

NOTA PALEONTOLÓGICA

Quelonios podocnemídidos en la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno), Precordillera de La Rioja, Argentina

Marcelo S. DE LA FUENTE^{1,5}, Patricia L. CICCIOLI², Carlos O. LIMARINO^{2,5},
Pedro R. GUTIERREZ^{3,5} y Luis E. FAUQUÉ^{2,4}

Introducción

Entre los Pelomedusoides (pleurodiros de origen norgondwánico) la familia Podocnemididae comprende a la subfamilia Erymnochelyinae, con formas extintas en Europa, África y Madagascar (restricida en tiempos recientes a Madagascar), y a la subfamilia Podocnemidinae de América del Sur (*Podocnemis* Wagler, 1830 y *Peltocephalus* Duméril y Bibron, 1835 restringidos en la actualidad a regiones intertropicales del norte de América del Sur, particularmente a las cuencas Amazonas y Orinoco) (ver Pritchard y Trebbau, 1984). En el territorio argentino, el registro de Pelomedusoides estaba restringido a unidades litoestratigráficas del Cretácico Superior de Patagonia y sur de Mendoza (de la Fuente, 1993, 2002, 2003, Lapparent de Broin y de la Fuente, 1999), del Paleógeno del noroeste argentino y de podocnemídidos sólo a la cuenca de Aymará (provincia de Jujuy) donde se documentó la presencia de un nuevo taxón *af-finis* a *Podocnemis*: "*Podocnemis*" *argentinensis* Cattoi y Freiberg, 1958 (ver Broin, 1991). El hallazgo de restos fragmentarios, referidos como cf. "*Podocnemis*" *argentinensis*, en grandes concentraciones, en la Formación Puesto La Flecha (Caselli *et al.*, 2002) aflorante en el centro-oeste de la provincia de La Rioja (figura 1) permite documentar la persistencia de podocnemídidos en el territorio argentino hasta por lo menos el Oligoceno y efectuar interpretaciones sobre las particulares condiciones climático ambientales en la que se depositaron las sedimentitas de esta unidad litoestratigráfica.

Contexto geológico

La Formación Puesto La Flecha aflora constituyendo una faja discontinua que se extiende sobre la vertiente oriental de la Precordillera desde la latitud de Huaco (provincia de San Juan) hasta la quebrada de La Troya en la provincia de La Rioja. Se trata de una típica secuencia de bancos rojos formados principalmente por areniscas y pelitas, entre las que se intercalan delgados niveles de yeso, margas y un conspicuo intervalo conglomerádico que conforma la base de la unidad. Es justamente este último nivel el que ha provisto los restos fragmentarios de tortugas aquí descriptos. Desde el punto de vista paleoambiental la Formación Puesto La Flecha fue depositada en su mayor parte en un sistema lacustre efímero dominado por sedimentación clástica (Caselli *et al.*, 2002). La figura 2 muestra un perfil general de la secuencia; como allí puede verse, los restos fosilíferos aquí estudiados provienen de conglomerados de placas dérmicas de tortugas y restos óseos (*bone beds*) correspondientes a barras de desembocadura y canales fluviales de naturaleza efímera y de baja energía. Hacia arriba el rápido pasaje a facies pelíticas o de areniscas finas indica una fase de rápida expansión del lago y la instauración de ambientes de planicie fangosa (*mud-flat*) y planicie arenosa (*sand-flat*).

En lo que respecta a la edad de la unidad, Caselli *et al.* (2002) la ubicaron en el Oligoceno-Mioceno inferior, por correlación con las exposiciones de la Ciénaga del Vallecito (Precordillera de San Juan) donde Jordan *et al.* (1993) efectuaron dataciones radimétricas. En efecto, en la zona del Fiscal y Huaco Jordan *et al.* (1993) obtuvieron edades de 32,7+–2,6 Ma y 21,6+–0,8 Ma en tobas intercaladas en la unidad. La asignación provisional del material fragmentario de tortugas procedentes de los niveles inferiores de la Formación Puesto La Flecha a una especie sólo conocida en la Formación Maíz Gordo [Paleoceno Superior–Eoceno Inferior (Pascual *et al.* 1981) o Paleoceno Superior (Gayet *et al.* 1991)] sugerirían una antigüedad pre-Oligocena

¹Departamento Paleontología, Museo de Historia Natural de San Rafael - Parque Mariano Moreno, 5600 San Rafael, Mendoza, Argentina. mdlafu@infovia.com.ar

²Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pabellón II, 1428 Ciudad Universitaria Buenos Aires, Argentina.

³Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernandino Rivadavia", Av. Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina.

⁴Servicio Geológico Minero Argentino, Julio A. Roca 651, 1322 Buenos Aires, Argentina.

⁵Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

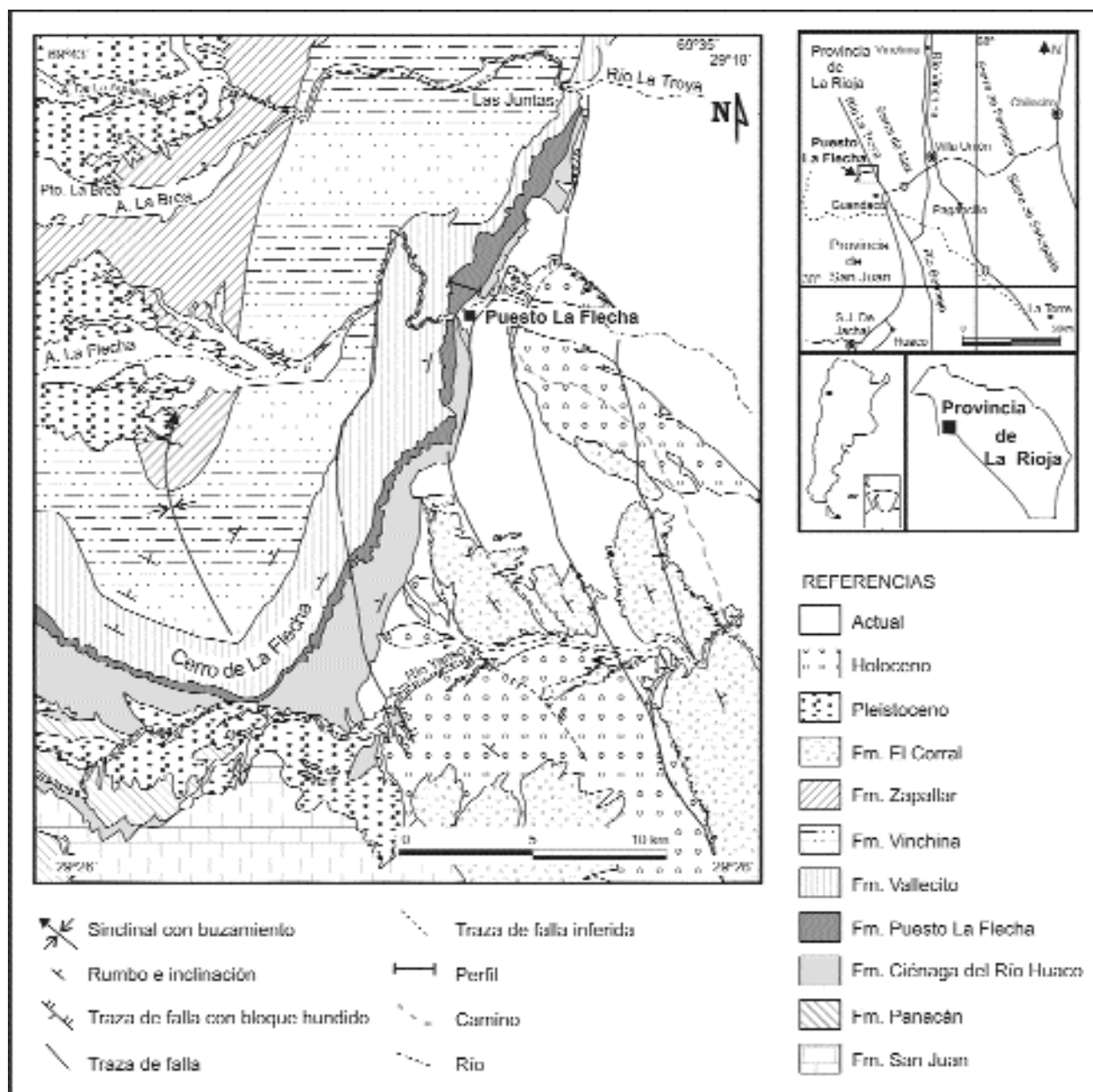


Figura 1. Mapa geológico de los alrededores de la quebrada de La Flecha. Se muestra la extensión de la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno) y la ubicación de los perfiles realizados / Geological map of the quebrada de la Flecha neighbourhood. The extension of Puesto La Flecha Formation (Oligocene) and the location of the studied sections are shown.

para los niveles inferiores de la Formación Puesto La Flecha. De todas formas, debe tenerse en cuenta que estos quelonios no son buenos indicadores bioestratigráficos y podrían haber extendido su biocrono hasta el Oligoceno en el territorio argentino.

Sistemática paleontológica

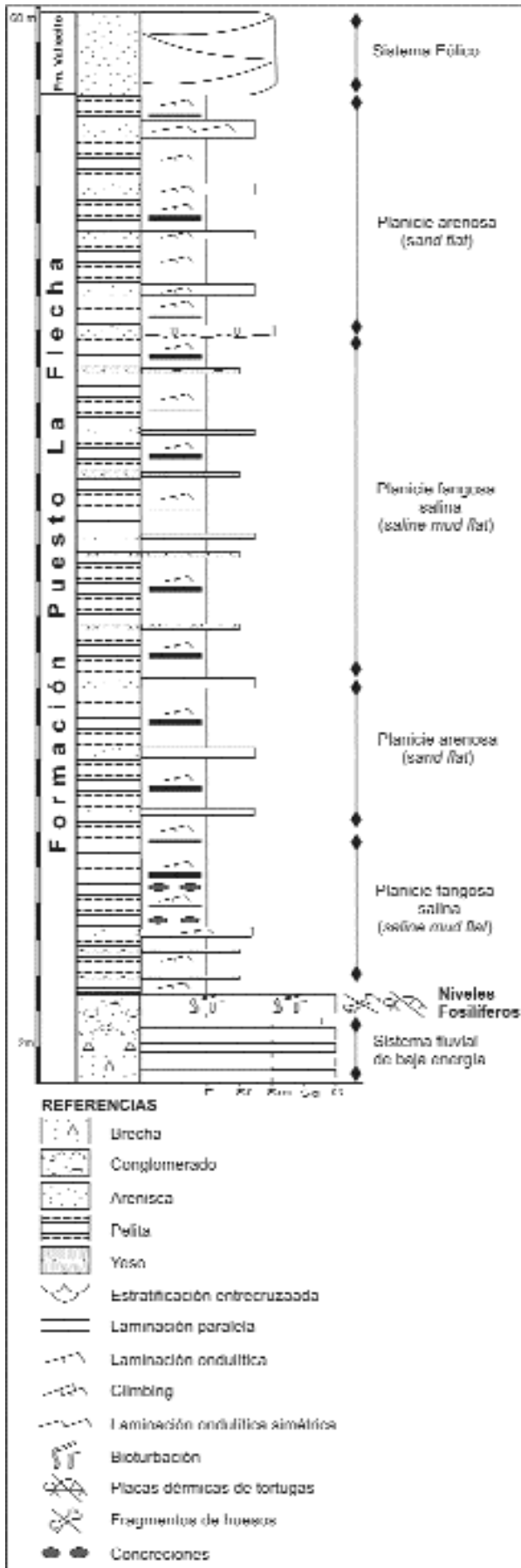
Orden CHELONII Brongniart, 1800
 Infraorden PLEURODIRA Cope, 1864
 Hiperfamilia PELOMEDUSOIDEA Cope, 1864
 Superfamilia PODOCNEMIDOIDEA Cope, 1868
 Epifamilia PODOCNEMIDOIDEAE Cope, 1868
 Familia PODOCNEMIDIDAE Cope, 1868

cf. *"Podocnemis" argentinensis*

Cattoi y Freiberg, 1958

Figuras 3 y 4

Procedencia geográfica y estratigráfica. Formación Puesto La Flecha (Caselli *et al.*, 2002) norte de la localidad Guandacol, en el centro – oeste de la provincia de La Rioja (29° 26' y 29° 21' de latitud sur y entre los 68° 42' y 68° 33' de longitud oeste, figura 1). El área está incluida en el sudeste de la Hoja Geológica 16b Cerro La Bolsa (Furque, 1972) y pertenece a la provincia geológica de Precordillera Central. Se accede a la zona de estudio desde Guandacol por un camino de ripio hasta el Puesto La Flecha donde se ha levantado.



tado el perfil tipo de la formación homónima por Caselli *et al.* (2002) (figura 2).

Material referido. El material descrito e ilustrado en este trabajo está depositado en la colección de la Cátedra de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, bajo la sigla CPBA-V. CPBA-V-14095, 82 fragmentos de placas del caparazón y 1 fragmento de húmero derecho de por lo menos cinco especímenes (figura 3).

Descripción comparativa

A pesar de que el material es fragmentario es posible reconstruir el margen anterior del caparazón y la totalidad del plastrón (figura 4). El contorno del margen anterior del caparazón dorsal, conformado por las placas periféricas preservadas (primera, segunda y tercera) y la nugal, es redondeado, como se observa en los especímenes de "*Podocnemis*" *argentinensis* (Cattoi y Freiberg, 1958) de la Formación Maíz Gordo de la sierra del Mal Paso. La placa nugal no presenta escudo cervical, contactándose el primer par de escudos marginales en la línea media. Aunque no se han preservado placas neurales, la presencia de una serie neural o por lo menos la primera placa neural está sugerida por el contacto posterior de la placa nugal, indicando la continuidad de una serie impar de placas. El primer escudo vertebral es más estrecho que el segundo. El puente plastral se extiende desde los estribos axilares situados desde el tercio lateral de las superficies viscerales de la primera placa pleural y la tercer placa periférica hasta los estribos inguinales ubicados sobre el margen lateral de la quinta pleural y la octava placa periférica. Esta condición se distingue en *Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger, 1812) y *Podocnemis vogli* (Muller, 1935) (entre las especies vivientes) y en los especímenes inéditos de "*Podocnemis*" *argentinensis* de la vertiente occidental de sierra del Mal Paso (Jujuy). Una condición ligeramente diferente se distingue en *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812), *P. sextuberculata* (Cornalia) y en *P. unifilis* (Troschel, 1848), especies vivientes en las cuales el pilar axilar se extiende hasta el extremo posterior de la segunda placa periférica. Sobre la superficie visceral de las octavas placas pleurales se distinguen las cicatrices producidas por la sutura de los ileones con el caparazón dorsal.

La longitud estimada del plastrón es de aproximadamente 210 mm. Dicho plastrón está caracteriza-

Figura 2. Perfil columnar esquemático de la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno). Obsérvese los niveles fosilíferos en la unidad inferior y la evolución de la secuencia / Schematic columnar section of the Puesto La Flecha Formation (Oligocene). See the fossiliferous levels in the lower unit and the evolution of the sequence.

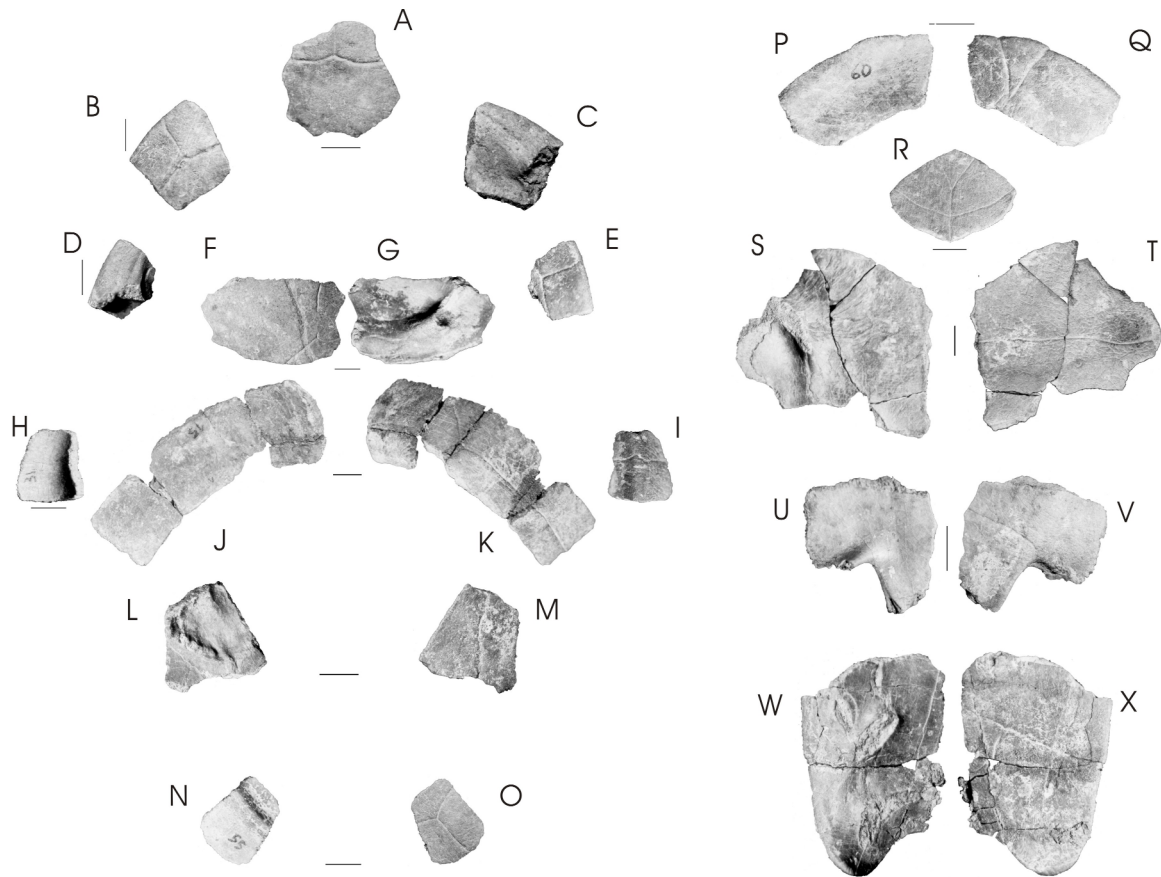


Figura 3. cf. “*Podocnemis*” *argentinensis* Cattoi y Freiberg, 1958 (CPBA–V–14095). **A**, vista dorsal de la placa nuchal / dorsal view of nuchal bone; **B**, vista dorsal de la segunda periférica izquierda / dorsal view of the second left peripheral bone; **C**, vista visceral de la segunda periférica izquierda / visceral view of the second left peripheral bone; **D**, vista visceral de la tercera periférica derecha / visceral view of the third right peripheral bone; **E**, vista dorsal de la tercera periférica derecha / dorsal view of the third right peripheral bone; **F**, vista dorsal de la primera pleural izquierda / dorsal view of the first left pleural bone; **G**, vista visceral de la primera pleural izquierda / visceral view of the first left pleural bone; **H**, vista visceral de placa periférica derecha del puente / visceral view of the right peripheral bone of the bridge; **I**, vista dorsal de la placa periférica derecha del puente / dorsal view of the right peripheral bone of the bridge; **J**, vista visceral de la cuarta? placa pleural par indet. / Visceral view of the fourth? pleural bone indet.; **K**, vista dorsal de la cuarta? placa pleural par indet. / dorsal view of the fourth? pleural bone; **L**, vista visceral de la octava pleural derecha / visceral view of the eighth right pleural bone; **M**, vista dorsal de la octava pleural derecha / dorsal view of the eighth right pleural bone; **N**, vista visceral de la undécima placa periférica derecha / visceral view of the right eleventh peripheral bone; **O**, vista dorsal de la undécima placa periférica derecha / dorsal view of the right eleventh peripheral bone; **P**, vista visceral del epiplastron izquierdo / visceral view of the left epiplastron; **Q**, vista dorsal del epiplastron izquierdo / dorsal view of the left epiplastron; **R**, vista dorsal del entoplastron / dorsal view of the entoplastron; **S**, vista visceral del hioplastron izquierdo / visceral view of the left hyoplastron; **T**, vista ventral del hioplastron izquierdo / ventral view of the left hyoplastron; **U**, vista visceral del hioplastron izquierdo / visceral view of the left hyoplastron; **V**, vista ventral del hioplastron izquierdo / ventral view of the left hyoplastron; **W**, vista visceral del xifiplastron izquierdo / visceral view of the left xiphiplastron; **X**, vista ventral del xifiplastron izquierdo / ventral view of the left xiphiplastron. Escala / scale= 1 cm.

do por relativamente cortos epiplastrones, un entoplastron romboidal más ancho que largo (proporciones diferentes a las que se observan en el holotipo de “*Podocnemis*” *argentinensis*), escudos humerales extremadamente acortados en la línea media. El lóbulo plastral anterior tiene forma de U y el posterior tiene márgenes laterales convergentes que terminan en un extremo distal con una escotadura anal poco profunda con forma de V invertida. El esquema gular es simple con un escudo intergular de forma subpentagonal que se extiende casi 1/4 sobre la longitud del entoplastron. El surco humeropectoral no atraviesa los epiplastrones, cruzando el extremo anterior de los hioplastrones y el entoplastrón por su tercio poste-

rior; esta condición primitiva se observa en *Peltecephalus dumerilianus*, *Roxochelys harrisi* (Pacheco, 1913) y en “*Podocnemis*” *brasiliensis* (Staesché, 1937). Un hioplastrón derecho preserva en su margen lateral el contorno pentagonal del mesoplastrón, el cual no es atravesado por el surco húmeropectoral. Sobre la superficie visceral de los xifiplastrones se distinguen las cicatrices del pubis e isquion.

Discusión

Taxonomía. Los Pelomedusoides sudamericanos son pleurodiros que incluyen formas basales como los araripemididos, los bothremididos, y los podoc-

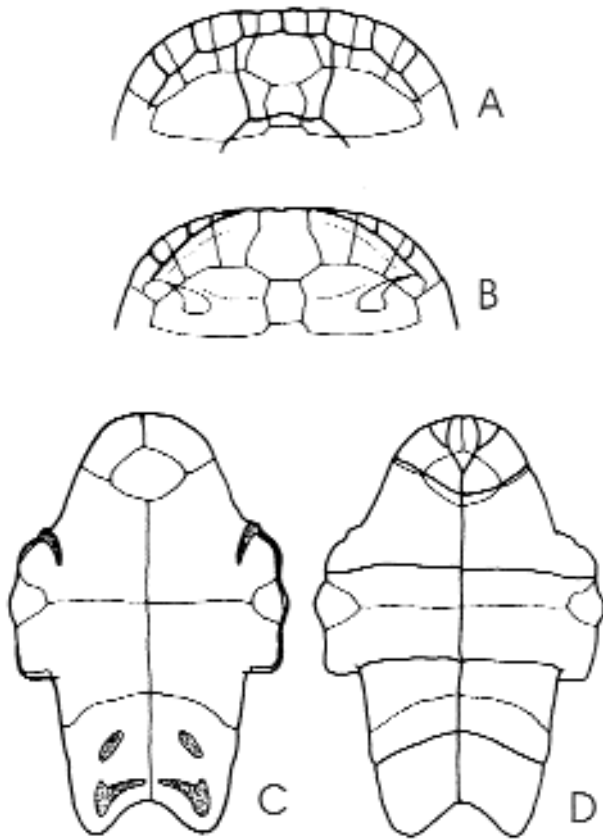


Figura 4. cf. “*Podocnemis*” *argentinensis* Cattoi y Freiberg, 1958 (CP-BA-V-14095). Reconstrucción tentativa de las vistas dorsal y visceral del extremo anterior del caparazón dorsal (A y B) y de las vistas visceral y ventral del plastrón (C y D) / tentative reconstruction of the dorsal and visceral views of the anterior part of the carapace (A and B) and the plastron (C and D).

nemidoideos (véase Broin, 1988; Meylan 1996; Lapparent de Broin, 2000; de la Fuente, 2003). Las formas terminales de esta última hiperfamilia son incluidas en la familia Podocnemididae. Los representantes sudamericanos de esta familia se incluyen en la subfamilia Podocnemidinae. Esta subfamilia comprende especies de los géneros vivientes *Peltocephalus* y *Podocnemis*, especies extintas del grupo *Roxochelys* [*R. harrisi* (Pacheco, 1913) = *R. wanderleyi* Price, 1953, *R. vilavilensis* Broin, 1971] (ver Broin, 1991); *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) (véase Kischlat, 1994); y *Stupendemys geographicus* Wood, 1976; así como especies fósiles insuficientemente conocidas no referibles al grupo *Roxochelys* (según Broin, 1991) como “*Podocnemis*” *brasiliensis* (Staesche, 1937) y “*Podocnemis*” *argentinensis* (Cattoi y Freiberg, 1958).

El registro más antiguo de Pelomedusoides en el territorio argentino se remonta a un nuevo taxón de podocnemidoideo del Turoniano–Coniaciano de Neuquén (de la Fuente, 2002; 2003). En el noroeste argentino están limitados por registros paleocenos a

la Cuenca de Aymará, Formación Maíz Gordo = Margas Verdes o Multicolores [Paleoceno Superior–Eoceno Inferior (*sensu* Pascual *et al.* 1981) o Paleoceno Superior (*sensu* Gayet *et al.* 1991)] perteneciente al Subgrupo Santa Bárbara, provincia de Jujuy (ver Gasparini y Báez, 1975; Broin y de la Fuente, 1993a; 1993b; de la Fuente, 1993, de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997). Dos diferentes taxones de Pelomedusoides pueden ser reconocidos en esta formación. Uno de ellos, procedente de la quebrada del Puesto (en las proximidades de Mina Aguilar, Departamento de Humahuaca), está representado por una tortuga no nominada (MLP-73-VII-4-1) de mediano tamaño (longitud del caparazón estimado en 500 mm) con una ornamentación y una amplia escotadura nugal del tipo presente en los pelomedusoides arripemidos (véase Lapparent de Broin, 1994; Meylan y Gaffney, 1991; Meylan, 1996; Broin y de la Fuente 1993a, 1993b), pero con una serie adicional de caracteres que la excluyen de este grupo basal de Pelomedusoides (de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997). Esta especie difiere de los especímenes de Puesto La Flecha aquí estudiados por la diferente ornamentación, morfología y dimensiones del caparazón dorsal. Sugiriendo una diferente asignación familiar o genérica. La otra especie es “*Podocnemis*” *argentinensis* Cattoi y Freiberg, 1958. Esta especie es conocida por el holotipo (MACN 17988) y un espécimen referido (MACN 16553) figurados por Cattoi y Freiberg (1958: 62 y 67) que corresponden a dos diferentes individuos procedentes de distintos sitios paleontológicos (quebrada Queñoal el primero y quebrada de la Ajita el segundo). El holotipo consiste en el plastrón que no conserva el extremo del lóbulo plastral anterior y el ejemplar MACN 16553 en un epiplastrón derecho. Tres ejemplares referibles a “*Podocnemis*” *argentinensis* (véase Broin y de la Fuente 1993b; de la Fuente, 1993) fueron recuperados por paleontólogos del Museo de La Plata en afloramientos de la Formación Maíz Gordo en el ámbito de la sierra del Mal Paso (quebrada del Puesto). Estos especímenes (de menor tamaño que el holotipo) son similares en sus dimensiones y en sus caracteres morfológicos (márgenes anteriores del caparazón dorsal redondeados, escudos gulares epiplastrales, posición avanzada del surco humeropectoral sobre el entoplastron, y del surco pectoroabdominal anterior a los mesoplastra) a los especímenes de la Fm. Puesto La Flecha aquí descriptos. Estos rasgos permiten referir estos materiales como cf. “*Podocnemis*” *argentinensis*. Estos especímenes de la Fm. puesto La Flecha se reconocen como Pleurodira Podocnemidoidea por compartir los siguientes caracteres derivados: 1) cintura pélvica ligada por sutura a la caparazón (sinapomorfía de los Pleurodira; véase Gaffney and Meylan, 1988), 2) formación de mesoplastrones late-

rales subpentagonales redondeados, ensanchamiento de lóbulo plastral posterior, acortamiento de las puntas xifiplastrales y de la escotadura anal que se transforma en una escotadura ancha con una posición más avanzada sobre los xifiplastrones (sinapomorfias de los Pelomedusoides; véase Lapparent de Broin, 2000), 3) fuerte desarrollo de los contrafuertes plastrales bajo las pleurales primera y quinta, la posición avanzada del surco húmeropectoral sobre el entoplastron y la tendencia al avance del surco pectoroabdominal y al alargamiento del puente (sinapomorfias, de los Podocnemidoidea; véase Lapparent de Broin, 2000). Si bien los ejemplares de La Rioja carecen de cráneo y vértebras cervicales (elementos óseos donde se reconocen los rasgos derivados de los podocnemídeos sudamericanos) la asignación de estos especímenes a "*Podocnemis*" *argentinensis* (a base de los rasgos morfológicos del caparazón anteriormente citados) permite referirlos indirectamente a la familia Podocnemididae. Esto es consecuencia a que en el único cráneo asignado a esta especie argentina se reconocen los rasgos derivados de esta familia (véase listado de caracteres mencionados por Lapparent de Broin, 2000).

En este sentido, entre los diversos ejemplares de similares características a los de sierra del Mal Paso (aunque alguno de ellos de menores dimensiones) pertenecientes a las colecciones del American Museum de New York (procedentes de subgrupo Santa Bárbara, como único dato de procedencia) un ejemplar preserva un cráneo. El mismo, como lo ha constatado Broin (1991) está caracterizado por presentar un pico corto, órbitas laterales, maxilares altos, una elevación craneana posterior y una emarginación posterior reducida del mismo, rasgos que se observan en el género actual *Peltocephalus* (véase Pritchard y Trebbau, 1984: fig. 14), pero a diferencia del género viviente persiste aún una pequeña emarginación lateral y el vomer está muy desarrollado. Finalmente, según Broin y de la Fuente (1993b) la especie "*Podocnemis*" *argentinensis* pertenecería a un nuevo género por definir, distinto de *Podocnemis*, de *Bauremys* y de las especies del grupo *Roxochelys* (por la forma globosa no oblonga, y bien osificada del cráneo) y también diferente de estas últimas especies por carecer de un margen anterior rectilíneo en el caparazón dorsal, y el menor espesor de las placas óseas.

Paleoambientes. Los restos de pleurodiros podocnemídeos hallados en la Formación Puesto La Flecha corresponden a una especie de quelonios de hábitos acuáticos continentales. La abundante concentración monoespecífica de estas tortugas en los niveles inferiores de esta unidad (véase figura 2) podría ser indicadora de mortandad masiva de estas tortugas, producto de marcados cambios estacionales en la misma. En tal sentido, cabe señalar que con anterioridad

Pascual *et al.* (1981) señalaron la alta frecuencia de tortugas en ciertos parajes de la subcuenca Tres Cruces, donde están expuestos afloramientos de la Formación Maíz Gordo (Paleoceno Superior) en la provincia de Jujuy [afloramientos próximos al camino que une la estación Tres Cruces con Mina Aguilar (véase Pascual *et al.*, 1978) y de la vertiente occidental de la sierra del Mal Paso (ver Fernández *et al.*, 1973)]. Pascual *et al.* (1981) interpretaron que las condiciones climático-ambientales bajo las cuales se depositaron las sedimentitas de las formaciones que componen el Subgrupo Santa Bárbara (Mealla, Maíz Gordo y Lumbrera) fueron similares a las existentes actualmente en las cuencas fluviales del Orinoco y Amazonas. Para esto partieron en parte de premisas generales (no del todo exactas, ya que cada especie de Podocnemididae tiene requerimientos ecológicos particulares, ver Pritchard y Trebbau, 1984) sobre el hábitat de los podocnemídeos (como pelomedusídeos en su trabajo) tomando como ejemplo los datos aportados por Alarcón Pardo (1969) sobre la "*sabanera*" o "*pond turtle*" *Podocnemis vogli*. De todas maneras esta especie es una de las pocas que se ajusta a las condiciones paleoambientales bajo las que habitaron los representantes fósiles, ya que *Podocnemis vogli* se encuentra en pequeños cuerpos de agua poco profunda, de aguas turbias, con fondos fangosos o arcillosos y poca vegetación en la sabanas del norte del río Orinoco (Venezuela) y en los Llanos adyacentes de Colombia (véase Pritchard y Trebbau, 1984: figura 13) en regiones sometidas a drásticos cambios estacionales. Según Alarcón Pardo (1969) estas lagunas estancadas donde habita *P. vogli* se secan durante el verano, período durante el cual las tortugas de esta especie estivan enterrándose en el barro u ocupando cuevas de otros animales. Durante la estación seca en ciertas localidades del Estado Apure (Venezuela) las concentraciones de tortugas aumentan en forma considerable, y es de tal magnitud que Marcellini (1979) ha estimado densidades de 1,03 tortugas/m² (una biomasa de 1,50 kg por m²) para una sola laguna, mientras que la concentración en la estación lluviosa fue sólo de 84,5 tortugas/km², aproximadamente un 0,01 por ciento menor que en la estación seca. Por lo tanto, asumiendo similares requerimientos ecológicos en *Podocnemis vogli* y en los podocnemídeos recuperados de las formaciones Maíz Gordo (en los afloramientos de la Subcuenca de Tres Cruces, provincia de Jujuy) y Puesto La Flecha (afloramientos Guandacol, centro oeste de la provincia de La Rioja) la mortandad en masa de estas tortugas pudo ser causada por cambios estacionales en las condiciones ambientales. En la Formación Puesto La Flecha, las acumulaciones se habrían originado durante los períodos de sequía cuando estos organismos se concentran al secarse por completo los cuerpos de agua, se

entierran en los fondos fangosos y limosos donde perduran por períodos breves. Probablemente estas concentraciones anómalas se deberían a la coincidencia de los períodos de sequía con los períodos de estivo (verano) de estos organismos, como sucede en Venezuela. Si estos períodos de sequía se hacen prolongados, las tortugas mueren y luego, al producirse eventos de crecidas, transportan *a posteriori* de la descomposición de las partes blandas, a las placas dérmicas y fragmentos óseos, incorporándolos en las corrientes tractivas y concentrándolos sedimentológicamente por procesos mecánicos, como clastos. En los niveles fosilíferos de la Formación Puesto La Flecha, se reconocen varios ciclos de sequía y crecidas evidenciados por los distintos niveles de conglomerados que se amalgaman con persistencia lateral. En ellos los restos fragmentarios no poseen rasgos erosivos y algunas de las placas dérmicas se encuentran unidas entre sí indicando que el transporte habría sido moderado.

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a J.F. Bonaparte (Museo Argentino de Ciencias Naturales), F. Lapparent de Broin (Muséum National d'Histoire Naturelle) y a E. Gaffney (American Museum of Natural History) por poner a nuestra disposición el material de tortugas actuales y fósiles a su cargo. A J. González por las ilustraciones y a N. Kraiselburd por las fotografías. Este trabajo fue realizado dentro del marco de los proyectos PICT 8410 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y del UBACyT X057 de la Universidad de Buenos Aires.

Bibliografía

Alarcón Pardo, H. 1969. Contribución al conocimiento de la morfología, ecología, comportamiento y distribución geográfica de *Podocnemis vogli*, Testudinata (Pelomedusidae). *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 13: 303–326.

Broin, F. de. 1971. Une espèce nouvelle de tortue pleurodire (?*Roxochelys vilavilensis* n. sp.) dans le Crétacé supérieur de Bolivie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 13: 445–452.

Broin, F. de. 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Geologica Salmanticensia*. Studia Palaeocheloniologica 2: 103–142.

Broin, F. de. 1991. Fossil Turtles from Bolivia. In: Fósiles y Facies de Bolivia, R. Suarez-Soruco (ed.), vol. 1, Vertebrados. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12: 509–527.

Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993a. Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. Table Ronde Européenne Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique latine. Lyon, 1992. *Documents des laboratoires de Géologie* (Lyon), 125: 73–84.

Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993b. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169–232.

Brongniart, A. 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. *Bulletin de la Science Société Philomathique de Paris* 2: 81–82, 89–91.

Cattoi, J. y Freiberg, M. 1958. Una nueva especie de "*Podocnemis*" del Cretáceo argentino. *Physis* 21: 58–67.

Caselli, A.T., Marensi, S., Tripaldi, A., Limarino, C.O. y Gagliardo, M.L. 2002. Análisis paleoambiental y correlación estratigráfica

de la Formación Puesto La Flecha (Terciario), provincia de La Rioja. *15° Congreso Geológico Argentino* (Calafate), 2002.

Cope, E.D. 1864. On the limits and relations of the raniformes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 16: 181–183.

Cope, E.D. 1868. On the origin of the genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 96–140.

de la Fuente, M. 1993. Un posible Podocnemididae (*Pleurodira: Pelomedusoides*) en el Cretácico Tardío de la Patagonia. *Ameghiniana* 30: 423–433.

de la Fuente, M. 2002. Tortugas pleurodires de la Formación Portezuelo (Cretácico Superior) de Patagonia septentrional. *Ameghiniana. Suplemento Resúmenes* 39: 9R.

de la Fuente, M. (2003). Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia. *Journal of Paleontology* 77: 559–575.

de la Fuente, M. y Lapparent de Broin, F. 1997. An *Araripemys*-like decorated pleurodire turtle in the Paleocene of northwestern Argentina. *Geobios* 30: 235–242.

Duméril, A.M.C. y Bibron, G. 1835. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*, vol. 3. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 680 p.

Fernández, J.P., Bondesio, P. y Pascual, R. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbrales (Eógeno, Eoceno?) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleontológicas y paleozoogeográficas. *Ameghiniana* 10: 152–172.

Furque, G. 1972. Descripción geológica de la Hoja 16b, Cerro La Bolsa, provincias de La Rioja y San Juan. *Dirección Nacional de Geología y Minería, Boletín* 125, 69 pp.

Gaffney, E.S. y Meylan, P. 1988. A phylogeny of Turtles. En M. J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematic Association, Special Volume, 35 A. Clarendon Press, Oxford. pp. 157–219.

Gasparini, Z. y Báez, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *Actas 1er Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán) 2: 377–415.

Gayet, M., Marshall, L.G. y Sempere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En: Fósiles y Facies de Bolivia, R. Suarez-Soruco (ed.), vol. 1, Vertebrados. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos de Bolivia* 12: 393–433.

Jordan, T.E., Drake, R.E. y Naeser, C.W. 1993. Estratigrafía del Cenozoico Medio en la Precordillera a la latitud del Río Jáchal, San Juan, Argentina. *12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 2: 132–141.

Kischlat, E.E. 1994. Observações sobre *Podocnemis elegans* Suarez (Chelonii: Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 345–351.

Lapparent de Broin, F. de. 1994. Turtles from Chapada de Araripe Early Cretaceous, Ceará State, Brasil. *Boletim do 3 Simposio sobre o Cretáceo do Brasil*, (Rio Claro), 1994.

Lapparent de Broin, F. de. 2000. The oldest pre-Podocnemid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceará state, and its environment. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 9: 43–95.

Lapparent de Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1999. Particularidades de la fauna continental de tortugas del Cretácico de Argentina. *Ameghiniana* 36: 104.

Marcellini, D.L. 1979. Activity patterns and densities of Venezuelan caiman (*Caiman crocodilus*) and pond turtles (*Podocnemis vogli*). En: J.F. Eisenberg (ed.). *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 263–271.

Meylan, P.A. 1996. Skeletal morphology and relationships of the early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 20–33.

- Meylan, P.A. y Gaffney, E.S. 1991. *Araripemys* Price, 1973, p. 326–334. En: J.G. Maisey (ed.). *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey.
- Muller, L. 1935. Über eine neue *Podocnemis*-Art (*Podocnemis vogli*) aus Venezuela, nebst ergänzenden Bemerkungen über die systematischen Merkmale der ihr nächstverwandten Arten. *Zoologischer Anzeiger* 110: 97–109.
- Pacheco, J. A. 1913. *Notas sobre a geologia do vale do Rio Grande a partir da foz do rio Paranaíba*. Em Exploração do Rio Grande e de seus afluentes. Comissão Geográfica e Geológica, Fólio, São Paulo, pp. 33–38.
- Pascual, R., Vucetich, M.G. y Fernández, J. 1978. Los primeros mamíferos (Notoungulata, Henricosbornidae) de la Fn. Mealla (Grupo Salta, Subgrupo Santa Bárbara). Sus implicancias filogenéticas, taxonómicas y cronológicas. *Ameghiniana* 15: 366–390.
- Pascual, R., Bond, M y Vucetich, M.G. 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados. Cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. 7° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 743–758. San Luis
- Price, L.I. 1953. Os Quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral*, 147: 1–34.
- Pritchard, P.C.H. y Trebbau P. 1984. The turtles of Venezuela. *Contributions to Herpetology*, Society Study Amphibians, Reptiles Publications, 2: 1–403.
- Staesche, K. 1937. *Podocnemis brasiliensis* n. sp. aus der Oberen Kreide Brasiliens. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie* 77: 291–309.
- Suarez, J.M. 1969. Um quelônio da formação Bauru. *Anais do 23° Congresso Brasileiro de Geologia* 167–176.
- Schweigger, A. F. 1812 *Prodromus Monographie Cheloniorum. Königsberger Archiv für Naturwissenschaften und Mathematik*, 1: 271–368, 406–462.
- Troschel, F.H. 1848. Amphibien. En: M.R. Scumburk (ed.), *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840–44. Im Auftrage Sr. Majestat des Königs von Preussen ausgeführt. Theil 3 Versuch einer Zusammenstellung der Fauna und Flora von British-Guiana*, Leipzig, p. 645–661.
- Wagler, J.G. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit Vorangehender Classification der Saugethiere und Vogel*. J.G. Cotta (ed.), Munchen, Stuttgart y Tübingen, 354 pp.
- Wood, R. C. 1976. *Stupendemys geographicus*, the world's largest turtle. *Breviora*, 436: 1–31.

Recibido: 26 de diciembre de 2002.

Aceptado: 12 de junio de 2003.