

**DESCRIPCIÓN DE NUEVOS ESPECÍMENES Y  
RELACIONES FILOGENÉTICAS DE  
*CHELONOIDIS GRINGORUM* (SIMPSON, 1942)  
(CHELONII: TESTUDINIDAE) DEL MIOCENO  
TEMPRANO DE PATAGONIA CENTRAL,  
ARGENTINA.**

MARCELO S. DE LA FUENTE (\*)

**RESUMEN.**-Se describen nuevos especímenes referidos a *Chelonoidis gringorum* (SIMPSON, 1942). Estas tortugas terrestres provienen de afloramientos terciarios de la Formación Sarmiento expuestos en la ribera sur del valle del río Chubut, entre Gaiman y Dolavon (Provincia de Chubut, Argentina). Se realiza un análisis de la variación de los caracteres del caparazón de *Chelonoidis gringorum* y de las especies vivientes relacionadas. Se propone una hipótesis filogenética tentativa sobre las relaciones parentales entre *Ch.gringorum* y otras tortugas terrestres suramericanas. El clado *Chelonoidis gringorum*-?*Chelonoidis* sp. de Quebrada Saguayo (Fm. Petaca-Deseadense-Bolivia) es considerado el grupo hermano de los Testudininae suramericanos vivientes.

**ABSTRACT.**- New specimens referred to *Chelonoidis gringorum* (SIMPSON, 1942) are described. The tortoises were found in outcrops of the Sarmiento Formation on the south side of the Chubut Valley, between Gaiman and Dolavon (Chubut Province, Argentina). An analysis of shell traits variation on *Chelonoidis gringorum* and the extant close relatives species was done. Finally a tentative phylogenetic hypothesis about the relationships between *Ch.gringorum* and other south american tortoises is proposed. The clade *Chelonoidis gringorum*-?*Chelonoidis* sp. from Quebrada Saguayo (Fm. Petaca-Deseadan-Bolivia) is considered the sister group of the extant South American Testudininae.

**Palabras clave:** Chelonii, Testudininae, Sistemática, Filogenia, Mioceno temprano, Patagonia.

**Key words:** Chelonii, Testudininae, Systematic, Phylogeny, Early Miocene, Patagonia.

---

(\*): Departamento Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Paseo del Bosque S/N 1900 La Plata. CONICET.

## INTRODUCCIÓN

Como resultado de los trabajos de campo realizados en el año 1933 por la Expedición Scarrit, bajo la dirección del Prof. Dr. G.G. SIMPSON, en Patagonia se exhumaron los restos de una tortuga terrestre. La misma procedía de la sección superior del «Patagoniano» (Mioceno temprano), que suprayace a las capas laminadas de Angostura, aflorante en la barranca sur del Valle del río Chubut, entre Gaiman y Dolavon, provincia del Chubut, República Argentina (Figura 1). Esta tortuga fue referida por SIMPSON (1942) a la nueva especie *Testudo gringorum*. Posteriormente AUFFENBERG (1971, 1974), siguiendo el criterio de WILLIAMS in LOVERIDGE & WILLIAMS (1957), incluye a esta especie en el género *Geochelone* Fitzinger (sugénero *Chelonoidis* Fitzinger). Sin embargo BOUR (1980) le adjudica al taxón *Chelonoidis* categoría genérica, incluyendo en él a todas las tortugas terrestres vivientes en la Región Neotropical y anteriormente referidas al género *Geochelone* (*sensu* WILLIAMS in LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957), criterio éste seguido en este trabajo.

Nuevos restos de *Chelonoidis gringorum* fueron colectados en Patagonia central por los Dres. R. PASCUAL y P. BONDESIO durante el año 1975, por una comisión mixta integrada por paleontólogos del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Dres. M. SORIA y A. ALBINO) y de la Universidad Estatal de New York (Dr. J. FLEAGLE) en el año 1985 y más recientemente por una comisión del Centro Nacional Patagónico (CENPAT). Las colecciones efectuadas en el año 1975 y las realizadas por los paleontólogos del CENPAT provienen de afloramientos terciarios expuestos en la ribera derecha del río Chubut, provincia del Chubut, a unos 2 Km al oeste de Gaiman, de un nivel de areniscas poco consolidadas, con estratificación entrecruzada, de color gris plomizo. Este horizonte está situado por encima de un nivel de tobas amarillolclaro con concreciones y con mamíferos del «Trelewense» (*sensu* KRAGLIEVICH, 1930; SIMPSON, 1935) asignados a la Edad Colhuehuapense (Mioceno temprano), e infrapuesto a las areniscas marinas del «Patagoniano» (Formación Gaiman, ver MENDÍA & BAYARSKY, 1981). El nivel portador de los 2 ejemplares, del sector superior de la Formación Sarmiento, corresponde al que SIMPSON (1935, pag. 18) describiera como: «*soft, steel-gray, fine, cross-bedded sandstone, without fossil except those obviously filling subsequent burrows and really part of the overlying beds*». VUCETICH & BOND (1984) mencionan que en este nivel también se encuentran restos de *Protypotherium* sp. (Interatheriidae, Notoungulata), de un Edentata Pilosa no identificable y de *Gaimanomys alwinea* (Rodentia, Caviomorpha). En la opinión de estos autores los mamíferos mencionados no son indicadores por si solos de antigüedad de los sedimentos, pero según la posición estratigráfica de los mismos es posible que ellos representen una Edad Colhuehuapense tardía. El material adicional referido a *Ch.gringorum* colectado en asociación con fauna de Edad-mamífero Colhuehuapense durante el año 1985, procede también de sedimentos de la Formación Sarmiento, expuestos en la barranca sur del Valle del río Chubut.

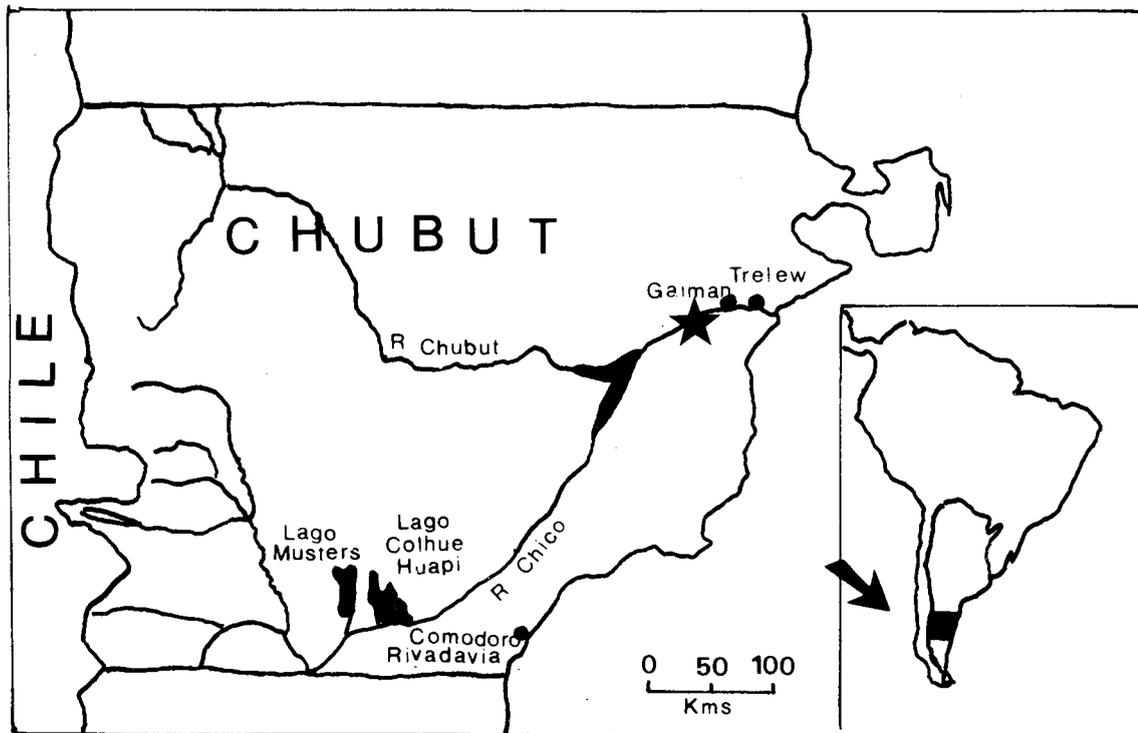


Figura 1: Mapa de la provincia del Chubut (Argentina) mostrando las localidades fosilíferas próximas a Gaiman.

Es interesante destacar que estos nuevos restos permiten efectuar una caracterización más detallada de esta especie y alcanzar un conocimiento más preciso sobre su distribución estratigráfica y temporal. Cabe mencionar que los objetivos principales de este trabajo son relizar la descripción de los nuevos restos referidos a *Ch. gringorum* y analizar las relaciones filogenéticas de esta especie con los restantes testudininos vivientes suramericanos.

## SISTEMÁTICA

Orden **Chelonii** Brongniart, 1800  
 Suborden **Casichelydia** Gaffney, 1975  
 Infraorden **Cryptodira** Cope, 1868  
 Familia **Testudinidae** Batsch, 1788  
 Subfamilia **Testudininae** Batsch, 1788  
 Infracamilia **Testudininei** Batsch, 1788  
 Género **Chelonoidis** Fitzinger, 1835  
*Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942)

### Sinonimia:

*Testudo gringorum* Simpson, 1942. (Amer. Mus. Nov. 1206: 1-6, fig. 1 y 2); WILLIAMS, 1950, pág.31; PASCUAL & ODREMAN RIVAS, 1971, pág. 389.  
*Geochelone gringorum* (Simpson, 1942); AUFFENBERG, 1971, págs. 111-112; AUFFENBERG,

1974, pág. 149, GASPARINI & BÁEZ, 1974, pág. 395; BÁEZ & GASPARINI, 1977, pág. 161; 1979, págs. 40 y 52; PRITCHARD, 1979, pág. 88; PRITCHARD & TREBBAU, 1984, pág. 198, ESTES & BÁEZ, 1985, pág. 192; GASPARINI, FUENTE & DONADIO, 1986, pág. 121  
*Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942), CEI, 1986, pág. 148; FUENTE, 1988, pág. 116; BROIN, 1991 pág. 520; BROIN & FUENTE, 1993a, pág. 79; 1993b, pág. 202-203.

**Diagnosis enmendada:** Tortuga terrestre de tamaño medio con un caparazón de contorno oval por el cual se diferencia de las especies del género *Chelonoidis* incluidas en el grupo *carbonaria* (*Ch. hesterna*, *Ch. carbonaria* y *Ch. denticulata*). Difiere de *Ch. chilensis* por el ocultamiento de los escudos inguinales en la vista ventral del plastron, la ausencia de quillas sobre las placas periféricas del caparazón dorsal y la gran expansión del proceso posterior del isquión.

**Holotipo:** American Museum of Natural History. AMNH 3366. El plastrón y parte del caparazón dorsal de un individuo colectado por Justino Hernández, en 1933.

**Horizonte y localidad tipo:** Sección superior del «Patagoniano» (Mioceno temprano) = Formación Gaiman (MENDÍA & BAYARSKY, 1981) que suprayace a las capas laminadas de Angostura, aflorante en la barranca sur del valle del río Chubut entre Gaiman y Dolavon. provincia del Chubut, República Argentina (Figura 1).

**Material referido:** Museo de La Plata. Departamento Científico Paleontología Vertebrados (MLP-75-II-5-2): El caparazón dorsal, el plastrón, el húmero derecho, el isquion izquierdo y los iliones derecho e izquierdo. Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires «Bernardino Rivadavia», Colección Chubut (MACN-CH-1009): El plastrón y parte del caparazón dorsal. Museo Paleontológico «Egidio Feruglio» de Trelew (MPEF-PV-1049): El caparazón y el plastrón de un individuo adulto.

**Procedencia geográfica, estratigráfica y antigüedad:** MLP-75-5-2 y MPEF-PV-1049: Margen derecha del río Chubut a 2 km de Gaiman, provincia del Chubut, República Argentina; niveles arenosos situados por encima de las tobas con mamíferos del «Trelewense» y por debajo de los sedimentos marinos del «Patagoniano». Correspondientes al sector superior de la Formación Sarmiento (ver MENDÍA & BAYARSKY, 1981). Edad Colhuehuapense tardía (Mioceno temprano). MACN-CH-1009: Ibidem del área Trelew-Gaiman, sedimentos sector superior de la Formación Sarmiento en asociación con mamíferos de Edad Colhuehuapense (Mioceno temprano).

## DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL REFERIDO

WILLIAMS (1960) reúne en una clave sistemática a *Ch.chilensis* (Gray, 1870) y a *Ch.nigra* (Quoy & Gaimard, 1824), (Grupo *chilensis* sensu AUFFENBERG, 1971) para diferenciarlas de las especies vivientes que constituyen el Grupo *carbonaria* [*Ch. carbonaria* (Spix, 1824) y *Ch.denticulata* (Linnaeus, 1766)]. Posteriormente AUFFENBERG (1971) menciona una serie de caracteres que permiten definir a los dos grupos. Debido a que *Chelonoidis gringorum* presenta los caracteres distintivos del Grupo *chilensis* (ver Discusión) se la compara, desde la Descripción, con *Ch. chilensis* incluida en este grupo específico.

Por otra parte, en esta descripción se han tomado en cuenta los dos ejemplares citados como material referido. Para su comparación con el holotipo, se ha tenido en cuenta los trabajos de SIMPSON (1942) y AUFFENBERG (1971) y las fotografías gentilmente suministradas por el Dr. EUGENE GAFFNEY (American Museum of Natural History).

**Caparazón dorsal** (Figura 2 y 3: A,B,E, H, I,J,K; Figura 4 y 5: A,B,E; Figura 6 y 7: A, C, D, E, F).

En los ejemplares del MLP y MACN el caparazón es de tamaño pequeño y en el MPEF es mediano (ver Tabla 1). Los tres especímenes se caracterizan por caparazones sin gibas vertebrales, con bordes laterales convexos, deprimidos y ensanchados como en *Ch.chilensis* s.l.. Placas óseas de poco espesor. La relación del largo respecto del ancho del caparazón alcanza un valor que oscila entre 1,1 en el holotipo AMNH 3366 y 1,3 en los ejemplares MLP 75-II-5-2 y MPEF-PV-1049.

El borde anterior libre del caparazón está completamente preservado en el holotipo (AMNH 3366) y en uno de los ejemplares referidos (MPEF-PV-1049); en ambos especímenes se caracteriza por aparecer algo aplastado en forma natural y ligeramente curvado hacia arriba.

La falta de fusión entre las placas pleurales y las periféricas, y los anillos de crecimiento bien marcados indicarían que los ejemplares MACN-CH-1009 y MLP-75-II-5-2 son subadultos. Por el contrario, por la fusión de estas placas y por el mayor tamaño del caparazón, en el MPEF-PV-1049 estaríamos en presencia de un ejemplar adulto.

El caparazón dorsal es tan curvado como el observado en *Ch.chilensis* y se caracteriza por un ligero aplastamiento limitado al tercer y cuarto escudo vertebral. El marcado aplastamiento en el holotipo AMNH 3366, es debido a la compactación y presión de los sedimentos portadores.

La placa nugal, de forma hexagonal, es más ancha que larga, con una escotadura poco pronunciada en su margen anterior. Sin escudo cervical. De las ocho placas neurales sólo se conservan en el ejemplar MLP 75-II-5-2 la cuarta, quinta, sexta y la séptima, que son hexagonales. La forma de las faltantes se deduce de los contornos de los bordes proximales de las placas pleurales. Así la primera sería ovorectangular, la segunda octogonal, la tercera cuadrangular y la octava hexagonal. Cabe destacar que el ejemplar MACN-CH-1009 preserva las tres primeras placas neurales, de contornos similares a los estimados en el espécimen anterior. Por lo tanto se puede considerar que la fórmula neural fue: 4-8-4-8-4-6-6-6. Con relación a los escudos vertebrales, éstos son más anchos que largos, con el cuarto escudo más alargado en comparación con los restantes. Las placas pleurales en el extremo proximal se ensanchan y estrechan en forma alternada.

El espécimen MLP-75-II-5-2 presenta dos placas suprapygaes dispuestas según el patrón observado en *Geochelone* s.l. La primera suprapygal es más grande, no presenta margenes rectilíneos, sino más o menos sinuosos, y se bifurca ventralmente para recibir la segunda suprapygal más pequeña, la cuál es cruzada por el surco entre el quinto escudo vertebral y el es-

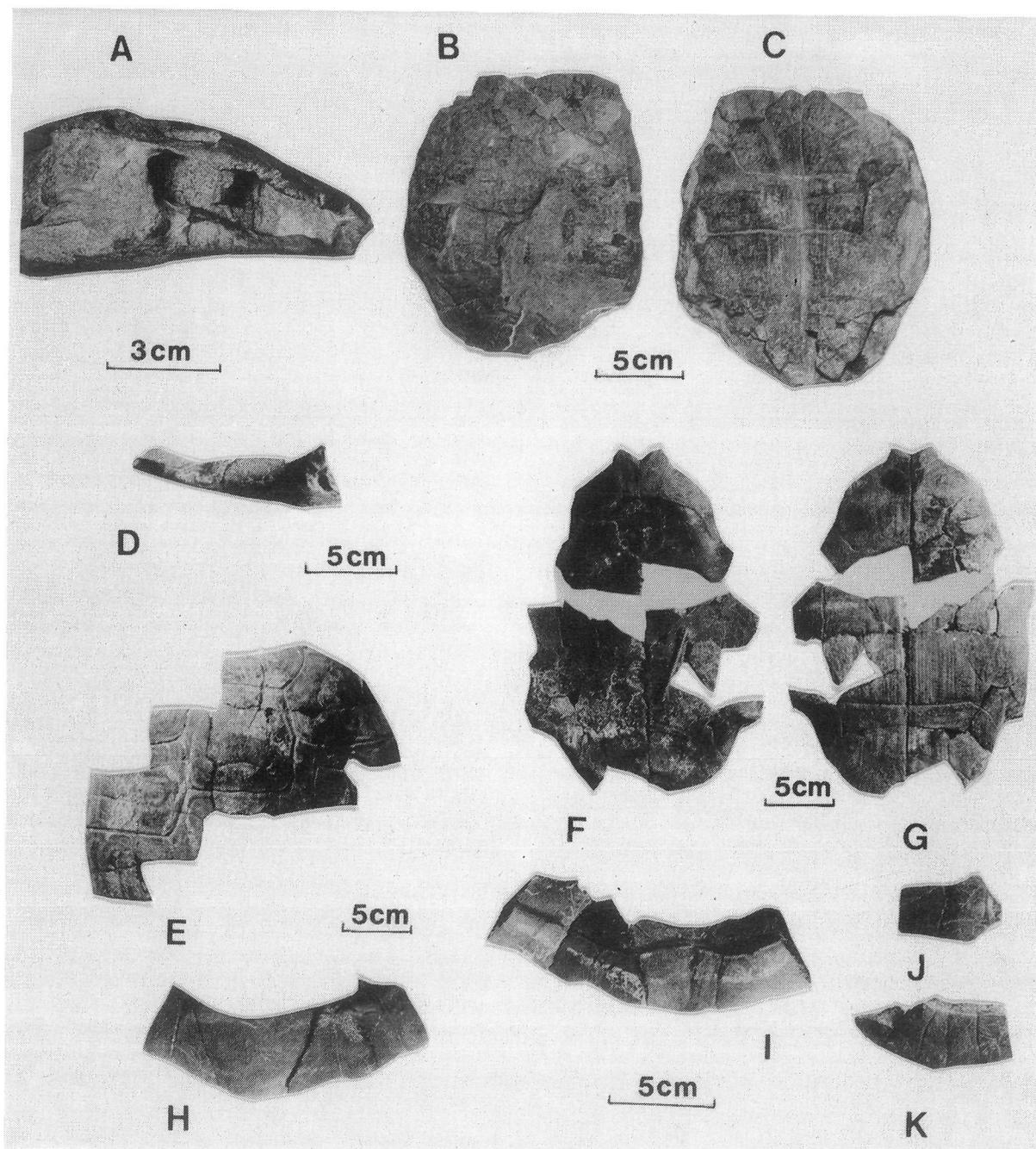


Figura 2: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). AMNH 3366 (Holotipo).

A. Vista lateral izquierda del caparazón. B. Vista dorsal del caparazón. C. Vista ventral del plastrón. MACN-CH-1009. (Material referido)

D. Vista lateral derecha del lóbulo plastral posterior. E. Vista dorsal del caparazón. F. Vista visceral del plastrón. G. Vista ventral del plastrón. H. Vista dorsal de placas periféricas y placa pygal del margen posterior del caparazón. I. Vista visceral de placas periféricas y pygal del margen posterior del caparazón. J. Placas periféricas del margen anterior. K. Placas periféricas del margen anterior izquierdo.

cudo supracaudal. El sector comprendido entre dichas placas no está bien preservado en el espécimen MPEF-PV-1049.

La placa pygal en el ejemplar MACN-CH-1009 es ligeramente más ancha que larga y la relación entre el ancho dorsal y el ventral es 1,7, similar al índice promedio estimado por el au-

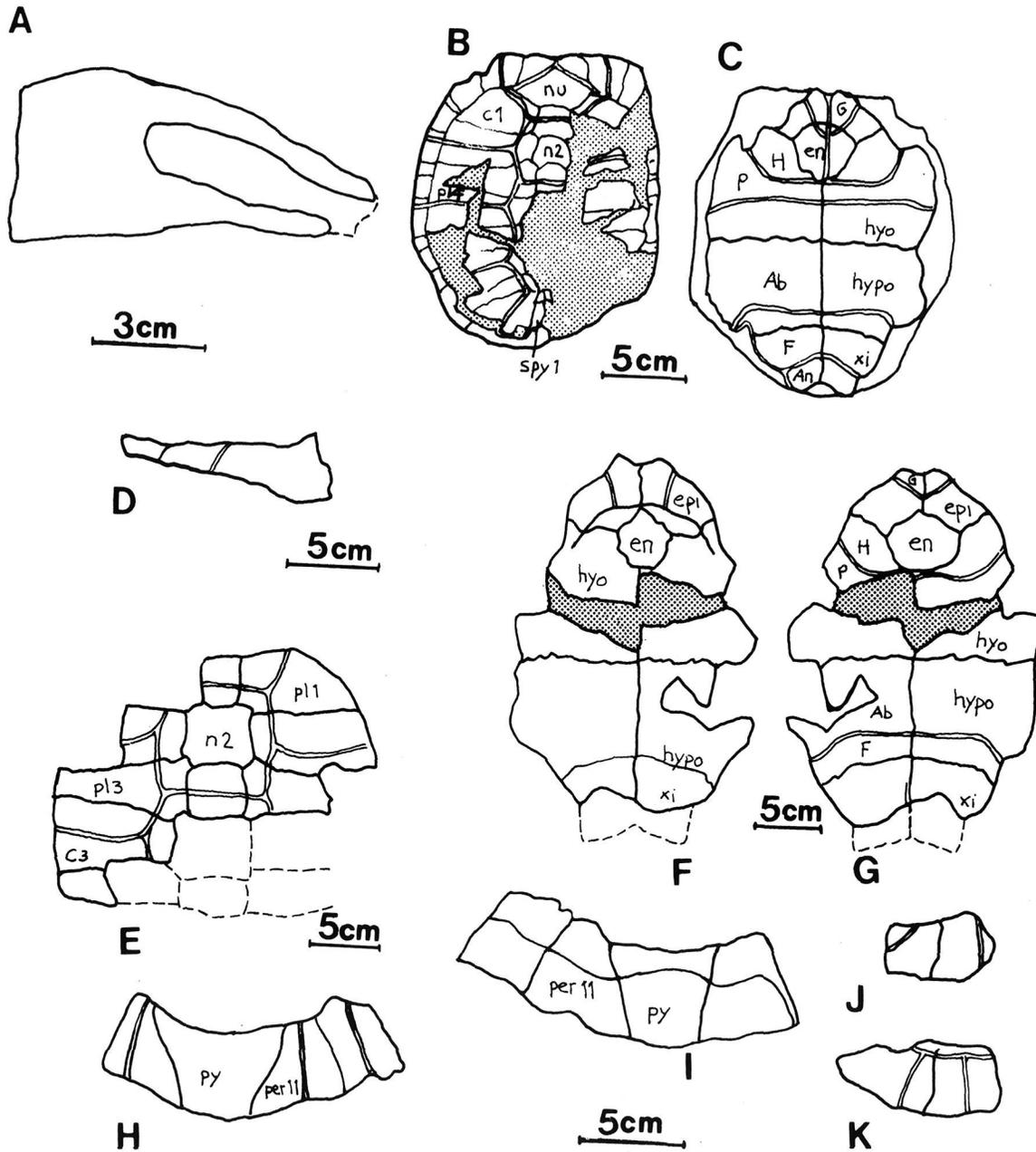


Figura 3: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). A,B,C,D,E,F,G,H,I,J,K Ibidem Fig. 2.

Abreviaturas. AB = escudo abdominal, An = escudo anal, C = escudo costal, en = entoplastron, epi = epiplastron, F = escudo femoral, G = escudo gular, H = escudo humeral, hyo = hyoplastron, hypo = hypoplastron, M = escudo marginal, n = placa neural, nu = placa nucal, P = escudo pectoral, per = placa periférica, pl = placa pleural, py = placa pygal, spy = placa suprapygal, xi = xifiplastron.

tor para *Ch. chilensis* s.l.. Por otra parte se aprecia que la impresión del escudo supracaudal se extiende sobre la mayor parte de la superficie visceral de la placa pygal a diferencia de lo que se observa en *Ch. chilensis* s.l.

El espécimen MACN-CH-1009 preserva las tres primeras placas periféricas derechas, que constituyen parte del borde anterior del caparazón, caracterizadas por márgenes sinuosos que no

**Tabla 1.** *Chelonoidis gringorum* (Simpson),  
Medidas del caparazón y el plastrón (en mm) de los ejemplares  
A (MLP-75-II-5-2), B (MACN-CH-1009) y C (MPEF-PV-1049)

	A	B	C
Longitud del caparazón.....	230	---	320
Ancho del caparazón.....	176	---	244
Altura del caparazón.....	--	---	143
Longitud de la placa nuchal.....	47	---	81
Ancho de la placa nuchal.....	55	---	76
Longitud de la 1ª placa neural.....	--	31	34
Ancho de la 1ª placa neural.....	--	23	34
Longitud de la 2ª placa neural.....	--	33	35
Ancho de la 2ª placa neural.....	--	33	36
Longitud de la 3ª placa neural.....	--	26	26
Ancho de la 3ª placa neural.....	--	23	35
Longitud de la 4ª placa neural.....	29	---	25
Ancho de la 4ª placa neural.....	35	---	36
Longitud de la 5ª placa neural.....	20	---	---
Ancho de la 5ª placa neural.....	22	---	---
Longitud de la 6ª placa neural.....	18	---	---
Ancho de la 6ª placa neural.....	32	---	---
Longitud de la 7ª placa neural.....	20	---	---
Ancho de la 7ª placa neural.....	30	---	---
Altura de la placa suprapygal I .....	48	---	---
Ancho dorsal de la placa suprapygal I .....	20	---	---
Ancho ventral de la placa suprapygal I .....	38	---	---
Altura de la placa suprapygal II .....	24	---	28
Ancho de la placa suprapygal II .....	43	---	61?
Altura de la placa pygal .....	36	41	48
Ancho dorsal de la placa pygal.....	36	50	55
Ancho ventral de la placa pygal.....	22	39	36
Longitud del plastrón .....	215	246	324
Ancho basal del lóbulo plastral anterior.....	106	112	144
Longitud del lóbulo anterior.....	65	65	105
Ancho basal del lóbulo basal posterior.....	114	125	172
Longitud del lóbulo posterior.....	--	---	81
Longitud del puente.....	121	130	144
Longitud media del epiplastron .....	35	40	48
Longitud máxima del epiplastron.....	43	39	80
Ancho máximo del epiplastron.....	47	50	68
Longitud del borde epiplastral.....	34	33	50
Espesor del borde epiplastral.....	21	22	18
Longitud del entoplastron.....	40	42	52
Ancho del entoplastron.....	42	49	55
Longitud del hyoplastron.....	54	59	76
Longitud del hypoplastron.....	59	63	60
Longitud del xifiplastron.....	--	37	43
Ancho basal del xifiplastron.....	56	56	79
Espesor (altura) del xifiplastron.....	13	13	10
Profundidad de la escotadura anal.....	--	13	43
Ancho de la escotadura anal.....	--	---	72
Longitud media de los escudos gulares.....	32	21	36
Longitud media de los escudos humerales.....	44	53	68
Longitud media de los escudos pectorales.....	17	16	20
Longitud media de los escudos abdominales...	77	87	120
Longitud media de los escudos femorales.....	35	32	34
Longitud media de los escudos anales.....	--	19	9

están curvados hacia arriba. Por otra parte el ejemplar MLP-75-II-5-2 conserva parte de las placas periféricas del puente y de los bordes posteriores del caparazón; los márgenes de éstas últimas placas también son sinuosos. Coincidiendo con AUFFENBERG (1969), en *Ch. chilensis* los márgenes de las placas periféricas son subserrados, resultando éstos más acentuados en los machos.

**Plastrón** (Figura 2 y 3: A,C,D, F,G; Figura 4 y 5: B,C; Figura 6 y 7: B, C, D, E., F).

Es ancho y sin bisagra, con el lóbulo anterior ligeramente más largo que el posterior (ver Tabla 1). El lóbulo anterior es curvado, con una curvatura que se extiende desde la base del mismo, en el ejemplar y aproximadamente plano en los especímenes MACN-CH-1009 y MPEF-PV-1049. Como ya AUFFENBERG (1971) lo menciona en el holotipo de *Ch.gringorum*, el plastrón es ancho y plano ventralmente, con el lóbulo anterior relativamente corto. En el holotipo y en los tres especímenes referidos la longitud del puente es mayor que el ancho del lóbulo anterior.

La proyección epiplastral es proporcionalmente larga, con una profunda escotadura anterior. La superficie dorsal de esta proyección es plana y la ventral es convexa con tenues crestas divergentes en el espécimen MLP-75-II-5-2, y con una ligera concavidad dorsal y una convexidad ventral en el ejemplar MACN-CH-1009 y en el MPEF-PV-1049. AUFFENBERG (1969) menciona la presencia en el holotipo de *Ch.gringorum* de una proyección epiplastral corta, ligeramente convexa en la superficie dorsal y ventral. Esta proyección epiplastral tiene considerable espesor. La relación entre el largo del borde epiplastral y el espesor del mismo alcanza un valor de 1,4 en el espécimen MACN-CH-1009, de 1,6 en el ejemplar MLP-75-II-5-3 y 2,6 en el MPEF-PV-1049. La marcada diferencia de valores en estos índices entre los dos primeros individuos subadultos y el adulto podría ser resultado de dimorfismo sexual.

El entoplastron es ligeramente más ancho que largo con los bordes antero-laterales rectilíneos o redondeados y los posterolaterales redondeados.

Los escudos gulares son bifidos. La posición del surco gulo-humeral es variable. En el espécimen MLP-75-II-5-2 el surco gulo-humeral toca el entoplastron y en los ejemplares MACN-CH-1009 y MPEF-PV-1049 atraviesa los epiplastra sin tocar el entoplastron. También SIMPSON (1942) y AUFFENBERG (1971) mencionan que en el holotipo de *Ch.gringorum* el surco gulohumeral atraviesa el extremo anterior del entoplastron. Si bien en la mayor parte de los especímenes examinados en una sola población de *Ch.chilensis* s.l. el surco gulo-humeral toca el entoplastron, en algunos ejemplares dicho surco cruza el entoplastron, mientras que en otros, el surco no llega a contactarse con el borde anterolateral del entoplastron. En dos de los ejemplares referidos a *Ch.gringorum* (MLP-75-II-5-2 y MACN-CH-1009), a diferencia del holotipo y del tercer espécimen aquí descrito (MPEF-PV-1049), el surco húmero-pectoral, no contacta con el entoplastron, y atraviesa la línea media del plastrón por detrás de dicha placa, formando lateralmente un ángulo de 145°.

La relación entre el largo hypo-hyoplastral en los ejemplos estudiados (Tabla 2) alcanza un valor de 1,1, el cual está dentro del rango de *Ch.chilensis*; el valor del holotipo de *Ch.gringorum* es de 1,5 según AUFFENBERG (1971). También en los especímenes MLP-75-II-5-2 y MACN-CH-1009 se observa una ligera disminución del espesor en la región central del contacto hyo-hyoplastral; en los especímenes juvenes de *Ch. chilensis* s.l. se encuentra en la misma región una fontanela.

La relación entre el ancho basal del xifiplastron y su espesor, en dos de los ejemplares estudiados (MLP-75-II-5-2 y MACN-CH-1009) alcanza un valor de 4,3 y en el restante (MPEF-PV-1049) un valor de 6,1, los cuales se pueden considerar también dentro del rango de *Ch.chilensis*. En el holotipo de *Ch.gringorum* el valor de esta relación es de 1,4. Esta diferencia, según AUFFENBERG (1971), permite discriminar a *Ch.gringorum* de *Ch.chilensis*. No obstante, como se verá en la Discusión, el autor no comparte esta opinión.

Los escudos pectorales no se estrechan en la línea media del plastrón. El largo de los escudos húmerales es mayor que el de los femorales, medido a lo largo de los surcos interhumerales e inter-femorales. Los escudos axilares son pequeños y estrechos. Los escudos inguinales

**Tabla 2: *Chelonoidis gringorum* (Simpson).  
Relaciones entre las dimensiones de las placas del plastrón  
y del caparazón de los ejemplares  
A (MLP 75-II-5-2), B (MACN-CH-1009) y C (MPEF-PV-1049)**

	A	B	C
Ancho basal del xifiplastron / espesor .....	4,3	4,3	6,1
Longitud del entoplastron / longitud del escudo anal.....	-	2,2	5,7
Longitud del caparazón / ancho del caparazón.....	1,3	-	1,3
Hypoplastron / hyoplastron.....	1,1	1,1	0,8
Longitud del borde epiplastral / espesor.....	1,6	1,4	2,6
Ancho dorsal / ancho ventral de la placa pygal.....	-	1,7	1,5

se caracterizan por su extrema reducción en la vista ventral del plastrón. Estos escudos cubren parte del proceso inguinal del hypo-plastron y se conectan con los escudos femorales solamente en la vista visceral del plastrón. De tal manera los escudos inguinales están ocultos en la vista ventral del plastrón (paralelismo en *Ch.denticulata*).

En el espécimen MLP-75-II-5-2 el puente es curvado lateralmente, sin una quilla bien definida sobre las placas periféricas; por el contrario. éstas poseen protuberancias de 7 mm de longitud separadas por superficies estriadas. La base presenta una cresta de 23 mm de longitud que se extiende desde la escotadura axilar hasta aproximadamente 1/5 del largo del puente, y además un profundo surco de 24 mm de longitud que se extiende desde la escotadura inguinal, atravesando parte del escudo abdominal, 1/5 posterior de la longitud del puente.

En el espécimen MPEF-PV-1049 los xifiplastrones están preservados en su totalidad, particularmente las proyecciones xifiplastrales, que en este ejemplar se caracterizan por un marcado espesamiento en el sector que limita a la escotadura anal. También las proyecciones xifiplastrales están curvadas y dirigidas hacia arriba, aproximándose al margen posterior del caparazón, rasgos asociados a dimorfismo sexual en Testudininos vivientes. La escotadura anal es profunda y ancha y la longitud del escudo anal en la línea media es proporcionalmente corta

#### **Húmero** (Fig. 4 y 5: F, G).

Sólo se conserva el húmero derecho en el ejemplar MLP 75-II-5-2. Éste posee una diáfisis comprimida y curvada en su parte media, no preserva el cóndilo proximal y los procesos lateral y medial están desgastados. Sin embargo, tanto los extremos proximales como los distales están considerablemente expandidos, carácter éste presente en las especies del Grupo *chilensis*. El canal ectepicondylar sobre la superficie dorsal del húmero, de posición lateral, se extiende desde la parte media dorsal de la diáfisis, alcanzando casi el nivel del capitellum.

#### **Cintura pélvica** (Fig. 4 y 5: F y G).

Se conserva el ilión izquierdo y el derecho, además del isquion izquierdo en el ejemplar MLP-75-II-5-2. Los iliones, comprimidos lateralmente por encima del acetábulo, no conservan la parte superior y expandida de los mismos. El isquion izquierdo presenta la superficie ventral plana; en los especímenes de *Ch.chilensis*, que sirvieron de comparación, la superficie es concava. El proceso lateral del isquion está bien desarrollado, así como el proceso posterior de este hueso (condición primitiva), que es más expandido. Esta condición es diferente al rasgo derivado observado en *Ch.chilensis* s.l. como lo es la extrema reducción posterior del isquion. Esta tendencia a la reducción puede observarse durante el desarrollo ontogenético de *Ch. chilensis* s.l.(ver FERNÁNDEZ, 1988). También en relación con *Ch.chilensis* la curvatura del margen anterior del isquion es más abierta, por lo que *Ch.gringorum* podría haber poseído una fenestra obturadora más ovalada.

**Tabla 3. Valoración de caracteres utilizados por AUFFENBERG (1971) en la diagnosis de *Ch.gringorum* (Simpson)**

Caracteres	subfamilia	género	especie	grupo específico
Especie de tamaño mediano.....			X	
Caparazón de forma oval.....			X	
Sin gibas vertebrales.....			X	
Caparazón ligeramente elongado.....				X
Caparazón sin márgenes laterales cóncavos o paralelos.....				X
Sin placas periféricas denticuladas o serradas.....			X	
Sin escudo cervical.....		X		
Pleurales alternativamente ensanchadas y estrechadas distalmente.....	X			
Fórmula neural.....			X	
La 1ª suprapygal recibe a la 2ª, la cual está cruzada por el surco posterior del 5º vertebral.....		X		
Plastrón ancho, con amplios bordes convexos.....				X
Plastrón plano en vista ventral, lóbulo anterior relativamente corto.....			X	
Proyección epiplastral corta, con la superficie dorsal y ventral ligeramente convexas, y con una profunda escotadura anterior corta.....			X	
El surco gulo-humeral cruzando el entoplastron.....			X	

## DISCUSIÓN

Si bien SIMPSON (1942) y AUFFENBERG (1971) han propuesto diferentes diagnósis de *Chelonoidis gringorum*, sobre la base del holotipo, en ninguna de éstas se realizó una caracterización exclusiva de la especie. Esto es consecuencia de que ambos autores combinaron en estas diagnósis caracteres de valor subfamiliar, genérico, de grupo específico y específicos (ver Tabla 3). El último de los autores citados menciona entre los caracteres específicos varios que están sujetos a variación individual. Por tal motivo se ha efectuado un análisis de los principales caracteres, tomando en cuenta la variabilidad de los mismos en los especímenes fósiles y acotando los rangos de variación de las especies actuales relacionadas.

### (1) Ausencia del escudo cerval:

El escudo cervical está ausente en todas las especies actuales y fósiles de *Geochelone* s.l. de la Región Neotropical, excepto *G.costarricensis* (ver AUFFENBERG, 1971). Sin embargo la ausencia del escudo cervical no es exclusiva de las especies neotropicales ya que su pérdida se ha verificado en distintos taxones de diferentes continentes. Como en *Ch.gringorum* también el escudo cervical está ausente y además presenta otros caracteres del Grupo continental *chilensis*, se lo ha incluido en el género *Chelonoidis* (FUENTE, 1988). En la casi totalidad de los ejemplares de *Ch.chilensis* s.l. analizados el escudo cervical está ausente; no obstante, en algunos individuos se presenta como anomalía el escudo cerval. Este tipo de anomalías,

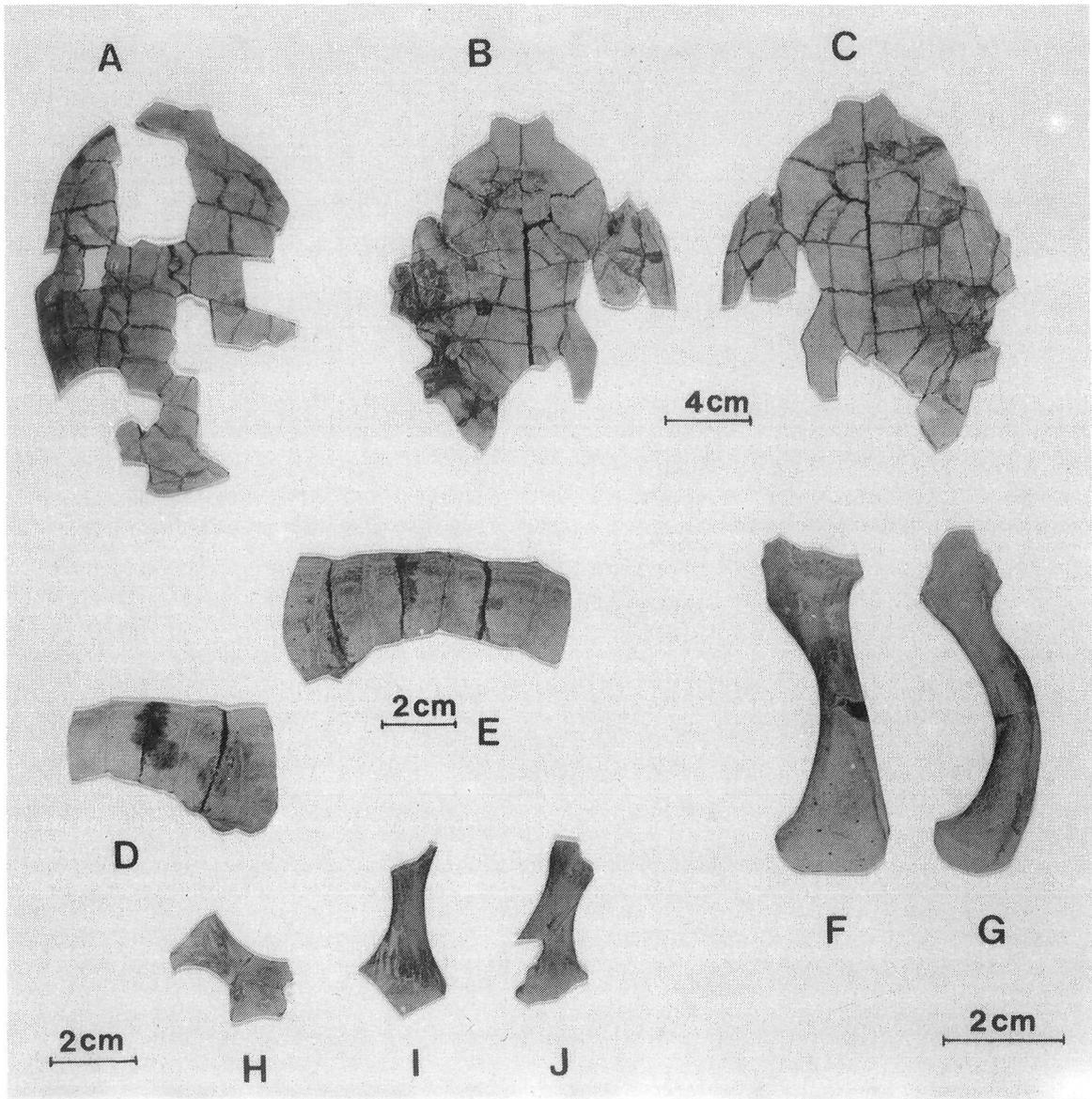


Figura 4: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). MLP-75-II-5-2. (Material referido).

A. Vista dorsal del caparazón. B. Vista visceral del plastrón. C. Vista ventral del plastrón. D. Placas periféricas del margen posterior derecho. E. Placas periféricas del margen posterior izquierdo. F. Vista dorsal del húmero. G. Vista lateral del húmero. H. Vista dorsal del pubis izquierdo. I. Ilium izquierdo. J. Ilium derecho.

pero en sentido inverso, ha sido constatada por AUFFENBERG (1976) en testudínidos de América del Norte (*Gopherus berlandieri* (Agassiz, 1857)).

## (2) Presencia de gibas vertebrales:

La ausencia de gibas vertebrales ha sido otro de los caracteres considerados por AUFFENBERG (1971) en la diagnosis de *Ch.gringorum*. Otros autores pusieron especial énfasis en el grado de desarrollo de las gibas. Así, por ejemplo, ROVERETO (1914) sobre la base del desarrollo y prominencia de las gibas vertebrales, diferenció «*Tes-*

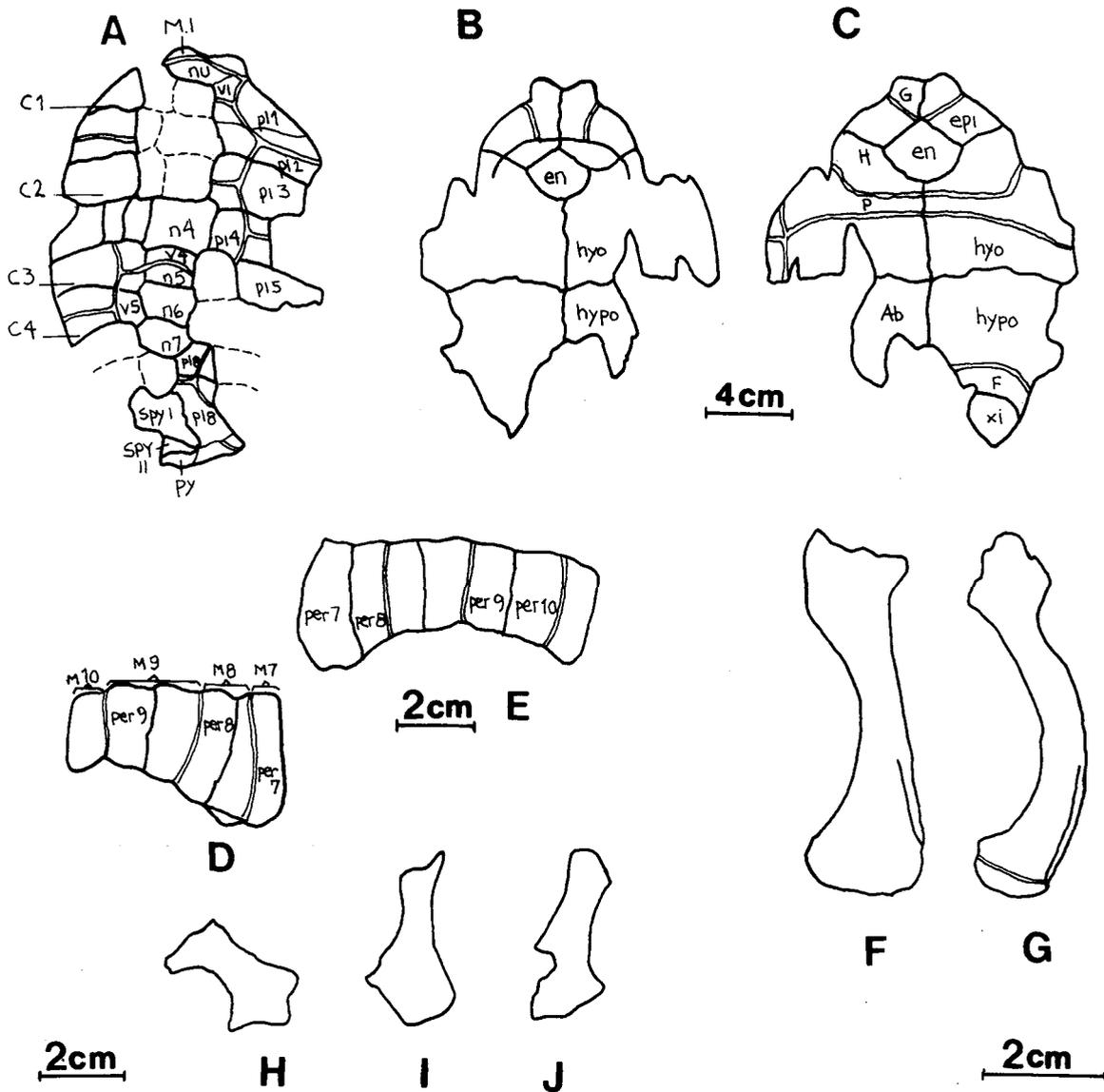


Figura 5: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). A,B,C,D,E,F,G,H,I,J Ibidem Fig. 4. Abreviaturas Ibidem Fig. 3

*tudo» gallardoi* Rovereto, 1914 de «*Testudo» praestans* Rovereto, 1914. Ambas especies son consideradas co-específicas por AUFFENBERG (1974), criterio no compartido por FUENTE (1988) [ver BROIN, 1991; BROIN y FUENTE, 1993b]. También ACHAVAL (com. pers.) diferencia un gran espécimen referido a *Chelonoidis* sp., del Pleistoceno del Uruguay, de *Ch. gallardoi*, del Mioceno tardío de Catamarca (Argentina), por la posición de las gibas vertebrales con respecto a las placas neurales. A pesar de que la presencia o ausencia de gibas vertebrales pueda considerarse un carácter consistente para discriminar especies, cabe señalar que WILLIAMS (1950) constató la variación individual de este carácter en especímenes de *Ch. denticulata*.

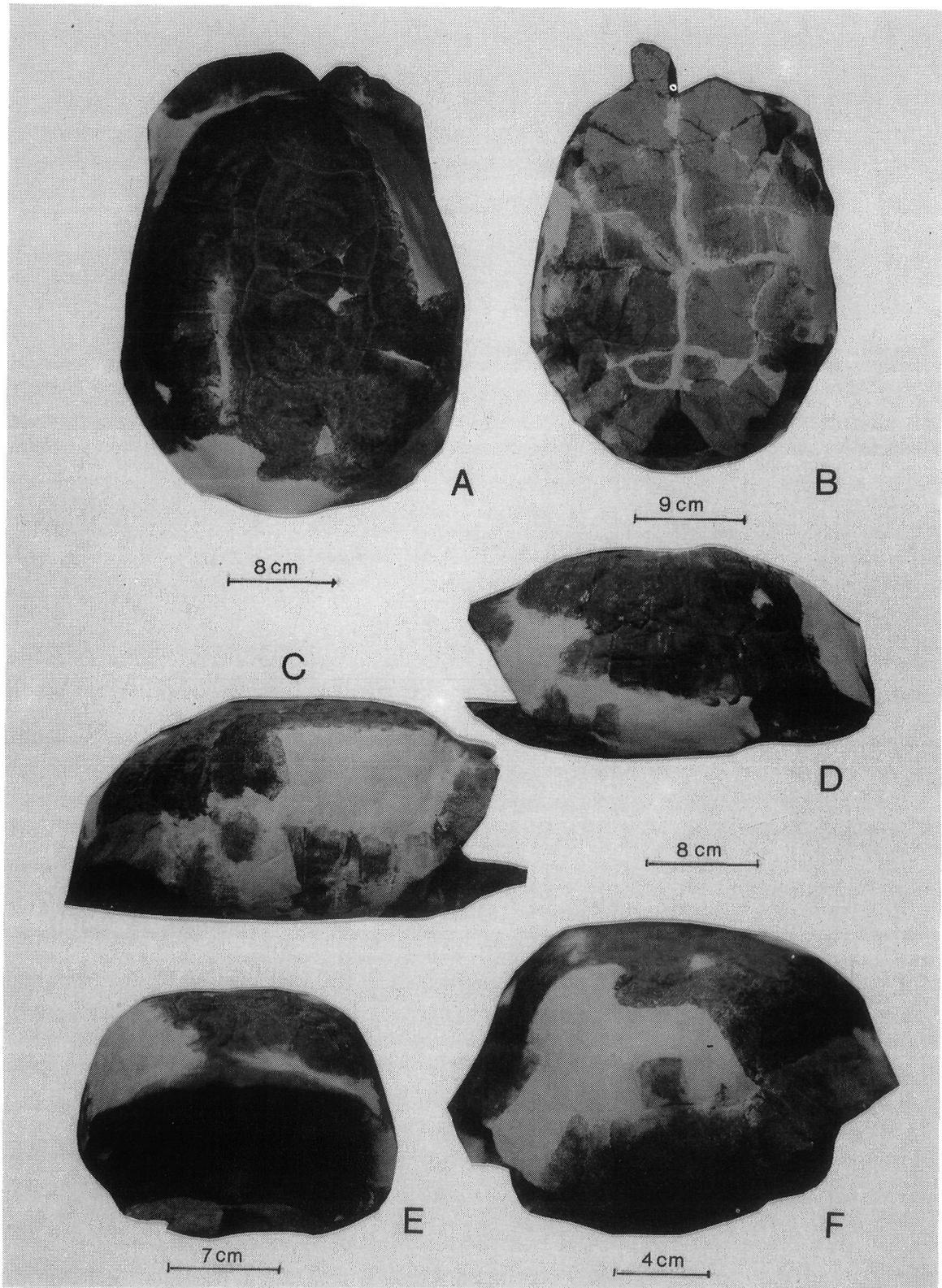


Figura 6: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). MPEF-PV-1049. (Material referido).  
A. Vista dorsal del caparazón. B. Vista ventral del plastrón. C. Vista lateral derecha del caparazón. D. Vista lateral izquierda del caparazón. E. Vista anterior del caparazón. F. Vista posterior del caparazón.

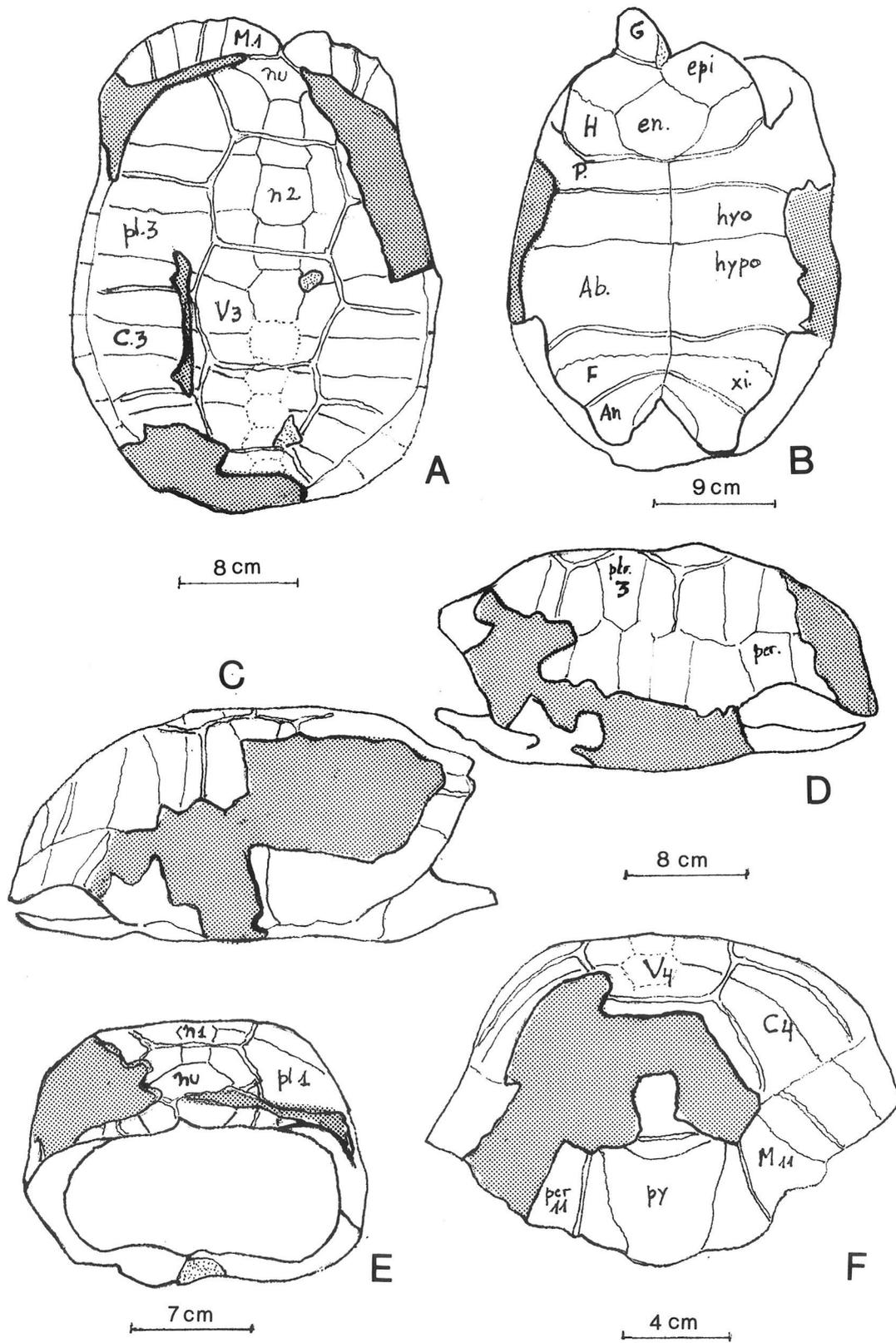


Figura 7: *Chelonoidis gringorum* (Simpson, 1942). A,B,C,D,E,F Ibidem Fig. 6. Abreviaturas Ibidem Fig. 3

### (3) Margen de las placas periféricas:

WILLIAMS (1960) utilizó este carácter para diferenciar los especímenes de *Ch.denticulata* (con denticulaciones en el margen anterior y posterior del caparazón dorsal) de los de *Ch.carbonaria* (con márgenes anteriores y posteriores lisos. LEGLER (1963) observó en una población de *Ch.carbonaria* de Panamá, que los márgenes tienden a festonearse en los individuos de mayores dimensiones. Previamente WILLIAMS (1960) estableció una clave para diferenciar las especies continentales de América del Sur y de las Islas Galápagos. En dicha clave WILLIAMS destacó la forma del margen del caparazón como un carácter para separar *Ch. chilensis* (con el margen del caparazón subserrado) de *Ch.nigra* [como *Geochelone elephantopus* en su trabajo (con el margen del caparazón entero)]. Por su parte AUFFENBERG (1969) describió especímenes de *Ch.chilensis* con el margen subserrado, pero consideró que el grado de «aserramiento» del margen podía variar en relación al dimorfismo sexual, resultando más marcado en los machos. Sin embargo, observaciones personales indicarían que el grado de «aserramiento» del margen varía con la edad de los individuos de *Ch.chilensis*. Los márgenes subserrados corresponden a los estados juvenil-subadulto, mientras que los festoneados a los adultos. En los ejemplares subadultos de *Ch.gringorum* el margen de las placas periféricas es sinuoso. Se desprende por lo tanto que las características de los márgenes de las placas periféricas constituyen un buen carácter para distinguir especies en los estados juvenil-subadulto.

### (4) Fórmula neural:

La fórmula neural, con una secuencia alternativa de placas cuadrangulares y octogonales en la serie neural, es como lo indicara PRITCHARD (1988) uno de los caracteres más conspicuos y diagnósticos de las especies incluidas en el género parafilético *Geochelone* (sensu PRITCHARD & TREBBAU, 1984). Esta configuración neural, según PRITCHARD (1988), está estrechamente relacionada a caparazones con forma de «domo» ya que observaciones efectuadas por este autor indican que caparazones cilindroides como los que caracterizan a *Ch.carbonaria* o *Ch.denticulata* raramente muestran esta disposición neural.

En *Ch. chilensis* s.l., como en los especímenes referidos a *Ch.gringorum*, no se aprecia una gran diferencia de dimensiones entre las placas cuadrangulares y las octogonales consecutivas.

La fórmula neural ha sido otro de los caracteres empleados por AUFFENBERG (1971) en la diagnosis de *Ch.gringorum*. En los ejemplares de *Ch.chilensis* s.l. disponibles para comparación, las placas neurales anteriores de la serie presentan como patrón más frecuente la fórmula 4-8-4-8-4; las placas posteriores de la serie presentan mayor variación. Desviaciones de este patrón generalizado han sido constatados en algunos ejemplares de *Ch.chilensis* por PRITCHARD (1988: pag. 629). Siguiendo la nomenclatura propuesta por PRITCHARD (*op.cit.*) la fórmula correspondiente al holotipo de *Ch.gringorum* es 6P-6P-4-8-?-?-?-4, la cuál se aparta ligeramente del patrón observado con más frecuencia en *Ch.chilensis* s.l.. Los especímenes MLP-75-II-5-2 y MACN-CH-1009 presentan la fórmula siguiente: 4-8-4-8-4-6A-6A-6A, la más frecuente de encontrar en *Ch.chilensis*. Por lo tanto las diferencias en la fórmula neural existentes entre el holotipo y los ejemplares referidos a *Ch.gringorum* se reconocen como variación intraespecífica en *Ch.chilensis*.

**(5) Forma de la placa pygal:**

La forma de la placa pygal le permitió a AUFFENBERG (1962, 1976) diferenciar las especies extinguidas atribuidas a *Geochelone* s.l. de América del Norte, como así también a las especies actuales de *Gopherus*. Este autor también tuvo en cuenta la relación entre el ancho dorsal y el ventral o caudal de la placa pygal. Por el contrario, la amplitud del rango de variación de este índice en *Ch.chilensis* s.l. (1,2 a 1,7), así como los diferentes valores obtenidos en los tres ejemplares de *Ch.gringorum* estudiados (1,3; 1,5 y 2,0), no permite, con el empleo de esta relación, discriminar ambas especies.

**(6) Proyección del borde epiplastral:**

Los especímenes de *Ch.chilensis* considerados por AUFFENBERG (1969) y los empleados como material de comparación para este estudio, presentan una proyección epiplastral bien desarrollada, extendiéndose por delante de los bordes plastrales anteriores. Esta proyección ligeramente bifurcada, es variable en cuanto a su forma, con la superficie dorsal convexa, plana, o ligeramente cóncava. Refiriéndose al holotipo, AUFFENBERG (1971) menciona que en *Ch.gringorum*, la superficie dorsal del borde epiplastral es convexa, y que la proyección del borde epiplastral es relativamente corta. Por otra parte, en el espécimen MLP-75-II-5-2 la proyección del borde epiplastral se extiende considerablemente por delante de los bordes plastrales anteriores, y la superficie dorsal es plana. Asimismo, en el ejemplar MACN-CH-1009 la longitud de dicha proyección es intermedia, presentando además la superficie dorsal una ligera concavidad. La gran extensión de la proyección epiplastral del espécimen MPEF-PV-1049, sumado a otros rasgos vinculados a dimorfismo sexual, indica la presencia de un macho adulto entre los ejemplares fósiles aquí estudiados.

**(7) Exposición plastral y contacto femoral del escudo inguinal:**

En el Grupo *chilensis* (*sensu* AUFFENBERG, 1971) se reduce el contacto femoro-inguinal produciendo un escudo inguinal estrecho anteroposteriormente (ver WILLIAMS, 1962, fig. 2). Sin embargo, a diferencia de la condición observada en *Ch.nigra*, en el Grupo continental *chilensis* (*sensu* FERNÁNDEZ, 1988) se reduce la exposición plastral del escudo inguinal. Por otra parte, en las dos especies actuales del Grupo *carbonaria* (*Ch.carbonaria* y *Ch.denticulata*) la situación es completamente distinta. En la primera el escudo inguinal es conspicuo en vista ventral y conserva un amplio contacto con el escudo femoral, mientras que en la segunda se estrecha en el contacto con el escudo femoral, reduciendo considerablemente su exposición plastral. A pesar de la constancia de estos buenos caracteres para discriminar especies entre los testudininos suramericanos, LEGLER (1963) constató un mayor grado de variación que la prevista, en la forma y exposición del escudo inguinal en una población de *Ch.carbonaria* en Panamá. A diferencia de lo que ocurre en *Ch.chilensis* s.l., taxón caracterizado por un reducido escudo inguinal con un estrecho contacto femoro-inguinal, *Ch.gringorum* presenta como condición derivada una extrema reducción del escudo inguinal que se manifiesta en la pérdida del contacto femoro-inguinal.

**(8) Posición del surco gulo-húmeral con respecto al entoplastron:**

La posición del surco gulo-húmeral con respecto al entoplastron fue tomada por WILLIAMS (1960) como un carácter consistente para separar *Ch.carbonaria* de

*Ch.denticulata*. LEGLER (1963) determinó que este carácter, en una población natural de *Ch.carbonaria*, presenta un mayor grado de variación: en 3 de cada 14 especímenes el surco gulo-húmeral cruza la parte anterior del entoplastron.

Como condición generalizada, en *Ch.chilensis* s.l. el surco gulo-húmeral toca el entoplastron; no obstante, se encontraron algunos especímenes en los cuales el surco gulo-humeral cruza el entoplastron, o en otros, no contacta con el mismo. En tres de los cuatro ejemplares fósiles de *Ch.gringorum* la posición de dicho surco es diferente. Mientras que en el holotipo AMNH-3366 el surco cruza el entoplastron, y en el espécimen MLP 75-II-5-2 sólo toca dicha placa, en los ejemplares MACN-CH-1009 y MPEF-PV-1049 atraviesa los epiplastra sin tocar el entoplastron.

### 9) Relación entre el ancho y el espesor del xifiplastron:

Esta relación ha sido tomada por AUFFENBERG (1971) para separar *Ch.gringorum* de *Ch.chilensis*. En *Ch.chilensis* el rango de variación de este carácter oscila entre 3,5 y 6,7. Por otra parte en el holotipo de *Ch.gringorum* este índice alcanza un valor de 1,4. Esta marcada diferencia entre los valores llevó a que AUFFENBERG (1971) considerara esta relación como un carácter consistente para diferenciar ambas especies. Sin embargo, los valores obtenidos (4,3 y 6,1) en los ejemplares fósiles aquí descritos, hacen suponer, ya sea una mayor variación que la prevista para este índice en *Ch.gringorum* (ver fig. 8), o la presencia de un rasgo teratológico en el holotipo. Si alguna de estas aseveraciones es correcta, la distinción entre la especie extinguida y *Ch.chilensis* s.l., efectuada sobre la base de esta relación, no podría llevarse a cabo.

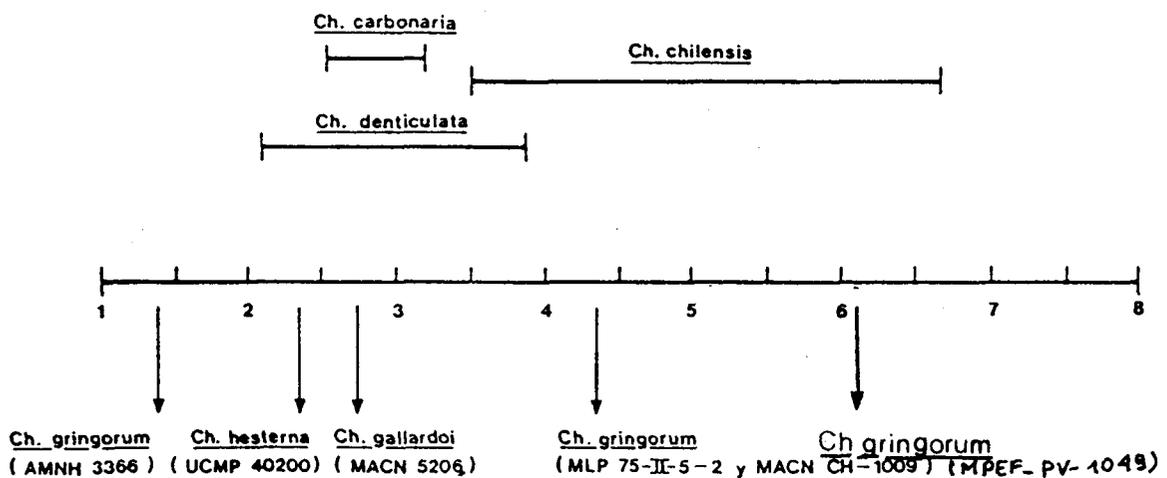


Figura 8: Diagrama lineal en el cual se han volcado los valores que expresan la relación entre el ancho basal del xifiplastron y su espesor de algunas especies fósiles y el rango de variación de las tortugas terrestres continentales actuales de América del Sur referidas al género *Chelonoidis*.

Del análisis efectuado se desprende una valorización diferencial de los caracteres específicos empleados en las diagnósticos de *Ch.gringorum*, propuestas por SIMPSON (1942) y AUFFENBERG (1971), y otros considerados por el autor. En este sentido, la

reducción extrema del escudo inguinal (7) es el atributo derivado más conspicuo de *Ch.gringorum*. El contorno de las placas periféricas que forman los bordes anterior y posterior del caparazón (3), constituye un buen carácter para diferenciar especies en el estado juvenil, pero no en el adulto. Otros rasgos importantes para diferenciar especies de testudininos vivientes (e.g. *Gopherus*) (ver AUFFENBERG, 1976), tales como la forma y proporciones de la placa pygal (5) y la morfología de la proyección del borde epiplastral (6), están sujetas a variación en *Ch.gringorum*. Asimismo, la fórmula neural (4) y la posición del surco gulo-húmeral con respecto al entoplastron, (9) son los caracteres que exhiben mayor variabilidad en *Ch.gringorum*.

Las diferencias existentes entre el holotipo y los nuevos ejemplares descritos de *Ch.gringorum*, procedentes de la misma región y de antigüedad equiparable, se observan tanto en caracteres cualitativos como cuantitativos. Entre los primeros se puede mencionar: el mayor o menor desarrollo de las proyecciones epiplastrales, la fórmula neural, la forma del lóbulo anterior del plastrón y posición del surco gulohúmeral con respecto al entoplastron, y la curvatura del lóbulo anterior del plastrón. Caracteres cuantitativos diferenciales también están expresados en los índices plastrales calculados (ver Cuadro 2). Sin embargo, cabe mencionar que, como estas diferencias están fundadas en caracteres sujetos a marcada variación individual, no se las podría considerar de gran valor específico.

Es interesante destacar que las semejanzas entre el holotipo y los nuevos especímenes de *Ch.gringorum* se advierten en el tamaño, la forma del caparazón, la ausencia de gibas vertebrales y, sobre todo, en la extrema reducción de los escudos inguinales, que se manifiesta en la falta de contacto femoro-inguinal en el plastron.

## RELACIONES FILOGENÉTICAS

BOUR (1980) consideró que las tortugas terrestres vivientes en la Región Neotropical pueden incluirse en el género *Chelonoidis*, definido por WILLIAMS (1950, 1952) como una división del parafilético *Geochelone* s.l. y caracterizado por carecer de escudo cervical, poseer un gran entoplastron y con pequeñas o aún sin trazas radiadas en los escudos corneos. Esta conjunción de caracteres no permite definir a *Chelonoidis* como un taxón natural debido a que: 1) la pérdida del escudo cervical [como ya lo menciona BROIN (1991)] es un carácter adquirido en repetidas oportunidades en otros linajes (*Testudo*, *Dipsochelys*, *Indotestudo*, *Kinixys*) en diferentes continentes; 2) el gran entoplastron es un carácter primitivo; y 3) la ausencia de estrías radiales es un carácter generalizado entre los testudininos y de menor relevancia para establecer relaciones entre las formas suramericanas. A pesar de que el género *Chelonoidis* no ha sido bien definido hasta el presente, BOUR (1984) ha provisto una serie de sinapomorfias para justificar la monofilia del género. Estos son: 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; y 4) pérdida de los espolones córneos aislados.

Tabla 4. Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico

Caracteres	Estados de carácter
1. Apertura nervi glossopharyngei	no hundida en la fenestra postótica (0); hundida en la fenestra postótica (1).
2. Porción distal de los escudos pectorales	no ensanchados (0); ensanchados (1).
3. Espolones córneos aislados	presentes (0); ausentes (1).
4. Borde postero-ventral del opistótico de posición infero-ventral ocultando en vista posterior la fenestra opistótica	ausente (0); presente (1).
5. Escudos inguinales	no reducidos (0); reducidos (1).
6. Protecciones córneas	no exageradas (0); exageradas (1).
7. Cresta maxilar-premaxilar sobre la superficie triturante	no obliterada (0); obliterada (1).
8. Contorno del caparazón	redondeado (0); elongado cilindroide (1).
9. Escudos gulares en vista dorsal	indivisos (0); divisos (1).
10. Escotadura fémoro-anal lateral	marcada (0); ínfima o nula (1).
11. Escamas occipitales	gruesas (0); delgadas (1).
12. Escudos marginales 5 <sup>o</sup> y 6 <sup>o</sup>	tan altos y anchos como los marginales adyacentes y en contacto con la costal 2 <sup>a</sup> (0); más altos y anchos que los marginales adyacentes y sin contacto con la costal 2 <sup>a</sup> (1).
13. Lóbulo anterior y posterior del plastrón	ensanchado (0); estrecho (1).
14. Escudos gulares, pectorales y anales	largos (0); cortos (1).
15. Protecciones córneas y osteodermos	presentes (0); ausentes (1).
16. Caparazón óseo	no aligerado (0); aligerado (1).
17. Acortamiento caudal de la suprapygal II	ausente (0); presente (1).
18. Posición del surco húmero-pectoral	toca al entoplastron (0); no toca al entoplastron (1).
19. Cresta dentaria lingual	no acortada cerca de la sínfisis (0); acortada cerca de la sínfisis (1).
20. Contacto fémoro-inguinal	presente (0); ausente (1).
21. Proceso posterior del isquion	bien desarrollado (0); reducido (1).
22. Escotadura anal	marcada (0); reducida (1).

Tabla 5. Matriz utilizada en el análisis cladístico

Caracteres →	1 2 3 4 5	6 7 8 9 10	11 12 13 14	15 16 17 18	19 20 21 22
<b>Outgroup</b> <i>G.sulcata</i>	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0 0 1	0 0 0 0
<b>Ingroup</b>					
<i>Ch.sp. Quebrada Saguayo</i>	? ? ? ? 1	? ? ? 0 ?	? ? 0 0	? 0 0 0	? 1 ? ?
<i>Ch.gringorum</i>	? 1 ? ? 1	? ? 0 0 0	? 0 0 0	? 0 0 0	? 1 0 0
<i>Ch.nigra</i>	1 1 1 0 0	0 0 0 1 0	0 1 1 1	1 1 1 1	0 0 0 0
<i>Ch.chilensis</i>	1 1 1 0 1	1 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0 1 1	1 0 1 0
<i>Ch.hesterna</i>	? 1 ? ? 0	? ? 1 1 1	? 0 0 0	? 0 1 1	? 0 ? 1
<i>Ch.carbonaria</i>	1 1 1 1 0	0 1 1 1 1	1 0 0 0	0 0 1 1	1 0 0 1
<i>Ch.denticulata</i>	1 1 1 1 1	0 1 1 1 1	1 0 0 0	0 0 1 1	1 0 0 1

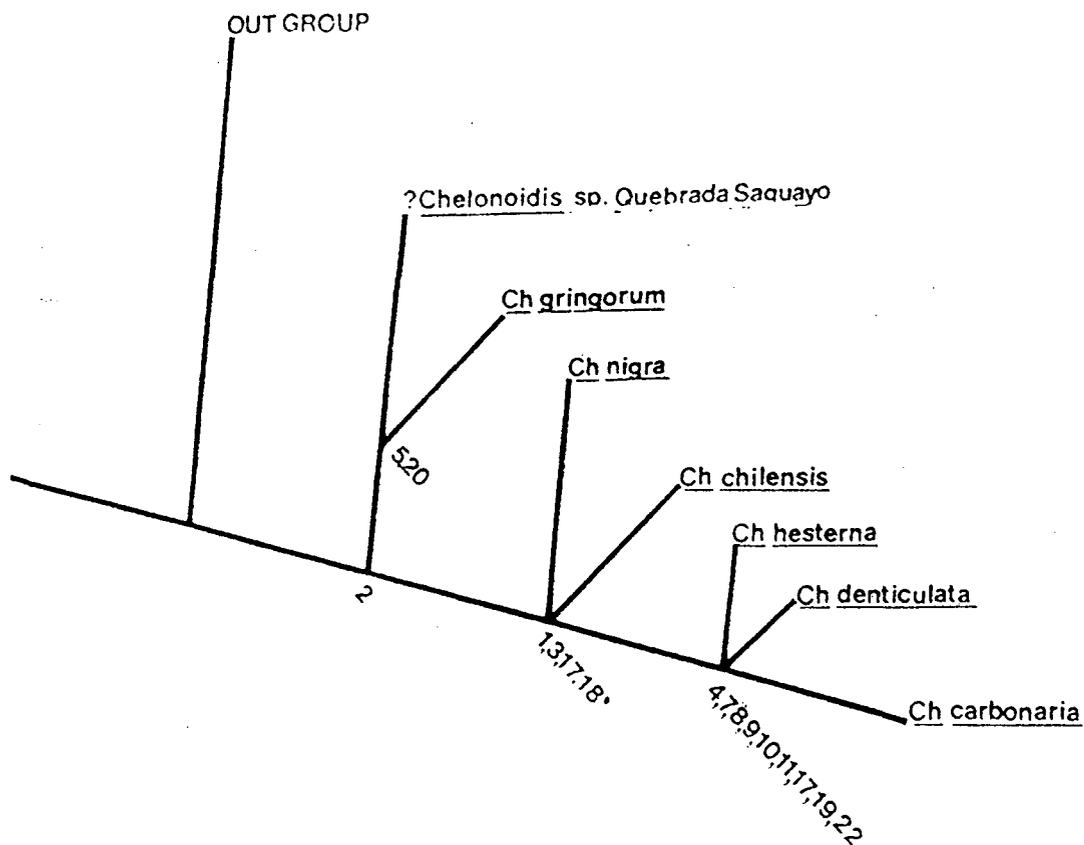


Figura 9: Cladograma de consenso obtenido empleando el análisis Hennig 86.

Tal como es conocido en la actualidad, el género *Chelonoidis* comprende cuatro especies actuales que, según WILLIAMS (1960) y AUFFENBERG (1971), forman parte de dos grupos específicos claramente diferenciados: el Grupo *carbonaria* (*Ch. carbonaria* y *Ch. denticulata*) y el Grupo *chilensis* (*Ch. chilensis* y *Ch. nigra*). A pesar de que AUFFENBERG (1971) argumentó en favor del parentesco de las tortugas de las Islas Galápagos con *Ch. chilensis*, BOUR (1984), sobre la base del reconocimiento de un ca-

rácter derivado (ocultamiento posterior de la fenestra postótica del cráneo) relacionó a *Ch.nigra* con *Ch.carbonaria* + *Ch.denticulata*.

BOUR (*op.cit.*) también consideró que si realmente *Ch.chilensis* y *Ch.nigra* constituyen un grupo monofilético (como implícitamente lo propuso AUFFENBERG) el ocultamiento posterior de la fenestra postótica se podría haber desarrollado independiente en *Ch.nigra* por una parte y en el Grupo *carbonaria* por otra (ver BROIN, 1991, pag. 520).

Una hipótesis alternativa al cladograma de BOUR es considerar a *Ch.nigra* como el taxón hermano plesiomorfo de *Ch.chilensis* + el clado *Ch.carbonaria-Ch. denticulata* (ver CRUMLY, 1987; BROIN 1991).

Dentro de este sistema de relaciones (correspondiente a los testudininos suramericanos vivientes) fijar la posición filogenética de las especies extintas, como *Ch.gringorum* u otras, no es de fácil resolución por carecer de cráneos (elemento esquelético mal o no preservado en las especies fósiles consideradas en este estudio), donde se reconocen un sinnúmero de caracteres derivados. De todas maneras ya AUFFENBERG (1971) destacó la estrecha relación parental existente entre *Ch.gringorum* y *Ch.chilensis*, sustentada en caparazones deprimidos, con contornos redondeados, epiplastrones ligeramente bifurcados y escudos anales proporcionalmente largos en ambas especies. Sin embargo, además de estos rasgos generalizados el único carácter derivado que comparten ambos taxones lo constituye la tendencia a la reducción de los escudos inguinales. FERNÁNDEZ (1988) consideró a este rasgo como una sinapomorfía que justificaría la monofilia de *Ch.gringorum* + *Ch.chilensis* (s.l.). De todas maneras la reducción de los escudos inguinales no es exclusiva de estos taxones, presentándose en especies como *Ch.nigra* o *Ch.denticulata* en diferente grado.

La especie de Quebrada Saguayo (Fm. Petaca-Deseadense, en Bolivia) que según BROIN (1991) comparte con el holotipo de *Ch.gringorum* un conjunto de rasgos primitivos o relativamente primitivos y un único carácter apomórfico, como es la pérdida del contacto femoro-inguinal considerado previamente (FUENTE, 1988) como una autapomorfía de *Ch.gringorum*. Como lo mencionara BROIN (1991), queda por resolver si la especie de Quebrada Saguayo y *Ch.gringorum* constituyen un grupo monofilético sustentado en la pérdida del contacto femoro-inguinal.

A los fines de confrontar las hipótesis propuestas se efectuó un análisis de las relaciones filogenéticas de *Ch.gringorum* con los restantes Testudininae suramericanos. Los 22 caracteres empleados fueron polarizados utilizando a *Geochelone sulcata* como extragrupo (ver Tablas 4 y 5). Los datos de la matriz fueron analizados empleando el «FARRIS' program Hennig 86» version 1.5 (1988). Utilizando la opción de numeración implícitas (i.e.) se obtuvieron 6 árboles de 25 «steps» con un índice de consistencia de 0,88 y un índice de retención de 0,85. Finalmente se obtuvo un árbol de consenso que, como en los 6 cladogramas restantes, reconoce al clado *Ch.gringorum* + ?*Chelonoidis* sp. de Quebrada Saguayo como el taxón hermano de los restantes testudininos suramericanos (ver Fig. 9).

De todas maneras, aunque aún en forma tentativa, se fija la posición filogenética de *Ch.gringorum* en el sistema de relaciones de los testudininos suramericanos propuesto por BOUR (1984), con las modificaciones ulteriores de CRUMLY (1987) y BROIN (1991). El hallazgo de cráneos de las especies extinguidas permitirá poseer un mayor grado de resolución confirmando o modificando la hipótesis propuesta.

**AGRADECIMIENTOS**

El autor desea expresar su agradecimiento a la Dra FRANÇE DE BROIN por la lectura de un primer manuscrito de este trabajo. Al Dr. ROGER BOUR por las valiosas sugerencias aportadas al mismo, a los Dres. JOSÉ BONAPARTE, RUBEN CUNEO y EDUARDO RUIZ GÓMEZ por permitir la consulta de materiales fósiles a su cargo y al Dr. EUGENE GAFFNEY por suministrar diapositivas del holotipo de *Chelonoidis gringorum*.

**BIBLIOGRAFÍA**

- AUFFENBERG, W. (1962): A new species of *Geochelone* from the Pleistocene of Texas. *Copeia*, **1962 (3)**: 627-636. New York
- AUFFENBERG, W. (1969): Land of the Chaco tortoise. *Int. Turtle & Tortoise Soc. Journ.*, **3 (3)**: 16-19.
- AUFFENBERG, W. (1971): A new Fossil Tortoise, with remarks on the origin of South American Testudinines. *Copeia*, **1971 (1)**: 106-117. New York.
- AUFFENBERG, W. (1974): Checklist of Fossil Land Tortoises (Testudinidae). *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, **18 (3)**:121-251. Gainesville.
- AUFFENBERG, W. (1976): The genus *Gopherus* (Testudinidae) Pt.1. Osteology and relationships of extant species. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, **20 (2)**: 47-110. Gainesville.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. DE (1977): Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geol. Lilloana*, **14**: 149-239. Tucumán.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. DE (1979): The South American Herpetofauna: An evaluation of the fossil record. In: *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. WILLIAMS E. DUELLMAN Ed. Museum of Natural History, University of Kansas, **Monograph 7, 2**: 29-54. Kansas.
- BOUR, R. (1980): Essai sur la taxonomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii). *Bull. Mus. Ntn. Hist. Nat. Paris*, **ser. 4, 2**: 541-546.
- BOUR, R. (1984): Les tortues terrestres géants des îles de l'Océan Indien Occidental: données géographiques, taxinomiques et phylogénétiques. *Studia Palaeocheloniologica*, **1**: 17-76. Salamanca.
- BROIN, F. DE (1991): Fossil turtles from Bolivia. In: *Fósiles y Facies de Bolivia*. **vol. 1**. SUÁREZ-SORUCO, R. (Ed.): *Revista Técnica de YPBF*, **12 (3-4)**: 509-527. Santa Cruz.
- BROIN, F. DE & FUENTE, M.S. DE LA (1993): Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. *Actes Table Ronde Européenne, Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique Latine*, Lyon 1992. *Doc. Lab. Geol. Lyon*, **125**: 73-84.

- BROIN, F. DE & FUENTE, M.S. DE LA (1993): Les tortues fossiles d'Argentine. *Ann. Paléont.*, **79** (3): 169-232. Paris.
- CEI, J. (1986): Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Mus. Region. Sci. Nat. Torino*, **Monografie 4**: 1-528. Torino.
- CRUMLY, CH. (1987): Approaching a Phylogenetic Classification of Land Tortoises (Order Testudines: Family Testudinidae). *Second Symposium Systematic of Turtles*. New York (no publicado).
- ESTES, R. & BÁEZ, A.M. (1985): Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange? *In: The Great American Biotic Interchange*. F.G. STEHLI & S.D. WEBB ed., Plenum Press, New York and London. Ch. **6**: 139-197.
- FARRIS, J. (1988): Hennig 86 references. Documentation for version 1.5. Privately Published.
- FERNÁNDEZ, M.S. (1988): *Las Testudinidae (Reptilia: Chelonii) argentinas: osteología, sistemática y distribución geográfica*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata., Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 157 pp..
- FUENTE, M.S. DE LA (1988): *Las Tortugas Chelidae (Pleurodira) y Testudinidae (Cryptodira) del Cenozoico argentino*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 270 pp.
- GASPARINI, Z.B. DE & BÁEZ, A.M. (1975): Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán, 1974)*, **2**: 377-415.
- GASPARINI, Z. B. DE, FUENTE, M.S. DE LA & DONADIO, O. (1986): Los Reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *Actas del Cuarto Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 1986)*, **2**: 119-130.
- KRAGLIEVICH, L. (1930): La Formación Friasiana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etcétera y su fauna de mamíferos. *Physis*, **10**: 127-161. Buenos Aires.
- LEGLER, J. M. (1963): Tortoises (*Geochelone carbonaria*) in Panama: distribution and variation. *Amer. Midl. Naturalist*, **70**: 490-530.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E.E. (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **115**: 163-557. Cambridge, Mass..
- MENDÍA, J. & BAYARSKY, A. (1981): Estratigrafía del Terciario en el Valle inferior del río Chubut. *Actas del Séptimo Congreso Geológico Argentino (San Luis, 1981)*, **3**: 593-606.
- PASCUAL, R. & ODREMAN RIVAS, O. (1971): Evolución de las Comunidades de los Vertebrados del Terciario Argentino. Los aspectos Paleozoogeográficos y Paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*. **8** (3-4): 372-412. Buenos Aires.
- PRITCHARD, P.C.H. (1979): *Encyclopedia of Turtles*. 1-895. T.F.H. Publ. Inc. Neptune City, New Jersey.

- PRITCHARD, P.C.H. (1988): A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations. *Acta Zool. Cracoviensia*, **31 (26)**: 625-686. Krakow.
- PRITCHARD, P.C.H. & TREBBAU, P. (1984): The Turtles of Venezuela. *Contribution in Herpetology*, **12**: 1-403. Society Study Amphibians and Reptiles pub. Miami.
- ROVERETO, C. (1914): Los estratos Araucanos y sus fósiles. *An.Mus.Nac.Hist.Nat.*, **25**: 1-249. Buenos Aires.
- SIMPSON, G.G. (1935): Early and middle Tertiary geology of the Gaiman region Chubut, Argentina. *Amer. Mus. Novitates*, **775**: 1-29. New York.
- SIMPSON, G.G. (1942): A Miocene tortoise from Patagonia. *Amer. Mus. Novitates*, **1209**: 1-6. New York.
- VUCETICH, M.G. & BOND, M. (1984): Un nuevo Octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha) del Oligoceno tardío de la Provincia de Chubut (Argentina). *Ameghiniana*, **21 (1)**: 105-114. Buenos Aires.
- WILLIAMS, E.E. (1950): *Testudo cubensis* and the evolution of Western hemisphere Tortoises. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **55 (4)**: 1-36. New York.
- WILLIAMS, E.E. (1952): A new fossil tortoise from Mona Island, West Indies and a tentative arrangement of the tortoises of the world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99 (9)**: 543-560. New York.
- WILLIAMS, E.E. (1960): Two species of tortoises in Northern South America. *Breviora*, **120**: 1-12. Cambridge

(ARTÍCULO RECIBIDO EL 20 OCTUBRE, 1994)  
(ADMITIDO EL 21 NOVIEMBRE, 1994)