

# HISTORIA NATURAL

Tercera Serie | Volumen 15 (3) | 2025/5-15

## PRESENCIA DE UN TESTUDINIDAE (TESTUDINES, CRYPTODIRA) EN DEPÓSITOS FLUVIALES DEL PLEISTOCENO TARDÍO DE SANTA FE, ARGENTINA

*Presence of a Testudinidae (Testudines, Cryptodira) in Late Pleistocene fluvial  
deposits of Santa Fe, Argentina*

Mariano Mársico Fettolini<sup>1</sup>, Raul I. Vezzosi<sup>1,2</sup>, Federico L. Agnolín<sup>3,4</sup>, M. Belén  
Thalmeier<sup>5</sup> y Ernesto Brunetto<sup>2,5</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a La Producción (CONICET- Gob. de ER-UADER), España 149, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. marianomarsicofettolini@gmail.com, vezzosiraul@gmail.com

<sup>2</sup>Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Ruta Nacional N° 11 Km 10,5, E3100XAD Oro Verde, Entre Ríos, Argentina.

<sup>3</sup>Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados (LACEV), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-CONICET). Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina. fedeagnolin@yahoo.com.ar

<sup>4</sup>Fundación de Historia Natural "Félix de Azara". Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. Universidad Maimónides. Hidalgo 775, C1405BDB, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

<sup>5</sup>Laboratorio de Geología de Llanuras, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CONICET-Gob. de ER-UADER), España 149, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. belenthal@gmail.com, brunettoernesto@gmail.com

**AZARA**  
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

**umai** Universidad  
Maimónides

**Abstract.** The fossil record of terrestrial tortoises in Argentina is patchy. The aim of the present contribution is to describe a new specimen referable to the extinct tortoise *Chelonoidis petrocellii* coming from the Late Pleistocene deposits (Ituzaingó Formation, upper section) of the Santa Fe Province. This stratigraphic unit, from which this specimen was recovered, corresponds to fluvial sediments underlying the distal deposits of the Salado–Juramento fluvial megafan in the Chaco Austral. Absolute dates from deposits correlatable to these fossil-bearing levels provide an early Late Pleistocene age ( $96.5 \pm 5.6$ ,  $91.6 \pm 7.6$ , and  $84.9 \pm 6.7$  ka BP, Oxygen Isotope Stages 5). The new specimen consists on the anterior margin of the plastron, which shows a unique combination of morphological features consistent with holotype of *Chelonoidis petrocellii*. This specimen represents the first for Santa Fe Province. This significantly expands the known geographic range of the taxon and calls for a reassessment of the numerous remains previously referred to small terrestrial testudines collected from Pleistocene sediments of Argentine lowlands.

**Key words.** *Chelonoidis petrocellii*, Chaco Austral, Pleistocene, Santa Fe Province.

**Resumen.** El registro fósil de tortugas terrestres en la Argentina es fragmentario. El objetivo de este trabajo es describir un nuevo ejemplar atribuible a la especie extinta *Chelonoidis petrocellii*, procedente de los depósitos del Pleistoceno Tardío (Formación Ituzaingó, sección cuspidal) en la provincia de Santa Fe. La unidad estratigráfica de la cual proviene este ejemplar corresponde a sedimentos fluviales que subyacen a los depósitos distales del mega-abanico fluvial Salado–Juramento, en el Chaco Austral. Dataciones absolutas obtenidas de depósitos correlacionables con estos niveles portadores de fósiles indican una edad correspondiente al Pleistoceno Tardío temprano ( $96,5 \pm 5,6$ ;  $91,6 \pm 7,6$ ; y  $84,9 \pm 6,7$  ka AP, Estadío Isotópico de Oxígeno 5). El nuevo ejemplar consiste en el margen anterior del plastrón, el cual presenta una combinación única de rasgos morfológicos coincidentes con el holotipo de *Chelonoidis petrocellii*. Este hallazgo representa el primero registrado para la provincia de Santa Fe. Su descubrimiento amplía significativamente el rango geográfico conocido de este taxón y sugiere la necesidad de reexaminar los numerosos restos previamente atribuidos a pequeñas tortugas terrestres procedentes de sedimentos pleistocenos de las llanuras argentinas.

**Palabras clave.** *Chelonoidis petrocellii*, Chaco Austral, Pleistoceno, Provincia de Santa Fe.

## INTRODUCCIÓN

Las tortugas terrestres Testudinidae se encuentran representadas por 12 géneros vivientes de amplia distribución mundial (Rhodin et al., 2015). Dentro de esta familia, el género *Chelonoidis* de amplia distribución en América del Sur posee representantes actuales y extintos (Williams, 1950, 1952; Auffenberg, 1971; Bour, 1980, 2003; de la Fuente, 1997; Le et al., 2006; Fritz y Bininda-Emonds, 2007; Vlachos y Rabi, 2018; Agnolín y Chimento, 2025). Particularmente en Argentina, los registros más antiguos provienen del Oligoceno al Mioceno en Patagonia (Simpson, 1943; Lapparent de Broin y de la Fuente, 1993), con posibles registros en el Eoceno (Sterli et al., 2021). Durante el Cenozoico tardío (Mioceno medio–Pleistoceno), como sucede a nivel global, testudínidos gigantes y pequeños del género sudamericano *Chelonoidis* se registran en Argentina (Manzano et al., 2009; Zacarías et al., 2013; Agnolín, 2021; Vlachos et al., 2023; Agnolín y Chimento, 2025). Particularmente para el Pleistoceno se reportan para distintas localidades del centro y noreste de Argentina (provincias de Buenos Aires, Entre Ríos, Córdoba y Santa Fe), incluyendo formas gigantes y de tamaño mediano (*Chelonoides pucara*, *Ch. denticulata*, *Ch. lutzze*), entre algunos testudínidos indeterminados (Zacarías et al., 2013; Agnolín, 2021; Vlachos et al., 2023; Agnolín y Chimento, 2025). Dentro de estos, los registros fósiles para el Pleistoceno de la provincia de Santa Fe, referidos a *C. chilensis* o a formas de mayores dimensiones, merecen ser reevaluados mediante estudios anatómicos en detalle (ver De La Fuente, 1997; Agnolín, 2004; Agnolín y Chimento, 2025).

Recientemente, Agnolín (2021) ha dado a conocer *Chelonoidis petrocellii*, un Testudinidae extinto registrado solo para el Pleistoceno Tardío del norte de la pro-

vincia de Buenos Aires, Argentina. Esta especie fue acuñada sobre la base de un individuo incompleto, que incluye restos de caparazón dorsal y plastrón. Más recientemente, Agnolín y Chimento (2024) registraron un caparazón referible a dicha especie y sugirieron que varios registros de las provincias de Buenos Aires y Santa Fe, previamente determinados como *C. chilensis*, podrían pertenecer a *C. petrocellii*.

La finalidad de la presente contribución es la de describir un nuevo ejemplar de *C. petrocellii*, colectado en depósitos del Pleistoceno Tardío del Chaco Austral (provincia de Santa Fe).

### Contexto geográfico y estratigráfico

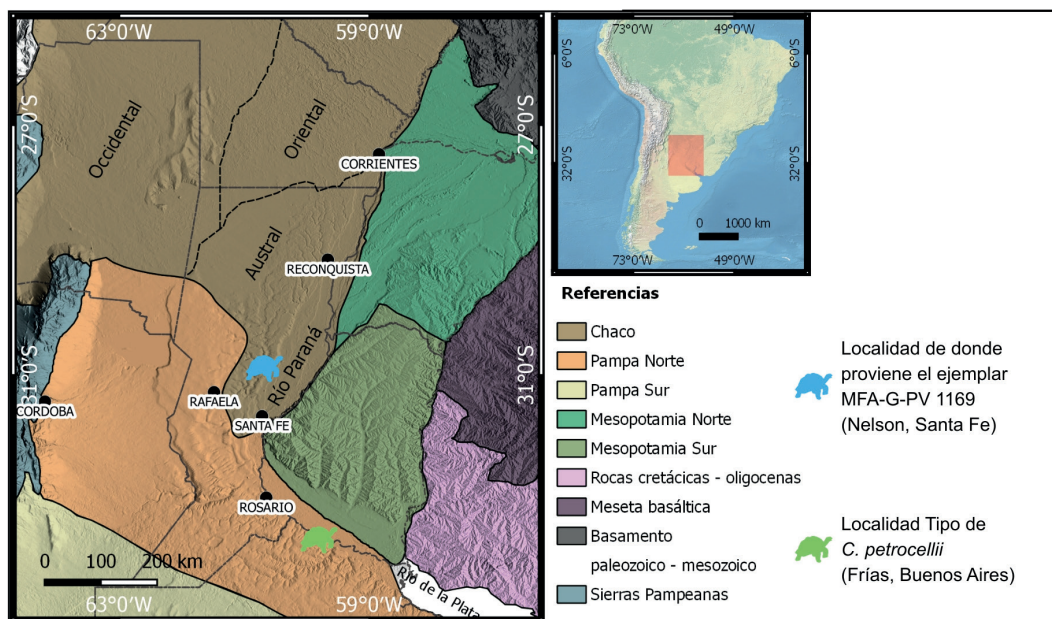
El ejemplar MFA-G-PV 1169 proviene de una perforación realizada con fines hidrogeológicos en la localidad de Nelson, a 20 metros bajo boca de pozo (m.b.b.p.), provincia de Santa Fe, Argentina (Brunetto y Vezzosi, 2015; Fig. 1). El ejemplar se encuentra asociado a otros vertebrados terrestres pleistocenos provenientes de la misma perforación (Vezzosi et al., 2024). Se interpreta que los niveles portadores corresponden a los depósitos sedimentarios fluviales del río Paraná (Fm. Ituzaingó, sección cuspidal; Fig. 2; Vezzosi, 2015; Thalmeier et al., 2022, 2025). Esta formación subyace a los depósitos distales del mega-abanico fluvial del Salado-Juramento en el Chaco Austral, dentro de la provincia de Santa Fe (Iriondo, 2010; Thalmeier et al., 2021). A partir de estudios de estratigrafía secuencial e interpretaciones estratigráficas y paleontológicas realizados en la región (Vezzosi et al., 2019; Thalmeier et al., 2021; Pedersen et al., 2022; Brunetto et al., 2023, 2025), es posible realizar una correlación estratigráfica de los depósitos de procedencia del ejemplar

encontrado (i.e., perforación en la localidad de Nelson) con el contexto geológico regional. Dataciones absolutas obtenidas en depósitos correlacionables a los niveles portadores y, en parte suprayacentes a éstos, en un perfil próximo a las barrancas del río Salado-Juramento, presentan una edad Pleistoceno Tardío temprano ( $96.5 \pm 5.6$ ,  $91.6 \pm 7.6$ , and  $84.9 \pm 6.7$ ka AP, Estadío Isotópico de Oxígeno (EIO) 5; Kruck et al., 2011). Para el Pleistoceno Tardío, estos depósitos son interpretados en la región de estudio como una secuencia de ciclos fluviales con gran contenido fosilífero (Vezzosi, 2015), caracterizado principalmente por condiciones húmedas y cálidas (Iriondo, 1994, 2010; Bruentto et al., 2015). Varios fósiles de vertebrados acuáticos y terrestres han sido recuperados de los afloramientos de las barrancas del río Salado-Juramento, en los que los mamíferos representan los registros más abundantes dentro del en-

samblado de vertebrados, seguido por peces y aves (e.g., Frenguelli, 1920; Vallone et al. 2017; Vezzosi et al. 2017, 2019; Brandoni y Vezzosi 2019; Cenizo et al. 2021; Luna et al., 2024; Agnolín et al., 2025).

## MATERIALES Y MÉTODOS

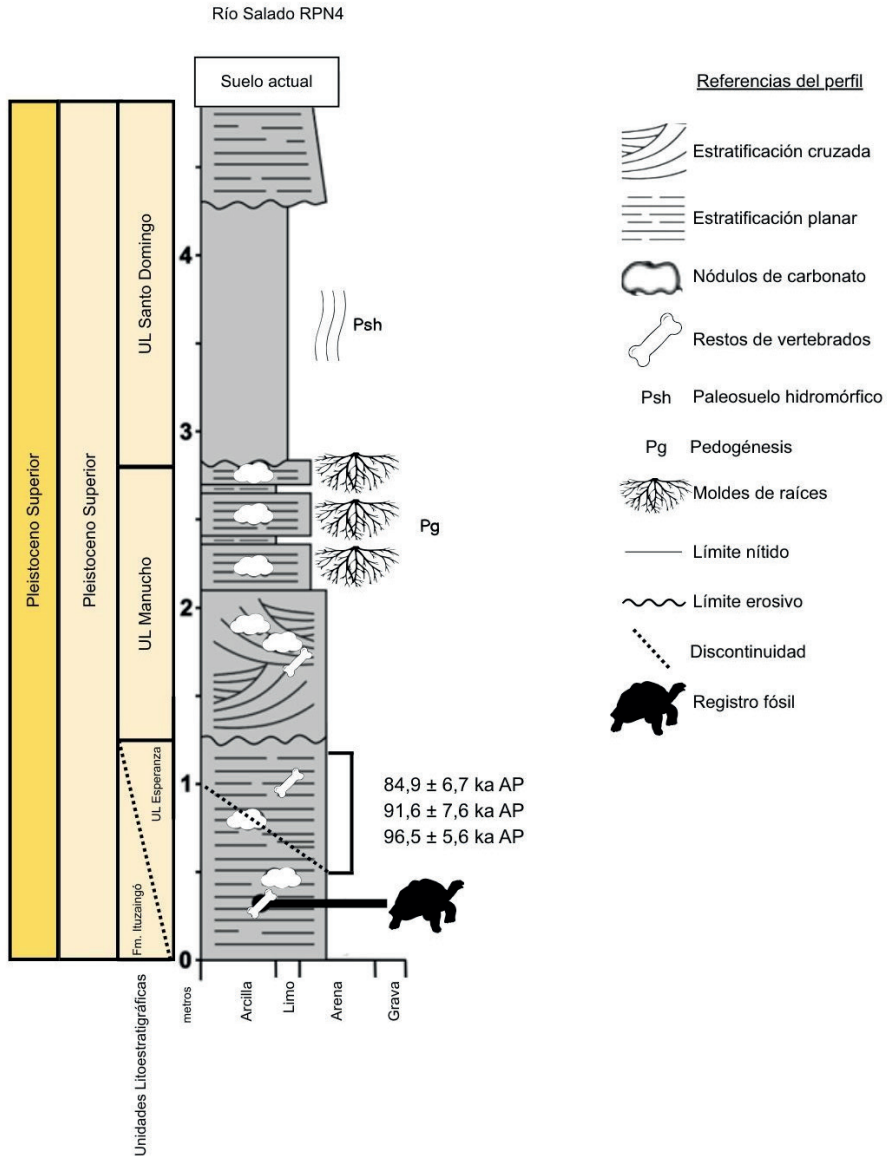
El material en estudio se encuentra alojado en el repositorio de la colección de paleontología de vertebrados del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" de Santa Fe (Argentina), bajo la identificación MFA-G-PV 1169. Las referencias sobre terminología de placas y escudos del caparazón de testudinos se basan en la nomenclatura de Zangerl (1969), Hutchison y Bramble (1981), de la Fuente (1994, 1997) y Manzano et al. (2009). Los estados de carácter de los rasgos morfológicos se ajustan a la nomenclatura empleada



**Figura 1-** Regiones geomorfológicas (modificado de Iriondo, 2010) y ubicación del sitio de donde provienen los registros de *Chelonoidis petrocellii* (tortuga azul, registro procedente del Chaco Austral, este trabajo; tortuga verde, registro procedente de la Pampa Norte, Agnolín, 2021).

por Lapparent de Broin et al. (2006). Láminas y fotografías se basaron en la metodología de Zacarías et al. (2013, 2014). A su vez, se sigue la nomenclatura y taxonomía empleada por Rhodin et al. (2015), con las modificaciones realizadas recientemente

por de la Fuente et al. (2018) y Joyce et al. (2004). El material comparativo proviene de caparazones de Testudinidae vivientes y fósiles (*Chelonoidis chilensis*, *C. denticulata*, *C. carbonaria*, *C. petrocellii*, *C. grigorium*) de las siguientes instituciones: CICYTTP-PV-



**Figura 2-** Perfil geológico integrado de los afloramientos del río Salado-Juramento, correlacionable con el perfil estratigráfico del cual proviene MFA-G-PV 1169.

R, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Entre Ríos, Argentina (Colección Paleonología de Vertebrados, Reptiles); MCA, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Mercedes, Argentina; MFA-ZV, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” de Santa Fe, Argentina (Colección Zoología de Vertebrados); MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. Las comparaciones con algunos taxones de testudínidos fósiles se basaron en Manzano et al. (2009) y Vlachos et al. (2023).

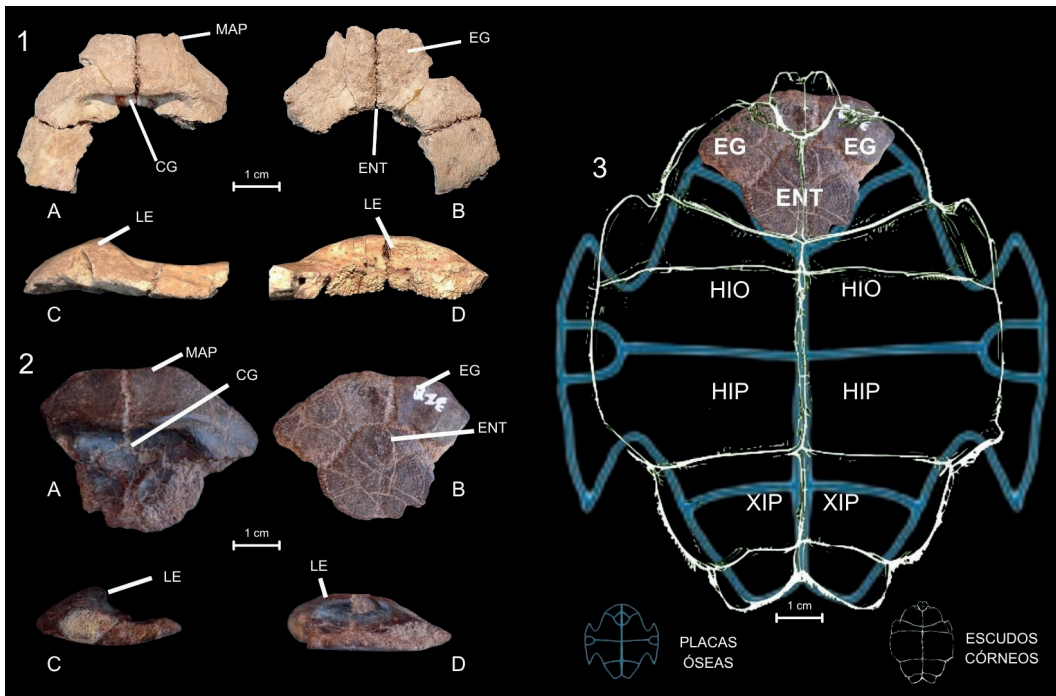
## RESULTADOS

### Sistemática paleontológica

Orden Testudines Batsch, 1788  
 Suborden Cryptodira Cope, 1868  
 Familia Testudinidae Batsch, 1788  
 Género *Chelonoidis* Fitzinger, 1835  
*Chelonoidis petrocellii* Agnolín, 2021  
 (Figura 3)

**Material referido.** MFA-G-PV 1169, margen anterior de plastrón, incluyendo epiplastrón, y entoplastrón.

**Descripción.** Se trata del margen anterior del lobulo anterior del plastrón (Fig 3). El epiplastrón es relativamente robusto, y posee un engrosamiento superior a 1 cm de



**Figura 3** - Restos fósiles de *Chelonoidis petrocellii*: 1) material holotipo (MCA 2024) en vista visceral (A), ventral (B), lateral izquierdo (C) y detalle interno en vista postero-visceral (D); 2) nuevo material asignado (MFA-G-PV 1169) en las mismas vistas; 3) Posición anatómica de MFA-G-PV 1169 en la representación gráfica del plastrón de Testudinidae en posición ventral. Abreviaturas: MAP, margen anterior del plastrón; CG, cavidad gular; EG, escudo gular; ENT, entoplastrón; LE, labio epiplastral; HIO, hioplastrón; HIP, hipoplastrón; XIP, xifiplastrón. Escala 1 cm.

espesor. Las proyecciones epiplastrales son gruesas y no se extienden anteriormente, formando un margen anterior trunco. Dicho margen es transversalmente recto a débilmente cóncavo, carente de una profunda muesca media. En vista visceral se observa una profunda cavidad epiplastral que está dorsalmente delimitada por un labio epiplastral engrosado. El margen posterior del epiplastrón que contacta con el hioplastrón se encuentra aproximadamente a la altura media de la extensión del entoplastrón.

El entoplastrón es grueso, de contorno redondeado, en especial su margen anterior que carece de una proyección media (Fig. 3). La cara visceral es compleja, cuenta con una cresta media longitudinal que se separa anteriormente en dos crestas de menor tamaño, suavemente divergentes entre sí, lo que conforma la condición “rostro de ave”, observada en otros miembros del género (Franz y Franz, 2009).

El escudo gular es muy amplio y de contorno subtriangular, formando una “V”, con un ápice bien definido orientado posteriormente y alcanzando la mitad de la extensión del entoplastrón. En consecuencia, el surco gulo-humeral subdivide el entoplastrón, un rasgo que lo separa del ejemplar holotipo de *C. petrocellii*, en el que dicho surco apenas alcanza a contactar el margen anterior del entoplastrón (Agnolín, 2021). Vale la pena remarcar que la extensión posterior de escudo gular es variable en las especies del género (Lapparent de Broin, 1991; Oriozabala et al., 2018).

**Comparaciones.** El tamaño, forma de las figuras y proporciones de las placas del plastrón del ejemplar estudiado concuerdan con los definidos para el holotipo de *Chelonoidis petrocellii* (MCA 2024; Fig. 3). MFA-G-PV 1169 se distingue de las especies gigantes pleistocenas de *Chelonoidis* por presentar tamaño menor, dado que to-

das las especies terrestres gigantes superan los 50 cm de longitud total de caparazón (Manzano et al., 2009; Zacarías et al., 2013; Agnolín y Chimento, 2025). A su vez, MFA-G-PV 1169 se diferencia de *C. chilensis*, *C. carbonaria* y *C. denticulata* por presentar un labio epiplastral bien engrosado y sobresaliente, formando una profunda cavidad gular. Respecto de *C. chilensis*, MFA-G-PV 1169 difiere principalmente por presentar un epiplastrón muy grueso, el cual en *C. chilensis* nunca supera 1 cm de grosor máximo. Finalmente, MFA-G-PV 1169 se diferencia de *C. grigorum*, por presentar una cavidad gular profunda y la proyección epiplastral relativamente corta y de contorno subrectangular (notoriamente bifurcada y proyectada en forma de cuerno en *C. grigorum*; de la Fuente, 1994; Agnolín, 2021; Vlachos et al., 2023). Ventralmente, el escudo gular y las proyecciones epiplastrales de MFA-G-PV 1169 son coincidentes con ejemplares adultos femeninos, mientras que el holotipo de *C. petrocellii* (MCA 2024) poseería un escudo gular afín a un individuo macho adulto.

## DISCUSIÓN

*Chelonoidis petrocellii* es un Testudiniidae extinto registrado para el Pleistoceno Tardío (Fm. Buenos Aires, 115?/55–50 ka AP, EIO 4; ver Toledo, 2008, 2011) del norte de la provincia de Buenos Aires (Agnolín, 2021). Esta especie se conoce por un individuo incompleto que incluye restos del caparazón dorsal y plastrón. Más recientemente, un caparazón parcial referido a dicha especie fue colectado en niveles comparables (Agnolín y Chimento, 2024). El registro fósil de *C. petrocellii* reportado aquí proviene de depósitos de la Fm. Ituzaingó (sección cuspidal, Pleistoceno Tardío), que se correlacionan muy probablemente con depósitos sedimenta-

rios de edad Pleistoceno Tardío temprano (ca. 100 ka AP; Kruck et al., 2011). En las barrancas del río Salado-Juramento, en una zona vecina (i.e., área de Manucho; Vezzosi, 2015), estos depósitos aportaron una diversa fauna extinta de vertebrados continentales terrestres y acuáticos (Frenquelli, 1920; Vallone et al., 2017; Brandoni y Vezzosi, 2019; Vezzosi et al., 2017, 2019; Cenizo et al., 2021).

Entre los fósiles recuperados junto a MFA-G-PV 1169 se encuentran restos asignables a *Tonnincinctus mirus*, *Artiodactyla* (afín a Cervidae) y Siluriformes indeterminados (Vezzosi et al., 2024). La fauna de mamíferos fósiles asociada, con al menos 50 taxones para los niveles correlacionables del Chaco Austral santafecino (Vezzosi, 2015), muestra similitudes con parte de los conjuntos faunísticos chaqueño-brasilícos del centro y este de Argentina (Ferrero et al., 2017; Vezzosi et al., 2019; Ferrero y Noriega, 2023), sumado al conjunto de taxones clásicos pampeanos del Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano (Cione y Tonni, 1999; Tonni y Cione, 1995; Tonni, 2009).

Los Testudinidae terrestres no se considerarían buenos indicadores térmicos, dado a que actualmente están adaptados a sobrevivir bajo condiciones extremas (e.g., inviernos muy fríos a estaciones secas y calurosas con noches frías; Lapparent de Broin, 2003). Sin embargo, en Argentina, las especies vivientes de esta familia en la actualidad, se limitan mayormente a zonas áridas y secas, siendo prácticamente inexistentes en la región pampeana (Richard, 1999, Cabrera, 2022). Sin embargo para el Pleistoceno Tardío, las zonas en las que hoy en día no hay tortugas terrestres (e.g., Pampa Norte y Sur en las provincias de Buenos Aires y centro-sur de Santa Fe), estaban habitadas por una gran diversidad de Testudinidae terrestres gigantes y pequeños como *C. petrocelli* (De La Fuente, 1997; Agnolín, 2004, 2021; Agnolín y Chimento, 2025), que se extinguen du-

rante el límite Pleistoceno-Holoceno (Tonni et al., 2003).

Considerando, además, las preferencias de hábitats y los requerimientos ecológicos por parte de la evidencia fósil de mamíferos documentados para la provincia de Santa Fe, sumando los resultados geológicos provenientes de los niveles portadores (Vezzosi, 2015; Thalmeier et al., 2021, 2022, 2025; Brunetto et al., 2025), se infiere que *C. petrocelli* no solo se habría registrado en los ambientes bajo condiciones áridas y frías de la Pampa Norte (Agnolín, 2021), sino que además ocupó ambientes más húmedos y cálidos del Chaco Austral.

## CONCLUSIONES

Este ejemplar constituye el segundo hallazgo para la especie y el primer registro para la provincia de Santa Fe, el cual expande la geonemia de dicho taxón, e invita a revisar los numerosos restos previamente referidos a *Chelonoidis chilensis* colectados en sedimentos pleistocénicos del Chaco Austral, Pampa Norte y Sur, y Mesopotamia.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Andrés Pautaso, María Eugenia Montani y Leonardo Leiva de los Museos Provinciales de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Santa Fe) y "Prof. Ángel Gallardo" (Rosario, Santa Fe), a Viviana Buide del Museo de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino" (Mercedes, Buenos Aires), a Jorge Noriega, María Griselda Gottardi y Adriana Manzano (CI-CYTTP), por permitir el acceso a colecciones fósiles y de especímenes óseos bajo sus cuidados. Se agradece también a Juliana Sterli y Marcelo de la Fuente por proporcionar bibliografía y comentarios que per-

mitieron enriquecer discusiones sobre el manuscrito. Los comentarios y sugerencias aportados por editores y revisores anónimos contribuyeron a mejorar enormemente el manuscrito original.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agnolín, F. (2004). Comentarios sobre las tortugas Testudinidae (Reptilia, Chelonii) del Pleistoceno de Argentina. *Studia Geologica Salamanticensia*, 40, 91–101.
- Agnolín, F.L. (2021). A New Tortoise from the Pleistocene of Argentina with Comments on the Extinction of Late Pleistocene Tortoises and Plant Communities. *Paleontological Journal*, 55, 913–922.
- Agnolín, F.L., y Chimento, N.R. (2025). A giant among giants: a new land tortoise from the Pleistocene of the Argentine Pampas. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 131, 241–259.
- Agnolín, A.A., Chimento, N.R., y Vezzosi, R.I. (2025). Estatus taxonómico de *Megalonychops kraglievichi* y *Toxodon belgranensis*, dos especies enigmáticas del Pleistoceno de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Historia Natural*, 15, 87–95.
- Auffenberg W. (1971). A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American Testudinines. *Copeia*, 1, 106–117.
- Bour, R. (1980). Essai sur la taxonomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, vol. 4, 541–546.
- Bour, R. (2003). Tortues terrestres géantes, *Manouria*, vol. 6, 13–19.
- Brandoni, D., y Vezzosi, R.I. (2019). Nothrotheriops sp.(Mammalia, Xenarthra) from the Late Pleistocene of Argentina: implications for the dispersion of ground sloths during the Great American Biotic Interchange. *Boreas*, 48(4), 879–890.
- Brunetto, E., y Vezzosi, R.I. (2015). Estratigrafía del Domino Fluvial del Sureste de la provincia de Santa Fe (Pampa Norte). III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. Libro de Resúmenes, p. 7.
- Brunetto, E., Ferrero, B., y Noriega, J.I. (2015). Late Pleistocene lithostratigraphy and sequences in the south-western Mesopotamia (Argentina): evidences of the last interglacial stage. *Journal of South America Earth Science*, 58, 111–128.
- Brunetto, E., Vezzosi, R.I., Kröhlting, D.M., Thalmeier, M.B., y Zalazar, M.C. (2023). Estratigrafía secuencial en la región distal de la cuenca pericratónica del Río Paraná, durante el Cuaternario Tardío. XVIII Reunión Argentina de Sedimentología y IX Congreso Latinoamericano de Sedimentología, Actas XVIII RAS y IX CLS. La Plata, Buenos Aires, p. 39.
- Brunetto, E., Vezzosi, R.I., Thalmeier, M.B., Kröhlting, D.M., y Zalazar, M.C. (2025). Evolución cuaternaria secuencial de una cuenca distal continental como la cuenca del río Paraná. XIX Reunión Argentina de Sedimentología. Córdoba, Argentina. Libro de resúmenes, p. 198.
- Cabrera, M.R. (2022). Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral, Editorial de la UNC, Córdoba, Argentina, 216 pp.
- Cenizo, M., Noriega, J.I., Vezzosi, R.I., Tassara, D., y Tomassini, R. (2021). First Pleistocene South American Teratornithidae (Aves): new insights into the late evolutionary history of teratorns. *J. Vertebr. Paleontol.*, 41(2), e1927064. Doi: <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1927064>.
- Cione, A.L., y Tonni, E.P. (1999). Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12, 23–52.
- de la Fuente, M.S. (1994). Descripción de nuevos especímenes y relaciones filogenéticas de *Chelonoidis gringorum* (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno temprano de Patagonia central, *Stud. Geol. Salmant.*, 30, 107–131.
- de la Fuente, M.S. (1997). Las tortugas terrestres gigantes del Mioceno tardío-Plioceno del territorio argentino, *Stud. Geol. Salmant.*, 33, 91–120.
- de La Fuente, M.S., Zacarías, G.G., y Vlachos, E. (2018). A review of the fossil record of South American turtles of the Clade Testudinoidea, *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, 59, 269–286.
- Ferrero, B.S., y Noriega, J.I. (2023). Nuevos registros de mamíferos del Pleistoceno Tardío (MIS 5) en el sur de la Mesopotamia argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 23, 204–230.
- Ferrero, B.S., Noriega, J.I., Brunetto, E., y Otaño Nuñez, N. (2017). Vertebrate continental assemblage from the last interglacial in southern South America (Entre Ríos, Argentina). Biostratigraphy and paleoenvironment. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 466, 89–99.
- Frenguelli, J. (1920). Excursión en los alrededores de Esperanza (Provincia de Santa Fe). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 24, 257–292.
- Fritz, U., y Bininda-Emonds, O.P. (2007). When genes meet nomenclature: tortoise phylogeny and the shifting generic concepts of *Testudo* and *Geochelone*, *Zoology*, 110, 298–307.
- Hutchison, J.H., y Bramble, D.M. (1981). Homology of the Plastral Scales of the Kinosternidae and Related Turtles. *Herpetologica*, 37, 73–85.

- Iriondo, M.H. (1994). Los climas cuaternarios de la región pampeana. *Comunicaciones Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino*, 4, 1–48.
- Iriondo, M. H. (2010). Geología del Cuaternario de Argentina. 437 pp. *Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"*, Moglia Ediciones.
- 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 turtles. *Journal of Paleontology*, 5, 989–1013.
- Kruck, W., Helms, F., Geyh, M. A., Suriano, J. M., Marrengo, H. G., Pereyra, F. (2011). Late Pleistocene-Holocene history of Chaco-Pampa sediments in Argentina and Paraguay. *E&G Quaternary Science Journal*, 60, 188–202.
- Lapparent de Broin, F. (1991). Fossil turtles from Bolivia, in Fósiles y Facies de Bolivia. Vertebrados, Vol 1: *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, Suarez-Soruco, R., Ed., Santa Cruz: Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, vol. 12, pp. 509–527.
- Lapparent de Broin, F. (2003). Miocene chelonians from southern Namibia. *Memoir of Geological Survey of Namibia*, 19, 67–102.
- Lapparent de Broin, F., y de la Fuente, M.S. (1993). Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie*, 79, 169–232.
- Lapparent de Broin, F., de Bour, R., y Perälä, J. (2006). Morphological definition of Eurotestudo (Testudinidae, Chelonii): first part. *Ann. Paleontol.*, vol. 92, pp. 255–304.
- 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.
- Luna, C.A., Barasoain, D., Vezzosi, R.I., Ercoli, M.D., Zurita, A.E., y Pool, R.R. (2024). Memories of the blows: severe soft-tissue injuries in caudal vertebrae of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Glyptodontidae). *Journal of Mammalian Evolution*, 31, 29. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10914-024-09729-0>.
- Manzano, A., Noriega, J.L., 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.
- Oriozabala C., Sterli, J. y González Ruiz L. (2018). Morphology of the mid-sized tortoises (Testudines: Testudinidae) from the Middle Miocene of northwestern Chubut (Argentina). *Ameghiniana*, 50, 30–54.
- Pedersen, O., Brunetto, E., Kröhling, D.M., y Thalmeier, M.B. (2022). Palaeohydrology from the Northern Salado River, a lower Parana river tributary (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 120: 104050. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.104050>.
- Richard, E. (1999). Tortugas de Las Regiones Aridas de Argentina. Contribución al conocimiento de las tortugas de las regiones áridas de Argentina (Chelidae y Testudinidae) con especial referencia a los aspectos ecoetológicos, comerciales y antropológicos de las especies del complejo chilensis (*Chelonoidis chilensis* y *C. donosobarrosi*) en la provincia de Mendoza. *Literature of Latin America*, Buenos Aires. *L.O.L.A Ed. Monografía Especial*, 10, 1–200.
- Rhodin, A.G.J., Thomson, S., Georgalis, G., Karl, H.-V., Danilov, I.G., Takahashi, A., de la Fuente, M.S., Bourque, J.R., Delfno, M., Bour, R., Iverson, J.B., Shaffer, H.B. y van Dijk, P.P. (2015). Turtles and tortoises of the world during the rise and global spread of humanity: first checklist of extinct Pleistocene and Holocene chelonians. En: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B. y Mittermeier, R.A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs*, 5, 1–66.
- Simpson, G.G. (1943). Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Sciences*, 241, 413–429.
- Sterli, J., Vlachos, E., Krause, J. M., Puerta, P., y Oriozabala, C. (2021). Contribution to the Diversity of the fossil record of turtles (Testudinata) from Chubut Province (Argentina) and its significance in understanding the evolution of turtles in southern South America. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 21, 118–160.
- Thalmeier, M.B., Kröhling, D.M., Brunetto, E. (2021). The geomorphology and Late Quaternary sediment record of the Salado/Juramento fluvial megafan, Central Andes foreland basin (Chaco plain, Argentina). *Geomorphology*, 373, 107495. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2020.107495>.
- Thalmeier, M.B., Rodriguez, L., Heredia, J., y Veizaga, E. (2022). Hydrogeological and hydrochemical framework of the distal section of the Salado-Juramento fluvial megafan (Bajos Submeridionales) in South America. *Science of the Total Environment*, 824, 153543. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153543>.
- Thalmeier, M.B., Brunetto, E., Kröhling, D.M., y Gottardi, M.G. (2025a). Registro sedimentológico de la interacción de los sistemas fluviales del Salado-Juramento y Paraná, Chaco oriental. XIX *Reunión Argentina de Sedimentología*. Córdoba, Argentina. Libre de resúmenes, p. 133.

- Thalmeier, M.B., Brunetto, E., y Gottardi, M.G. (2025b). Sedimentología y Mineralogía de la Formación Ituzaingó: Controles ambientales y posicionales en la Mesopotamia. *XIX Reunión Argentina de Sedimentología*. Córdoba, Argentina. Libro de resúmenes, p. 134.
- Toledo, M.J. (2008). El registro de pampa ondula del último máximo glacial (LGM): complejos acrecionales fluviales y manto de loess "Lujanenses", XVII Congr. Geológico Argentino, Buenos Aires, 2, 737–738.
- Toledo, M.J. (2011). El legado lujanense de Ameghino: revisión estratigráfica de los depósitos pleistocenos-holocenos del valle del río Luján en su sección tipo, registro paleoclimático en la pampa de los estadios OIS 4 al OIS 1. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 68, 121–167.
- Tonni, E.P. (2009). Los mamíferos del Cuaternario de la Región Pampeana de Buenos Aires, Argentina. Cuaternario do Rio Grande do Sul. Integrando conocimientos. *Monografias do sociedade Brasileira de Paleontologia*, 193–205.
- Tonni, E.P., y Cione, A.L. (1995). Los mamíferos como indicadores de cambios climáticos en el Cuaternario de la región pampeana de la Argentina. En: Argollo J., y Mouguiart, P. (eds.). *Climas cuaternarios en América del Sur*, 319–326. Orstom, La Paz.
- Tonni, E.P., Cione, A.L., y Soibelzon, L.H. (2003). The broken zig-zag: late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America, *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, 5, 1–19.
- Vallone, E., Vezzosi, R.I., y Cione, A. (2017). First fossil fish (teleostei, siluriformes) from the late Pleistocene of Santa Fe Province, Argentina. *Alcheringa*, 41, 369–377.
- Vezzosi, R.I. (2015). Diversidad de los mamíferos del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina: aspectos taxonómicos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos relacionados. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, pp. 1–870.
- Vezzosi, R. I., Brunetto, E., y Flores, D. (2017). An intertropical opossum (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae) from the late Middle–Late Pleistocene of austral South America. *Historical Biology*, 31, 181–195. Doi: 10.1080/08912963.2017.1354181.
- Vezzosi, R.I., Brunetto, E., y Zalazar, M.C. (2019). El registro fósil de vertebrados del Cuaternario de Santa Fe (Argentina): primera Actualización. En: Nasif, N., Esteban, G., Chiesa, J., Zurita, A., Georgieff, S. (Eds.), *Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina*. *Opera Lillioana*, 52. Capítulo 3: Pleistoceno, 638–670. Tucumán, Argentina.
- Vezzosi, R.I., Gois, F., Thalmeier, M.B., y Brunetto, E. (2024). Presencia de un pampatérico pampeano (Xenarthra, Cingulata) en depósitos fluviales del Pleistoceno Tardío del Chaco austral (Santa Fe, Argentina). *83ª Reuniones de Comunicaciones Científicas de la ACNL, Santa Fe*. Libro de resúmenes, pag. 21.
- Vlachos E., y Rabi M. (2018). Total evidence analysis and body size evolution of extant and extinct tortoises (Testudines: Cryptodira: Pan-Testudinidae). *Cladistics*, 34, 652–683.
- Vlachos, E., de la Fuente, M.S., y Sterli, J. (2023). A new large-sized species of *Chelonoidis* (Testudiniidae) without gibbosities from the middle Miocene of Aguada Escondida (NW Chubut, Patagonia, Argentina). *The Anatomical Record*, 306, 1548–1557.
- Williams, E.E. (1950). *Testudo cubensis* and the evolution of Western Hemisphere tortoises, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 95, 7–34.
- Williams, E.E. (1952). A new fossil tortoise from Mona Island, West Indies, and a tentative arrangement of the tortoises of the world, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 99, 545–560.
- Zacarías, G.G., de la Fuente, M.S., Fernandez, M.S. y Zurita, A.E. (2013). Nueva especie de tortuga gigante del género *Chelonoidis* Fitzinger, del Miembro inferior de la Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno tardío/Lujanense), Bella Vista, Corrientes, Argentina, *Ameghiniana*, 50, 287–297.
- Zacarías, G., de la Fuente, M.S., y Zurita, A. (2014). Testudinoidea Fitzinger (Testudines: Cryptodira) de la Formación Toropí-Yupoí (ca. 58–28 ka) en la provincia de Corrientes, Argentina: taxonomía y aspectos paleoambientales relacionados. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17, 389–404.
- Zangerl, R. (1969). The turtle shell. En: C., Gans, A., Bellairs, y T., Parsons (Eds.). *Biology of Reptilia*. Vol. I. Academic Press, New York, p. 311–339.

Falto: Recibido: 14/10/2025 - Aceptado: 07/11/2025 - Publicado: 20/12/2025