

NUEVA ESPECIE DE TORTUGA TERRESTRE GIGANTE DEL GÉNERO *CHELONOIDIS* FITZINGER, 1835 (CRYPTODIRA: TESTUDINIDAE), DEL MIEMBRO INFERIOR DE LA FORMACIÓN TOROPÍ/ YUPOÍ (PLEISTOCENO TARDÍO/ LUJANENSE), BELLA VISTA, CORRIENTES, ARGENTINA



GERARDO GABRIEL ZACARÍAS¹, MARCELO SAÚL DE LA FUENTE², MARTA SUSANA FERNÁNDEZ³ y ALFREDO EDUARDO ZURITA¹

¹Secretaría General de Ciencia y Técnica, Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Ruta 5, Km. 2,5, 3400, Corrientes, Argentina. paleozacarias@yahoo.com.ar, aezurita74@yahoo.com.ar

²CONICET, Departamento de Paleontología Museo de Historia Natural de San Rafael, Parque Mariano Moreno S/N°, 5600, Mendoza, Argentina. mdelafu@gmail.com

³CONICET, Departamento Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/N°, 1900, La Plata, Argentina. martafer@fcnym.unlp.edu.ar

Resumen. Se presenta una nueva especie de tortuga terrestre gigante recuperada de la sección superior del miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoí (Pleistoceno tardío, 58–22 ka). El holotipo fue hallado en Arroyo Toropí, 10 km al sur de la localidad de Bella Vista, Provincia de Corrientes, Argentina. Presenta escudos pectorales del plastrón más estrechos en la línea media y expandidos hacia las marginales en sentido antero-posterior, que permite asignarlo al género *Chelonoidis* Fitzinger. Posee caparazón con márgenes laterales no paralelos, placas periféricas del puente lobuladas, una depresión proximal muy marcada con forma subelíptica sobre las placas periféricas III en ambos lados del caparazón dorsal, y un entoplastrón subromboidal proximalmente amplio, con proyección distal que cruza completamente el escudo pectoral, que permiten reconocerlo como una nueva especie, *Chelonoidis lutzae* sp. nov. El consenso estricto del análisis filogenético del clado *Chelonoidis* exhibe una politomía entre *Ch. lutzae* sp. nov., ?*Ch. gallardoii* (Rovereto), ?*Ch. australis* (Moreno) y los grupos carbonaria y chilensis. El grupo carbonaria incluye a *Ch. denticulata* (Linnaeus) y al clado formado por *Ch. carbonaria* (Spix) y *Ch. hesterna* (Auffenberg). El grupo chilensis, incluye dos subclados, uno integrado por *Ch. chilensis* (Gray), *Ch. petersi* (Freiberg) y *Ch. nigra* (Quoy y Gaimard), y otro formado por YPFB-PAL 0932 y *Ch. gringorum* (Simpson). Utilizando la opción “pruned tree” del TNT, se recupera un subclado formado por “tortugas terrestres gigantes continentales extintas” (*Ch. lutzae* sp. nov. y ?*Ch. australis*), claramente diferenciado de las tortugas gigantes de Galápagos.

Palabras clave. Testudinidae. Tortuga terrestre gigante. *Chelonoidis*. Pleistoceno. Región Mesopotámica.

Abstract. NEW SPECIES OF GIANT TORTOISE OF THE GENUS *CHELONOIDIS* FITZINGER, 1835 (CRYPTODIRA: TESTUDINIDAE), FROM THE LOWER MEMBER OF THE TOROPÍ/ YUPOÍ FORMATION (LATE PLEISTOCENE/ LUJANIAN), BELLA VISTA, CORRIENTES, ARGENTINA. A new species of giant tortoise from the upper section of the lower member of Toropí/ Yupoí Formation (late Pleistocene, 58–22 ka) is described. The holotype of this new species was recovered at Arroyo Toropí (10 km south from Bella Vista city, Corrientes Province, Argentina). The presence of pectoral scales in the plastron narrower in midline and antero-posteriorly expanded towards the marginal scutes, allow us to assign this tortoise to the genus *Chelonoidis* Fitzinger. The non parallel lateral margins, the peripheral bones lobed in the bridge, the elliptical depression on both sides of peripheral bones III, and a sub-rhomboidal entoplastron proximally broadening, with distal projections covering the pectoral scales, allow us to recognize a new species, *Chelonoidis lutzae* sp. nov. The strict consensus tree of the phylogenetic analysis of *Chelonoidis* shows a polytomy among *Ch. lutzae* sp. nov., ?*Ch. gallardoii* (Rovereto), ?*Ch. australis* (Moreno), and the extant and extinct species assigned to carbonaria and chilensis groups. The carbonaria group includes *Ch. denticulata* (Linnaeus) and another clade formed by *Ch. carbonaria* (Spix) and *Ch. hesterna* (Auffenberg). The chilensis group, includes two subclades, one composed by *Ch. chilensis* (Gray), *Ch. petersi* (Freiberg) and *Ch. nigra* (Quoy and Gaimard), and another formed by YPFB-PAL 0932 and *Ch. gringorum* (Simpson). Using the “pruned tree” option of TNT an “extinct giant continental tortoise” clade (*Ch. lutzae* sp. nov. and ?*Ch. australis*) is recovered, clearly differentiated from the giant Galápagos tortoises.

Keywords. Testudinidae. Giant tortoise. *Chelonoidis*. Pleistocene. Mesopotamian region.

Los Testudinidae son un grupo de tortugas cryptodiras terrestres de amplia distribución mundial (e.g., América, África, Europa, Asia, Islas Galápagos e Islas Seychelles), con alrededor de 12 géneros actuales (Le *et al.*, 2006). En esta

familia, los géneros *Geochelone* de África y *Chelonoidis* de América del Sur poseen representantes actuales y extintos gigantes (Auffenberg, 1974; de la Fuente, 1997a; Bour, 2003).

Desde una perspectiva biogeográfica, se estima que du-

rante el Oligoceno tardío (c. 35 Ma) arribaron a América del Sur los Testudinidae, cuando no existían conexiones continentales entre ésta y América del Norte o África (Simpson, 1943, 1950; Williams, 1950; Auffenberg, 1971; Crumly, 1982). En este contexto, existen tres hipótesis que explican el arribo de los Testudinidae a América del Sur. Dos hipótesis, consideran la monofilia de los testudínidos sudamericanos, y postulan: 1) arribo desde África por medio de balsas naturales (de la Fuente, 1988, 1994, 1997b); 2) arribo desde América del Norte (Simpson, 1942, 1943; Williams, 1950; Auffenberg 1971). La tercera hipótesis no considera la monofilia de los testudínidos sudamericanos y plantea un arribo por medio de invasiones múltiples, procedentes desde América del Norte y África (Crumly, 1984). Los recientes aportes de filogenia molecular confirman la monofilia de los testudínidos sudamericanos y su relación estrecha con los testudínidos africanos (Le *et al.*, 2006), apoyando la hipótesis del arribo africano (de la Fuente, 1988, 1994, 1997b).

Los Testudinidae están representados en América del Sur por el género *Chelonoidis* Fitzinger 1835 (Bour, 1980; de la Fuente, 1988, 1994, 1997a,b; Fernández, 1988; Cabrera, 1998; Richard, 1999, 2009). Sin embargo en la bibliografía es frecuente hallar a *Chelonoidis* como subgénero de *Geochelone* (Loveridge y Williams, 1957; Williams, 1960; Pritchard, 1996; Caccone *et al.*, 1999; Le *et al.*, 2006, entre otros).

En la actualidad el género *Chelonoidis* está representado por cinco especies: *Ch. chilensis* (Gray, 1870), *Ch. petersi* (Freiberg, 1973; Fernández, 1988), *Ch. carbonaria* (Spix, 1824), *Ch. denticulata* (Linnaeus, 1766) y *Ch. nigra* (Quoy y Gaimard, 1824). De acuerdo a Pritchard (1996) esta última especie incluye una decena de subespecies [*Ch. nigra nigra* (Quoy y Gaimard, 1824), *Ch. nigra abingdoni* (Günther, 1877), *Ch. nigra becki* (Rothschild, 1901), *Ch. nigra chathamensis* (Van Denburgh, 1907), *Ch. nigra darwini* (Van Denburgh, 1907), *Ch. nigra duncanensis* (Garman, 1917), *Ch. nigra hoodensis* (Van Denburgh, 1907), *Ch. nigra phantastica* (Van Denburgh, 1907), *Ch. nigra porteri* (Rothschild, 1903) y *Ch. nigra vicina* (Günther, 1875)].

Chelonoidis chilensis se distribuye en el centro–norte de Argentina, incluyendo las provincias de Santiago del Estero, Santa Fe, Córdoba, La Rioja, San Juan y Mendoza (Fernández, 1988; Cabrera, 1998; Richard, 1999, 2009). *Chelonoidis petersi* se distribuye en el sur de Bolivia y Paraguay, norte de Argentina incluyendo las provincias de Salta, Chaco, Formosa y parte de Santa Fe (Fernández, 1988; Cabrera, 1998). Las áreas de distribución de *Ch. petersi* y *Ch. chilensis* se corresponden con el área fitogeográfica

Chaqueña y por este motivo, se las denominan “tortugas Chaqueñas” (Auffenberg, 1971; Pritchard y Trebbau, 1984; Fernández, 1988; Cabrera, 1998; Richard, 1999, 2009). *Chelonoidis carbonaria* posee una amplia distribución desde América Central y del Sur (Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guyana Francesa, Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina), llegando hasta las provincias argentinas de Chaco y Formosa (Pritchard y Trebbau, 1984; Iverson, 1992; Richard, 2009). *Chelonoidis denticulata*, se distribuye en el centro–norte y este de América del Sur (Venezuela, Guyana, Surinam, Colombia, Perú y Brasil) (Pritchard y Trebbau, 1984; Iverson, 1992). Finalmente, *Ch. nigra* se distribuye en las Islas Galápagos, Ecuador [*Ch. nigra nigra* (extinta), Isla Floreana; *Ch. nigra abingdoni*, Isla Pinta; *Ch. nigra becki*, norte de la Isla Isabela; *Ch. nigra chathamensis*, Isla San Cristobal; *Ch. nigra darwini*, Isla Santiago; *Ch. nigra duncanensis*, Isla Pinzón; *Ch. nigra hoodensis*, Isla Española; *Ch. nigra phantastica* (extinta), Isla Fernandina; *Ch. nigra porteri*, Isla Santa Cruz y *Ch. nigra vicina*, desde norte a sur de la isla Isabela] (Pritchard, 1996).

Los registros más antiguos del género (Oligoceno tardío y Mioceno temprano, c. 28 Ma–23 Ma) corresponden a *Ch. gringorum*, procedentes de las provincias de Chubut y de Río Negro, Argentina (Simpson, 1942; de la Fuente, 1988, 1994). De la misma edad geológica, se ha identificado un ejemplar asignado a *Chelonoidis* sp. (YFPB-PAL 0932), recuperado de la Quebrada del Saguayo, Bolivia (Broin, 1991). En el Mioceno tardío (c. 7 Ma) de Colombia, el género se registra en Villa Vieja, identificándose allí a *Ch. besterna* (Auffenberg, 1971); mientras que en La Venta está representado por otro ejemplar de *Chelonoidis* sp. de mayores dimensiones (Wood, 1997). Es destacable que para el mismo período, en la Provincia de Catamarca, Argentina, se conocen tortugas terrestres gigantes, representadas por ?*Ch. gallardoi* (Rovereto, 1914; de la Fuente, 1997a). También se registran en el Mioceno medio–tardío (c. 13 Ma–7 Ma) de la Provincia de Mendoza (Forasiepi *et al.*, 2011). Del Plioceno temprano (c. 5 Ma) de la Provincia de Buenos Aires, se conoce otra especie gigante, ?*Ch. australis* (Moreno, 1889, de la Fuente, 1988, 1997a). En el registro del Pleistoceno tardío del territorio argentino, se encuentran especies actuales: *Ch. chilensis* para las provincias de Córdoba (sin datos precisos geo-cronológicos) y Santa Fe (c. 45–19,9 Ka) y *Ch. denticulata* para Entre Ríos (c. 65–36 ka) (Auffenberg, 1969; de la Fuente, 1997b; Manzano *et al.*, 2009; Iriondo, 2010). Por otra parte, en distintas regiones de América del Sur y con datos geo-cronológicos poco

precisos, han sido nominadas distintas especies pleistocenas gigantes tales como *Ch. elatta* (Gervais, 1877) para la cuenca Amazónica y *Ch. sellowi* (Weiss, 1830) en Paysandú, Uruguay (Gervais, 1877; Weiss, 1830). Si bien Auffenberg (1974) consideró *Ch. elatta* como un posible sinónimo de *Ch. sellowi*, los restos sobre los que se nombraron estos taxones son muy fragmentarios y no poseen una clara diagnosis como para considerar la validez de estas especies (Broin y de la Fuente, 1993). Otro testudínido gigante fue recientemente nominado en la Provincia de Santa Fe (Argentina), *Ch. santafecina* (Agnolin, 2004), pero su validez fue cuestionada ya que fue considerado como un sinónimo objetivo de *Testudo praestans* (Rovereto, 1914) (Plioceno temprano de la Provincia de Buenos Aires; *c.* 5 Ma) (de la Fuente, 2005). Numerosos especímenes de tamaño gigante que no han sido nominados por carecer de caracteres diagnósticos se reconocen en distintas formaciones plio-pleistocenas del Nordeste argentino (*c.* 6 Ma–22 ka) (Broin y de la Fuente, 1993; de la Fuente 1997a,b, 1999; Noriega *et al.*, 2000). Por otra parte, Caccone *et al.* (1999) estimaron el origen de *Ch. nigra* en el Mioceno medio (16) y el de *Ch. chilensis* en el Mioceno tardío (12 Ma), aplicando la técnica Tajima para la prueba cronométrica en ADN mitocondrial.

Hasta el momento, en la Provincia de Corrientes, Argentina, las tortugas terrestres gigantes fueron exhumadas de la sección superior del miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoí (*c.* 58–22 ka), del Arroyo Toropí, a 10 km al sur de la localidad de Bella Vista (Fig. 1). Estos ejemplares, representados por restos fragmentarios, fueron asignados tentativamente al género *Chelonoidis*. El primer resto de caparazón fue dado a conocer por Álvarez en Broin y de la Fuente (1993), mientras que un ejemplar más completo (restos de caparazón dorsal, húmero y lóbulo anterior del plastrón) fue estudiado por Noriega *et al.* (2000).

En la presente contribución se describe un nuevo ejemplar de tortuga terrestre gigante (CTES-PZ 7391) en buen estado de preservación, recuperado en los mismos niveles y unidad litoestratigráfica que los ejemplares de tortugas terrestres gigantes, mencionados anteriormente (Fig. 1). Este material está representado por parte del caparazón dorsal, el plastrón, cinturas escapulares y algunos elementos del esqueleto apendicular. En este marco, este estudio tiene como objetivo principal la descripción y nominación de una nueva especie referida al género *Chelonoidis*, y efectuar un análisis de sus relaciones filogenéticas ampliando el conocimiento de las tortugas terrestres gigantes continentales de América del Sur del género *Chelonoidis*.

MARCO GEOLÓGICO, CRONOLOGÍA Y PALEOAMBIENTE

En la República Argentina, la Provincia de Corrientes, se encuentra en la región Mesopotámica (delimitada por los ríos Paraná y Uruguay) que incluye también a las provincias de Misiones y Entre Ríos (Iriando, 2010).

De acuerdo a Iriando (2010), la región Mesopotámica posee dieciocho formaciones cenozoicas, de las cuales dos se extienden por la Provincia de Corrientes. Estas son la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío hasta el Plioceno tardío, *c.* 7–2 Ma) y la Formación Toropí/ Yupoí del Pleistoceno tardío (*c.* 58–22 ka) (Fig. 1.2).

Los estudios geológicos en afloramientos pleistocenos de esta provincia fueron realizados inicialmente por Herbst (1971) e Iriando (1973). Posteriormente fueron re-estudiados por Herbst y Álvarez (1974), Herbst y Santa Cruz (1985), Iriando y Kröling (2008) e Iriando (2010). Para la elaboración de la columna litoestratigráfica, se tomaron los trabajos descriptivos de Herbst (1971) e Iriando (1973), y los criterios de Iriando (2010) para la denominación de las unidades litoestratigráficas (Fig. 2).

Herbst (1971) realizó una descripción mineralógica de las arenas que se encuentran por encima de la Formación Ituzaingó, denominándolas Formación Yupoí, a la que la dividió en dos miembros, uno inferior y otro superior. Esta propuesta fue posteriormente avalada por Iriando (1973), que a partir del análisis del contenido de cuarzo, destacó que ambos miembros presentaban el mismo contenido y asociación mineral.

En este sentido, Herbst (1971) caracteriza el miembro inferior por su contenido de arenas duras de colores gris amarillento a verdoso, dispuestas en bancos a veces estratificados. Este miembro está separado del miembro superior por una superficie de arena muy endurecida, denominada “costra”, aunque este autor aclara que no contiene carbonato de calcio. El miembro superior se caracteriza por estar conformado por sedimentitas menos consolidadas, con mayor variedad litológica y de colores, desde rosado a rojo llegando a diferenciarse en algunas zonas dos secciones, donde la superior es más oscura. Este miembro tiende lateralmente a acuñarse, desapareciendo la denominada “costra”.

Con el estudio de los mamíferos fósiles exhumados de la Formación Yupoí (*sensu* Herbst, 1971) realizado por Álvarez (1974), Herbst y Álvarez (1974) propusieron dos unidades litoestratigráficas. En este esquema, el miembro inferior pasó a denominarse Formación Toropí y el miembro superior, Formación Yupoí. Para estos autores, la Formación Toropí se

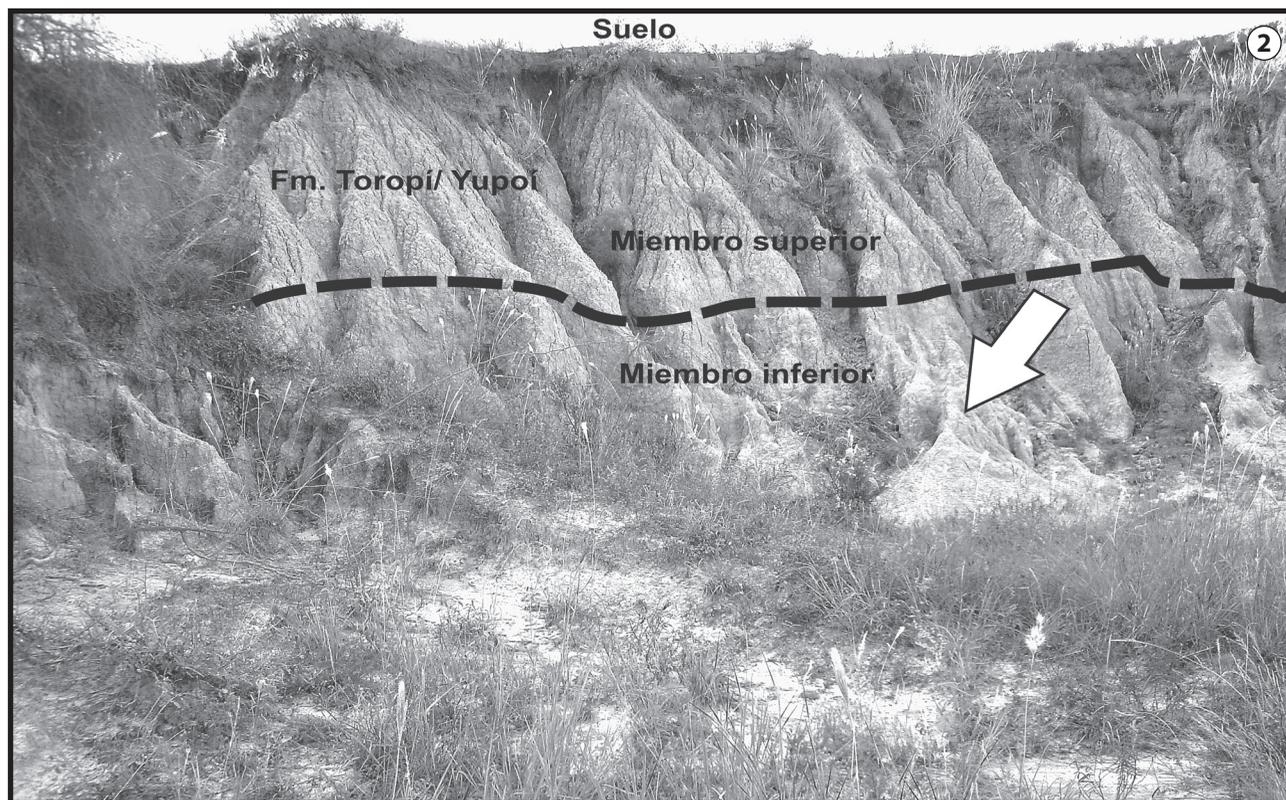
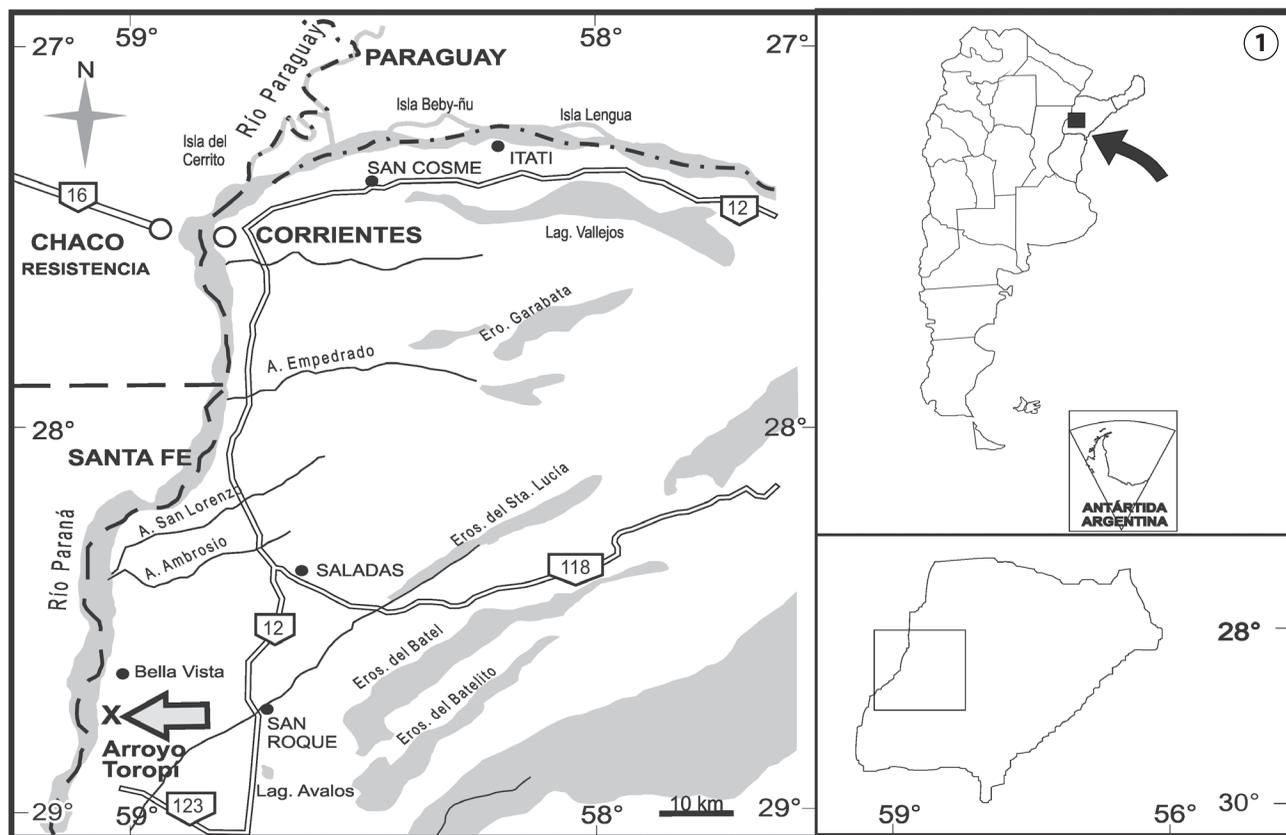


Figura 1. 1. Mapa geográfico de la Provincia de Corrientes, Argentina, la flecha gris indica la localidad fosilífera. 2. Sitio del hallazgo de *Ch. lutzae* sp. nov.

caracterizaba por la presencia de mamíferos propios del Piso/ Edad Ensenadense, Pleistoceno temprano [e.g., *Scelidodon* sp. y *Theriodictis* sp. (c. 78 ka)], en tanto que en la Formación Yupoí lo está por la presencia de mamíferos restringidos al Piso/ Edad Lujanense, Pleistoceno tardío [e.g., *Megatherium* sp., *Euphractus* sp. y *Equus* sp. (c. 12,6 ka)].

Actualmente, una serie de dataciones OSL (*optically stimulated luminescence*) indica que ambas unidades corresponden en realidad al Pleistoceno tardío (c. 58–22 ka) (Tonni, 2009). Por otra parte, desde una perspectiva geológica, Iriondo y Kröling (2008) e Iriondo (2010) sostuvieron que estas dos unidades litoestratigráficas, corresponden en realidad a una sola, denominándola Formación Toropí/ Yupoí.

En un contexto paleoambiental, Iriondo (2010) postuló que durante el Pleistoceno tardío/ Lujanense los depósitos de la Formación Toropí/ Yupoí se originaron por la acumulación de sedimentos en fajas abandonadas del río Paraná bajo condiciones ambientales húmedas. También se han realizado inferencias paleoambientales de la sección superior del miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoí, a partir de mamíferos, serpientes y de análisis fitolíticos (Scillato Yané *et al.*, 1998; Carlini *et al.*, 2008; Albino y Carlini, 2008; Erra *et al.*, 2013). Es de la sección superior del miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoí donde fueron exhumados los restos de Testudinidae asignados a cf. *Chelonoidis* (Álvarez en Broin y de la Fuente, 1993; Noriega *et al.*, 2000) y el nuevo ejemplar (CTES-PZ 7391) de la presente contribución (Figs. 1.2; 2). De esta misma unidad litoestratigráfica se ha exhumado otro grupo de vertebrados fósiles caracterizado por la presencia de una aparente “mezcla” de taxones pampeanos y patagónicos (e.g., Xenarthra: *Neosclerocalyptus* sp., *Glyptodon* cf. *reticulatus*, *Pampatherium typum*; Rodentia: *Dolichotis* sp., *Galea* sp.; Artiodactyla: *Morenelaphus lujanensis*, *Hippocamelus sulcatus*), con otros de afinidades intertropicales (e.g., Mamalia: Xenarthra: *Holmesina paulacoutoi*; Proboscidea: *Stegomastodon waringi*; Perissodactyla: *Tapirus* sp.; Reptilia: Serpentes, Boidae: *Boa constrictor*) (Scillato Yané *et al.*, 1998; Albino y Carlini, 2008; Carlini *et al.*, 2008; Francia *et al.*, 2009; Alcaraz, 2010).

La presencia de esta aparente mezcla de taxones con diferentes requerimientos ecológicos puede deberse a que la Región Mesopotámica pudo haber estado alternativamente más vinculada con la Región Chaco-Pampeana durante los pulsos fríos y áridos, y con el sur de Brasil durante los pulsos más cálidos y húmedos (Carlini *et al.*, 2008; Albino y Carlini, 2007). Según Tonni (2009) los pulsos fríos/ áridos y cálidos/ húmedos fueron característicos del OIS 3 (estadio isotópico

3 del oxígeno) (c. 58–22 ka) correlacionable cronológicamente con la Formación Toropí/ Yupoí (c. 58–22 ka). Una serie de análisis fitolíticos realizados por Erra *et al.* (2013) en la Formación Toropí/ Yupoí apoyan esta hipótesis, ya que muestran una asociación fitolítica de plantas graminoideas: Pooidae (C3, de áreas templadas), Chloridoideae (C4, de

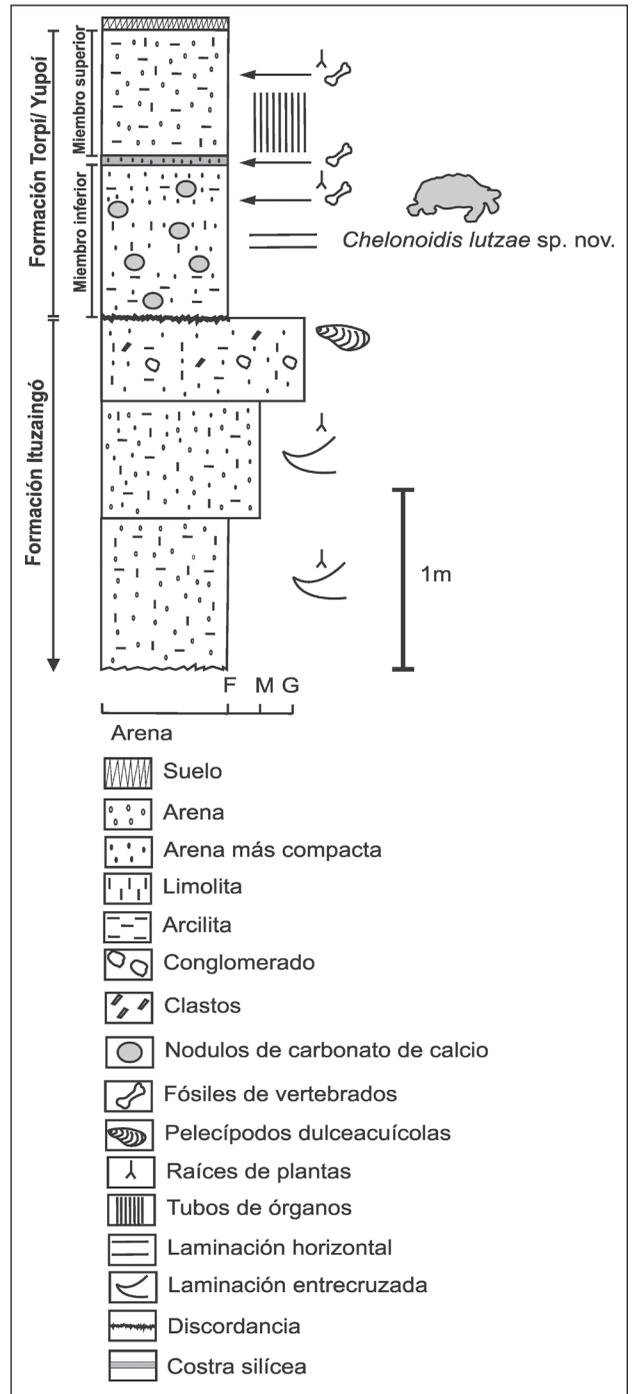


Figura 2. Perfil estratigráfico elaborado a partir de las descripciones litológicas de Herbst (1971) e Iriondo (1973, 2010).

climas fríos y áridos) y Panicoideae (C3-C4, de climas tropicales o subtropicales y regiones frías).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material estudiado corresponde al holotipo CTES-PZ 7391, depositado en la colección paleontológica de la Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura (FaCENA), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE) y Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), en la Provincia de Corrientes, Argentina. Este fue comparado con otros ejemplares de tortugas terrestres gigantes extintas [cf. *Chelonoidis* (Noriega *et al.*, 2000), ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis* (de la Fuente, 1997a)] y otros ejemplares de especies actuales [*Ch. chilensis*, *Ch. petersi*, *Ch. carbonaria*, *Ch. denticulata* y *Ch. nigra* (e.g., subespecies *Ch. nigra abingdoni* y *Ch. nigra vicina*)] depositados en distintas colecciones particulares, Museos de Ciencias Naturales y Universidades Nacionales (Apéndice 1, información suplementaria online). Se siguió la terminología anatómica del caparazón propuesta por Zangerl (1969).

En la realización del análisis filogenético se tomó como base la matriz de de la Fuente (1994). Esta matriz fue modificada y ampliada adicionándose nuevos taxones y caracteres. La matriz resultante está compuesta por 11 taxones (Apéndices 2 y 3, inf. sup. online) y 30 caracteres (Apéndice 3, inf. sup. online), incluyendo un taxón [*Geochelone sulcata* (Miller, 1779)] como el grupo externo (*out group*) y 10 taxones como grupo de estudio (*in group*). Incluimos a *G. sulcata* como grupo externo, en concordancia con la hipótesis sobre el origen biogeográfico africano de los testudínidos sudamericanos, sugerido por de la Fuente (1988, 1994, 1997b). Tal postulado es apoyado por análisis filogenéticos moleculares, cuyos resultados respaldan la monofilia de *Chelonoidis* y su relación estrecha con taxones africanos tales como *Geochelone* Fitzinger (1835) y *Kinixys* Bell (Le *et al.*, 2006).

El grupo interno esta formado por especies actuales (*Ch. chilensis*, *Ch. petersi*, *Ch. nigra vicina*, *Ch. nigra abingdoni*, *Ch. carbonaria* y *Ch. denticulata*) y extintas gigantes (?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov.), extintas pequeñas (*Ch. gringorum* y *Ch. hesternia*) junto con un ejemplar innominado del género *Chelonoidis* (YFPB PAL 0932).

En esta contribución se incorporan a la matriz las tortugas terrestres gigantes continentales extintas de América del Sur y también una especie actual pequeña, *Ch. petersi*, ya que no han sido incorporadas en análisis cladísticos previos. En el caso particular de *Ch. petersi*, si bien algunos autores la consideran sinónimo de *Ch. chilensis* (e.g., Williams, 1960;

Crumly, 1982; Pritchard y Trebbau, 1984; Caccone *et al.*, 1999; Le *et al.*, 2006, entre otros), tales consideraciones no incluyen nuevos análisis morfológicos del holotipo. Por este motivo se sigue a Fernández (1988), quien valida a *Ch. petersi* por medio del estudio del holotipo y del análisis de las variaciones morfológicas de las “tortugas chaqueñas”.

De la matriz utilizada por de la Fuente (1994), se conservaron sin modificaciones los caracteres 1, 3, 5, 6, 8, 13, 16, 21, 24 y 29; y se modificaron los caracteres 2, 4, 7, 9, 21, 22 y 26 (Apéndice 3, inf. sup. online). Del carácter 2 (cresta maxilar-premaxilar sobre la superficie triturante) incorporamos el estado: sin cresta (2). En el carácter 4 (fenestra postótica), se incorporan los estados, oculta en vista posterior (0); visible en vista posterior (1). En el carácter 7 (exageración de las protecciones córneas y osteodermos en antebrazo, muslo y talón), se especifica en qué parte de la anatomía de *Chelonoidis* se encuentran las exageraciones de las protecciones córneas (antebrazo, muslo y talón). En el carácter 9 (forma y contorno del caparazón) se incorporan los estados: domo elongado (1) y silla de montar (3). En el carácter 21 (porción distal de los escudos pectorales), se modifica el estado (1) ensanchados en sentido antero-posterior. En el carácter 22 (posición del surco húmero-pectoral con respecto al entoplastrón), se incorpora el estado, contacta o cruza el entoplastrón (0). En el carácter 26 (escotadura femoro-anal), se incorporan los estados, bien marcada (0) y ligeramente insinuada o ausente (1) (Apéndice 3, inf. sup. online).

A partir de los trabajos descriptivos de Loveridge y Williams, (1957), Auffenberg (1969) y Cabrera (1998), se tomaron las sinapomorfias del género *Chelonoidis* como de los grupos chilensis y carbonaria para elaborar los caracteres 0, 14, 15, 19, 23, 27, 28 (superficie dorsal del cráneo en vista lateral, marginal 1, presencia o ausencia del escudo cervical, lóbulo plastral posterior, escudo inguinal, expansión del lado proximal y distal del húmero y curvatura de la diáfisis del húmero) (Apéndice 3, inf. sup. online). En esta contribución, en base a las observaciones en el holotipo CTES-PZ 7391 y otros ejemplares de estudio (Apéndice 1, inf. sup. online) se incorporaron los caracteres 10, 11, 12, 17, 18, 20 y 25 [lados del caparazón, placas periféricas del margen anterior del caparazón dorsal, márgenes laterales de la placas periféricas, proyecciones epiplastrales, forma y dimensiones del entoplastron, proyecciones xifiplastrales y posición del surco femoro-anal (Apéndice 3, inf. sup. online)].

El análisis filogenético se realizó usando el programa TNT, basado en el criterio de máxima parsimonia (Goloboff *et al.*, 2008). Los caracteres multiestados fueron tratados

como desordenados. Los árboles más parsimoniosos fueron hallados usando búsquedas heurísticas Tree-Bisection-Reconnection (TBR). Si varios árboles más parsimoniosos fueron encontrados, se calculó un consenso estricto. El soporte de las ramas fue calculado usando el soporte de Bremer.

Abreviaturas institucionales. AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos; CTES-PZ, Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MHNSR, Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza, Argentina; MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MPEF-PV, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Chubut, Argentina; P.C.H.P, Peter C. H. Pritchard, Florida, Estados Unidos; YPFB-PAL, Yacimientos petrolíferos bolivianos-Paleontología, colección particular del Dr. Gustavo Sanjinés, Quebrada del Saguyo, Bolivia.

Abreviaturas anatómicas. Caparazón y plastrón. Escudos: **ab**, abdominal; **an**, anal; **cerv**, cervical; **f**, femoral; **g**, gular; **h**, humeral; **m**, marginal; **p**, pectoral; **pl**, pleural; **sc**, supra-caudal; **v**, vertebrales. Placas: **C**, costal; **En**, entoplastrón; **Ep**, epiplastrón; **Ho**, hioplastrón; **Hp**, hipoplastrón; **N**, neural; **NU**, nucal; **P**, periférica; **PA**, pilares axilares; **PI**, pilares inguinales; **PY**, pigal; **Xi**, xifiplastrón. Marcas de musculatura en el plastrón: **m.m.pec.**, marcas de musculatura pectoral; **m.m.pel.**, marcas de musculatura pélvica. Cintura: **cav.gle.**, cavidad glenoidea; **cor.**, coracoides; **esc.der.**, escápula derecha; **esc.izq.**, escápula izquierda; **pro.esc.**, proyección escapular. Esqueleto apendicular: **cab.hu.**, cabeza humeral; **cab.fe.**, cabeza femoral; **dia.**, diáfisis; **fo.intertro.**, fosa intertrocántica; **hu.**, húmero; **proc.med.**, proceso medial; **proc.lat.**, proceso lateral; **surc.epi.**, surco epifisiario; **tro.ma.**, trocánter mayor; **tro.me.**, trocánter menor.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden TESTUDINES BATSCH, 1788

Familia TESTUDINIDAE BATSCH, 1788

Género *Chelonoidis* Fitzinger, 1835

Especie tipo. *Testudo carbonaria* Spix, 1824. Por designación original.

***Chelonoidis lutzae* sp. nov.**

Figuras 3, 4, 5, inf. sup. online

Derivación del nombre. En honor a la Dra. Alicia Isabel Lutz, paleontóloga y profesora de la Cátedra de Paleontología en la Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimen-

sura (FaCENA-UNNE), por su contribución al desarrollo de la Paleontología en el Nordeste Argentino.

Holotipo. CTES-PZ 7391, caparazón dorsal y plastrón, escápula derecha e izquierda, coracoides derecho, ambos húmeros y fémures de un individuo subadulto (Figs. 3, 4 y 5).

Procedencia geográfica. Los materiales provienen del Arroyo Toropí, 10 km al sur de la localidad de Bella Vista, Provincia de Corrientes, Argentina (28°31'20,24"S–59°03'34,91"O; 58 msm) (Fig. 1).

Procedencia estratigráfica. Sección superior del miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoi (Pleistoceno tardío, c. 58-22ka) (Figs. 1.2; 2).

Diagnosis. Tortuga terrestre gigante continental del género *Chelonoidis*, con márgenes laterales que no son paralelos, como resultado de la proyección de las placas periféricas de los márgenes anteriores y posteriores libres del caparazón dorsal. Posee los márgenes laterales lobulados en las placas periféricas articuladas al plastrón. Depresión proximal muy marcada con forma subelíptica sobre las placas periféricas III a ambos lados del caparazón dorsal. Entoplastrón subromboidal amplio, con proyección distal que cruza completamente el escudo pectoral. Difiere de *Ch. chilensis*, *Ch. petersi*, *Ch. nigra* y *Ch. gringorum* porque posee el lóbulo posterior del plastrón más estrecho que el anterior y el húmero con una mayor curvatura en la diáfisis. A su vez, difiere de *Ch. nigra* porque el caparazón es de mayor espesor, los lóbulos plastrales son más alargados y por el mayor espesor de las proyecciones epiplastrales. Difiere de *Ch. carbonaria* y *Ch. denticulata* porque el caparazón tiene forma oval, y el húmero con extremo anterior expandido. Difiere de ?*Ch. gallardo* por las proyecciones epiplastrales y xifiplastrales menos desarrolladas, así como por la ausencia de tumefacciones anales en ejemplares machos. Finalmente, se diferencia de ?*Ch. australis* por los márgenes lobulados de las placas periféricas del puente y por la forma del entoplastrón.

Diagnosis. *Giant continental tortoise of the genus Chelonoidis. Lateral margins not parallel, as a consequence of the projection of the external plates of the anterior and posterior margins of the carapace; free lateral margins of dorsal and peripheral plates of bridges lobed. Proximal depression very marked, with a clear subeliptical shape on the III peripheral plates in both sides of the dorsal carapace. It shows a wide subromboidal entoplastron with a distal projection that completely crosses the pectoral scale. Chelonoidis lutzae sp. nov. differs from Ch. chilensis, Ch. petersi, Ch. nigra and Ch. gringorum because the posterior lobe of the plastron is narrower than the plastral anterior lobe, and the humerus presents a greater curvature in the diaphysis.*

In turn, it differs from *Ch. nigra* because the shell is thicker, the plastral lobes are more elongated and it shows thicker epiplastral projections than those observed in *Ch. nigra*. It differs from *Ch. denticulata* and *Ch. carbonaria* because the carapace is oval in shape, and the humerus shows its anterior end clearly expanded. It differs from ?*Ch. gallardoi* by a lesser development of the xiplastral and epiplastral projections, as well as by the absence in male specimens of anal swelling. Finally, it differs from ?*Ch.*

australis by lobed margins on the peripheral plates of the bridge and because of the shape of entoplastron.

DESCRIPCIÓN

Caparazón. El contorno general del caparazón del holotipo CTES-PZ 7391, es oval elongado y, como en otros testudínidos, está articulado por sutura con el plastrón mediante los pilares axilares e inguinales del puente (Figs. 3, 4 e inf.

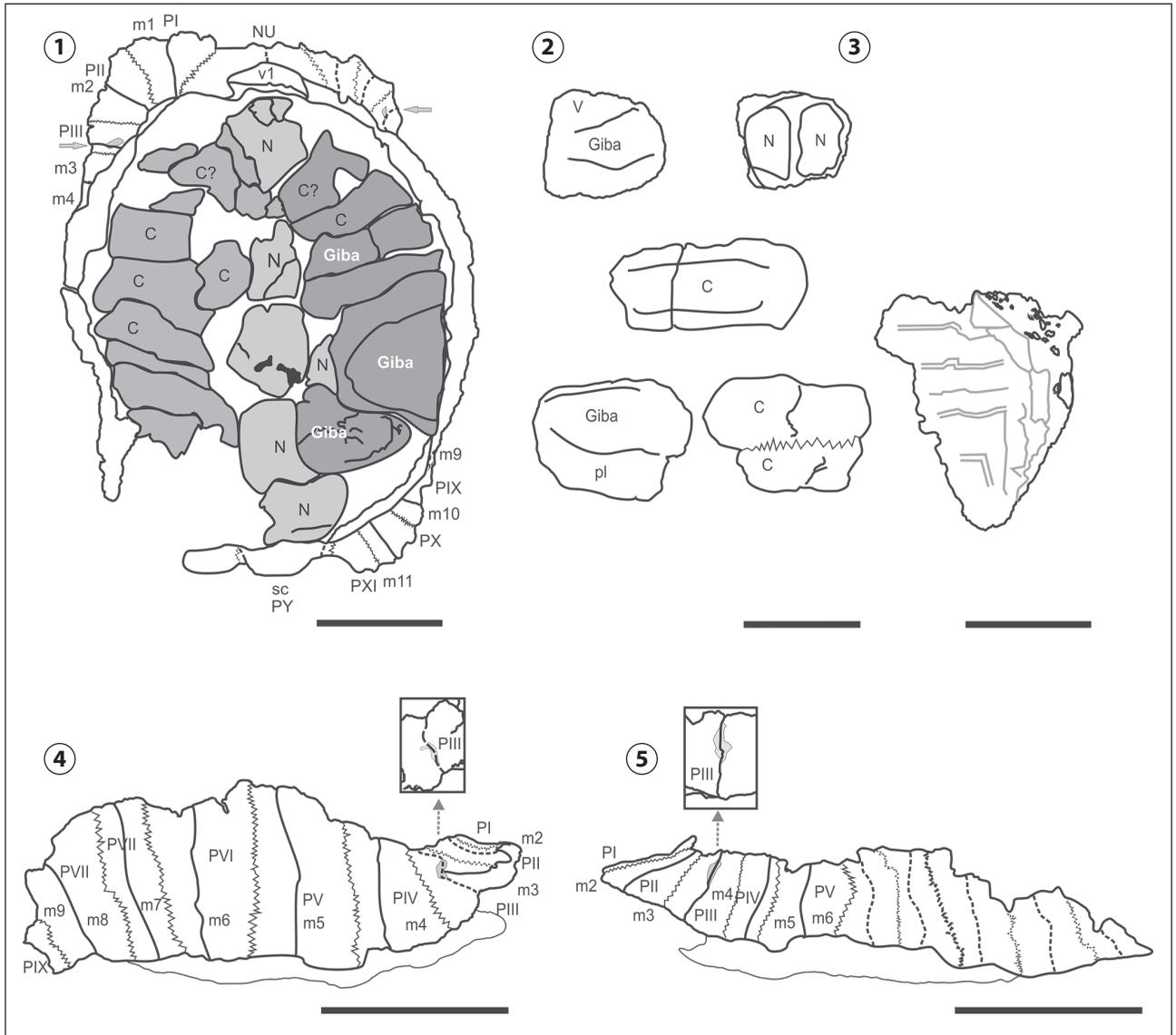


Figura 3. *Ch. lutae* sp. nov. (CTES-PZ 7391 holotipo. 1, Vista dorsal del caparazón, con placas costales y neurales desarticuladas, izquierda; vista dorsal del caparazón sin dichas placas desarticuladas y con los márgenes libre de yeso, centro; esquema del caparazón en vista dorsal, derecha. Las flechas grises indican depresiones simétricas subelípticas. Escala= 150 mm. 2, Giba neural, arriba, vista dorsal, izquierda, vista ventral, derecha; giba costal, abajo, vista dorsal, izquierda y derecha abajo, vista ventral, izquierda arriba. Escala= 20 mm. 3, Fragmento de placa costal con líneas de crecimiento. En el esquema, las líneas grises indican las líneas de crecimiento. Escala= 30 mm. 4, Vista lateral derecha del caparazón, mejor preservado, la flecha indica la depresión simétrica subelíptica fragmentada. Escala= 150 mm. 5, Vista lateral izquierda del caparazón. Escala= 150 mm. En todos los esquemas se indican solamente las placas periféricas y marginales preservadas. Las líneas gruesas indican elementos del caparazón y las finas del plastrón. Líneas en zigzag indican suturas (entre placas), líneas rectas indican surcos (entre escudos). Escudos: **m, marginal; **pl**, pleural; **sc**, supracaudal; **v**, vertebrales. Placas: **C**, costal; **P**, periférica; **PY**, pigal.**

un esbozo de giba costal de pendientes suaves (Fig. 3.2 e inf. sup. online).

Como ocurre en todos los representantes de Testudiniidae, el holotipo CTES-PZ 7391 posee 11 placas periféricas y una placa pigal, así como 11 escudos marginales, no distinguiéndose los surcos que delimitan al escudo supracaudal (Fig. 3.1 e inf. sup. online). Todas las placas perisféricas preservadas de la región anterior izquierda y parte de la región lateral derecha, son trapezoidales (Fig. 3.1, 4, 5 e inf. sup. online). En la región anterior izquierda del caparazón, se distinguen las placas periféricas I, II y III que forman el margen libre, alternan respectivamente con los escudos marginales 1, 2 y 3. Estas placas, son de mayores dimensiones que las restantes. Las periféricas IV-VII forman parte del puente plastral, cada placa posee márgenes laterales marcadamente lobulados, condición diferente a la observada en otros testudínidos sudamericanos (Fig. 3.1, 4, 5 e inf. sup. online). Respecto a la periférica VIII, se preservó del lado derecho, presentando una concavidad a nivel del surco de la marginal 8. En el margen posterior libre del caparazón dorsal se distinguen las placas periféricas X, XI y una pigal trapezoidal. La placa pigal es más larga que ancha y convexa con borde libre redondeado y dirigido centralmente (Fig. 3.1 e inf. sup. online). Siguiendo un orden de mayor a menor en cuanto a su espesor, la pigal tiene el mayor espesor, luego siguen las periféricas del margen posterior, margen anterior del caparazón dorsal y las placas costales (Tab. 2). Las periféricas X y XI se proyectan posteriormente a la placa pigal, aunque en menor medida que lo observado en *Ch. gallardoii* (de la Fuente, 1997a, fig. 9) conformando un margen lobulado (Fig. 3.1 e inf. sup. online).

Los escudos córneos están pobremente preservados sobre la superficie dorsal del caparazón. Aún así, se observan gran parte de los de los 11 marginales a cada lado.

Los escudos marginales 1 y 2, mejor reconocidos en el lado izquierdo, tienen forma trapezoidal. Los marginales 3, 4, 5 y 6 son pobremente reconocidos, aún así se puede describir la forma que es subrectangular. La superficie ocupada por cada uno de estos escudos es mayor que la ocupada por el tercer marginal. Del lado derecho se distinguen mejor los

escudos marginales 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10 y 11 los cuales tienen forma subrectangular (Fig. 3.1, 4). Del lado izquierdo se preservaron las marginales 2, 3, 4, 5 y 6 (Fig. 3.1, 5 e inf. sup. online).

Plastrón. El plastrón es longitudinalmente más corto que el caparazón, con su máxima anchura a nivel de las placas hio-hipoplastrales. Se preservó completo, articulado con el caparazón mediante los puentes. Estos puentes conservaron los pilares axilares e inguinales (Fig. 4.1, 2 e inf. sup. online).

El plastrón posee el lóbulo posterior más estrecho que el anterior (Fig. 4.1, 2 e inf. sup. online), condición observada en *Ch. gallardoii* así como en las especies actuales *Ch. denticulata* y *Ch. carbonaria*. Los epiplastrones son grandes, como en la mayoría de las especies de *Chelonoidis*, con una leve proyección epiplastral ligeramente bifurcada en el margen anterior de la región cubierta por los escudos gulares. En la región proximal de cada hemiproyección epiplastral del lóbulo presenta una pequeña muesca lateral en V. Estos epiplastrones rodean anterolateralmente a un entoplastron de forma subromboidal, amplio proximalmente, con lados antero-laterales redondeados. Esta placa proximalmente atraviesa levemente los surcos gulo-húmeral, y distalmente posee una proyección que atraviesa el surco de los escudos pectorales (Fig. 4.1 e inf. sup. online), condición no observada en ningún otro testudínido conocido. La relación entre la longitud y espesor del borde epiplastral (Tab. 1), se encuentra en el rango de las especies actuales del grupo carbonaria Auffenberg (1971). En línea media, cada hemi-hioplastrón es más ancho que largo (220 mm de ancho y 120 mm de longitud) y en plano sagital son longitudinalmente de menores dimensiones que los hipoplastrones, esto se debe a la proyección distal del entoplastron. Los hioplastrones están suturados a los bordes postero-laterales del entoplastron y de los epiplastrones. Estos constituyen menos de la mitad anterior del puente y se contactan con la superficie visceral de la placa periférica IV mediante los pilares axilares. En vista visceral, se observa que los pilares axilares son de longitud y ancho mayor que los correspondientes a los pilares inguinales (Tab. 2). Los escudos axilares e inguinales no se preservaron en vista ventral. En línea media, cada hemi-hipoplastron, es relativamente más largo que ancho (220 mm de ancho y 230 mm de largo). Además, en superficie ocupada, son las placas plastrales más grandes del conjunto. Se extienden lateralmente para formar un poco más de la mitad posterior del puente. Mediante los pilares inguinales contactan con la superficie visceral de la VIII periférica (Fig. 4.2 e inf. sup. online). Los pilares inguinales, muy notorios en vista ventral y en vista

TABLA 1. Relaciones entre las dimensiones de las placas del plastrón y del caparazón de *Ch. lutzae* sp. nov.

Relación entre la longitud y espesor del borde epiplastral	1,3
Relación entre el ancho y la profundidad de la escotadura anal	1,8
Relación entre el ancho basal y espesor del xifiplastrón	0,7

TABLA 2. Medidas de las placas y escudos del caparazón dorsal, plastrón y del esqueleto apendicular preservado de los ejemplares de CTES-PZ 7391 (*Ch. lutzae* nov. sp.) y CTES-PZ 7101 (en mm).

<i>Caparazón dorsal del ejemplar CTES-PZ 7391</i>	
<i>Longitud recta del caparazón dorsal</i>	830
<i>Anchura del caparazón dorsal</i>	610
<i>Altura máxima del caparazón dorsal</i>	200
<i>Altura estimada de la placa pigal</i>	128
<i>Ancho dorsal estimado de la placa pigal</i>	114
<i>Espesor de las periféricas del margen anterior del caparazón dorsal</i>	25
<i>Espesor de las periféricas del margen posterior del caparazón dorsal</i>	41
<i>Espesor de las neurales preservadas</i>	<i>Varía de 14 a 33</i>
<i>Espesor de las costales izquierdas</i>	21
<i>Espesor de las costales derechas</i>	<i>Varía de 20 a 54</i>
<i>Espesor de la pigal</i>	54
<i>Plastrón del ejemplar CTES-PZ 7391</i>	
<i>Longitud del plastrón</i>	720
<i>Longitud del lóbulo anterior del plastrón</i>	160
<i>Anchura del lóbulo anterior del plastrón</i>	359
<i>Espesor del lóbulo anterior</i>	26
<i>Longitud del lóbulo posterior del plastrón</i>	210
<i>Anchura del lóbulo posterior del plastrón</i>	340
<i>Espesor del lóbulo posterior izquierdo</i>	26
<i>Espesor del lóbulo posterior derecho</i>	15
<i>Longitud en línea media del epiplastrón</i>	65
<i>Espesor de la proyección epiplastral</i>	34
<i>Longitud en línea media del entoplastrón</i>	161
<i>Longitud en línea media del hioplastrón</i>	120
<i>Longitud en línea media del hipoplastrón</i>	230
<i>Longitud en línea media del xifiplastrón</i>	144
<i>Espesor del margen basal del xifiplastrón</i>	<i>Izquierdo 42 derecho 24</i>
<i>Longitud del pilar axilar</i>	100
<i>Anchura del pilar axilar</i>	55
<i>Longitud del pilar inguinal</i>	120
<i>Anchura del pilar inguinal</i>	25
<i>Longitud en línea media de los gulares</i>	65
<i>Longitud en línea media de los humerales</i>	144
<i>Longitud en línea media de los pectorales</i>	23
<i>Longitud en línea media de los abdominales</i>	276
<i>Longitud en línea media de los femorales</i>	132
<i>Longitud en línea media de los anales</i>	80
<i>Longitud de la muesca anal</i>	80
<i>Ancho de la muesca anal</i>	110
<i>Caparazón del ejemplar CTES-PZ 7101</i>	
<i>Espesores de las costales derechas e izquierdas</i>	<i>Varía de 57 a 73</i>
<i>Espesores de las neurales</i>	<i>Varía de 57 a 90</i>

visceral, tienen una longitud mayor que los pilares axilares pero con un espesor menor (Fig. 4.1, 2 e inf. sup. online). La distancia axilo-inguinal es mayor que la longitud del lóbulo anterior y del posterior del plastrón respectivamente, condición generalizada en los testudínidos. Los xifiplastrones están bien desarrollados, sin las tumefacciones anales en la superficie ventral como las observadas en el holotipo de ?*Ch. gallardoi* y en los machos de *Ch. nigra*. Se entiende por tumefacciones a una serie de prominencias redondeadas a nivel de los escudos anales sobre la superficie ventral del plastrón (Van Denburgh, 1914; de la Fuente, 1997a). En vista visceral del lóbulo plastral posterior, a nivel de la región lateral del área cubierta por los escudos femorales, se observa una asimetría marcada en el ensanchamiento y el espesor entre los rebordes de los márgenes rectilíneos izquierdos y derechos (Fig. 4.2 e inf. sup. online). Un mayor grado de asimetría entre este ensanchamiento y espesor se observa en los rebordes cubiertos por los escudos anales. Adheridos a este reborde xifiplastral izquierdo cubierto por el escudo anal, se observan dos prominencias redondeadas (que puede ser interpretada como una patología ósea) (Fig. 4.2 e inf. sup. online). Es por este motivo que en esta región anatómica, la relación entre el ancho basal y espesor del xifiplastrón es de 0,7 (Tab. 1), siendo notablemente diferente a las especies de los grupos chilensis y carbonaria [*Ch. chilensis* 5,1; *Ch. carbonaria* 2,7; *Ch. denticulata* 2,8 Auffenberg (1971)].

Los escudos gulares son subromboidales y pequeños, como lo observado en *Ch. denticulata*, con un largo surco intergular que contacta ambos escudos gulares en la línea media. El surco gulo-humeral atraviesa el entoplastron. Los escudos humerales tienen forma subrectangular con un amplio contacto medial y bordes libres convexos. El surco húmero- pectoral, es recto en línea media y oblicuo en los laterales, cercano al contacto con el puente. Los escudos pectorales, los más cortos del conjunto, se estrechan hacia la línea media y se ensanchan hacia los costados laterales del plastrón; el contacto en la línea media de estos escudos atraviesa la región distal de la proyección de la placa entoplastral. Los escudos abdominales, con forma subrectangular, son los escudos plastrales de mayor tamaño. Los escudos femorales tienen forma de trapecio invertido con borde ligeramente curvado. Los escudos anales son trapezoidales (Fig. 4.1 e inf. sup. online).

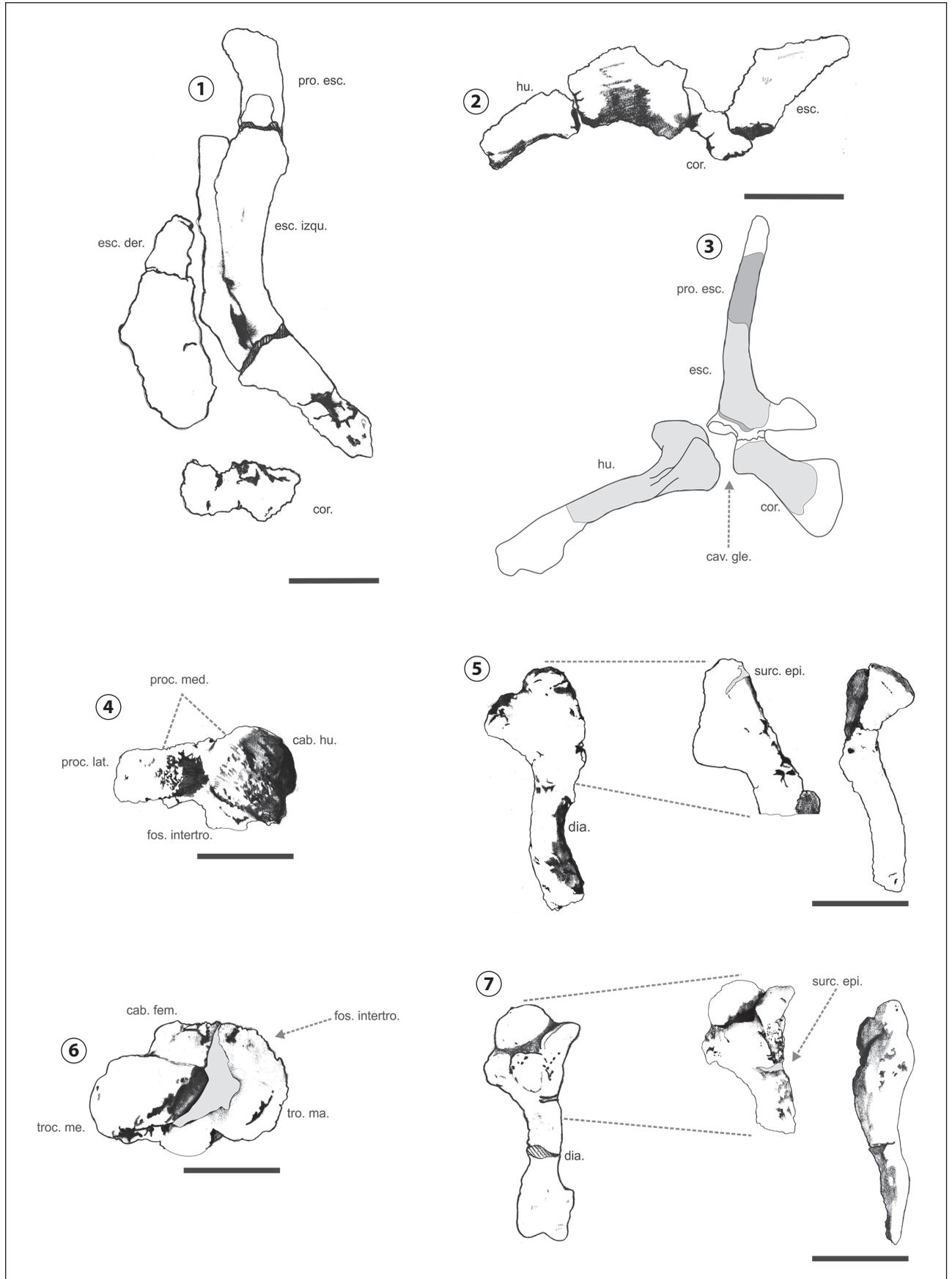
Se midió la longitud en la línea media de los escudos plastrales del holotipo y se obtuvo la siguiente fórmula plastral, Ab>Hu>Fe>An>G>Pe. Dicha fórmula plastral es similar a la presente en *Ch. denticulata*. A su vez, la escotadura

anal está muy bien marcada y con forma de V invertida. La relación entre el ancho y la profundidad de la escotadura anal es 1,8. (Tab. 2). Este índice indica una escotadura muy marcada en el holotipo de *Ch. lutzae* sp. nov. Diferencias muy pronunciadas en la profundidad de la escotadura anal se reconocen entre ejemplares machos y hembras adultos de la especie actual *Ch. chilensis*, caracterizándose las hembras por una escotadura somera, mientras que esta es más profunda en los machos (de la Fuente, obs. pers.). En *Ch. lutzae* sp. nov., la profunda escotadura anal junto con la superficie plastral cóncava, comprendida por los escudos pectorales, humerales, abdominales, femorales y la región anterior de los escudos anales, indican que el holotipo representa un macho (Fig. 4.1 e inf. sup. online).

Cintura escapular. Se han preservado ambas cinturas escapulares (Fig. 5.1, 2 e inf. sup. online). De la escápula izquierda sólo se preservó el proceso escapular y el acromion. La escápula es alargada y presenta el extremo de la lámina deformado, simulando una bifurcación del mismo. El acromion se presenta erosionado en la base y es pequeño respecto de la escápula. No se conservó el coracoides. Esta escápula, a juzgar por el ángulo obtuso (120°) que formarían la prolongación escapular y el acromion, también del tamaño de la prolongación escapular respecto del acromion, sugiere la presencia de un caparazón dorsal con forma de domo de altura considerable, como es típico en gran parte de las especies de testudínidos [Depecker *et al.*, (2006) (Fig. 5.1 e inf. sup. online)].

La cintura escapular derecha preservó los siguientes elementos: el coracoides, la base de la lámina escapular y parte de la base del acromion, distinguiéndose la cavidad glenoidea entre estos elementos. Si bien el acromion se encuentra fragmentado, la parte distal de la lámina se encuentra levemente expandida, condición generalizada en los testudínidos (Auffenberg, 1974). Del coracoides, solo se preservó la base articular. En el holotipo de *Ch. lutzae* sp. nov. el coracoides fue hallado articulado con el húmero derecho (Fig. 5.2, 3 e inf. sup. online).

Húmero. En el holotipo CTES-PZ 7391, se preservaron en buen estado los dos húmeros, uno de ellos se encontró articulado con la cintura escapular (Fig. 5.4–5 e inf. sup. online). En su extremo proximal el húmero izquierdo conservó los dos procesos, el lateral y el medial, y la cabeza humeral. Los procesos lateral y medial, se observan en vista ventral y la cabeza humeral se observa en vista dorsal. La región que se corresponde con la fosa intertrocanterica, limitada por los procesos lateral y medial, está muy erosionada (Fig. 5.4 e inf.



sup. online). Se observa un surco epifisiario cerca del extremo del proceso medial (Fig. 5.4 e inf. sup. online). Entre la base de la epífisis proximal y la cabeza humeral, se observa un ángulo de 70°. La diáfisis es elongada, muy grácil, con una pronunciada curvatura en vista lateral formando un ángulo de 40° con el extremo distal del húmero, el cual está moderadamente expandido (Fig. 5.5 e inf. sup. online).

Fémur. El fémur derecho presenta buen estado de preservación, aunque al igual que los húmeros, la epífisis distal se ha erosionado (Fig. 5.6–7 e inf. sup. online). Presenta una cabeza femoral proporcionalmente más elevada y grande que los demás procesos, con forma redondeada aplanada, y un trocánter mayor, redondeado dorsalmente aplanado proyectado hacia el lateral derecho (Fig. 5.6 e inf. sup. online). También se observa un trocánter menor aplanado y proyectado levemente hacia el lateral izquierdo. Se reconoce una fosa intertrocantérica muy pronunciada entre la cabeza femoral y el trocánter mayor y un surco epifisiario en la base de la epífisis proximal del fémur (Fig. 5.6–7 e inf. sup. online).

La diáfisis es proporcionalmente más amplia en la región superior, no tan elongada en comparación al húmero. La región distal de la diáfisis no conserva las apófisis articulares de la epífisis que articula con la tibia y fibula (Fig. 5.7 e inf. sup. online).

Determinación del holotipo CTES-PZ 7391 (Ch. lutzae sp. nov.)

Diversos autores han propuesto una serie de sinapomorfias para la familia Testudinidae, a partir de caracteres del cráneo, caparazón, plastrón, costillas, cinturas y esqueleto apendicular. Respecto de los caracteres craneales, los testudínidos se caracterizan por la presencia de un techo craneano fuertemente emarginado, presencia de una escotadura estapedial cerrada, presencia de un paladar cóncavo, fisura etmoidal amplia (Crumly, 1982; Pritchard y Trebbau, 1984). El caparazón se caracteriza por ser abovedado y tiene como regla general, una serie neural con alternancia de octogonales y tetragonales (a excepción de las neurales proximales) y costales II, IV y VI estrechas (Auffenberg, 1974). El plastrón posee ocho escudos (gulares, humerales, axilares, pectorales, abdominales, femorales, inguinales y anales) de

los cuales dos son los más pequeños del conjunto (axilares e inguinales), los epiplastrones son más espesos que en los Emydidae, considerados grupo hermano de Testudinidae (Auffenberg, 1974; Pritchard y Trebbau, 1984; Joyce *et al.*, 2004). Las costillas poseen cabezas y extremos distales reducidos (Auffenberg, 1974; Crumly, 1984). Las cinturas escapulares poseen la prolongación escapular alargada (asociado a un caparazón en forma de domo) y el coracoides pequeño respecto de ésta, también el coracoides posee una expansión en el extremo medial, formando un ángulo obtuso con el acromion (Auffenberg 1974; Crumly, 1984; Depecker *et al.*, 2006). Finalmente, el esqueleto apendicular presenta procesos radial y cubital centralmente torcidos con presencia de un pequeño ángulo; el fémur posee una cresta recta, formada por la unión de ambos trocánteres y también posee una fosa intertrocantérica; el autopodio posee la fusión de huesos carpales y la reducción de los dígitos en dos o tres falanges (Auffenberg, 1974; Crumly, 1984).

Loveridge y Williams, (1957) consideraron a *Chelonoidis* como subgénero del género *Geochelone*, cuya sinapomorfia es la ausencia de escudos cervicales. Sin embargo, para Bour (1980) la ausencia de escudos cervicales es un carácter poco consistente, dado que este carácter fue adquirido en *Testudo* (Linnaeus, 1758), *Dipsochelys* (Bour, 1982), *Indotestudo* (Lindholm, 1929) y *Kinixys* (Gray, 1831). En este sentido, Bour (1980) elevó a *Chelonoidis* a la categoría de género y lo caracterizó por las siguientes sinapomorfias: 1) hundimiento de la apertura nervi glossopharyngii en la fenestra postótica, 2) reducción anterior de la cresta dentaria interna, 3) alargamiento de la porción distal de los pectorales, 4) pérdida de los espolones córneos aislados. Además, Cabrera (1998, pág. 32) distinguió al género *Chelonoidis* por los siguientes caracteres: “tortugas terrestres, con caparazón generalmente globoso y alto; sin escudo cervical; supracaudal indivisa; escudos pectorales mucho más cortos hacia el plano sagital del cuerpo que en proximidad de los marginales; cresta dentaria interna reducida hacia anterior; con distribución exclusivamente Neotropical”.

Sin embargo, el carácter diagnóstico del alargamiento de la porción distal de los escudos pectorales del género *Chelonoidis* propuesto por Bour (1984), también se observa

Figura 5. *Ch. lutzae* sp. nov. (CTES-PZ 7391 holotipo). 1, cintura escapular izquierda en vista lateral. Escala= 10 mm. 2, Cintura escapular derecha en vista lateral. Escala= 10 mm. 3, Esquema de los elementos de la cintura hallados. Gris claro, representa cintura escapular derecha y gris oscuro, cintura escapular izquierda. 4, Vista proximal del húmero izquierdo. Escala= 10 mm. 5, Vista lateral del húmero izquierdo. 6, Vista proximal del fémur derecho. Escala= 10 mm. 7, Vista lateral del fémur derecho. Cintura: **cav. gle.**, cavidad glenoidea; **cor.**, coracoides; **esc. der.**, escápula derecha, **esc. izq.**, escápula izquierda; **pro. esc.**, proyección escapular. Esqueleto apendicular: **cab. hu.**, cabeza humeral; **cab. fe.**, cabeza femoral; **dia.**, diáfisis; **fo. intertro.**, fosa intertrocantérica; **hu.**, húmero; **proc. med.**, proceso medial; **proc. lat.**, proceso lateral; **surc. epi.**, surco epifisiario; **tro. ma.**, trocánter mayor; **tro. me.**, trocánter menor.

en las especies actuales *Testudo hermani* (Gmelin, 1789) y *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758). El ensanchamiento de la porción distal (lateral) de los escudos pectorales es anterior en *Testudo hermani* y posterior en *Testudo graeca*. Lo que observamos, es que el género *Chelonoidis* difiere de estos dos géneros y especies, porque el ensanchamiento distal de los escudos pectorales es anterior y posterior. Por otro lado, el carácter diagnóstico de los escudos pectorales mucho más cortos hacia el plano sagital del cuerpo que en proximidad de los marginales propuesto por Cabrera (1998), también está presente en otras especies actuales y extintastales como *Testudo graeca*, *Testudo hermanni* y *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851), entre otros. De esta manera proponemos que el carácter diagnóstico de los escudos pectorales del género *Chelonoidis*, está caracterizado por ser muy estrechos en la línea media y expandida hacia los marginales, en sentido antero-posterior.

Existen diferencias entre las tortugas terrestres gigantes continentales (?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov.) e insulares (*Ch. nigra*). En la actualidad, *Ch. nigra* es una especie de tortuga terrestre de mayores dimensiones respecto de las continentales (*Ch. chilensis*, *Ch. petersi*, *Ch. carbonaria* y *Ch. denticulata*) que habita exclusivamente en las islas Galápagos. Estas tortugas gigantes insulares son denominadas por Pritchard y Trebbau (1984) "thin shelled giant tortoises". Como han mencionado Bour (1984) y Pritchard y Trebbau (1984), el gran tamaño del caparazón, asociado a otros rasgos morfológicos propios de estas tortugas, está vinculado a fenómenos de insularidad. Entre éstos se mencionan ciertos rasgos que indican la tendencia hacia la reducción de los elementos óseos del caparazón: placas óseas de poco espesor, reducción del plastrón, agrandamiento de las aperturas del caparazón y la falta de espesamiento de la proyección epiplastral. Todas estas modificaciones son producidas en ausencia de predadores en las islas (Bour, 1987, 2003). Por el contrario, Caccone *et al.*, (1999) propusieron que el gigantismo de las tortugas Galápagos se originó como una preadaptación (exaptación) más que una tendencia evolutiva estimulada por ambientes insulares carentes de predadores. A diferencia de estas formas gigantes insulares, Pritchard y Trebbau (1984) incluyeron entre las "thick shelled giant tortoise", a todas las tortugas terrestres continentales con caparazones de hasta 120 cm de longitud, placas óseas de mayor espesor, reducción de la apertura del caparazón y con engrosamientos en las proyecciones epiplastrales.

Indudablemente el holotipo CTES-PZ 7391, puede ser atribuido a la familia Testudinidae por la presencia de cier-

tas características tales como: caparazón abovedado, plastrón con ocho escudos (gulares, humerales, pectorales, abdominales, femorales, anales y los escudos de menor tamaño como los axilares e inguinales), con epiplastrones gruesos, tuberosidades del húmero próximas y fosa trocántérica del fémur restringida por la unión de los trocánteres; prolongación escapular alargada (asociado a un caparazón en forma de domo) con coracoides pequeño respecto de ésta; a pesar de que el coracoides está parcialmente preservado, en sus extremos distales puede inferirse una expansión, condición generalizada en la familia de tortugas terrestres Testudinidae (Loveridge y Williams, 1957; Auffenberg, 1974; Cabrera, 1998; Depecker *et al.*, 2006).

El mayor espesor del caparazón del holotipo CTES-PZ 7391, similar a ?*Ch. australis* (de la Fuente, 1997a) permite referirlo a las "thick shelled giant tortoise" *sensu* Pritchard y Trebbau (1984). Si bien la longitud recta lineal de los caparazones de estas tortugas gigantes continentales extintas no alcanzan los 120 cm (holotipo CTES-PZ 7391, 83 cm; ?*Ch. australis* 95 cm y ?*Ch. gallardoi* 98 cm) pueden ser incluidos en la categoría mencionada, porque estas especies están representados por holotipos en estadios subadultos y adultos. A su vez, la condición de los escudos pectorales (muy estrechos en la línea media y expandida hacia los marginales, en sentido antero-posterior) permite asignar este holotipo (CTES-PZ 7391) al género *Chelonoidis*. *Chelonoidis lutzae* sp. nov. presenta una conjunción de caracteres que hace posible reconocerla como una entidad específica diferente de las restantes especies atribuidas al género *Chelonoidis* (ver diagnosis).

Relaciones filogenéticas

El análisis filogenético dio como resultado 4 árboles igualmente parsimoniosos de 41 pasos (CI= 0,805, RI= 0,826).

Respecto de los nombres asignados a los nodos, solamente el nodo 16 posee nombre formal que corresponde al género *Chelonoidis*. Los nombres asignados a los nodos 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21 y 22 son "informales". Los nodos 15 y 18 son denominados con los nombres "informales" utilizados por Auffenberg (1971), mientras que a los nodos 14, 17, 19/20, 20/21 y 21/22 le asignamos nombres "informales" a partir de nuestras observaciones.

El clado del género *Chelonoidis* (nodo 16) comparte un ancestro común y las sinapomorfias del género están representadas por los caracteres 1, 3, 6, 14, 21 [(carácter 1) apertura nervi glossopharyngei: hundida en la fenestra postótica

(1); (carácter 3) cresta dentaria lingual: acortada cerca de la sínfisis (1); (carácter 6) espolones córneos aislados: ausentes (1); (carácter 14) con escudo cervical: sin escudo cervical (1); (carácter 21) porción distal de los escudos pectorales: ensanchados en sentido anterior y posterior (1); Apéndice 3, inf. sup. online]. Sin embargo, algunos de estos caracteres no se preservaron en los holotipos y ejemplares de especies extintas. De esta manera, son entradas faltantes (?) los caracteres 1, 3 y 6 en las especies y ejemplares extintos *Ch. gringorum*, *Ch. hesterna*, ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis*, *Ch. lutzae* sp. nov. e YPFB PAL 0932; otra entrada faltante (?) es el carácter 21 en las especies y ejemplares extintos ?*Ch. gallardoi*, *Ch. lutzae* sp. nov. e YPFB PAL 0932; la siguiente entrada faltante (?) es el carácter 14 en las especies extintas gigantes ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis*. Por este motivo, los caracteres mencionados podrían considerarse sinapomorfias ambiguas del género *Chelonoidis* (Apéndice 2, inf. sup. online).

En la topología del clado *Chelonoidis* obtenido en el consenso estricto, se observa una politomía entre tres especies terminales (*Ch. lutzae* sp. nov., ?*Ch. gallardoi* y ?*Ch. australis*) y las especies actuales y extintas que integran dos subclados monofiléticos denominados por Auffenberg (1971), grupos carbonaria (nodo 18) y chilensis (nodo 15) (Fig. 6.1). El grupo carbonaria (nodo 18), está formado por una especie actual, *Ch. denticulata* que es el grupo hermano del clado “subgrupo carbonaria” (nodo 17), integrado por la especie actual *Ch. carbonaria* y la especie del Mioceno tardío, *Ch. hesterna*. El grupo carbonaria está soportado por los siguientes caracteres: superficie dorsal del cráneo en vista lateral globoso (carácter 0); cresta maxilar-premaxilar sobre la superficie triturante obliterada (carácter 2); escamas occipitales delgadas (carácter 5); forma del caparazón cilindroideo (carácter 9); lados del caparazón paralelos o cóncavos (carácter 10); los márgenes laterales de las placas periféricas sin quilla (carácter 12); marginal 1 con amplio contacto con el opuesto (carácter 15); proyecciones epiplastrales truncadas (carácter 17); la expansión leve del extremo proximal y distal del húmero (carácter 27). El “subgrupo carbonaria”, está soportado por los siguientes caracteres: posición del surco humero-pectoral con respecto al entoplastrón, que no contacta con el entoplastrón (carácter 22) y por el amplio contacto fémoro-inguinal (carácter 24) (Apéndice 3, inf. sup. online).

El siguiente grupo recuperado, el grupo chilensis (nodo 15), está conformado por dos subclados monofiléticos, el “subgrupo chilensis” (nodo 20) y otro que lo denominamos informalmente como “subgrupo gringorum” (nodo 14). El “subgrupo gringorum”, está integrado por un taxón inno-

minado representado por el ejemplar YPFB PAL 0932 del Oligoceno tardío–Mioceno temprano de Bolivia y por *Ch. gringorum* del Oligoceno tardío–Mioceno temprano de la Patagonia Argentina. El “subgrupo chilensis”, está integrado por las especies actuales de “tortugas de las islas Galápagos” (nodo 21), *Ch. nigra abingdoni* y *Ch. nigra vicina*; y el “subgrupo tortugas Chaqueñas” (nodo 19), conformado por *Ch. chilensis* y *Ch. petersi*. El grupo chilensis está soportado por la forma y dimensiones del entoplastrón, romboidal de moderado tamaño (carácter 18) y posición del surco humero-pectoral con respecto al entoplastrón, no contactando al entoplastrón (carácter 22). El “subgrupo gringorum”, está poco soportado, y solamente se recupera por la presencia del escudo inguinal no expuesto en vista ventral (carácter 23). En tanto que el “subgrupo chilensis”, conforma un grupo sustentado por el lóbulo plastral posterior más estrecho o de igual ancho que el lóbulo anterior (carácter 19) y la escotadura femoro-anal ligeramente insinuada o ausente (carácter 26). El subgrupo de “tortugas de las islas Galápagos”, está soportado por un carácter, el caparazón óseo aligerado (carácter 8). Del mismo modo el subgrupo de “tortugas Chaqueñas” está sustentado solamente por la exageración de las protecciones córneas y osteodermos en antebrazo, muslo y talón (carácter 7).

El análisis de máxima parsimonia no incluye en ninguno de los dos clados (grupos chilensis y carbonaria) a las especies gigantes tales como ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov. Esto se debe a que existen incongruencias, porque poseen caracteres en mosaico. Es decir, poseen una “combinación” de caracteres de los actuales grupos chilensis y carbonaria y esto genera varias resoluciones, en tanto las incluye en el grupo chilensis o en el grupo carbonaria (Apéndice 2, inf. sup. online).

Sin embargo, cuando ?*Ch. gallardoi* es removida del árbol de consenso estricto, mediante la opción “pruned tree” del TNT (Trees/Comparisons/Pruned Trees), se recuperan 2 árboles igualmente parsimoniosos de 38 pasos (CI= 0,868, RI= 0,891). Esto se debe principalmente, a que en el cladograma 1, las especies ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov. forman un subclado basal siendo grupo hermano del clado que incluye ?*Ch. gallardoi* y el grupo chilensis, clado que contiene el “subgrupo gringorum” y el “subgrupo chilensis”. A su vez, en el cladograma 2 cuando ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov. forman un subclado dentro del grupo carbonaria, ?*Ch. gallardoi* es la especie basal respecto del grupo chilensis. A pesar de esto, en todos los cladogramas se mantiene la relación estrecha entre ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov.

Por este motivo, en este análisis se recupera a *Ch. lutzae* sp. nov. formando un subclado monofilético con ?*Ch. australis*, al que denominamos grupo de “tortugas terrestres gigantes extintas continentales de América del Sur”. Dicho grupo está soportado por placas periféricas del margen anterior del caparazón dorsalmente proyectadas (carácter 11; Apéndice 3, inf. sup. online).

Los árboles de consenso estricto y el de consenso reducido son similares en la topología del clado *Chelonoidis*. Aunque la politomía en el clado *Chelonoidis* de consenso estricto, consiste entre tres especies terminales (*Ch. lutzae* sp. nov., ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis*) y dos subclados monofiléticos (grupos *chilensis* y *carbonaria*). Mientras que la politomía del clado *Chelonoidis* en el consenso reducido, consiste entre tres subclados monofiléticos (grupo *chilensis*, *carbonaria* y el nuevo grupo recuperado de las “tortugas terrestres gigantes extintas continentales de América del Sur”) (Fig. 6.2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este aporte se describió y nominó una nueva especie de tortuga terrestre gigante continental extinta de América del Sur, para el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes, Argentina. *Chelonoidis lutzae* sp. nov. representa la primera nominación de un Testudinidae gigante continental para el Pleistoceno tardío de América del Sur; ya que las especies que fueron nominadas previamente son referidas a especies actuales, carecen de una buena diagnosis o pasaron a ser sinónimo objetivo de especies gigantes ya conocidas pero de diferente período (Broin y de la Fuente, 1993; de la Fuente, 1997a,b, 2005).

El género *Chelonoidis* se define por la siguiente combinación de caracteres propuestos por Loveridge y Williams (1957) y Bour (1984). Estos caracteres son la presencia de la apertura nervi glossopharyngei, hundida en la fenestra postótica; cresta dentaria lingual, acortada cerca de la sínfisis; ausencia de espolones córneos aislados; ausencia de escudo cervical y porción distal de los escudos pectorales ensanchados en sentido proximal y distal. A pesar de que Bour (1984) descartó el carácter diagnóstico de la ausencia de escudos cervicales, en este aporte se lo valora porque se observó en especies actuales y en la mayoría de las especies extintas del género. Las especies extintas que carecen de algunos de estos caracteres, es porque no se preservaron estas estructuras anatómicas que permitirían conocer su presencia o ausencia. Por otro lado, el carácter diagnóstico de los escudos pectorales en el género *Chelonoidis* codificado inicialmente por Bour (1984) y modificado por Cabrera

(1998), lo presentan otros géneros y especies actuales. Sin embargo los escudos pectorales muy estrechos en la línea media y expandida hacia los marginales, en sentido anterior y posterior es un carácter propio del género *Chelonoidis* y lo presenta el holotipo CTES-PZ 7391. Por este motivo, fue modificado en la matriz.

Con la determinación del holotipo CTES-PZ 7391 (*Ch. lutzae* sp. nov.), se confirma la presencia del género *Chelonoidis* en el Pleistoceno tardío de la Provincia de Corrientes. Como fuera sugerida originalmente por Noriega *et al.* (2000) en base a un ejemplar (CTES-PZ 7101) de tortuga terrestre gigante, cf. *Chelonoidis* representado por restos de un caparazón dorsal, porción del lóbulo anterior del plastrón y un húmero. También, *Ch. lutzae* sp. nov. de la Formación Toropí/ Yupoí (58-22 ka) Provincia de Corrientes, sumado al ejemplar de *Ch. denticulata* de la Formación Arroyo Feliciano (c. 65-36 ka) dada a conocer por Manzano *et al.* (2009) en la Provincia de Entre Ríos, representan las dos únicas especies del género *Chelonoidis* mencionadas hasta el momento para el Pleistoceno tardío de la Región Mesopotámica.

De la comparación entre el holotipo (CTES-PZ 7391) y el ejemplar identificado por Noriega *et al.* (2000), se desprende que el segundo ejemplar no puede ser asignado a la nueva especie que nominamos en esta contribución, por su mala preservación. Sin embargo, el hecho de que ambos ejemplares tengan la misma procedencia geográfica y estratigráfica, deja abierta la posibilidad de que ambos podrían corresponder al mismo taxón. De este modo, si fuera correcta la co-especificidad de ambos especímenes se identificarían una serie de rasgos diferenciales que podrían ser interpretados como diferencias en los estadios de desarrollo. En este sentido, el holotipo de *Ch. lutzae* sp. nov. (CTES-PZ 7391) es posible que represente un subadulto por poseer menor espesor en las placas costales y neurales, anillos de crecimiento bien marcados sobre las placas costales preservadas y suturas distinguibles. Mientras que el ejemplar identificado por Noriega *et al.* (2000) posiblemente corresponda a un adulto, porque posee mayor espesor de las placas costales y neurales, y las suturas no se distinguen.

El holotipo de *Ch. lutzae* sp. nov. representa un macho, ya que presenta una profunda escotadura anal y superficie plastral ósea cóncava a nivel de los escudos pectorales, humerales, abdominales, femorales y parte anterior de los anales. Mientras que no se puede identificar el sexo del ejemplar dado a conocer por Noriega *et al.* (2000) porque no preservó el plastrón completo.

Ch. lutzae sp. nov. posiblemente habitó un ambiente más cálido y húmedo durante el Pleistoceno tardío en la Provincia de Corrientes, Argentina. Tal postulado se desprende de las inferencias paleoambientales realizadas por varios autores a partir de los depósitos sedimentarios, mamíferos, serpientes y análisis fitolíticos de la sección superior de la Formación Toropí/ Yupoi (Scilato Yané *et al.*, 1998; Albino y Carlini, 2007; Carlini *et al.*, 2008; Francia *et al.*, 2009; Tonni, 2009; Iriando, 2010; Erra *et al.*, 2013).

El presente análisis filogenético, apoya la monofilia del género *Chelonoidis*. Si bien algunos consideran a *Chelonoidis* como subgénero y otros como género, la mayoría también coinciden en que este taxón es monofilético (Williams, 1960; Auffenberg, 1971; Marlow y Patton, 1981; Crumly, 1982; Bour, 1984; Fernández, 1988; de la Fuente, 1994; Caccone *et al.*, 1999; Le *et al.*, 2006). A diferencia de otros aportes, incluimos dentro del análisis cladístico a las especies de tortugas terrestres gigantes continentales extintas de América del Sur (?*Ch. gallardoi* y ?*Ch. australis*) y la nueva especie nominada en este trabajo (*Ch. lutzae* sp. nov.). En ninguno de los dos cladogramas presentados, se resuelve la politomía existente entre dos grupos monofiléticos y dos terminales (árbol de consenso estricto) o en la politomía formada entre tres grupos (árbol de consenso reducido) (Fig. 5). Sin embargo, si se resolvieron las relaciones existentes en tres grupos monofiléticos, tal como los grupos carbonaria, chilensis y el nuevo grupo de las “tortugas terrestres continentales extintas de América del Sur”.

La monofilia del grupo carbonaria, es respaldada por estudios morfológicos y recientes aportes moleculares (Williams, 1960; Auffenberg, 1971; Crumly, 1982; Bour, 1984; de la Fuente, 1994; Caccone *et al.*, 1999; Le *et al.*, 2006). Nuestros resultados difieren de los de de la Fuente (1994) en que se resuelven las relaciones entre las especies del grupo. También difieren de las hipótesis de Auffenberg (1971) en que *Ch. denticulata* resultó ser la más basal del grupo y además, se obtiene el “subgrupo carbonaria” integrado por *Ch. carbonaria* y *Ch. hesterna*.

La monofilia del grupo chilensis es respaldada por los aportes de Williams (1960), Auffenberg (1971), Caccone *et al.* (1999) y Le *et al.* (2006). Los resultados de este trabajo coinciden con los de de la Fuente (1994) en que *Ch. gringorum* y el ejemplar YPFB-PAL 0932 forman un clado, pero difiere en la ubicación, ya que está incluido en el gran grupo chilensis, al que denominamos “subgrupo gringorum”. Por otro lado el subgrupo de las “tortugas Chaqueñas”, incluido en el “subgrupo chilensis” es coincidente con los aportes de

Marlow y Patton (1981) y Fernández (1988), en que las especies *Ch. chilensis* y *Ch. petersi* poseen un mayor grado de similitud y ambas forman un clado; pero difiere en que este subclado es hermano del subgrupo de las “tortugas Galápagos” integradas por *Ch. nigra*.

Algunos autores consideran sinónimo *Ch. petersi* de *Ch. chilensis*, de igual modo la relación estrecha de estas especies con *Ch. nigra* es respaldado por este aporte y los de Williams (1960), Auffenberg (1971), Caccone *et al.* (1999) y Le *et al.* (2006).

Coincidiendo con la hipótesis de de la Fuente (1997a), en ninguno de los dos cladogramas presentados (consenso estricto y en el consenso reducido) las tortugas terrestres gigantes extintas sudamericanas tal como ?*Ch. australis* y ?*Ch. gallardoi* integran el grupo carbonaria. Estas especies al igual que *Ch. lutzae* sp. nov. tampoco integran el grupo chilensis (Fig. 5). Debido a que poseen caracteres en mosaico, lo que impide referirlos a algún grupo actual de *Chelonoidis*. En el árbol de consenso reducido, la especie saltarina ?*Ch. gallardoi* es excluida del consenso estricto, recuperando así un clado monofilético obtenido a partir de la relación estrecha entre ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov., clado que denominamos “tortugas terrestres gigantes extintas continentales de América del Sur”. Este grupo monofilético extinto, está claramente diferenciado de las “tortugas Galápagos”, incluidas en el gran “grupo chilensis”.

De esta manera el gigantismo en el género *Chelonoidis* se originó dos veces en forma independiente en la historia evolutiva del grupo en América del Sur. Una está representada por las especies continentales extintas, ?*Ch. gallardoi*, ?*Ch. australis* y *Ch. lutzae* sp. nov., y la otra está representada por las subespecies insulares de *Ch. nigra*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores de este artículo desean expresar su agradecimiento al J. Thort (Salta capital, Salta, Argentina), a la señora B. Pinzini (Resistencia, Chaco, Argentina), a A. I. Lutz, A. Miño-Boilini (CECOAL, Corrientes, Argentina), A. Hernando, B. Álvarez (laboratorio de Herpetología, FaCENA, UNNE, Corrientes, Argentina), F. Lobo y A. S. Quinteros (Instituto de Biogeociencias y Universidad Nacional de Salta, Salta capital, Argentina), por habernos brindado valiosa información que contribuyó al desarrollo de este estudio. Willy Hennig Society posibilitó el acceso libre al programa TNT. Este aporte fue desarrollado en el marco de una pasantía no rentada (2008) y dos becas de pregrado SGCyT-UNNE (2009/2010) del Lic. G. G. Zacarías, y estuvo parcialmente financiado por PICTO-UNNE 00164; F 011/2008 (SGCyT-UNNE) y PIP-CONICET 00795. Finalmente, agradecemos las sugerencias efectuadas por los revisores J. Sterli (Museo Egidio Feuglio de Trelew, Chubut, Argentina) y A. Pérez García (Universidad Complutense de Madrid, España) y del editor D. Pol (Museo Egidio Feuglio de Trelew, Chubut, Argentina) para mejorar la calidad de este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- Albino, M.A. y Carlini, A.A. 2008. First Record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42: 82–88.
- Álvarez, B.B. 1974. Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 11: 295–311.
- Alcaraz, M.E. 2010. [Sistemática de los Cérvidos (Mammalia, Artiodactyla) del Pleistoceno de Áreas Extrandinas de Argentina]. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 276 p. Inédito].
- Agnolin, F. 2004. Comentarios sobre las tortugas Testudinidae (Reptilia, Chelonii) del Pleistoceno de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 40: 91–101.
- Auffenberg, W. 1969. Land Chaco tortoise. *Institute Turtle and Tortoise Society Journal* 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). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 18: 121–246.
- Bour, R. 1980. Essai sur la taxonomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 4: 541–546.
- Bour, R. 1982. Contribution à la connaissance des tortues terrestres des Seychelles: définition du genre endémique et description d'une espèce nouvelle probablement originaire des îles granitiques et au bord de l'extinction. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 295: 117–122.
- Bour, R. 1984. Les tortues terrestres géantes des îles de l'Océan Indien Occidental: données géographiques, taxinomiques et phylogénétiques. *Studia Palaeocheloniologica* 1: 17–76.
- Bour, R. 1987. Tortues et insularité: les tortues des Seychelles. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 112: 401–418.
- Bour, R. 2003. Tortues terrestres géantes. *Manouria* 6: 13–19.
- Broin, F. de. 1991. Fossil turtles from Bolivia. En: R. Suarez-Soruco (Eds.), *Fósiles y Facies de Bolivia. Vertebrados vol 1. Revista Técnica Yacimiento Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, pp. 12: 509–527.
- Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169–232.
- Cabrera, M.R. 1998. *Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral*. Talleres gráficos BR Copias, Córdoba, República Argentina, 115p.
- Caccone, A., Gibbs, J.P., Ketmaier, V., Suatoni, E. y Powell, J.R. 1999. Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *Evolution* 96: 13223–13228.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Miño Boilini, A.R. 2008. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral III. Miscelánea (Insugeo)*, Tucumán 17: 259–270.
- Crumly, C.R. 1982. A cladistic analysis of *Geochelone* using cranial osteology. *Journal of Herpetology* 16: 215–234.
- de la Fuente, M.S. 1988. [Las tortugas Chelidae (Pleurodira) y Testudinidae del Cenozoico argentino]. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 270 p., Atlas 64 pl. Inédito].
- de la Fuente, M.S. 1994. Descripción de nuevos especímenes y relaciones filogenéticas de *Chelonoidis gringorum* (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno temprano de Patagonia central. *Studia Geologica Salmanticensia* 30: 107–131.
- de la Fuente, M.S. 1997a. Las tortugas terrestres gigantes del Mioceno tardío-Plioceno del territorio argentino. *Studia Geologica Salmanticensia* 33: 91–120.
- de la Fuente, M.S. 1997b. Las tortugas pleistocenas del extremo meridional de la provincia de Santa Fé, Argentina. *Studia Geológica Salmanticensia* 33: 67–90.
- de la Fuente, M.S. 1999. A review of the Pleistocene Reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. En: J. Rabassa y M. Salemme (Eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. A.A. Balkema, Rotterdam Brookfield, p. 12:111–138.
- de la Fuente, M.S. 2005. *Chelonoidis santafecina* Agnolin, 2004 sinónimo objetivo de *Testudo praestans* Rovereto, 1914. *Ameghiniana* 42: 510.
- Depecker, M., Berge, C., Penin, X. y Renous, S. 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *Journal of Anatomy* 208: 35–45.
- Erra, G.M., Osterrieth, M., Zurita, A.E., Francia, A. y Carlini, A.E. 2013. Paleoenvironment in the Toropi Formation (Upper Pleistocene), Corrientes province (Mesopotamia region, Argentina) phylolithic approach. *Quaternary International, Amsterdam*, 287: 73–82
- Fernández, M.S. 1988. [Las Testudinidae (Reptilia: Chelonii) argentinas: osteología, sistemática y distribución geográfica]. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 276 p. Inédito].
- Fitzinger, L. 1835. Entwurf einer systematischen anordnung der schildkröten nach den grundsätzen der natürlichen methode. *Annalen des Wiener Museum der Naturgeschichte* 1: 105–128.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G., de la Fuente, M.S., Dieguez, S. y Bond, M. 2011. Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher, Salta, p. 135–154.
- Francia, A., Carlini, A.A. y Zurita, A.E. 2009. Novedades acerca de Mamíferos cuaternarios del Arroyo Toropí, Corrientes: sus implicancias biogeográficas. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, UNNE 2009. CB-029*. www.unne.edu.ar.
- Freiberger, M.A. 1973. Dos nuevas tortugas terrestres de Argentina. *Boletín de la Sociedad Biológica Concepción* 46: 81–93.
- Garman, S. 1917. The galapagos tortoises. *Memoires of the Museum of Comparative Zoology* 30: 261–296.
- Gervais, P. 1877. Tortue gigantesque fossil au Bresil. *Journal de Zoologie* 6: 283–285.
- Gmelin, J.F. 1789. *Caroli a Linné Systema per Regna tria Naturae. Tomus I. Pars III*. G.E. Beer, Leipzig, 484 p.
- Goloboff, P., Farris, J.S. y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gray, J.E. 1831. *Synopsis Reptilium or short descriptions of the species of reptiles. Part I: Cataphracta, tortoises, crocodiles, and enaliosaurians*. Treuttel, Wurz & Co., Londres, 85 p.
- Gray, J.E. 1870. Notes on tortoises in the British Museum, with descriptions of some new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1870: 653–659.
- Günther, A.C.L.G. 1875. Description of the living and extinct races o gigantic land-tortoises. Part 1-2. Introduction and the tortoises of the Galapagos Island. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences* 165: 251–284.
- Günther, A.C.L.G. 1877. The gigantic land tortoises (living and extinct) in the collection of the British Museum. *Printed by order of the Trustess*, London, 96 p.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221–243.
- Herbst, R. y Álvarez, B.B. 1974. Nota sobre dos formaciones del Cuaternario de Corrientes, República Argentina. *Revista FaCENA (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura)* 1: 7–17.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J. 1985. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1–69.
- Iriondo, M.H. 1973. Mineralogía de la Formación Yupoí. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 4: 87–96.
- Iriondo, M.H. 2010. *Geología del Cuaternario en Argentina. Grupo de Estudio del Cuaternario (GEC)*. Moglia, Corrientes, 437 p.
- Iriondo, M.H. y Kröhling, D.M. 2008. *Cambios ambientales en la cuenca del río Uruguay desde dos millones de años hasta el presente*. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, 350 p.
- Iverson, J.B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed, Richmond, 363 p.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol

- for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtle. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- Lartet, E. 1851. Notice sur la colline de Sansan. J.A. *Portes* (ed.) *Auch*, 42p.
- Le, M., Raxworthy, C.J., McCord, W.P. y Mertz, L. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 517–531.
- Lindholm, W.A. 1929. Revidiertes Verzeichnis der Gattungen der rezenten Schildkröten nebst Notizen zur Nomenklatur einiger Arten. *Oologischer Anzeiger* 81: 275–295.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Tomus I. Laurentii Salvii*, Estocolmo, 824 p.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema Naturae. Editio duodecima. Halae Magdeboricae* 1: 1–532.
- Loveridge, A. y Williams, E.E. 1957. Revision of the Africa tortoise and turtles of suborder Cryptodira. *Bulletin Museum Comparative Zoology, Harvard* 115: 163–557.
- Manzano, A., Noriega, J.I. y Joyce, W. 2009. The tropical tortoise *Chelonoidis denticulata* (Testudines: Testudinidae) from the late Pleistocene of Argentina and its paleoclimatological implications. *Journal of Paleontology* 83: 975–980.
- Marlow, R.W. y Patton, J. 1981. Biochemical relationships of the Galápagos Giant tortoise (*Geochelone elephantopus*). *Journal Zoology Society of London* 195: 413–422.
- Miller, L. 1779. *Icones animalium et plantarum (Various subjects of natural history, wherein are delineated birds, animals, and many curious plants). Letterpress, Londres, 10 p.*
- Moreno, F.P. 1889. Breve reseña de los progresos del Museo de la Plata, durante el segundo semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* 2: 1–44.
- Noriega, J., Manzano, A., de la Fuente, M.S. y Tonni, E. 2000. Un Testudininae gigante (chelonii: Cryptodira) del Pleistoceno de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 37: 321–326.
- Pritchard, P.C.H. 1979. *Encyclopedia of Turtles*. Neptune, T.F.H., Nueva Jersey, 895 p.
- Pritchard, P.C.H. 1996. The Galápagos Tortoise. Nomenclatural and survival status. *Chelonian Research Monographs* 1: 7–85.
- Pritchard, P.C.H. y Trebbau, P. 1984. The Turtles of Venezuela. *Contribution in Herpetology* 12: 1–403.
- Quay, J.R. y Gaimard, J.P. 1824. Sous-gene Tortue de Terre *Testudo nigra*. En: M.L. Freycinet (Ed.), *Voyage autour du monde exécuté sur L Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817- 1820*. Zoologie, Paris, p 174–175.
- Richard, E. 1999. *Tortugas de las regiones áridas de Argentina. Contribución al conocimiento de las tortugas áridas de Argentina (Chelidae y Testudinidae) con especial referencia a los aspectos ecoetológicos, comerciales y antropológicos de las especies de complejo chilensis (Chelonoidis chilensis y C. donosobarrosi) en la provincia de Mendoza*. L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires, 200 p.
- Richard, E. 2009. Tortugas de Argentina (Situación regional, nacional, sudamericana). Documento de trabajo jornadas regionales sobre estado de conservación de la fauna y flora amenazada. En: E. Richard y C.A. Nigro (Eds.), *Cátedra de Medicina Veterinaria, Manejo y Conservación de Fauna Silvestre: Syllabus, Guía de trabajos prácticos, Work Papers y materiales de estudio y consulta. Jornadas Regionales de Estrategias de Conservación de Fauna y Flora Amenazada*. EcoDreams Multimedia y Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de Rosario, Casilda, 71 p.
- Rothschild, W. 1901. On a new land tortoise from the Galapagos Island. *Novitates Zoologicae* 8: 372.
- Rothschild, W. 1903. Description of a new species of gigantic land tortoise from Indefatigable Island. *Novitates Zoologicae* 10: 119.
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo de Historia Natural Buenos Aires* 25: 1–24.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A. y Noriega, J.I. 1998. Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeográficos. *10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires), Actas* 1: 263–268.
- Simpson, G.G. 1942. A Miocene tortoise from Patagonia. *American Museum Novitates* 1209: 1–6.
- Simpson, G.G. 1943. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal Science* 241: 413–429.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Journal Science* 38: 261–389.
- Spix, J.B. 1824. *Animalia nova sive species novae Testudinum Ranarum, quas in itinere per Brasiliam annis. MDCCII- MDCC jussu et auspiciis*, 54 p.
- Tonni, E.P. 2009. Las unidades portadoras de vertebrados del Cuaternario de las Regiones Mesopotámica y Pampeana Oriental de la Argentina ensayo de correlación. *Quaternario do Rio Grande do Sul integrando conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Brasil*, 57–66.
- Van Denburgh, J. 1907. Preliminary description of four races of land tortoises from Galapagos Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 4: 1–6.
- Van Denburgh, J. 1914. The gigantic land tortoises of the Galapagos archipelago. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 4: 203–374.
- Weiss, C. 1830. Über das südliche Ende des gebergzuges von Brasilien in der Provinz do Sul und der Banda Oriental oder dem Staate von Montevideo: nach den Sammlungen des herrn Fr. Sellow. *Abhandlungen Physikal Klasse Königliche Akamische Wissenschaft* 217–293.
- Williams, E.E. 1950. *Testudo cubensis* and the evolution of Western hemisphere Tortoise. *Bulletin American Museum of Natural History* 55 : 1– 36.
- Williams, E.E. 1960. Two species of tortoises in Northern South America. *Breviora* 120: 1–12
- Wood, R.C. 1997. Turtles. En: R. Kays, R. Madden, R. Cifelli y J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 155–170.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. En: C. Gans (Ed.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 1: 311–339.

doi: 10.5710/AMGH.05.03.2013.549

Recibido: 3 de noviembre de 2011**Aceptado:** 5 de marzo de 2013