (1973): Dos nuevas tortugas terrestres de Argentina. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, **49**: 81-93.
- FRENGUELLI, J. (1928): Sobre un perfil geológico del río Carcarañá. *An. Fac. Cienc. Educ. Paraná*, **3**: 101-130.
- FRITTS, T. (1983): Morphometrics of Galapagos tortoises evolutionary implications. In *Patterns of Evolution in Galapagos Organisms*, R. BOWMAN, M. BERSON, & A. LEVITON, eds. Am. Ass. Advanc. Sci., Pacific Division, 580 p.
- GERVAIS, P. (1877): Tortue gigantesque fossil au Brésil. *Jour. Zool.*, **6**: 283-285.
- GROOMBRIDGE, B. (1982): *The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book*. Part 1. Testudines, Crocodylia, Rhyncocephalia. Publ. By Internat. Union Conserv. Nat., 426 p.

- HOFFSTETTER, R. (1972): Relationships, origins and phylogeny of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern interpretation. *Evol. Biol.*, **6**: 323-347.
- HOFFSTETTER, R. (1974): Phylogeny and geographic deployment of Primates. *J. Human Evol.*, **3**: 323-350.
- HOFFSTETTER, R. (1975): El origen de los Caviomorpha y el problema de los hystricognathi (Rodentia). *Actas I Congr. Argent. Paleont. y Bioestr.* (San Miguel de Tucumán, 1974), **2**: 505-528.
- HOFFSTETTER, R. (1980): Los monos platirrininos (Primates): Origen, extensión, filogenia, taxonomía. *Actas II Congr. Argent. Paleont. y Bioestr. I Congr. Latinoamer. Paleont.* (Buenos Aires, 1978), **2**: 291-303.
- HOOPER, D. (1963): *Geochelone* from the Pleistocene of Curacao, Netherlands Antillas. *Copeia*, **3**: 579-580.
- IRIONDO, M. & KRÖLING, D. (1995): El Sistema Eólico Pampeano. *Com. Mus. Prov. Cs. Naturales Santa Fe*: **5 (1)**: 1-68.
- LAURENT, R. (1979): Herpetofaunal relationships between Africa and South America. In W. DUELLMAN ed.) *The South American Herpetofauna. Its origin, evolution and dispersal.* Mus. Nat. Hist Univ. Kansas, Monograph, **7**: 55-72.
- LAVOCAT, R. (1969): La systématique des rongeurs hystricomorphes et la derive des continents. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **D 269**: 1496-1497.
- LAVOCAT, R. (1971): Affinités systematiques des Caviomorphes et des Phiomorphes et origen africaine des caviomorphes. *An. Acad. Bras. Cienc. Supl.*, **43**: 515-522.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. (1957): Revisión of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **115 (6)**: 163-557. Cambridge.
- PASCUAL, R. (1984 a): La sucesión de las edades-mamíferos, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. Nat. Buenos Aires*, **36**: 15-37.
- PASCUAL, R. (1984 b): Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. **1**: 1-30. In BALKEMA A.A. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **2**, Rotterdam, Boston.
- PATTERSON, B. & PASCUAL, R. (1972): The fossil mammals fauna of South America. In KEAST, F. ERK & B. GLASS (eds.) *Evolution Mammals and Southern Continents*, State University of New York Press, Albany: 247-307.
- PRITCHARD, P. (1979): *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H Publ. Inc., New Jersey: 895 p.
- PRITCHARD, P. (1984): Evolution and zoogeography of south american turtles. *Studia Geologica Salmanticensis, Studia Palaeocheloniologica*, **1**: 225-233.
- PRITCHARD, P. (1996): The Galapagos Tortoises. Nomenclatural and survival status. *Chel. Res. Monogr.*, **1**: 7-85.
- PRITCHARD, P & TREBBAU, P. (1984): *The Turtles of Venezuela*. Cont. Herpetology, **12**: 1-403. Soc. Stud. Amph. Rept. Pub., Miami.
- REIG, O. (1962): Las integraciones cenogénicas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, **1 (8)**: 131-140.

- REIG, O. (1981): Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographie Naturae* (Publ. Mus. Mun. Cs. Nat. "Lorenzo Scaglia"), **1**: 1-162. Mar del Plata.
- RHODIN, A. & MITTERMEIER, R. (1983): Description of *Phrynops williamsi* a new species of Chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex. In RHODIN, A. G. J. & K. MIYATA (Eds.). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Essay in Honor of ERNEST E. WILLIAMS*. Mus. Comp. Zool., Harvard University, Cambridge: 58-73
- RICHARD, E. & DE LA FUENTE, M. (1992): Lista sistemática y distribución de las tortugas argentinas (Reptilia: Chelonii). *Acta zool. Lilloana*, **41**: 357-364.
- SIMONS, E. (1976): The fossil record of primate phylogeny. In *Molecular Anthropology*. M. GOODMAN & R. TASHIAN, eds. Academic Press, pp 35-62.
- SIMPSON, G. G. (1942): A miocene tortoise from Patagonia. *Amer. Mus. Novitates*, **1209**: 1-6.
- SIMPSON, G. G. (1943): Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *Amer. Jour. Sci.*, **241**: 413-429.
- SIMPSON, G. G. (1950): History of the fauna of Latin America. *Amer. Scientist*, **38**: 261-389.
- SIMPSON, G. G. (1980): *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 266 p.
- TARLING, D. (1980): The geological evolution of South America with special reference to the last 200 millions years. In: *Evolutionary Biology of the New Worlds Monkeys and Continental Drift* (R. L. CIOCHON & A. B. CHIARELLI, eds.), pp. 1-14, Plenum Press, New York.
- VAN DENBURGH, J. (1914): Expedition of the California Academy of Sciences to the Galapagos Islands. 1905-1906. X. The gigantic land tortoises of the Galápagos Archipelago. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, ser. **4**, **2** (1): 203-374.
- VANZOLINI, P. (1995): A new species of turtle Genus *Trachemys* from the State of Maranhão, Brazil (Testudines: Emydidae). *Rev. Brasil. Biol.*, **55** (1): 111-125.
- WERMUTH, H & MERTENS, R. (1977): Testudines, Crocodylia, Rhyncocephalia. *Das Tierreich*, **100**: 1-174.
- WILLIAMS, E. (1950): *Testudo cubensis* and the Evolution of western hemisphere tortoises. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **95** (1): 1-36.
- WILLIAMS, E. (1952): A new fossil from Mona Island, West Indies, and a tentative arrangement of the tortoises of the world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99**: 541-560.

-----