



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

Título de la Tesis

**Microanatomía y osteohistología del caparazón de los
Testudinata del Mesozoico y Cenozoico de Argentina:
Aspectos sistemáticos y paleoecológicos implicados**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Tesista:
Lic. en Ciencias Biológicas
Juan Marcos Jannello

Director:
Dr. Ignacio A. Cerda

Co-director:
Dr. Marcelo S. de la Fuente

2018

Resumen

Las inusuales estructuras óseas observadas entre los vertebrados, como el cuello largo de la jirafa o el cráneo en forma de T del tiburón martillo, han interesado a los científicos desde hace mucho tiempo. Uno de estos casos es el clado Testudinata el cual representa uno de los grupos más fascinantes y enigmáticos conocidos entre de los amniotas. Su inconfundible plan corporal, que ha persistido desde el Triásico tardío hasta la actualidad, se caracteriza por la presencia del caparazón, el cual encierra a las cinturas, tanto pectoral como pélvica, dentro de la caja torácica desarrollada. Esta estructura les ha permitido a las tortugas adaptarse con éxito a diversos ambientes (por ejemplo, terrestres, acuáticos continentales, marinos costeros e incluso marinos pelágicos). Su capacidad para habitar diferentes nichos ecológicos, su importante diversidad taxonómica y su plan corporal particular hacen de los Testudinata un modelo de estudio muy atrayente dentro de los vertebrados. Una disciplina que ha demostrado ser una herramienta muy importante para abordar varios temas relacionados al caparazón de las tortugas, es la paleohistología. Esta disciplina se ha involucrado en temas diversos tales como el origen del caparazón, el origen del desarrollo y mantenimiento de la ornamentación, la paleoecología y la sistemática. Además, dada la relevancia de la microestructura ósea, las descripciones histológicas también se han incluido en recientes estudios anatómicos y sistemáticos en tortugas fósiles.

En este estudio, para abordar problemas concernientes a varios aspectos de la paleobiología de las tortugas, fueron examinados alrededor de 400 cortes delgados pertenecientes a unas 200 placas que corresponden a más de 30 especies fósiles y actuales. Para llevar a cabo el estudio de estos cortes delgados, se propusieron los siguientes objetivos: caracterizar la microanatomía y la osteohistología de la armadura dérmica de distintas especies de tortugas del Jurásico, Cretácico y Cenozoico de Argentina, así también como de Testudinata actuales (Pleurodira y Criptodira); identificar variaciones microanatómicas y osteohistológicas a nivel inter-elementos dentro de la armadura dérmica; reconocer posibles variaciones microanatómicas y osteohistológicas entre distintos linajes de Testudinata y establecer el valor taxonómico de dichos caracteres; determinar el tipo y patrón de histogénesis del caparazón de los Testudinata; evaluar la posible correlación entre la organización interna del caparazón y la adaptación a distintos tipos de hábitats (marino, dulceacuícola y terrestre); e identificar variaciones ontogenéticas en el desarrollo del caparazón de los Testudinata. Por último, se propone comparar los

resultados obtenidos con los estudios publicados enfocados en la histología ósea de los Testudinata.

Las principales contribuciones de esta tesis a la paleohistología del caparazón de las tortugas se exponen a continuación. En primer lugar, se registraron nuevos patrones de variación histológica intra- e inter-elemento y se corroboraron los patrones conocidos previamente. Se encontró una nueva e importante variación de la histología ósea entre las placas periféricas y el resto de las placas del caparazón. En segundo lugar, con respecto a la histogénesis, el aporte de osificación metaplásica no solo se observa en forma variable entre los distintos taxones y los distintos elementos del caparazón, sino también entre distintas regiones dentro de los elementos. La osificación metaplásica ocurre únicamente en la corteza externa, salvo en contadas excepciones donde también está presente en la corteza interna. Durante la ontogenia, la osificación metaplásica ocurre temprano y nunca surge en etapas ontogenéticas tardías. Los diferentes patrones reportados en el desarrollo y la variación en cuanto al aporte de la osificación metaplásica de los Testudinata no muestran una clara señal que agrupe a taxones. Si bien es conocido que el crecimiento en espesor de las placas durante la ontogenia ocurre hacia la región externa, se reporta por primera vez, sólo en algunas especies, un nuevo patrón de crecimiento, el cual es inverso al anterior (i.e. crecimiento hacia la región interna). Se describen y corroboran los dos mecanismos básicos para la formación y el mantenimiento de la ornamentación externa entre los Testudinata; por un lado, depositación con variación en las tasas locales de formación, por el otro lado reabsorción ósea y nueva depositación de tejido óseo. No se encontró una relación evidente, en principio, entre el tipo o dimensión de la ornamentación y el patrón de formación y mantenimiento de la misma. En tercer lugar, contrario a lo establecido en varias contribuciones previas, se sugiere que no existe una correlación entre el hábitat y la histología del caparazón en los Testudinata. Finalmente, la microanatomía y la osteohistología del caparazón de las tortugas son fuente de información para estudios sistemáticos. Los caracteres histológicos se distribuyen en categorías taxonómicas menos inclusivas (i.e., especies, géneros y, eventualmente, familias). Se reconocen caracteres singulares en la corteza interna del caparazón de todas las especies estudiadas del género *Podocnemis*. Se reconocieron rasgos con potencial utilización en sistemática en *Prochelandella cerrobarcinae*, *Trapalcochelys sulcata*, *Mendozachelys wichmanni* y *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado.

Summary

Unusual bone structures between vertebrates, like the giraffe's long neck or the T-shaped skull of the hammerhead shark, have interested scientists since a long time ago. Testudinata clade represent one of the most fascinating and enigmatic group of amniotes. Their peculiar body plan, characterized by the development of a bony shell that encloses the pectoral girdles within the rib cage, has actually persisted since the Late Triassic and allowed them to adapt successfully to different environments (e.g., terrestrial, freshwater, coastal and even pelagic marine). Their capability in facilitating different ecological niches, important taxonomical diversity and particular body plan make Testudinata a highly interesting model of studies in vertebrates. Paleohistological studies of turtle bones in extinct taxa have proven to be a very important tool for addressing several issues, including: shell origin, development origin and maintenance of shell ornamentation, paleoecology and systematics. Moreover, given the relevance of the bone microstructure, histological descriptions have also been included in recent anatomical and systematic studies of extinct turtles.

In this survey, 400 slides from more than 200 elements belonging to more than 30 species of extinct and extant turtles were examined to address several issues about their paleobiology. The aims of this study are: to characterize the shell bone microanatomy and osteohistology of different Jurassic, Cretaceous, Cenozoic and extant taxa of Argentina, including members of two main living groups (Pleurodira and Cryptodira); to identify inter- and intra-elemental microanatomical and osteohistological variations in caparace; determine the degree of histological variation between the different Testudinata lineages and to test the taxonomic value of the histological characters; to establish the pattern of shell development in Testudinata; to test whether shell microanatomy is correlated with adaptation to different ecological habitat; to identify possible variations with regard to the shell bone histogenesis among Testudinata and to compare obtained results with previous studies.

The main contribution to the paleohistology of shell bone turtle are listed below. First, both intra- and inter-elemental new histological variation patterns were recorded and previously known patterns were corroborated. New important variation was found in microanatomy and osteohistology between peripheral plates and the rest of the shell plates. Concerning histogenesis, variation on the metaplastic ossification contribution is recorded

not only between different shell elements and plate regions, but also between taxa. Metaplastic ossification mainly occurs in external cortex (metaplastic tissue in the internal cortex is present only in few taxa). During ontogeny, metaplastic ossification occurs early or during all ontogeny, but never start at late ontogenetic stages. The different patterns of Testudinata shell development does not exhibit clear phylogenetic signal. A particular growth pattern, where the growth direction is towards internal region (contrary to the most of the Testudinata taxa) is recorded in some species. Two basic mechanisms for external sculpturing formation and maintenance among Testudinata are reported (variation in local rates of bone formation and resorption and new bone tissue deposition). There are not evident relationships between the type and degree of external sculpturing and the mode of its origin and maintenance. Contrary to the stated in several previous contributions, there is no correlation between the habitat and the shell histology among Testudinata. Finally, microanatomy and osteohistology of shell bone is a source of information for systematic studies. Histological characters are distributed in less inclusive taxonomic categories (i.e. species, genera and, eventually, families). A singular character is recognized in the internal cortex of all *Podocnemis* species studied. Potential systematics traits were recognized in *Prochelidella cerrobarcinae*, *Trapalcochelys sulcata*, *Mendozachelys wichmanni* and *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminate.

Índice

| | |
|--|-----------|
| Resumen | 2 |
| Summary | 4 |
| /Índice | 6 |
| Agradecimientos | 9 |
| INTRODUCCIÓN | 11 |
| Introducción al objeto de estudio | 11 |
| El caparazón de las tortugas como la estructura más especializada del esqueleto de los vertebrados | 14 |
| Registro de Testudinata de Argentina | 16 |
| Estado del conocimiento en la paleohistología del caparazón de las tortugas | 17 |
| <i>Stem</i> Testudinata..... | 17 |
| Pan-Pleurodira y Pleurodira | 20 |
| Pan-Cryptodira y Eucryptodira | 22 |
| Objetivo general | 25 |
| Objetivos específicos | 25 |
| Hipótesis de trabajo | 27 |
| Introducción a la osteohistología | 28 |
| Clasificación de los tejidos óseos | 28 |
| El hueso a nivel microanatómico..... | 29 |
| El hueso a nivel histológico..... | 30 |
| La sustancia intersticial | 30 |
| Las células | 30 |
| Las fibras colágenas..... | 31 |
| Matriz ósea de fibras entretrejidas | 31 |
| Matriz ósea lamelar..... | 32 |
| Matriz ósea pseudolamelar..... | 32 |
| Fibras estructurales..... | 33 |
| Tipo de vascularización..... | 33 |
| Histogénesis | 34 |
| Estructura..... | 34 |
| Orientación espacial..... | 35 |
| Marcas de crecimiento | 35 |
| Líneas de crecimiento detenido..... | 36 |
| Annuli | 36 |
| Zonas..... | 36 |
| Procesos involucrados en la formación y desarrollo del hueso | 36 |
| Osificación endocondral | 37 |
| Osificación pericondral | 37 |
| Osificación intramembranosa | 37 |
| Osificación metaplásica | 38 |
| Modelación..... | 38 |
| Remodelación..... | 38 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 39 |
| Materiales | 39 |

| | |
|---|-----------|
| Estrategia de selección de materiales | 39 |
| Toma de muestras | 39 |
| Métodos | 41 |
| Técnica de preparación de cortes delgados petrográficos | 42 |
| Descripciones histológicas | 47 |
| Estudio de compactación | 52 |
| Abreviaturas de instituciones | 55 |
| RESULTADOS..... | 56 |
| Descripción de cortes histológicos | 56 |
| Testudinata | 57 |
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 57 |
| Meiolaniformes | 61 |
| <i>Chubutemys copelloi</i> | 61 |
| <i>Patagoniaemys gasparinae</i> | 63 |
| <i>Trapalcochelys sulcata</i> | 67 |
| Pan-Pleurodira | 70 |
| <i>Notoemys laticentralis</i> | 70 |
| Pelomedusoides | 74 |
| Pelomedusoides gen. et sp. indeterminado | 74 |
| Podocnemidinura indeterminado 1..... | 77 |
| Podocnemidinura indeterminado 2..... | 82 |
| <i>Portezueloemys patagonica</i> | 86 |
| <i>Podocnemis unifilis</i> | 90 |
| <i>Podocnemis vogli</i> | 93 |
| Pleurodira | 96 |
| Pan-Chelidae | 96 |
| <i>Rionegrochelys caldieroii</i> | 96 |
| <i>Rionegrochelys cf. R. caldieroii</i> | 100 |
| <i>Mendozachelys wichmanni</i> | 106 |
| <i>Linderochelys rinconensis</i> | 110 |
| <i>Prochelidella portezuelae</i> | 114 |
| <i>Prochelidella cerrobarcinae</i> | 117 |
| <i>Prochelidella sp.</i> | 120 |
| <i>Prochelidella nov. sp.</i> | 125 |
| <i>Salamanchelys palaeocenica</i> | 130 |
| <i>Salamanchelys cf. S. palaeocenica</i> | 133 |
| Chelidae | 136 |
| Chelidae nov. gen. et nov. sp. | 136 |
| <i>Yaminuechelys gasparinii</i> | 138 |
| <i>Yaminuechelys maior</i> | 142 |
| <i>Yaminuechelys aff. Y. maior</i> | 146 |
| <i>Yaminuechelys sp.</i> | 150 |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> | 154 |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | 158 |
| <i>Acanthochelys cosquinensis</i> | 163 |
| <i>Acanthochelys macrocephala</i> | 167 |
| <i>Acanthochelys spixii</i> | 170 |
| <i>Acanthochelys pallidipectoris</i> | 173 |
| <i>Acanthochelys radiolata</i> | 176 |
| <i>Phrynops geoffroanus</i> | 179 |
| <i>Phrynops hilarii</i> | 182 |

| | |
|--|------------|
| <i>Phrynops williamsi</i> | 186 |
| <i>Mesoclemmys gibba</i> | 189 |
| <i>Mesoclemmys nasuta</i> | 193 |
| Eucryptodira | 198 |
| <i>Neusticemys neuquina</i> | 198 |
| Cryptodira | 202 |
| Cheloniidae | 202 |
| Chelonioidea <i>inserta sedis</i> | 202 |
| <i>Chelonia mydas</i> | 206 |
| <i>Eretmochelys imbricata</i> | 209 |
| Dermochelyidae..... | 212 |
| Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado..... | 212 |
| <i>Dermochelys coriacea</i> | 215 |
| Emydidae | 218 |
| <i>Trachemys dorbigni</i> | 218 |
| Testudinidae | 222 |
| Testudinidae cf. <i>Chelonoidis</i> indeterminado 1..... | 222 |
| Testudinidae cf. <i>Chelonoidis</i> indeterminado 2..... | 226 |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> | 228 |
| <i>Chelonoidis chilensis</i> | 232 |
| Análisis de Compactación | 238 |
| DISCUSIÓN | 242 |
| Variación histológica dentro del caparazón de los Testudinata | 243 |
| Histogénesis..... | 248 |
| Origen y el mantenimiento de la ornamentación superficial | 253 |
| Aspectos paleoecológicos | 256 |
| Aspectos sistemáticos | 263 |
| CONCLUSIONES | 267 |
| Perspectivas futuras..... | 268 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 270 |
| Complementos | 302 |
| Apéndice A: Lista de materiales estudiados..... | 302 |
| Apéndice B: Abreviaturas y definiciones utilizadas | 310 |
| TRABAJOS DE RESPALDO, Anexo 1 Cuadro comparativo y Anexo 2 Insumos..... | 312 |

Agradecimientos

Primero el presente, quiero agradecer a vos, porque estás leyendo esta tesis.

Quiero agradecer a las dos personas que fueron, valga el término, pilares trabeculares en este trabajo, a mis dos directores Ignacio A. Cerda y Marcelo S. de la Fuente, con quienes transité esta investigación científica. También porque estuvieron presentes en todo el curso de la tesis, me motivaron e incentivaron. Fueron incluso pacientes cuando era necesario. Espero haber cumplido con sus expectativas en este trabajo realizado.

Agradezco a la Dra. Ariana Paulina Carabajal, Dra. Marta Susana Fernández y Dra. Claudia Patricia Tambussi por aceptar ser jurados para la revisión académica, correcciones y comentarios que ayudaron a mejorar la presente Tesis.

Agradezco al personal y a todos los trabajadores del CRUB-UNCo que hicieron posible el desarrollo de este trabajo.

Quiero agradecer a los curadores y muchas veces los que rescatan las colecciones de fósiles, que permitieron cortar materiales que hicieron posible la realización de esta tesis. Leonardo Filippi (MAU), Alberto Garrido (MOZ), Rodolfo Coria (MCF-UNRN), Eduardo “Dudu” Ruizgómez (MPEF), Carlos Muñoz (MPCA), Bernardo González Riga (Laboratorio de Dinosaurios-FCEN), Marcelo Reguero (MLP), Asociación Amigos del Museo de Cinco Saltos (MCS), también a los biólogos y paleontólogos que toman muestras de animales actuales y a los que hacen posible que esos materiales lleguen a manos de los investigadores que los necesitan como: Sebastián Apesteguía, Mariel Ruiz Blanco, Laura Salgan.

Al tercer pilar de esta tesis, quizás más fuerte y fundamental, mí familia que es cada vez más amplia:

Ángeles, mi codo a codo, por bancarme, apoyarme, empujarme, levantarme y entenderme. Por “être” (como dicen los franchutes), ser y estar al mismo tiempo, junto a mí.

A mi madre Diana, a mi padre Matías y a mi segunda madre Sonia. A mis hermanos Camilo, Facundo, Luciano y Sole (por orden de edad). A mi abuela Elsa. A mi cuñada y sobrinos, Gabriela, Fausto y Lucio. A mi familia política, Tere, Cana, Benja, Dani, Marito y Penacho. Gracias a cada uno el amor que saben transmitir, cada uno desde su lugar.

A los chicos mandrágoras con los que nos desenchufamos del mundo para crear y jugar en el espacio-tiempo, y así poder volver a la realidad con más energía.

A Ignacio “Nacho” Maniel y Soledad Vázquez por las innumerables charlas, mates, juntadas, etc., es decir por ofrecerme su inmensa amistad.

Nuevamente gracias a Ignacio “Nacho” Maniel por mejorar este manuscrito en varios aspectos, revisiones de textos, figuras y tablas.

A Sebastián “Frenchi” Martínez por hacer, mejorar, participar y ayudar en las Figuras 1, 6, 7, 17, 23, 35, 36, 58, 85, 105, 107, 117C, I, U, V, W, X, Y.

A mis amigos desde la pubertad-secundaria con quienes recuperamos tiempo-amistad principalmente los que siempre están Alberto “Beto” Gerardi, Rodrigo “Toti” Alvarez y Emiliano “el Negro” Gerez. A los que desaparecen cada tanto Jose Luis “el Gato” Flores con razones justificadas.

A los compañeros becarios con los que transcurrimos las mismas dolencias de crecer trabajando académicamente en la labilidad laboral. Nacho Maniel, Soledad Vázquez, Paz Pompei, Eva Peralta, Jessica Moreno, Nuria Sugañes.

A los amigos colegas investigadores con los que aprendemos y crecemos a diario, además de compartir mates y charlas, Verónica Vennari, Leandro Rojo y sus respectivas familias Alejo, Iván, Carina, Olivia y Simón.

A los compañeros de trabajo del Museo de Historia Natural que hacen el día a día con uno. Javier, Héctor, El Pipa, Inés, Ángela, Patricia, Oscar, Mario, Victoria, Julia, Miriam, Verónica, Delia.

A los vecinos del barrio que le ponen toda la onda en tratar de entender que lo que uno hace y escuchan con atención, lo que ayuda a que uno mismo mejore en lo que hace. En especial a Leticia Rossi y Bernardo Ríos.

A todos los paleontólogos e investigadores con los que alguna vez compartí una charla de café, un trabajo, un mate, que siempre preguntan ¿cómo andas?

A los amigos y colegas puntanos que me bancaron en los viajes. Laura Gomez Vinassa, Aníbal Montero Mariana, Manuelito y Miguel, Andrea y Carlitos con sus hemosas Lila y Malena, Osvaldo y Romina, Guille y Fede, Andrea Arcucci, Verónica Vega, Gabriela Castillo, Marian Gómez con los que siempre hay una charla pendiente.

A todos aquellos con los que alguna vez discutí, para bien o para mal, ya que la vida es movimiento, algunos vamos para el mismo lado.

A las runas que se equivocaron en las predicciones donde el materialismo acertó.

INTRODUCCIÓN

Introducción al objeto de estudio

Las tortugas han maravillado a los científicos desde hace siglos. La extraña configuración que posee su esqueleto, en comparación con el resto de los vertebrados, es sin lugar a dudas sorprendente y aporta información relevante para entender su evolución (Zangerl, 1969; Pritchard, 1979; Ernst y Barbour, 1989; Lyson et al., 2013). No obstante, esta particular configuración del esqueleto también dificulta entender la posición filogenética de las tortugas dentro de los vertebrados, existiendo hipótesis muy variadas al respecto (Sterli, 2008; Sterli et al., 2013; Pereira et al., 2017). Entre ellas, se postula a las tortugas como grupo hermano de clados tales como: Procolophonoide, un conjunto de parareptiles extintos, robustos y pequeños parecidos a los lagartos (Reisz y Laurin, 1991; Laurin y Reisz, 1995); Pareiasauridae, reptiles anapsidos de mayor tamaño, herbívoros, también extintos (Lee, 1995, 1997) y Captorhinomorpha, grupo parafilético de anápsidos (Gauthier et al., 1988). También se lo ha considerado dentro de Diapsida, junto a los Lepidosauria (Müller, 2003, 2004; Hill, 2005) y Sauropterygia (Rieppel y de Braga, 1996; de Braga y Rieppel, 1997; Rieppel y Reisz, 1999).

Independientemente de la posición filogenética del clado Testudinata (grupo que incluye tanto a los clados basales más el clado Testudines) dentro de los amniotas, existe un consenso bastante sustentado en cuanto a su monofilia y en la existencia de dos clados bien definidos entre los Testudines (Sterli, 2010; y referencias allí citadas). Por un lado, los Pleurodira, tortugas de agua dulce que retraen el cuello de costado y están restringidas al hemisferio sur en la actualidad y por el otro lado los Cryptodira, que retraen o esconden el cuello verticalmente y tienen una distribución más global (Gaffney et al., 2006; Pereira et al., 2017). Con el fin de dar una estructura continua a la presente tesis tomaremos como referencia el árbol filogenético de Testudinata calibrado en el tiempo propuesto por Sterli et al. (2013, Figura 1). Su historia evolutiva se remonta al Triásico tardío, Noriano-Rhetiano (Broin, 1984; Gaffney, 1990; Rougier et al., 1995; Joyce et al., 2009; Szczygielsky y Szulej, 2016) y se extiende hasta la actualidad. Esto permite la posibilidad de comparar tanto especies extintas como vivientes del mismo clado, facilitando el conocimiento de su

paleobiología.

Las tortugas presentan una gran diversidad y han ocupado muchos nichos ecológicos. En la actualidad existen 335 especies vivientes de Testudines, con 118 subespecies reconocidas, lo que hace un total de 453 taxa modernos (van Dijk et al., 2014). Desde el año 1500 a la actualidad se han extinguido 112 especies según los registros, quedando 341 especies al presente (Rhodin et al., 2015). De este total, solo 7 especies viven en ambientes marinos, el resto son continentales, ya sea acuáticas de agua dulce o terrestres (van Dijk et al., 2014). Si se consideran a las especies extintas validadas recientemente en la nomenclatura, se encuentran más de 100 especies, incluyendo: 26 Testudinata basales (Joyce, 2017), 2 platiquélidos, 2 dortokidos (Cadena y Joyce, 2015), 11 meiolaniformes (Sterli, 2015), 21 pan-quelidos (Maniel y de la Fuente, 2016) y 42 pan-trioniquidos (Georgalis y Joyce, 2017).

El carácter primordial que hace a los Testudinata uno de los clados de vertebrados más claramente definidos, es la presencia de un caparazón. Este hecho es único en la historia evolutiva de los vertebrados, por el grado en que involucra y modifica elementos tan importantes en el esqueleto como son: las costillas, las vértebras y la cintura pectoral (Pritchard, 1979).

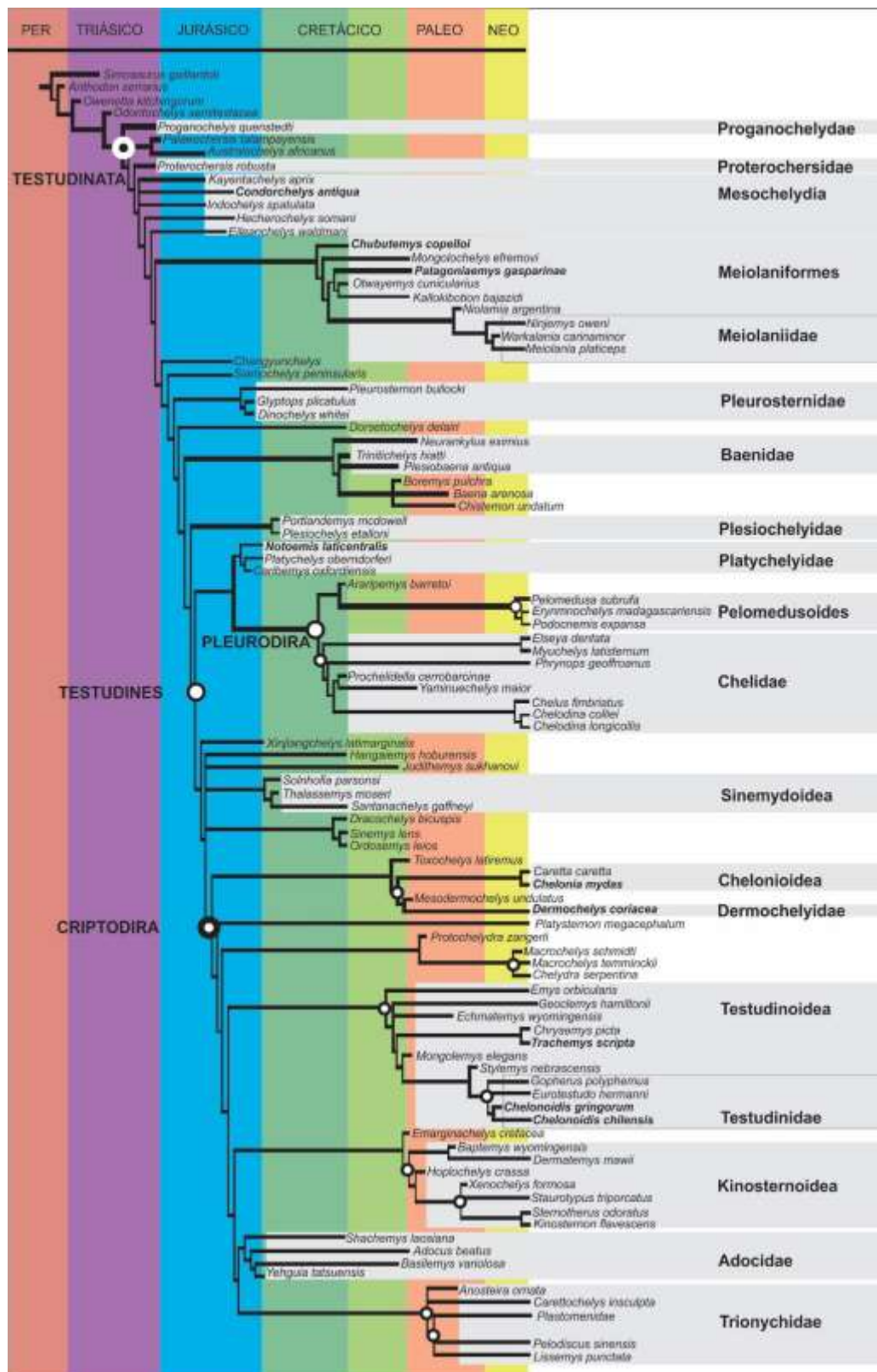


Figura 1 Árbol filogenético de Testudinata calibrado en el tiempo, asumiendo longitudes de rama interna y terminal mínimas de 3 millones de años (m.a.). Los clados se identifican con círculos blancos. Las edades están expresadas en millones de años. Para más información sobre la matriz de datos y el análisis filogenético ver Sterli et al. (2012). **Abreviaturas:** NEO, Neógeno; PALEO, Paleógeno; PER, Pérmico. Los nombres en negrita son algunas de las especies muestreadas en esta tesis (Modificado de Sterli et al., 2013).

El caparazón de las tortugas como la estructura más especializada del esqueleto de los vertebrados

Considerando la forma y organización del esqueleto integumentario de los vertebrados, la armadura dérmica de las tortugas es sin dudas una de las estructuras más particulares y especializadas (Burke, 1989). La función primaria propuesta para esta estructura es la de protección, lo que podría ser una importante razón para explicar su supervivencia hasta nuestros días en una variedad de nichos ecológicos (Pritchard, 1979). El caparazón óseo de las tortugas está compuesto por dos piezas fundamentales (Figura 2), el caparazón dorsal o espaldar con forma de bóveda, y el plastrón ventral con forma aplanada (Zangerl, 1969). El mismo se integra de, aproximadamente, 50 elementos óseos del caparazón dorsal y nueve u once elementos del plastrón en la mayor parte de los clados. Los elementos o placas pueden ser pares (dos elementos quirales) o simples (un único elemento). La cantidad de elementos pueden variar de acuerdo a las familias (Mlynarski, 1976; Pritchard, 1979). Los tipos de placas que se observan en general en el caparazón son: una nugal, seis a ocho neurales, una o dos suprapigales, una pigal impar, catorce a dieciséis costales pares y veintidós placas periféricas pares. Por su parte, las placas del plastrón son: un entoplastron impar y dos epiplastrones, hioplastrones, hipoplastrones y xifiplastrones pares. En los representantes más basales del clado (e.g., *Mongolochelys efremovi* Khosatzky, 1997), como en muchos representantes actuales, pueden observarse mesoplastrones pares entre el hioplastron e hipoplastron (Figura 2). Las superficies marginales de los elementos adyacentes del caparazón normalmente están interconectadas con los otros elementos por suturas (Zangerl, 1969).

El caparazón dorsal y el plastrón se conectan entre sí por ambos puentes laterales derecho e izquierdo. El puente está formado en la región dorsal por placas periféricas y por el proceso dorso lateral por las placas hioplastrales e hipoplastrales. En algunos casos la reducción del puente puede ser drástica, llegando a formarse sólo una articulación que permite el cierre cinético de las mitades del plastrón como una bisagra (e.g., *Terrapene* spp. Merrem, 1820, Emydidae; *Cuora* spp. Gray, 1856, Geoemydidae).

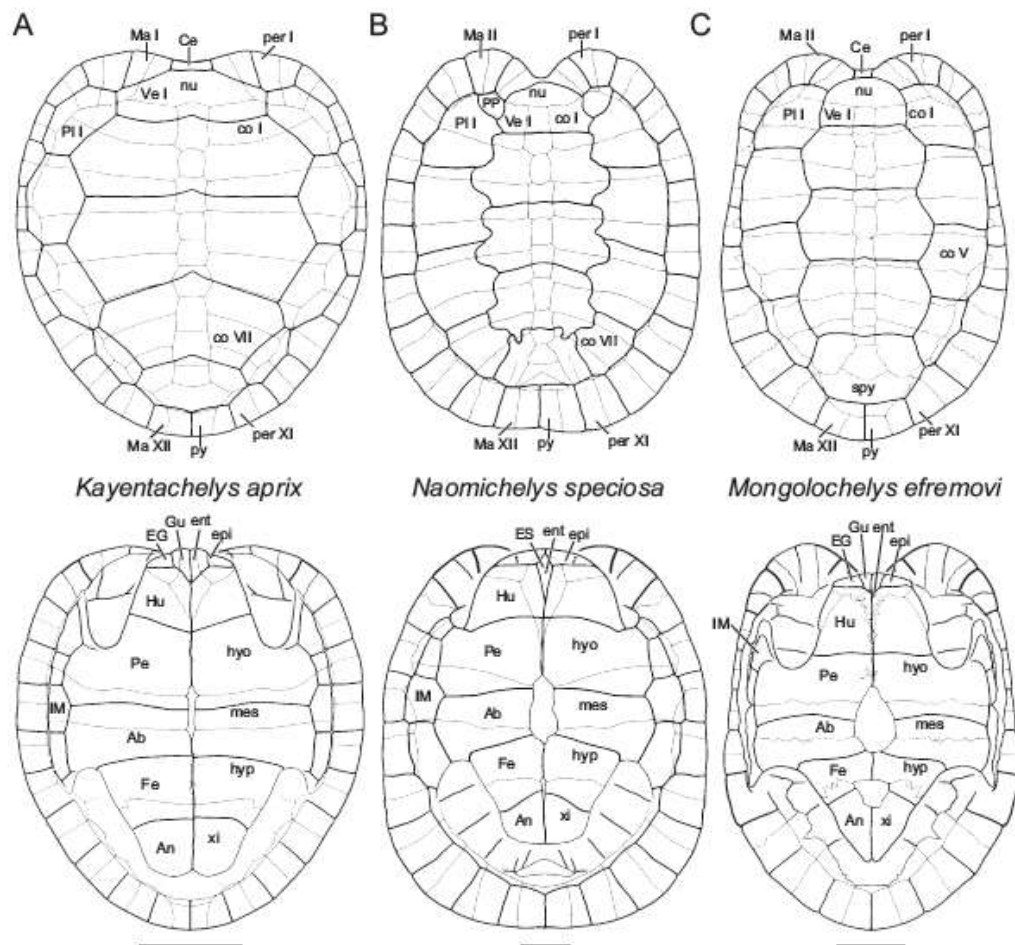


Figura 2 Esquemas de la forma dorsal (fila superior) y ventral (fila inferior) del caparazón de testudinatas basales ejemplificados por tres especies. **A**, *Kayentachelys aprix* (reconstruido de MCZ-8917). **B**, *Naomichelys speciosa* (modificado de Joyce et al., 2014). **C**, *Mongolochelys efreмовi* (modificado de Sukhanov, 2000). El extremo anterior del caparazón se encuentra orientado hacia la parte superior del esquema. Las líneas negras gruesas representan las suturas de los escudos. Las líneas negras finas representan las suturas entre placas óseas. **Abreviaturas:** **Ab**, escudo abdominal; **An**, escudo anal; **Ce**, escudo cervical; **Co**, costal; **EG**, extragular; **Ent**, entoplastrón; **Epi**, epiplastrón; **ES**, escudo entoplastral; **Fe**, sutura femoral; **Gu**, escudo gular; **Hu**, escudo humeral; **Hyo**, hioplastrón; **Hip**, hipoplastrón; **IM**, escudo inframarginal; **Ma**, escudo marginal; **Mes**, mesoplastrón; **Nu**, nugal; **Pe**, sutura pectoral; **Per**, periférica; **PI**, sutura pleural; **PP**, sutura prepleural; **Py**, pygal; **spy**, suprapygal; **Ve**, sutura vertebral; **Xi**, xiphoplastrón. Las escalas son aproximadamente 5 cm. (Tomado de Joyce, 2017).

Con la excepción de los representantes de la familia Trionychidae y de las especies marinas *Carettochelys insculpta* Ramsay, 1886 y *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), que poseen un cubrimiento de las placas óseas formado por un integumento de cuero grueso, todos los caparazones del resto de las tortugas están cubiertos por escudos epidérmicos de queratina (Pritchard, 1979; Ernst y Barbour, 1989). Generalmente los límites de los escudos y las suturas de las placas óseas no se superponen. Al igual que las

suturas óseas, los escudos generan impresiones en sus límites que dejan marcas en las placas óseas llamados surcos. Los patrones de las marcas de estos surcos, son de gran importancia taxonómica (Joyce et al., 2014; Cadena y Joyce, 2015; Sterli, 2015; Maniel y de la Fuente, 2016).

Por otro lado, además de las piezas del caparazón arriba mencionadas algunos clados de tortugas presentan otros tipos de osificaciones. Por ejemplo, los oscículos epitecales de origen dérmico característicos de la familia Dermochelyidae (Karl et al., 2012), o los osteodermos de *Meiolania platyceps* Owen, 1886 (Sterli, 2015).

Registro de Testudinata de Argentina

El registro en el territorio argentino de tortugas meso-cenozoicas es el más amplio y diverso de América del Sur, extendiéndose desde el Noriano-Rhetiano (Triásico Superior) hasta el Pleistoceno tardío (Broin y de la Fuente, 1993; Rougier et al., 1995; de la Fuente, 2007; Sterli, 2008; de la Fuente et al., 2014). En este lapso de aproximadamente 210 millones de años (m.a.) se reconocen dos hiatos: uno comprendido entre el Hettangiano y el Batoniano (43 m.a.) y otro entre el Berriasiano y el Barremiano (22 m.a.), para los cuales no existen registros en las unidades litoestratigráficas. Consecuentemente, con estos “gaps” los registros pre-apitianos son aislados (sólo se reconocen 4 taxa) pero de gran significación evolutiva ya que están representados por dos clados troncales o *stem group* Testudines (Rougier et al., 1995; Sterli et al., 2007; Sterli, 2008; Sterli y de la Fuente, 2010, 2011a), por un Eucryptodira *incertae sedis* (de la Fuente, 2007; de la Fuente y Fernández, 2011; y referencias allí citadas) y por un *stem group* Pleurodira (Fernández y de la Fuente, 1994; de la Fuente e Iturralde Vinent, 2001; Lapparent de Broin et al., 2007). Los mismos brindan valiosa información sobre las características de los primeros representantes de los Testudinata. A diferencia de lo que ocurre con los registros pre-apitianos, los correspondientes al Aptiano-Albiano y al Cretácico Superior son muchos más abundantes, reconociéndose un mayor número de localidades y horizontes portadores de diferentes especies extintas de Testudinata basales (Meiolaniformes) y del clado corona o *crown group* Pleurodira (de la Fuente et al., 2001; de la Fuente, 2003; de la Fuente et al., 2007; Sterli y de la Fuente, 2011b, de la Fuente et al., 2011, Sterli et al., 2013; de la Fuente et al., 2015; de la Fuente et al., 2017a, b). En el Paleógeno persisten diferentes especies de Meiolaniformes (tanto el *stem group* de los Meiolaniidae paleocenos y los Meiolaniidae

eocenos) como otros representantes del *crown group* Pleurodira (Chelidae y Podocnemididae) y del *stem group* Cheloniidae (Broin y de la Fuente, 1993; de la Fuente, 1993; de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997; de la Fuente y Casadio, 2000; de la Fuente, 2003; de la Fuente et al., 2009; Sterli y de la Fuente, 2012). Durante el Neógeno se suman diversas especies de criptodios terrestres (Testudinidae) y acuáticos (Emydidae) (de la Fuente et al., 2002), así como Chelidae asignables a géneros y/o especies vivientes (de la Fuente, 1986, 1992, 1997, 1999; Broin y de la Fuente, 1993). La cantidad y riqueza del registro paleontológico de Testudinata en Argentina hace viable y potencialmente fructífero el estudio paleohistológico a gran escala.

Estado del conocimiento en la paleohistología del caparazón de las tortugas

Adentrándonos en el objeto de estudio de esta Tesis, a continuación, se realizará una revisión de la información editada hasta el momento sobre la paleohistología del caparazón de los Testudinata. Esta revisión no incluirá datos publicados en resúmenes de congresos o jornadas. Del mismo modo y, exceptuando sólo la Tesis Doctoral de T. Scheyer (2007), tampoco se considerarán Tesis Doctorales, de Maestría o de Grado que traten temas sobre la histología ósea del caparazón de forma total o parcial. La inclusión de la Tesis del Dr. T. Scheyer estriba en que la misma es enteramente coincidente con el objeto de estudio abordado en el presente trabajo, incluyendo por otra parte numerosos materiales de comparación no publicados hasta ahora, los cuales nos servirán como marco comparativo. Las publicaciones surgidas de esta Tesis (de la Fuente et al., 2015; Jannello et al., 2016; de la Fuente et al., 2017 a, b; Jannello et al., 2018) no son incorporadas en la presente sección ya que son parte del presente trabajo de estudio y sus resultados se discutirán como parte del conjunto de muestras de esta tesis.

Para desarrollar los diferentes aportes realizados en la bibliografía consideramos pertinente seguir un orden filogenético, como se dijo anteriormente, por lo cual adoptamos el propuesto por Sterli et al. (2013). Así mismo se mantendrá este orden en la sección de Resultados.

Stem Testudinata

Las tortugas más basales abordadas desde esta disciplina comprenden a dos especies triásicas del sudeste de Alemania: *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887, un taxón basal del clado Proganochelyidae; y *Proterochersis robusta* Fraas, 1913, un taxón que algunos autores propusieron como un *stem* Pleurodira (Gaffney y Meylan, 1988; Gaffney, 1990,

1996; Joyce et al., 2004; Gaffney et al., 2006; Sukhanov, 2006; Scheyer y Sander, 2007), pero otros la consideran como un *stem* Testudines (Rougier et al., 1995; Joyce et al., 2013; Szczygielsky y Sulej, 2016). Uno de estos dos taxones (*Proganochelys quenstedti*) ha sido considerado clásicamente como una especie acuática (e.g., Gaffney 1990), sin embargo, los estudios histológicos manifestaron adaptaciones comunes en ambas especies con las tortugas terrestres, (Scheyer y Sander, 2007) coincidiendo con los estudios previos morfométricos realizados en miembros apendiculares por Joyce y Gauthier, (2004). Por último, el estudio de estos ejemplares permitió postular caracteres plesiomórficos para el clado Testudinata (Scheyer, 2007, Scheyer y Sanchez-Villagra, 2007).

Kayentachelys aprix Gaffney et al., 1987, perteneciente a los Mesochelydia basales, (Joyce, 2017 y proveniente del Jurásico temprano de Arizona, Estados Unidos, fue propuesta como la tortuga criptodira más antigua (Gaffney et al., 1987). No obstante, nuevos análisis la proponen como un Testudinata basal (Joyce, 2007; Sterli y Joyce, 2007). Si bien esta especie presenta rasgos morfológicos que la ubican como una tortuga acuática, Scheyer (2007) infiere para la misma un hábito terrestre a partir de la estructura compacta de su caparazón.

Condorchelys antiqua Sterli, 2008, es otra especie perteneciente a los Mesochelydia basales, proveniente del Jurásico inferior de Patagonia, Argentina. En un estudio paleohistológico preliminar de este taxón se reportó la existencia de variación histológica entre elementos y dentro de los mismos, permitiendo caracterizar y diferenciar elementos (Cerdeira et al., 2016). Además, la microestructura de *Condorchelys antiqua* fue interpretada como indicativa de un hábito acuático, lo cual resultó ser congruente con datos paleoambientales de la localidad de procedencia (Cerdeira et al., 2016).

Eileanchelys waldmani y *Heckerochelys romani*, también del clado Mesochelydia basal del Jurásico Medio de Inglaterra y Rusia respectivamente, presentaron rasgos microanatómicos que son interpretados como relacionados con un hábito acuático marino (Scheyer et al., 2014a). Estas especies presentan los caracteres plesiomórficos comunes a las tortugas, y también ciertos rasgos histológicos compartidos entre sí, pero diferentes al resto de los Testudinata. Además, en este trabajo se destaca que los aspectos adaptativos de las tortugas marinas soslayan las posibles señales filogenéticas (Scheyer et al., 2014a).

Trapalcochelys sulcata Sterli et al., 2013, es una tortuga del clado de los Meiolaniformes, proveniente del Cretácico de Patagonia, Argentina. Los miembros más especializados (Meiolaniidae) del clado Meiolaniformes constituyen un grupo natural de tortugas que además del caparazón poseían una serie de osteodermos en su cuerpo e

inclusive en su cola. En algunos casos también presentaban cuernos cefálicos (Sterli et al., 2013). En un análisis preliminar realizado por Sterli et al. (2013), se proponen características de ambientes terrestres o semi-acuáticos para *Trapalcochelys sulcata* a partir de su histología ósea. Por otro lado, ciertos rasgos histológicos relacionados con la disposición de las fibras colágenas han sido considerados como potencialmente valiosos a nivel sistemático (Sterli et al., 2013).

El único probable meiolánido estudiado corresponde a un fragmento de placa periférica asignado a *Meiolania* sp. proveniente de la Provincia de Salta, Argentina, aunque sin datos de procedencia geológica (Scheyer, 2007). En este estudio, la histología de dicha muestra, exhibe caracteres histológicos plesiomórficos y se le atribuye un hábitat terrestre a partir de su Microanatomía, de la cual el mismo autor destaca que tiene una identificación dudosa, sin aportar caracteres diagnósticos para el género. Además, dicho material carece de rasgos que permitan asignarlo de forma confiable a un meiolánido. Por otra parte, se lo asigna a un género australiano que no se ha registrado en el territorio sudamericano, probablemente el autor haya querido referir el material de Salta a los géneros patagónicos *Niolamia argentina* Ameghino, 1899 o *Gaffneylania auricularis* Sterli, de la Fuente y Krause, 2015.

Los Pleurosternidae y Baenidae son tortugas que forman un grupo monofilético llamado paracriptodiros, que se registran desde el Jurásico de Laurasia hasta el Eoceno de América del Norte y Europa (Joyce, 2007; Pérez-García et al., 2014). En un primer momento Enlow y Brown (1956) describieron cortes de placas de *Glyptops* sp. Cope, 1877 y *Trachydermochelys* sp. reconociendo diferencias histológicas entre estos taxa. Posteriormente, los análisis efectuados en *Glyptops plicatulus* (Cope, 1877), *Compsemys* sp., un Pleurosternidae gen. et sp. indet., (Scheyer, 2007; Scheyer y Aquentin, 2008), un Pleurosternidae indet. (Pérez-García et al., 2013) y los baénidos *Neurankylus* sp., *Plesiobaena* sp. y *Chisternon* sp., revelaron diferencias histológicas entre estos grupos a nivel de los clados Pleurosternidae y Baenidae (Scheyer, 2007; Scheyer y Aquentin, 2008; Pérez-García et al., 2013). Por otro lado, la comparación de estos materiales ha podido aportar información sobre las tortugas marinas jurásicas encontradas en Kirtlington, Inglaterra, de las cuales se reconocen dos "histoformas" (Scheyer, 2007). Una de estas histoformas es referida al clado Pleurosternidae (Scheyer y Aquentin, 2008). De igual manera, los materiales previamente referidos a aff. *Platycheilus* Wagner, 1853, por Lapparent de Broin (2001) del Jurásico de Guimarota (Portugal) fueron reasignados, a

partir de estudios osteohistológicos por Scheyer (2007), como un Pleurosternidae correspondiente a un género y especie indeterminada.

Tacuarembemys kusterai Perea et al., 2014 es otra tortuga del *stem* Testudines del Jurásico tardío - Cretácico temprano? del oeste de Gondwana, proveniente de Uruguay. Este taxón presenta una microanatomía de las placas costales que fue interpretada como indicativa de un hábito semi-acuático o principalmente acuático, en concordancia con los datos sedimentarios de ambientes continentales de lagos y ríos (Perea et al., 2014). Además, se distingue una ornamentación formada por micro-vermiculaciones de la cual se describe su microanatomía y osteohistología (Perea et al., 2014).

Los Solemydidae constituyen un clado de tortugas pobremente conocidas y distribuidas en América del Norte y Europa desde el Jurásico tardío al Cretácico tardío. Existe en la actualidad cierta controversia en cuanto a su paleoecología. Los estudios paleohistológicos en este clado han incluido a *Solemys vermiculata* Lapparent de Broin y Murelaga, 1996 y *Solemys* spp. (Scheyer et al., 2014b). Estos autores emplean los datos microanatómicos e histológicos para inferir un hábitat terrestre en dichas especies. En contraste a estos estudios, Marmi et al. (2009) estudiaron un espécimen asignado a *Solemys* sp. de España e infieren un hábitat acuático continental en base a datos sedimentarios, tafonómicos y paleoambientales. En este estudio, los autores también efectúan un análisis histológico de una placa periférica, la cual presenta muchas de las características histológicas propuestas para tortugas terrestres. De esta forma, Marmi et al. (2009) concluyen que los datos histológicos no deben ser usados solos para inferir tipos de hábitat en los especímenes de Mina Squirrel (Norte de España) para evitar inferencias erróneas. Por otro lado, la histología también ha sido empleada en estos taxones para estudiar el patrón de formación de la ornamentación externa del caparazón (Scheyer, 2007; Scheyer et al., 2014c). Los rasgos osteohistológicos asociados a dicha ornamentación han sido propuestos como una autapomorfía del clado (Scheyer, 2007; Scheyer et al., 2014c).

Pan-Pleurodira y Pleurodira

Los panpleurodiras basales han sido estudiados a partir de *Platycheilus obendorferi* Wagner, 1853, un Platycheilyidae de finales del Jurásico de Europa. Esta especie presenta características histológicas particulares que lo diferencian principalmente de los Chelidae, las cuales fueron el resultado de un mapeo en un análisis filogenético junto con otros 7 Chelidae actuales. En concordancia con los datos sedimentológicos, los datos histológicos fueron también en este caso interpretados como acordes a una “adaptación moderada” al ambiente acuático (Scheyer, 2009).

Dortoka vasconica Pérez-García et al., 2012, es un Dortokidae proveniente del Cretácico de Teruel, España. Los datos reportados revelan una microestructura más bien conservativa con respecto al resto de los Testudinata. Por otro lado, el bajo grado de compactación de sus placas costales fue interpretado como un indicio de un hábito acuático (Pérez-García et al., 2012).

Los pleurodiros constituyen un clado de tortugas acuáticas restringido en la actualidad al Hemisferio Sur (América del Sur, África, Madagascar y Australia) (Iverson, 1992; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017). Aparecen en el registro fósil en el Cretácico temprano y sobreviven hasta la actualidad (de la Fuente et al., 2014; Maniel, 2015; Maniel y de la Fuente, 2016). La microestructura del caparazón de este clado ha sido interpretada como característico de organismos de hábitos acuáticos más relacionados con ambientes continentales que con ambientes extremos marinos (Scheyer, 2007).

Dentro de Pleurodira, los Pelomedusoides han sido estudiados en formas variadas, incluyendo; *Stupendemys geographicus* Wood, 1976; Podocnemididae gen. et sp. indeterminado (Gaffney et al., 2008) (ambos Podocnemididae del Mioceno tardío de Venezuela) (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007); *Pelomedusa subrufa*, un Pelomedusidae actual de África (Scheyer, 2007); *Foxemys* sp., un Bothremydidae del Cretácico tardío de Hungría (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007; Botfalvai et al., 2014) y; *Araripemys barretoii* Price, 1973, un Araripemydidae del Cretácico Inferior de Brasil (Buffrénil et al., 2016). Cada uno de estos clados exhibieron rasgos histológicos distintivos que los caracterizaron, separándolos del resto, aunque no presentaron similitudes histológicas que los reunieran como Pelomedusoides (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007). En adición, *Stupendemys geographicus* presentó una construcción ligera del caparazón (interpretada como una adaptación para perder peso), un clúster particular de osteonas secundarias en la corteza interna (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007). Por otro lado, *Araripemys barretoii* fue estudiado desde una perspectiva comparativa del crecimiento de la ornamentación revelando uno de los dos modelos de génesis y mantenimiento de la ornamentación propuestos para tortugas (Buffrénil et al., 2016).

Los Pan-Chelidae son el grupo más diverso de tortugas pleurodiras y junto con los Pelomedusoides, aparecen en el Cretácico temprano y se extienden hasta la actualidad (Maniel y de la Fuente, 2016). A diferencia de los Pelomedusoides que se originan en el bloque constituido por el Nordeste de América del Sur y Noroeste de África (Broin, 1980, 1988), los panquelidos se registran desde Aptiano-Albiano de Patagonia (Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001; de la Fuente et al., 2011) y en el Albiano de Australia (Smith,

2010), sobreviviendo hasta la actualidad. Scheyer (2009) estudio 7 quélidos actuales para poner a prueba, a partir de datos histológicos, dos hipótesis contrapuestas sobre cómo se agrupan naturalmente las especies. La hipótesis morfológica agrupa a las especies con representantes de cuello corto y cuello largo; mientras la hipótesis moleculares-serológicas los agrupa basada en la distribución geográfica disyunta. Para esto, dicho autor, realizó un mapeo de caracteres histológicos en una filogenia. Estos datos soportaron la hipótesis morfológica respaldada. Además, encontró que todos los quélidos estudiados comparten ciertas características histológicas similares y presentan rasgos que estarían vinculados a adaptaciones al ambiente acuático continental (Scheyer, 2007; Scheyer, 2009).

Pan-Cryptodira y Eucryptodira

Los eucryptodiros basales examinados, los cuales representan la primera radiación de tortugas marinas endémicas del Jurásico de Europa (Anquetin et al., 2017), fueron: *Plesiochelys* sp., *Hispaniachelys prebetica*, *Thalassemys* sp., *Tropidemys* sp., y *Eurysternum* sp. (Slater et al., 2011. Pérez-García et al., 2013). Estas especies exhiben una microanatomía e histología similar entre sí, incluyendo rasgos considerados típicos de clados de hábitos marinos (Slater et al., 2011. Pérez-García et al., 2013).

Wuguia efremovi (Khosatzky, 1996), es otro eucryptodiro basal “Sinemydidae/Macrobaenidae” del Cretácico Inferior de Xinjiang. Este ejemplar presentó un conjunto de características histológicas que lo diferencian del resto de las tortugas y adaptaciones a ambientes principalmente acuáticos o semi-acuáticos (Scheyer, 2007; Pérez-García et al., 2013).

Los Xinjiangchelyidae, un clado de criptodiros basales del Jurásico Medio de Xinjiang, China y del Cretácico temprano de Galve, España, han sido estudiado a partir de especies tales como *Xinjiangchelys* spp. Cuyos rasgos histológicos han sido interpretados como adaptaciones a ambientes principalmente acuáticos o semi-acuáticos (Scheyer, 2007). Esta especie presenta características similares a otros clados como *Baptemys* sp. y *Pletychelys* sp. (Pérez-García et al., 2013).

Entre las tortugas Chelonoidea, *Archelon ischyros* Wieland, 1896, un Protostegidae del Cretácico de América del Norte, ha sido recientemente reestudiado junto a otras especies marinas fósiles como *Rupelchelys breitbartzi* Karl y Tichy, 1999, del Oligoceno temprano de Alemania y la actual *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). En todos estos casos, la microestructura particular del caparazón (altamente porosa), ha sido interpretada como un carácter asociado a la adaptación al medio marino (Scheyer et al., 2014a). Según Scheyer et al., (2014a), la microestructura encontrada en estas tortugas marinas generalmente

muestra poca o nula señal filogenética y esto puede deberse a la gran influencia del ambiente y por lo tanto estos rasgos osteohistológicos no son adecuados para su empleo en estudios taxonómicos.

Mongolemys elegans Khosatzky y Mlynarski, 1971, es un Pantestudinidae, clado que aparece en el Cretácico tardío y se extiende hasta la actualidad con las especies de testudínidos vivientes. Su microestructura ósea fue empleada para inferir un hábito terrestre para esta especie, también la microestructura fue considerada un carácter de valor filogenético. Por otro lado, esta especie presenta variaciones ontogenéticas en cuanto a las densidades de osteocitos entre adultos, juveniles y neonatos, siendo mayor la cantidad en neonatos y juveniles (Cadena y Schweitzer, 2012; Cadena et al., 2013).

Entre los Testudinoidea, se estudiaron algunas especies actuales y un único fósil. De las primeras, los análisis fueron realizados en muestras de *Testudo* (*Geochelone*) *pardalis* (Bell, 1828), *Cuora picurata* (Stuart y Parham, 2004) y *Terrapene carolina* (Agassiz, 1857). El taxón fósil corresponde a *Hesperotestudo crassiscutata* (Leidy, 1889) del Pleistoceno de Florida, Estados Unidos (Scheyer, 2007; Scheyer y Sander, 2007). La interpretación de la microestructura de todos estos taxa permitió asignarlos a hábitos terrestres, lo cual resultó congruente con los datos de hábitat actual (especies vivientes) e información sedimentaria (especie fósil) (Scheyer y Sander, 2007). Sin embargo, algunas variaciones microanatómicas, posiblemente relacionadas con peculiaridades morfológicas vinculadas a la adquisición de grandes tamaños, se presentan en *Hesperotestudo crassiscutata* (Scheyer y Sander, 2007).

Kizylkumemys schultzi Nessov, 1977, un Pancarettochelyidae basal del Cretácico Superior de Uzbekistán, en Asia central, presenta diferencias en su microanatomía e histología con respecto a sus parientes Carettochelyidae. A su vez se registran variaciones ontogenéticas en ejemplares pequeños, medianos y grandes. Además, se describe el tipo de mecanismo por el cual se genera y mantiene la ornamentación externa, en este caso, por un proceso de reabsorción de tejido (Skutschas et al., 2017).

Los Carettochelyidae estudiados hasta la fecha están representados por: *Anosternia* sp. del Eoceno tardío de América del Norte, *Allaeochelys* cf. *A. crassesculpta* (Harrassowitz, 1992), del Eoceno de Alemania *Pseudanosteira pulchra* Clark, 1932, del Eoceno de América del Norte y finalmente el actual *Carettochelys insculpta* Ramsay, 1886 restringido a Nueva Guinea y norte de Australia (Scheyer et al., 2007). Este clado se diferencia en la histología ósea tanto de su grupo hermano (i.e. los Trionychidae) como los Pan-Carettochelyidae, Adocinae y Nanhsiungchelyidae (Scheyer et al., 2007).

Los Adocinae y Nanhsiungchelyidae del Mesozoico y Cenozoico de Asia y América del Norte, son dos clados relacionados entre sí y con el *stem* Trionychia. Se estudiaron 23 especies correspondientes a estos dos clados, entre las cuales se encuentran: *Adocus* spp., *Ferganemys* spp., *Schechemys* spp., del clado Adocinae y *Hanbogdemys* sp., *Kharakhutulia* sp. y *Basilemys* spp. del clado Nanhsiungchelyidae (ver Scheyer et al., 2017 para un listado completo). Se reconocieron características histológicas particulares que diferencian a cada clado y también se observaron similitudes entre los mismos. Incluso algunas características (e.g., patrón de histogénesis de la ornamentación) fueron compartidas con los Trionychidae y los Carettochelidae (Buffrenil et al., 2016; Scheyer et al., 2017).

Los Trionychidae constituyen un clado de tortugas acuáticas que aparece en el Cretácico Inferior de Asia y América del Norte, y se distribuyen hasta nuestros días (Hirayama et al., 2000; Danilov, 2005). Estas especies se caracterizan por presentar un caparazón “blando” (i.e. carente de escudos epidérmicos y placas periféricas). Los estudios paleohistológicos del caparazón de los Trionychidae han incluido numerosas especies entre las cuales se encuentran: *Aspideretoides* spp., *Apalone* sp, *Amyda* sp., *Trionyx* spp. y *Cyclanorbis* sp. (ver lista completa en Scheyer, 2007, 2017 y Buffrenil et al., 2016). Este clado presenta una de las estructuras histológicas del caparazón más particulares de las reconocidas hasta el momento en Testudinata, la cual ha sido propuesta como sinapomorfía (Scheyer et al., 2007; Scheyer et al., 2017), aunque nunca se ha incluido en análisis cladísticos. Dichos rasgos microestructurales han servido, junto con la morfología, para identificar fragmentos de individuos basales en la Familia e incluso para ampliar su distribución (Scheyer et al., 2012; Vlachos et al., 2015; Nakajima et al., 2017). Además, se describieron patrones histológicos de la ornamentación de este clado, considerados como diferentes al antes expuesto (*Araripemys*) (Buffrenil et al., 2016).

De esta forma, contemplamos que existe una enorme cantidad de contribuciones que han tenido como eje principal o secundario el estudio de la microestructura del caparazón de los Testudinata. Asimismo, esta revisión permite reconocer que el número de taxa estudiados es importante e incluye especies tanto actuales como fósiles. Una parte de las contribuciones que incluye datos histológicos corresponden en realidad a trabajos de carácter morfológico, donde la histología se aplica a pocas muestras y para responder preguntas puntuales (e.g., Sterli et al., 2013). Por ejemplo, en la mayor parte de los estudios se utiliza la microestructura ósea para dirimir cuestiones ligadas al hábitat de las distintas especies (e.g., Perea et al., 2014). Otro de los tópicos más importantes discutidos en los

trabajos publicados corresponde al de la sistemática. En este sentido, muchos autores han intentado establecer de qué forma la histología del caparazón puede servir para identificar distintos clados de Testudinata (e.g., Scheyer, 2007). Escasos trabajos han emprendido otras temáticas como ser: la variación histológica intra- e inter-elementos (e.g., Cadena y Schweitzer 2012; Cerda et al., 2016); variación histológica intra-específica (Scheyer et al., 2017); las relaciones de homologías ente elementos (Scheyer et al., 2008); determinación de patologías óseas (e.g., Botfalvai et al., 2014). Por otro lado, cabe señalar que también existen algunos trabajos biomecánicos o micro-estructurales en donde el caparazón de las tortugas ha servido de modelo de prueba (e.g., Krauss et al., 2009; Achrai y Wagener, 2014). Aunque estos trabajos no consideran temáticas paleobiológicas, sirven como herramienta a la hora de preguntarnos sobre posibles propiedades de las estructuras del caparazón. Finalmente, se debe agregar que, la gran cantidad de estudios en histología ósea han sido realizados mayormente en especies del hemisferio norte.

Objetivo general

En la presente Tesis Doctoral se busca contribuir al conocimiento paleobiológico de los Testudinata del registro argentino a partir del estudio de la estructura fina (microanatomía y osteohistología) del caparazón y otros elementos de la armadura dérmica. Particularmente, se busca ahondar en aspectos relacionados a la histogénesis de la armadura dérmica y a la relación entre la microanatomía de esta estructura y la paleoecología de las distintas especies. Asimismo, se pretende evaluar el valor taxonómico de la histología del caparazón.

Objetivos específicos

- 1- **Caracterizar** la microanatomía y la osteohistología de la armadura dérmica de distintas especies de tortugas del Jurásico, Cretácico y el Cenozoico de Argentina, así también como de Testudinata actuales (Pleurodira y Criptodira).
- 2- Identificar **variaciones** microanatómicas e histológicas **a nivel intra- e inter-elementos** dentro de la armadura dérmica.

- 3- Determinar el tipo y **patrón de histogénesis** del caparazón de los Testudinata.
- 4- Identificar **variaciones ontogenéticas** en el desarrollo del caparazón de los Testudinata.
- 5- Evaluar la posible correlación entre la organización interna del caparazón y la adaptación a distintos tipos de **hábitats** (marino, dulceacuícola y terrestre).
- 6- Reconocer posibles **variaciones** microanatómicas e histológicas entre distintos linajes de Testudinata y establecer el **valor taxonómico** de dichos caracteres.
- 7- **Comparar** los resultados obtenidos con previos estudios enfocados en la histología ósea de los Testudinata.

Hipótesis de trabajo

- 1- Los caracteres microanatómicos e histológicos en los Testudinata presentan variaciones dentro de cada elemento y entre diferentes elementos del caparazón.
- 2- La microanatomía e histología ósea de los Testudinata varía a lo largo de la ontogenia.
- 3- La microanatomía y la histología ósea de las placas del caparazón permite establecer el hábito de las diferentes especies de Testudinata.
- 4- Los distintos grupos de Testudinata continentales y marinos registrados en el Mesozoico y Cenozoico argentino presentan diferentes características histológicas de acuerdo con el ambiente en el cual vivían.
- 5- Al igual que los caracteres anatómicos, los caracteres microanatómicos e histológicos en los Testudinata presentan variaciones a nivel taxonómico

Introducción a la osteohistología

Es de vasto conocimiento que los huesos son los elementos de andamiaje de uno de los sistemas de órganos fundamentales entre los animales: el esqueleto de los vertebrados. El hueso es un término con origen en el latín *ossium* y que se usa para nombrar las piezas duras del esqueleto. El estudio del endoesqueleto en vertebrados, como el exoesqueleto en los insectos, es imprescindible a la hora de ahondar en la biología de cualquier clado. La disciplina científica encargada del estudio de los tejidos óseos, es la osteohistología. Ella indaga los diferentes tipos estructurales de los tejidos óseos y los procesos involucrados en la formación de los mismos.

Considerando la clasificación propuesta por Hall (2005), se reconocen en los vertebrados cuatro tipos principales de tejidos: hueso, cartílago, dentina y esmalte. Es pertinente aclarar que normalmente las clasificaciones son arbitrarias y siempre existen tejidos que quedan dentro de los intermedios de estos cuatro ya mencionados. Por ejemplo, el hueso condroide (similar tanto al tejido óseo como al cartilaginoso); la osteodentina (similar al tejido óseo y a la dentina) y el cemento (con rasgos estructurales compartidos con la dentina y el esmalte). Considerando que la presente disertación principalmente desarrolla estudios del hueso propiamente dicho, no se ahondará en detalles concernientes a otros tipos de tejidos, y sólo se mencionarán de forma resumida si es pertinente.

A nivel embriológico, los huesos se originan principalmente en el mesodermo, aunque también existe una porción que surge de la cresta neural (Hall, 2005). El hueso crece sólo por aposición, rasgo que lo diferencia del cartílago, cual además puede crecer de forma intersticial, permitiendo una expansión interna del tejido (Cormack, 1988; Banks, 1996). Los huesos presentan en su parte externa una superficie recubierta por tejido conectivo denso denominado periostio. Asimismo, el revestimiento interno de los canales vasculares y los espacios medulares se encuentra tapizado de la misma forma por un endostio (Hall, 2005).

Clasificación de los tejidos óseos

Cualquiera que haya mirado alguna vez un hueso al microscopio puede darse cuenta de que existe una enorme variedad de tejidos óseos, con estructuras muy diferentes. Esta diversidad de tejidos ha sido clasificada y estudiada por una gran cantidad de autores (e.g.,

Enlow y Brown, 1956; Francillon Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991; Fawcett, 1995; Geneser, 2003; Hall, 2005,) lo que ha generado una gran cantidad de clasificaciones por diferentes criterios. En esta sección se desarrollarán definiciones modificadas de Francillon Vieillot et al. (1990). Los criterios frecuentemente considerados para esta tarea clasificatoria se pueden separar en dos niveles jerárquicos: microanatómicos e histológicos. De este último, la organización fibrilar de la matriz, la vascularización y la ontogenia, entre otros, son los que más se utilizan a la hora de sistematizar una nomenclatura de tejidos.

El hueso a nivel microanatómico

El primer nivel de organización que puede emplearse para caracterizar un tejido óseo surge de un análisis a ojo desnudo o bien empleando pocas magnificaciones. Dicha observación permite evaluar el grado de porosidad relativa de un tejido óseo. De esta forma se pueden clasificar dos tipos de hueso que según su interpretación topográfica pueden dividirse en hueso cortical y medular, y según su grado de porosidad pueden dividirse en hueso compacto y esponjoso.

El término hueso cortical hace referencia a la región más periférica o externa del elemento óseo. Por su parte, el término hueso medular referencia la región más profunda o central del elemento óseo en estudio. En el caso de los huesos largos, el carácter cilíndrico de su naturaleza hace fácil el reconocimiento de la médula, la cual se encuentra comúnmente en el centro de la circunferencia. En los huesos planos, como es el caso del caparazón de las tortugas, la región medular se encuentra encerrada entre dos cortezas. Esta estructura particular lleva el nombre de estructura diploe.

La relación antagónica entre compacto y esponjoso se determina en la relación presencia/ausencia de tejido por unidad de volumen. Un tejido compacto es aquel en el cual el tejido óseo propiamente dicho ocupa un volumen superior al ocupado por cavidades (poros). Contrariamente, un hueso esponjoso es el que presenta un volumen inferior de tejido óseo. En este último caso, la estructura se compone de un retículo tridimensional de espículas óseas ramificadas, llamadas trabéculas, que delimitan un sistema laberíntico de espacios intercomunicados denominados celdillas o espacios intertrabeculares (Fawcett, 1995).

El tejido esponjoso puede a su vez recibir distintos nombres de acuerdo a sus particularidades:

- De acuerdo a su porosidad el hueso puede clasificarse en: finamente esponjoso, fuertemente esponjoso y trabecular. La diferencia entre los dos primeros estriba en el tamaño relativo de trabéculas y celdillas, el cual es

inferior en el primero. Es hueso trabecular *sensu stricto* hace referencia a un hueso esponjoso en el cual la organización espacial de las trabéculas responde directamente a las fuerzas a las que es sometido el elemento óseo durante toda su ontogenia. En este trabajo los términos hueso fuertemente esponjoso y trabecular serán considerados sinónimos.

- De acuerdo a su origen o histogénesis el hueso puede ser primario o secundario. El hueso esponjoso primario es aquel que se forma en un sector en donde no existía tejido óseo previo. Por el contrario, el tejido esponjoso secundario es aquel que se forma luego de que la actividad osteoclástica (i.e. destrucción de tejido óseo a través de células multinucleadas denominadas osteoclastos) ha removido tejido óseo previamente formado.

Es apropiado aclarar que la distinción que aquí se hace entre hueso esponjoso y hueso compacto no indica ningún origen ontogenético específico, como así tampoco ningún tipo de estructura histológica precisa. En el desarrollo ontogenético un hueso esponjoso puede convertirse en compacto y viceversa. En el caso de que un hueso esponjoso sufra un proceso de compactación que dé como resultado un hueso compacto, este se denomina hueso esponjoso compactado.

El hueso a nivel histológico

La observación de los tejidos a nivel histológico permite revelar al hueso como un tejido conectivo altamente especializado, el cual presenta tres componentes principales: la sustancia intersticial, las células y las fibras (Fawcett, 1995; Geneser, 2003). Lo que diferencia al hueso del resto de los tejidos conectivos, es que en éste ocurre un endurecimiento de los componentes extracelulares por un proceso de calcificación (Fawcett, 1995).

La sustancia intersticial: O también llamada fundamental, está constituida por dos componentes principales. Del 100% de su peso seco, 35% corresponde a la matriz orgánica y el 65% restante son sales inorgánicas (Fawcett, 1995). La fracción inorgánica está compuesta por un mineral de fosfato carbonado de calcio ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4\text{CO}_3)_6\text{OH}_2$) similar a la hidroxiapatita (Chinsamy Turan, 2005). Por simplificación, denominaremos a este mineral como hidroxiapatita de aquí en más. Por otro lado, la matriz orgánica tiene una sustancia fundamental rica en proteoglicanos.

Las células: Son los elementos que forman y modifican al hueso. Existen 4 tipos de células, siendo tres de éstas (células osteoprogenitoras, osteoblastos y osteocitos) un mismo tipo celular en diferentes estadios. El 4^{to} tipo corresponde a los llamados

osteoclastos (Fawcett, 1995). Las células osteoprogenitoras se encuentran en todas las superficies libres del hueso. Los osteoblastos, al ser células formadoras de hueso, tienen la particularidad de quedar encerrados en sus propias secreciones convirtiéndose de esta forma en osteocitos. Los osteocitos son células normalmente ciliadas, las cuales mediante extensiones citoplasmáticas se comunican entre ellas (Hall, 2005). Estas extensiones se encuentran alojadas en pequeños canalículos o conductillos denominados también *canaliculi* (Cormack, 1988; Banks, 1996). Los osteocitos a su vez se encuentran alojados en cavidades llamadas lagunas o *lacuna*.

Las fibras colágenas: La matriz orgánica puede dividirse en una primera instancia en dos tipos: las fibras intrínsecas y las fibras extrínsecas, estas últimas son las involucradas en las uniones fibrilares entre el hueso y los tejidos blandos como músculos, tendones o ligamentos, de las cuales se hace referencia más abajo. Las fibras intrínsecas están representadas por fibras de colágeno, las cuales sirven de armazón a los cristales de hidroxiapatita durante la calcificación. De esta forma, la organización de los cristales de hidroxiapatita en la matriz está condicionada por el arreglo espacial de las fibras colágenas. Esta característica tiene sustantiva importancia en los estudios paleohistológicos, puesto que, dada su condición de estructura orgánica, mientras que las fibras son descompuestas, no ocurre lo mismo con los cristales de hidroxiapatita, cuya estructura se mantiene en los fósiles. El modo en que fibras colágenas intrínsecas se organizan brinda uno de los criterios más empleados para la clasificación de las matrices óseas, el cual a su vez provee importante información biológica. Considerando dicho criterio, existen tres tipos básicos de matriz, los cuales se caracterizan por exhibir un grado de organización creciente en sus fibras intrínsecas: matriz ósea de fibras entreteljadas, matriz ósea pseudolamelar y matriz ósea lamelar (Francillon Vieillot et al., 1990). Si bien estos tejidos corresponden a los tres tipos principales de matriz, es pertinente aclarar que existe una diversidad de gamas intermedias de organización de la matriz. Muchas veces, los cambios en las variaciones de las tasas de depositación y de mineralización generan, en los lugares en donde se encuentran dos tipos de matrices, tejidos con características intermedias.

Matriz ósea de fibras entreteljadas (*woven-fibered bone matrix*): Las fibras en este tipo de matriz se organizan en empaquetamientos cuya orientación espacial es fuertemente irregular, es decir, no existe una única dirección en la cual las fibras estén orientadas (Francillon Vieillot et al., 1990). Este tipo de matriz corresponde al de menor grado de organización. Las lagunas de osteocitos que se encuentran albergadas en la matriz también presentan un alto grado de desorden. Dichas lagunas tienen generalmente forma globular o

estrellada. Según Reid (1996), es posible identificar dos tipos básicos de matrices de fibras entretrejidas, reconocidas cada una por el grosor relativo de los empaquetamientos de fibras que lo forman. Otra particularidad que destaca a la matriz de fibras entretrejida es su monorrefringencia, cuando se observa bajo luz polarizada en magnificaciones de 40x o 100x. Dependiendo del grosor de los empaquetamientos de fibras colágenas, la matriz es completamente monorrefringente (empaquetamientos muy finos) o bien, exhibe un patrón de pequeños “parches” birrefringentes (empaquetamientos más gruesos). La matriz de fibras entretrejidas es usual en los huesos de embriones, en el hueso alveolar de las inserciones dentarias de tipo tecodonte y también en los cayos que se forman luego de una quebradura o fractura. La presencia de una matriz de fibras entretrejidas está frecuentemente asociada a rápidos periodos de formación ósea los cuales rondan entre 5 y 50 μm (micrones) por día (Ricqlès et al., 1990). Además, la matriz de fibras entretrejidas forma comúnmente parte de un tejido óseo particular denominado fibrolamelar (Ricqlès et al., 1980).

Matriz ósea lamelar: Este es el tejido con mayor ordenamiento de fibras. Las fibras se ordenan en capas sucesivas denominadas lamelas. Si bien las fibras en cada lamela están fuertemente ordenadas y dispuestas en paralelo, dicha orientación puede variar entre lamelas sucesivas (Francillon Vieillot et al., 1990). De esta forma, las propiedades ópticas de cada lamela bajo luz polarizada variarán dependiendo de la posición relativa de las fibras en cada una de ellas. Tanto las lagunas como las células presentan una forma de disco tridimensional que, en sección delgada, se observa fusiforme o muy ahusada, exhibiendo un diámetro ecuatorial que llega a ser cinco veces mayor que el eje polar (Currey, 2002). La velocidad de formación de la matriz lamelar es mucho menor a la de la matriz de fibras entretrejidas, con tasas que en general no superan las 0.4 μm por día (Ricqlès et al., 1991). Por otro lado, su grado de mineralización es inferior al de la matriz de fibras entretrejidas. Es común observar este tipo de tejido en todos los elementos óseos, revistiendo trabéculas, canales vasculares y espacios medulares, como así también en el hueso compacto de diversos anfibios y reptiles.

Matriz ósea pseudolamelar (*parallel fibered bone matrix*): En este caso las fibras se encuentran mayormente orientadas en el mismo sentido, de forma paralela o subparalela unas con otras. El ordenamiento de las fibras es mayor al descrito en una matriz de fibras entretrejidas (Francillon Vieillot et al., 1990). Aquí las lagunas y células presentan formas ahusadas o fusiformes y su orientación espacial tiende a ser ordenada, es decir, sus ejes mayores tienden a estar alineados de forma paralela a las fibras que las contienen. Se considera que este tejido representa una condición intermedia entre el extremo entretrejido

y lamelar en cuanto a su grado de organización. En el mismo sentido, su tasa de depositación es inferior al entretejido, siendo más lenta, va de los 0,1 μm por día a los 0.5 μm por día (Ricqlès et al., 1991). Otra diferencia con la matriz de fibras entretejidas, radica en las propiedades ópticas del tejido pseudolamelar. Este tejido se observa mono o birrefringente según si el plano de corte es perpendicular o paralelo a la orientación de las fibras, respectivamente. De esta forma, se considera al tejido pseudolamelar como anisótropo. Este tipo de tejido se ha reconocido particularmente en reptiles, aunque es común en el esqueleto de la mayoría de los vertebrados (Enlow y Brown, 1956; Enlow, 1969; Ricqlès, 1976; Ricqlès et al., 1980).

Fibras estructurales: Un cuarto tipo de matriz ósea, generalmente no incluida en las clasificaciones tradicionales, corresponde a la definida por Scheyer y Sander (2004). En ella, la matriz esta íntegramente formada por los haces de fibras estructurales o “*structural fibre bundles*” (SF). Estas se caracterizan por una organización semejante a la de una matriz de fibras entretejidas en donde los empaquetamientos de fibras colágenas son gruesos. A diferencia de una típica matriz de fibras entretejidas, la matriz compuesta por fibras estructurales exhibe en general empaquetamientos muy gruesos, cada uno de ellos constituidos por fibrillas también gruesas, las cuales pueden individualizarse claramente bajo luz polarizada. Además, a diferencia de una matriz de fibras entretejidas común, este tipo de matriz lleva implícito un origen de osificación tipo metaplásica. Las fibras estructurales se reconocen principalmente en osteodermos de vertebrados y en placas de Testudinata (Moss, 1969; Abdalla, 1979; Ruibal y Shoemaker, 1984; Levrat-Calviac y Zylberberg, 1986; Landis y Silver, 2002; Organ y Adams, 2005; Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007; Cerda et al., 2011).

Tal como se señaló previamente, además de las fibras colágenas intrínsecas, otro tipo de fibras que se tienen en cuenta a la hora de caracterizar a los tejidos óseos corresponde a las fibras extrínsecas, o más conocidas como fibras de Sharpey (Francillon Vieillot et al., 1990). Estas se encuentran asociadas a inserciones de tejidos blandos, como por ejemplo la dermis. Si bien estas fibras se encuentran inmersas en la matriz ósea, su origen y naturaleza son diferentes. La mineralización de estas fibras puede extenderse por fuera de los límites del hueso (Francillon Vieillot et al., 1990). Comúnmente son distinguibles como manojos de fibras colágenas fuertemente agrupadas entre sí, orientadas de manera perpendicular, transversal u oblicua, embebidas en la matriz primaria del tejido óseo.

Tipo de vascularización

Al ser un tejido altamente dinámico, el hueso presenta en general un sistema de conductos internos que albergan vasos sanguíneos, linfáticos y nervios (Starck y Chinsamy, 2002). Si bien dichos canales no solo contienen únicamente elementos del sistema vascular, se los denomina comúnmente como canales vasculares. La vascularización del hueso también juega un rol muy importante en la interpretación biológica general. Después de la organización fibrilar es quizás el rasgo que sigue en importancia. Sus diferentes características son usadas también para clasificar y diferenciar distintos procesos y estadios. En primera instancia, la forma más común de clasificar un hueso en cuanto a su vascularización consiste en evaluar la presencia de canales vasculares, denominándose avascular a un tejido carente de los mismos. En segunda instancia, el hueso vascularizado se cataloga de acuerdo a tres tópicos principales: histogénesis, estructura y orientación espacial.

Histogénesis: Tomando en cuenta las etapas de desarrollo de los canales, los canales pueden ser primarios, formados en la mineralización inicial del tejido óseo, sin remoción de hueso. Por otro lado, los canales secundarios (comúnmente llamados canales de Havers o sistemas haversianos), se forman luego de una remoción de tejido óseo por parte de los osteoclastos, seguido de nueva depositación de tejido lamelar (Francillon Vieillot et al., 1990).

Estructura: Según la estructura que pueden adoptar los canales se dividen en dos: canales simples o canales complejos, más conocidos como osteonas (u osteones). Los canales simples, de origen primario, están circundados por la misma matriz ósea primaria depositada inicialmente durante la osteogénesis del elemento. En el caso de las osteonas, ya sean primarias o secundarias, la superficie interna de sus canales no contacta directamente con la matriz primaria original, sino que la misma se encuentra revestida de tejido óseo lamelar o pseudolamelar depositado centrípetamente (Francillon Vieillot et al., 1990). Este tejido es depositado por osteoblastos diferenciados *in situ*. En el caso de las osteonas secundarias, la erosión previa y posterior depositación de tejido óseo genera una línea de cemento la cual muestra el límite de reabsorción por la actividad osteoclástica. Esta línea es una de las principales diferencias entre osteonas primarias y secundarias (Francillon Vieillot et al., 1990). Otra diferencia comúnmente observada es el tamaño, las osteonas primarias son de menor tamaño que las secundarias. Los espacios que se generan tras la reabsorción osteoclástica se denominan espacios de resorción o lagunas de Howship. Finalmente, en las osteonas secundarias, las sucesivas capas de hueso lamelar pueden orientarse en tres patrones principales. En la década de 1960, Ascenzi y sus colaboradores

clasificaron las osteonas según sus propiedades ópticas bajo luz polarizada como luminosas, alternas y oscuras (que corresponden al ordenamiento circunferencial, alternante o longitudinal de las fibras de colágeno) (Ascenzi y Bonucci, 1968). Los tres tipos de osteonas son: orientación de las fibras transversales al canal o tipo T (es decir, envuelven circunferencialmente al canal); orientación de las fibras alternadas o de tipo A y orientación de las fibras longitudinales o tipo L (Ascenzi y Bonucci, 1968; Bromage et al., 2003).

Orientación espacial: A diferencia de otros criterios de clasificación, éste depende de la orientación de los canales vasculares con respecto al eje mayor del elemento que los contiene. Los canales pueden encontrarse orientados en una o más direcciones. En este sentido se detallan la forma y orientación de los mismos. En primer lugar, pueden desarrollarse canales distribuidos en una única dirección, los cuales pueden orientarse de forma longitudinal (i.e. paralela al eje mayor), circular (i.e. concéntrica al eje mayor, este tipo de canales también se denominan circunferenciales), radial (i.e. perpendicular al eje mayor) u oblicua (Francillon Vieillot et al., 1990). Cuando los canales se distribuyen en más de una dirección, la organización puede ser: laminar, plexiforme o reticular. La organización laminar se caracteriza porque los canales circulares y longitudinales se ordenan en capas diferenciadas superpuestas (i.e. láminas). La organización plexiforme, en cambio, suma a los anteriores canales longitudinales y circulares, canales radiales. En última instancia, la organización reticular presenta un entramado de canales interconectados que no muestra una única orientación de los canales vasculares (Francillon Vieillot et al., 1990).

Dado que los huesos del caparazón no presentan la estructura tridimensional cilíndrica común de los huesos largos, sino que tienen una anatomía particular, los términos usados para describir canales radiales y circunferenciales merecen la siguiente aclaración. Si se habla de canales radiales, estos no concuerdan de forma estricta con los definidos en el párrafo anterior para elementos cilíndricos. En el caso de las placas del caparazón, estas son elementos mayormente planos, por lo que los canales “radiales” en realidad poseen una orientación paralela al eje externo-interno de cada placa. De la misma forma se referencia a los canales circunferenciales como aquellos que se orientan perpendiculares al eje mayor del elemento.

Marcas de crecimiento

Existen procesos de crecimiento que dejan sus marcas registradas en cualquier tipo de tejido esclerificado. Estos pueden deberse a diferencias en la tasa de depositación ósea.

Los mismos se pueden evidenciar como capas sucesivas que forman algún tipo de estratificación dentro de los elementos. Habitualmente se genera una periodicidad que evidencia el ritmo de crecimiento del animal. Este tipo de marcas han permitido estudiar la dinámica de crecimiento de los vertebrados, incluso determinando las edades y ritmos de crecimiento (Castanet et al., 1993).

Líneas de crecimiento detenido: Un tipo de marca de crecimiento corresponde a las denominadas líneas de crecimiento detenido (LCD) castellanizadas del inglés “*lines of arrested growth*” (LAG’s) o también conocidas como “*rest lines*” (líneas de reposo). En este caso el proceso de depositación de tejido óseo cesa completamente, lo que genera un patrón característico en forma de línea que frecuentemente puede seguirse a lo largo de la circunferencia del hueso. Al igual que las líneas cementantes, estas líneas también generan una orilla de debilidad que suele fracturarse en la preparación del corte delgado. Estudios realizados por Castanet et al. (1993) demuestran que estas líneas señalan períodos ambientales desfavorables, evidenciando la marcada naturaleza estacional de las mismas. No solo se han registrado líneas de crecimiento en anfibios y reptiles, sino también se ha corroborado su presencia en diversos mamíferos (Chinsamy Turan, 2005; Castanet, 2006; Sander y Andrassy, 2006; Köhler y Moyà Solà, 2009).

Annuli: Otro tipo de marca de crecimiento son los annuli, los cuales están formados por tejido lamelar o tejido de fibras paralelas, donde las lagunas de células óseas presentan una forma aplastada. Están relacionados con caídas en la tasa de depositación ósea y por consiguiente de la tasa de crecimiento, aunque no hay una cesación completa de crecimiento. En general su grado de vascularización es reducido o completamente nulo. Estas estructuras pueden estar asociadas a una o más líneas de crecimiento detenido (Francillon Vieillot et al., 1990).

Zonas: Las zonas están relacionadas con incrementos en las tasas de depositación de tejido óseo y, por consiguiente, en la tasa de crecimiento. Por consiguiente, su espesor en sección transversal es siempre superior al de los annuli. La matriz en este caso está compuesta por hueso entretejido o pseudolamelar, con abundantes lagunas de células óseas de formas redondeadas. En el caso de que el hueso presente vascularización, la misma generalmente está con mayor abundancia o exclusivamente en las zonas (Francillon Vieillot et al., 1990).

Procesos involucrados en la formación y desarrollo del hueso

La mineralización de tejidos orgánicos es un proceso que involucra el endurecimiento de las estructuras corporales y ocurre en la naturaleza en numerosos y diversos clados. Una de las consecuencias evolutivas de este proceso es el esqueleto óseo de los vertebrados, en cuyo caso la mineralización es llevada a cabo específicamente por carbonatos de calcio, denominándose calcificación. La osificación, es el proceso en el que un tejido compuesto por glúcidos y fibras colágenas es mineralizado por la depositación de un tipo particular de fosfato de calcio (i.e. hidroxiapatita). En general este proceso es subdividido en dos partes. Por un lado, hay una síntesis de matriz orgánica por parte de los osteoblastos, por otro lado, esta matriz llamada osteoide se mineraliza de acuerdo a la organización de sus fibras colágenas. Como la osificación es un proceso que se lleva a cabo de diferentes maneras, a continuación, se realizará un breve repaso por los 4 diferentes modos de osificación más comúnmente encontrados en la bibliografía, a saber: endocondral, pericondral, intramembranosa y metaplásica.

Osificación endocondral

Es la transformación que ocurre en un elemento preformado de cartílago, en el que hay una remoción parcial de cartílago con una sucesiva depositación de tejido óseo en su lugar. La remoción está llevada a cabo por condroclastos, los cuales remueven el cartílago dejando como resultado un molde poroso. Este molde está compuesto por trabéculas finas calcificadas en cuya superficie se pueden observar condrocitos hipertrofiados. En este punto los osteoblastos, los cuales se encuentran en las superficies libres, depositan hueso en las trabéculas que funcionan como sustrato. Esta osificación solo es reconocida en sus primeros estadios de desarrollo, donde las trabéculas están formadas por tejido óseo y cartílago (Geneser, 2003).

Osificación pericondral

Es aquella que inicia la formación del hueso en contacto directo con el cartílago ya formado. El pericondrio modifica su actividad condrogénica original, diferenciándose en un periostio funcional, el cual comienza a producir tejido óseo. Este tipo de osificación es la que se encuentra en la diáfisis de los huesos apendiculares cuando estos comienzan a mineralizarse (Geneser, 2003).

Osificación intramembranosa

También conocida como osificación dérmica o de membrana, es la que involucra solamente la formación de hueso a partir de células mesenquimáticas. En este caso no existe intervención de un molde de cartílago. La mineralización se lleva a cabo en un sitio

específico donde son condensadas las células del mesénquima e inicia la producción de osteoide o matriz orgánica (Geneser, 2003).

Osificación metaplásica

Es llevada a cabo en un tejido no óseo diferenciado completamente, sin intervención de osteoblastos. Aquí no hay multiplicación de células o hipertrofia de las mismas. Es común encontrar esta osificación en los tendones osificados de aves (Abdalla, 1979; Landis y Silver, 2002; Organ y Adams, 2005), en la formación de los osteodermos de reptiles y anfibios (Moss, 1969; Ruibal y Shoemaker, 1984; Levrat Calviac y Zylberberg, 1986; Cerda et al., 2011) y en el caparazón de tortugas (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007).

Modelación

Este proceso lleva consigo una transformación del hueso como órgano del cuerpo del animal y no simplemente como tejido, en cuyo proceso el hueso mantiene su forma durante el crecimiento, por ejemplo, lo que ocurre en los huesos largos (Geneser, 2003). También existe una reabsorción de tejidos y nueva depositación, pero con cambios locales en la tasa de depositación. A diferencia de lo que ocurre en la remodelación, las fases antagónicas de remoción y depositación no se encuentran acopladas. En este proceso las distintas partes del hueso parecen desplazarse en un desarrollo conocido usualmente como deriva o “*drift*” en inglés (Geneser, 2003).

Remodelación

Éste hace referencia al proceso por el cual un tejido óseo es reemplazado por otro nuevo. La actividad osteoclástica trabaja en la reabsorción del tejido, mientras que los osteoblastos depositan nuevo tejido, siendo la cantidad de tejido absorbido y depositado aproximadamente igual, lo que comúnmente ocurre en el hueso esponjoso. La remodelación tiene su origen en la ontogenia temprana y continúa a lo largo de toda la vida (Geneser, 2003).

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

En el presente trabajo se analizan restos fósiles pertenecientes al caparazón del clado Testudinata, limitados geográficamente a todo el territorio de la República Argentina, incluyendo también materiales provenientes del continente antártico. Con el objeto de realizar comparaciones, se incluyen representantes de especies actuales de América del Sur, principalmente de nuestro país. Los materiales proceden de distintas instituciones del país, los cuales son detallados en el Apéndice A: “Lista de materiales estudiados”.

Estrategia de selección de materiales

Teniendo en cuenta los objetivos de esta tesis, los materiales se seleccionaron de acuerdo a una serie de criterios. En primer término, se dio prioridad a los materiales que contaban con una asignación taxonómica a nivel de especie, género o familia. Luego de la asignación taxonómica, se priorizó el muestreo de elementos cuya morfología permitiera una clara identificación de los mismos. Por último, se buscó obtener muestras con un grado óptimo de preservación (no fragmentadas ni deformadas por procesos litostáticos).

Toma de muestras

Cabe destacar que, dada la modificación sustancial y permanente que sufren los materiales utilizados en los estudios paleohistológicos en general, antes de su procesamiento se realizó un archivo detallado registrando los datos para su posterior utilización y caracterización. Los datos incluyen: la localidad donde se encontraron, la procedencia estratigráfica, la asignación taxonómica y el número de colección. Posteriormente se realizó una descripción del elemento óseo, caracterizándolo según su morfología y posición topológica en el caparazón (Zangerl, 1969). Se tomaron de forma sistemática diversas medidas de los elementos (largo, ancho, espesor máximo y mínimo) como así también información adicional (e.g., tipo de ornamentación, estado de

fragmentación, presencia de posibles patologías, etc.). Finalmente se fotografiaron las diferentes vistas de los mismos con una cámara digital Nikon modelo COOLPIX P100, de 10.3 megapíxeles.

Si bien, en la República Argentina existe una gran diversidad de especies nominadas actuales y fósiles, muchos de los especímenes están representados solo por unas pocas piezas insustituibles (Sterli et al., 2013, de la Fuente et al., 2014; de la Fuente et al., 2017a). La destrucción parcial de los especímenes llevó a que curadores de algunas colecciones, en total uso de sus atribuciones, se rehusaran al préstamo de los materiales para el presente estudio, por ejemplo, especies que solo son conocidas por holotipos como *Bonapartemys bajobarrealis*, *Palaeophrynops patagonicus*, *Prochelidella argentinae*, *Niolamia argentina*. Además, ciertos especímenes como *Palaeochersis talampayensis* no pudieron ser estudiados ya que los cortes de las placas carecen de microestructura histológica reconocible (Cerdeira *com. pers.*). En otros casos se pudieron hacer muestreos a partir de ejemplares holotipos de especies fósiles (e.g., *Linderochelys rinconensis*, *Portezueloemys patagonica*)

Uno de los pasos posiblemente más importante dentro de la selección del material es establecer exactamente el sitio de corte de la muestra. La determinación del sitio de corte, y orientación del mismo, fue realizada considerando sitios estándar de muestreo, lo cual facilita cualquier tipo de comparación entre los datos obtenidos. Con tal fin, se estandarizaron los sitios de corte para poder hacer comparaciones *a posteriori* entre las muestras aquí analizadas y aquellas descritas en estudios previos (e.g., Scheyer, 2007). Existen dos tipos de corte: uno llamado transversal o “X”, el cual es perpendicular al eje antero-posterior del organismo en cuestión y otro llamado longitudinal o “L” el cual es paralelo al plano sagital del individuo (Figura 3). En general las placas costales, nucales y el plastrón se cortaron longitudinalmente (i.e. “L”); las placas neurales y periféricas se cortaron transversalmente (i.e. “X”). Para las placas periféricas anteriores y posteriores se siguió el eje transversal de la placa. Adicionalmente, si el material lo permitía, se realizaron cortes en ambas orientaciones para aumentar el grado de detalle del estudio. Los detalles de los planos de corte están descriptos en el Apéndice A. Cuando se hayan realizado más de un corte en un mismo elemento se detallará en la sección de material estudiado de cada taxón.

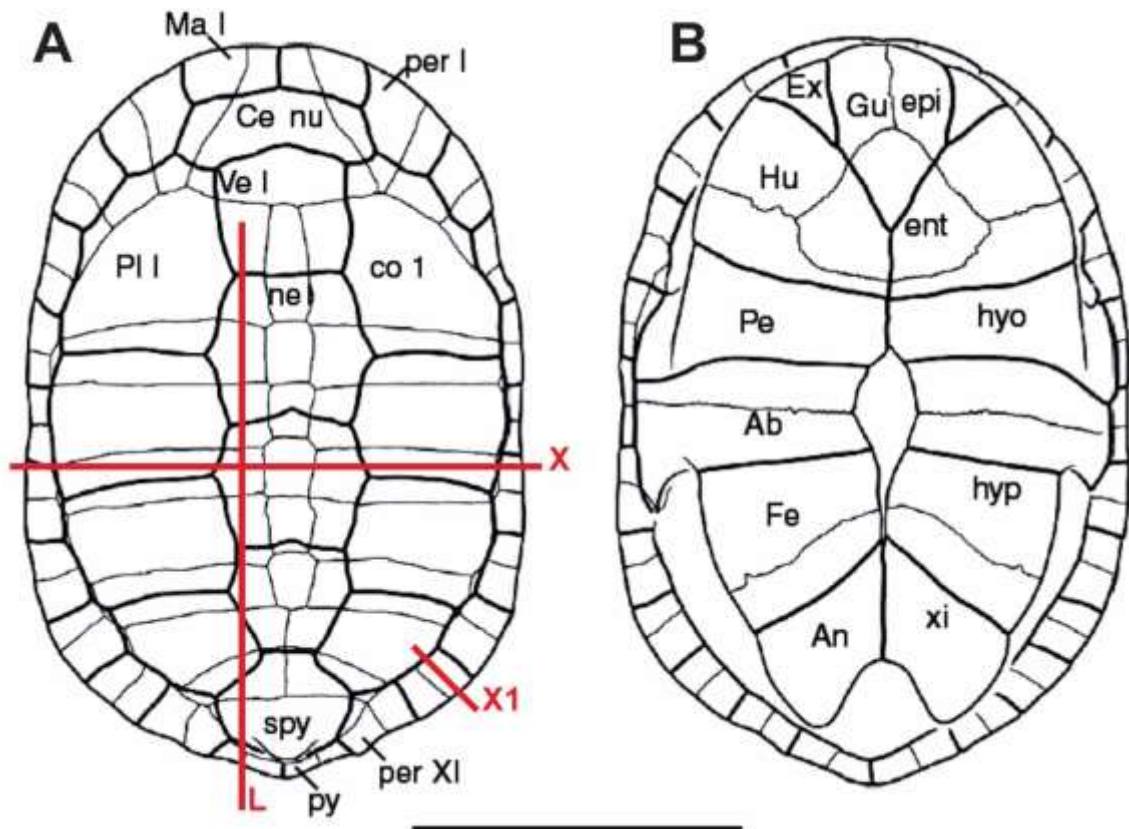


Figura 3 Esquema general de la forma del caparazón ejemplificado con *Hydromedusa tectifera* (MHNSR-H-1614) en **A** vista dorsal, en **B** vista ventral del plastrón. Modificado de Maniel y de la Fuente (2016). El extremo anterior del caparazón se encuentra orientado hacia la parte superior del esquema. Las líneas negras gruesas representan las suturas de los escudos. Las líneas negras finas representan las suturas entre placas óseas. Las líneas rectas en rojo esquematizan la orientación de los cortes delgados: **L**, longitudinal; **X**, transversal; **X1**, transversal para las placas periféricas anteriores y posteriores. **Abreviaturas:** **Ab**, escudo abdominal; **An**, escudo anal; **Ce**, escudo cervical; **co**, costal; **ent**, entoplastrón; **epi**, epiplastrón; **Ex**, escudo extragular; **Fe**, escudo femoral; **Gu**, escudo gular; **Hu**, escudo humeral; **hyo**, hyoplastrón; **hip**, hipoplastrón; **Ma**, escudo marginal; **ne**, neural; **nu**, nugal; **Pe**, escudo pectoral; **per**, periférica; **PI**, escudo pleural; **py**, pigal; **spy**, suprapigal; **Ve**, escudo vertebral; **xi**, xifiplastrón. La barra es aproximadamente de 5 cm.

Métodos

Todas las secciones estudiadas se prepararon en base a técnicas estándar para cortes petrográficos (Chinsamy y Raath, 1992) (Figura 4). Se confeccionaron y analizaron 400 láminas delgadas (también llamados cortes petrográficos, secciones o cortes delgados), las que fueron elaboradas en 3 instituciones diferentes: 10 cortes fueron realizados por el Licenciado Daniel Codega, Técnico del Laboratorio de cortes petrográficos de la Facultad de Ciencias, Físico y Naturales de la Universidad Nacional de San Luis; 53 cortes fueron efectuados por el Técnico Mariano Caffa del Departamento técnico del Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew. Los 337 restantes fueron realizados por el autor en dos instituciones, una parte en el Museo de Historia Natural de San Rafael y la otra en el Departamento Petroquímica y Mineralurgia de la Facultad de Ciencias Aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional de Cuyo, San Rafael, Mendoza. Los insumos utilizados se detallan en el Anexo 1: “Insumos necesarios para la realización de cortes petrográficos”.

Técnica de preparación de cortes delgados petrográficos

Dada la fragilidad de algunos fósiles, si la muestra es obtenida mediante un corte de sierra, es necesario embeber previamente el material en resina epoxi. En el caso de que la pieza sea de tamaño muy reducido (como es el caso de las placas de tortugas), se debe confeccionar un “taco” de resina que contenga la muestra a cortar. Esto protege y facilita considerablemente la manipulación de la pieza durante el proceso. Asimismo, si se desea obtener numerosas láminas delgadas a partir de un solo elemento es preciso sumergir el elemento completo (siempre que su tamaño lo permita) en un receptáculo o probeta con resina para impregnar toda la muestra. Si el elemento óseo es muy grande (tal como ocurre comúnmente con los huesos apendiculares de dinosaurios saurópodos), puede aplicarse una delgada capa de resina antes de realizar el corte.

En esta tesis, se concretaron los siguientes pasos para confeccionar los cortes delgados.

1. Embutido: Consiste en elaborar un molde (cama o receptáculo) donde se colocará la mezcla de resina a la muestra para su impregnación externa (Figura 4A) y posterior desmolde. Dicho molde se construye manualmente con papel de aluminio grueso. Para

que la resina penetre mejor en la placa, se colocan en la plancha de calentamiento (aproximadamente a 50°C) la muestra, la resina, el catalizador y el receptáculo. Se calcula el volumen necesario de resina para cubrir la placa, que es igual al volumen del receptáculo, menos el volumen de la placa (Figura 4A). Para esto se mide el largo, ancho y espesor de la placa y se calcula su volumen. Luego se mide el volumen del receptáculo y se resta el anterior. Una vez que los materiales toman la temperatura adecuada se procede a realizar la mezcla. La mezcla se prepara con 80% resina y 20% de catalizador. La resina se deja en el calentador para eliminar las burbujas producidas al mezclar los componentes. Se realiza un primer llenado de resina para la base del receptáculo (evitando burbujas). Siempre que se trabaja con resina, se hace sobre plancha de calentamiento para mejorar la fluidez de la misma.

Impregnación del material: Se prepara una mezcla de resina + catalizador, se le agrega 50% alcohol, lo que diluye considerablemente la mezcla. Con esta dilución se pinta toda la muestra para que la resina penetre por todos los poros del material. Se pinta sucesivas veces hasta que el material este saturado de resina. Una vez que el material fósil se encuentra saturado y el receptáculo tiene una base de resina endurecida, se coloca la muestra, y se llena por completo el receptáculo, cuidando que todo el material fósil quede dentro de la resina (Figura 4B). Nuevamente se tiene cuidado de no dejar que se formen burbujas, para lo cual se puede emplear una aguja o elemento similar, con el cual se destruyen las burbujas que vayan apareciendo.

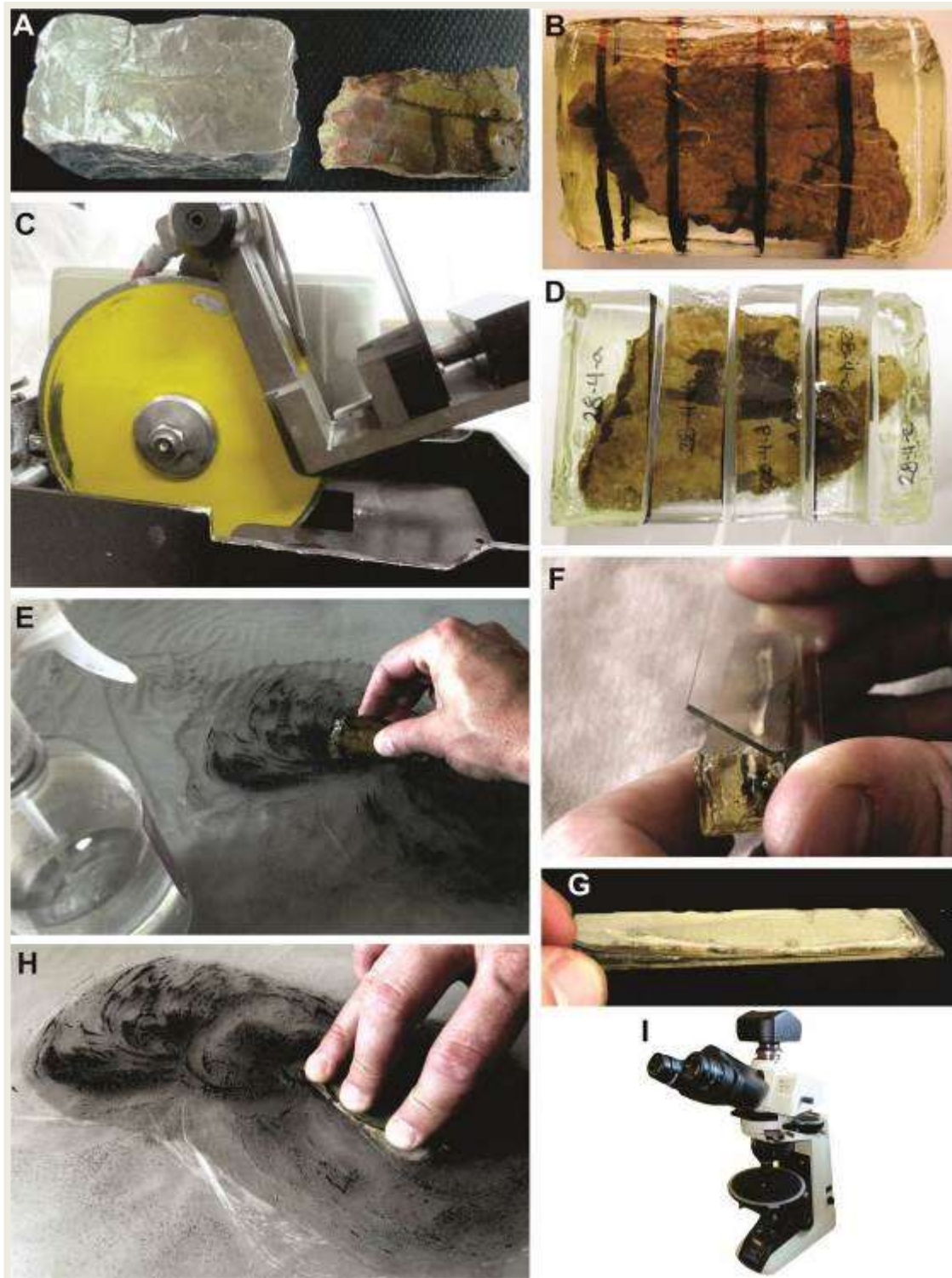


Figura 4 Secuencia de pasos en la técnica estándar para cortes petrográficos. **A**, receptáculo de papel metalizado (izquierda) donde se colocará la mezcla de resina más la muestra (derecha). **B**, vista del embutido completo donde se indican los sitios elegidos para efectuar los cortes delgados. **C**, maquina cortadora metalográfica marca Prazis COR-01, con disco diamantado, utilizada para efectuar los cortes histológicos. **D**, vista de los cortes consecutivos a pastilla. **E**, preparado de la superficie del taco sobre vidrio con polvos abrasivos. **F**, pegado del taco al portaobjeto. **G**, vista del material pegado luego de realizar el corte fino del taco pegado al portaobjetos. **H**, desbaste fino sobre vidrio con polvos abrasivos. **I**, microscopio petrográfico Nikon Eclipse, Modelo E200 POL, con cámara digital adosada Micrometric 319 CU.

2. Corte de la pastilla: Luego de esperar alrededor de 24-36 horas con la muestra sobre el calentador de superficie para que termine de fraguar la resina, se procede a realizar el corte. En nuestro caso se usó una maquina cortadora metalográfica Prazis COR-01 con disco de corte diamantado. Dicha máquina se empleó para muestras de mucha dureza. En el caso de materiales más blandos, se usó una sierra de mano. Luego de cortar, se eligió cuál de las dos superficies utilizar. Entonces se procedió a preparar la superficie para ser montada sobre el portaobjeto. Para esto se rebajó la resina tratando de respetar la medida del portaobjetos estándar de 26 mm. x 76 mm. donde se realiza posteriormente el montaje (Figura 4C-D).
3. Preparado de la superficie del taco: Si la superficie cortada presenta partes donde la resina no ha penetrado dentro del material fósil, se repite el paso 1-a, para que todo el material quede impregnado con resina y así el resultado final sea óptimo. Luego de que toda la superficie quedó con resina se procedió a pulir con los polvos abrasivos, en nuestro caso se usó polvo de carburo de silicio (Rosario Abrasivos S.R.L.) de forma manual. El pulido siempre se realizó en serie decreciente de grosor de grano, inversamente al rotulado del polvo abrasivo que se expresa en milímetros de la malla con la cual se obtiene el polvo. Así el polvo abrasivo de malla n° 80 es más grueso que uno de n° 800. Se comenzó rociando con un poco de agua como lubricante, con el polvo abrasivo de n° 80 (o similar) hasta que la superficie quedó completamente lisa, sin grietas, ni marcas de la cortadora o sierra, ni hoyuelos. Siempre se realizaron movimientos en 8 y generando una leve presión uniforme en toda la superficie para facilitar un desbaste homogéneo de la muestra (Figura 4E). Sucesivamente se cambiaron los polvos abrasivos hasta llegar al más fino (80, 180, 400 y 800). Con cada cambio de polvo abrasivo al siguiente se limpió la muestra y la superficie de trabajo con abundante agua y detergente convencional.
4. Pegado al portaobjeto: Una vez que se obtuvo una superficie completamente plana de la cara del taco donde está nuestro material, se procedió a pegar sobre el portaobjeto. Se utilizó un portaobjetos de vidrio estándar. Para esto se realizó una pequeña mezcla de resina con los goteros, de acuerdo al tamaño de la superficie de la muestra a pegar. Es importante que la superficie tanto del portaobjeto como de la muestra estén bien limpias. Para ello se procedió a limpiar estas superficies con detergente convencional a fin de sacar cualquier impureza que pudiera obstaculizar el pegado. Se puso la mezcla sobre ambos elementos a pegar, portaobjeto y superficie del taco. Para evitar la entrada de burbujas, se apoyó un lado de la superficie a pegar y posteriormente se fue apoyando

el resto de la superficie, evitando la formación de cualquier burbuja que pudiera quedar entre las partes. En caso de que alguna burbuja apareciera entre las superficies, se procedió a generar un poco de presión con los dedos haciendo leves movimientos circulares para desplazar las burbujas hacia los lados (Figura 4F).

5. Corte fino: Se esperó durante 24 horas con la muestra (la cual se encuentra ya firmemente adherida al portaobjetos de vidrio) sobre el calentador de superficie para que termine de fraguar la resina. El corte fino se realizó con una maquina cortadora metalográfica al menor grosor que nuestras herramientas nos lo permitieron. Lo óptimo es realizar un corte de 4 a 1 mm. de espesor para luego terminar de desbastar llegando al grosor deseado (Figura 4G).
6. Desbaste fino: El proceso finalizó una vez que se alcanzó el espesor óptimo para su estudio bajo microscopio (Figura 4H-I). De acuerdo a que grosor se pudo llegar con la cortadora en el paso anterior, se procedió a seleccionar el polvo abrasivo con el que se continuó en esta etapa. Si se pudo cortar a 1 mm se comienza utilizando el polvo de malla n° 180.
 - a. Secuencia y utilización de polvos abrasivos: El polvo de carburo de silicio de malla n° 80 se usó para comenzar a rebajar el corte obtenido de la cortadora metalográfica, llegando a menos de 100 μm . El polvo de carburo de silicio de malla n° 180 se usó para rebajar la muestra desde un espesor de 100-70 a 30-40 μm , estas medidas se revisaron durante el proceso con un micrómetro de exteriores de 0-25 mm marca Mitutoyo. El polvo de carburo de silicio de malla n° 400 y 800 se usó para rebajar a partir de los 30 μm para llegar al espesor óptimo y acabado final. Dicho espesor óptimo es un valor que típicamente depende de la preservación del fósil y puede variar en los micrones finales. En nuestro caso la mayoría de los cortes tienen de 15 a 30 μm de espesor.
7. Colocación de cubreobjetos (opcional): En algunos casos se colocó bálsamo de Canadá y un cubreobjetos a la muestra para evitar que la misma sufra roturas. Este paso se realizó también para las muestras de organismos actuales en donde la presencia de impurezas (posiblemente material graso) del hueso provocó que algunas muestras se despegaran del portaobjeto.
8. Rotulado: Luego de terminados los cortes petrográficos se rotularon para su posterior deposición final en las colecciones.

Los cortes petrográficos elaborados en esta tesis se llevaron a las respectivas

coleccionaciones paleohistológicas de las instituciones de procedencia. En el caso del Museo Argentino Urquiza de Rincón de los Sauces (Neuquén) y del Museo de Historia Natural de San Rafael (Mendoza), se crearon nuevas coleccionaciones paleohistológicas a partir de esta tesis.

Descripciones histológicas

Las secciones histológicas se analizaron utilizando distintos equipamientos. En primer lugar, para obtener información microanatómica general, se observaron bajo lupa binocular estereoscópica (Nikon Modelo SMZ 800). Posteriormente, se estudiaron bajo microscopio trilocular de polarización (Nikon Eclipse Modelo E200 POL, Figura 4I) con iluminación transmitida, con cámara para microfotografías (Micrometric 319 CU, Figura 4I). La utilización del microscopio petrográfico tiene como objeto la observación de las muestras a través de luz normal transmitida y de luz polarizada. La luz normal transmitida permitió observar la forma y disposición de las lagunas de células óseas, así como la presencia de marcas de crecimiento y el patrón de vascularización (Figura 5A). Por su parte, para obtener información concerniente a la organización fibrilar de los tejidos se necesitó estudiar las muestras bajo luz polarizada (Figura 5B). Esto último se debe a que las secciones delgadas preservan la organización original de los cristales de hidroxiapatita (los cuales a su vez muestran la organización espacial de las fibras colágenas), cuya disposición sólo se manifiesta mediante la utilización de luz polarizada (Bromage et al., 2003) (Figura 5C). Dado que en general la utilización de luz polarizada suele generar una imagen oscura, el estudio y toma de imágenes fue facilitado mediante el empleo de un filtro lambda en el microscopio.

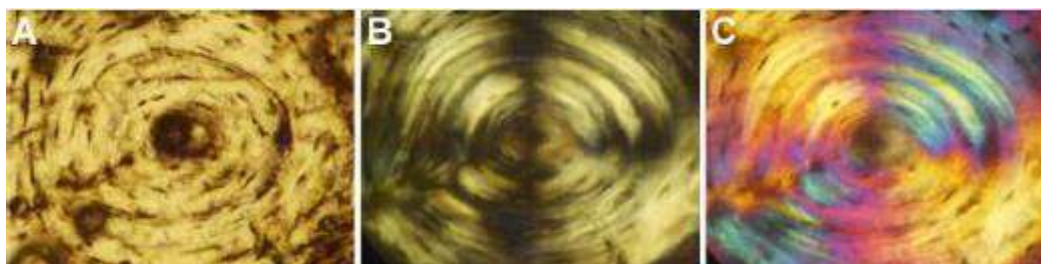


Figura 5 Osteona secundaria vista con diferentes filtros al microscopio petrográfico. **A**, vista con luz normal transmitida. **B**, vista con luz polarizada. **C**, vista con luz polarizada más filtro lambda.

Para las descripciones se tomaron en cuenta diversos parámetros. En primer término, se estudió la forma y macroanatomía de la pieza a ojo desnudo o bien utilizando

pocas magnificaciones donde se registraron distintos tipos de datos, incluyendo: grosor de la corteza externa e interna y su relación con el hueso esponjoso; tipo de transición entre hueso compacto y esponjoso (i.e. difusa versus nítida); y uniformidad en el grosor de las capas de tejido óseo (corteza externa, corteza interna, hueso esponjoso, Figuras 6 y 7). El grosor del hueso esponjoso también se utilizó como parámetro de comparación. Si bien la medición directa del mismo sirve para describir dicho parámetro, en este trabajo se prefirió calcular el porcentaje ocupado por el tejido con respecto al grosor total de la placa. Para ello, se midió el grosor de la placa, y el grosor del hueso esponjoso en el mismo sitio y de allí se obtuvo el porcentaje ($\text{espesor del hueso esponjoso} \times 100 / \text{medida del grosor total} = \text{porcentaje que ocupa el hueso esponjoso en ese sitio}$ Figura 6D). En aquellos casos donde el espesor del tejido esponjoso varía a lo largo de la placa, se considera el rango total de variación de este parámetro. Otro parámetro cuantificado fue el diámetro de las celdillas del tejido esponjoso. Al observarse como una estructura bidimensional de forma irregular, se considera al diámetro de un espacio intertrabecular como la máxima longitud que puede trazarse entre dos puntos de su superficie interna.

Para una descripción más clara de los caracteres osteohistológicos de las placas se efectuó una regionalización de las mismas en distintas regiones. Los términos "corteza externa" y "corteza interna" se utilizan en todo el texto en lugar de "dorsal" y "ventral" para evitar la confusión entre las placas del caparazón dorsal y plastrón ventral (por ejemplo, la superficie "dorsal" de una placa neural corresponde a la corteza externa del hueso, mientras que la superficie "dorsal" de una placa plastral corresponde a la corteza interna de la misma o región visceral del hueso, Figura 6A). De esta forma, la corteza externa es la que se corresponde con aquella cuya superficie se orienta hacia el exterior del caparazón. Por su parte, la corteza interna se corresponde con aquella cuya superficie se orienta hacia la porción visceral del caparazón. A su vez para la corteza tanto interna como externa se utilizó una regionalización de cada una de las partes como superficial (i.e. la parte más distal a la médula), media y profunda (i.e. la parte próxima a la médula, Figura 6C). El término perimedular es sinónimo de ésta última.

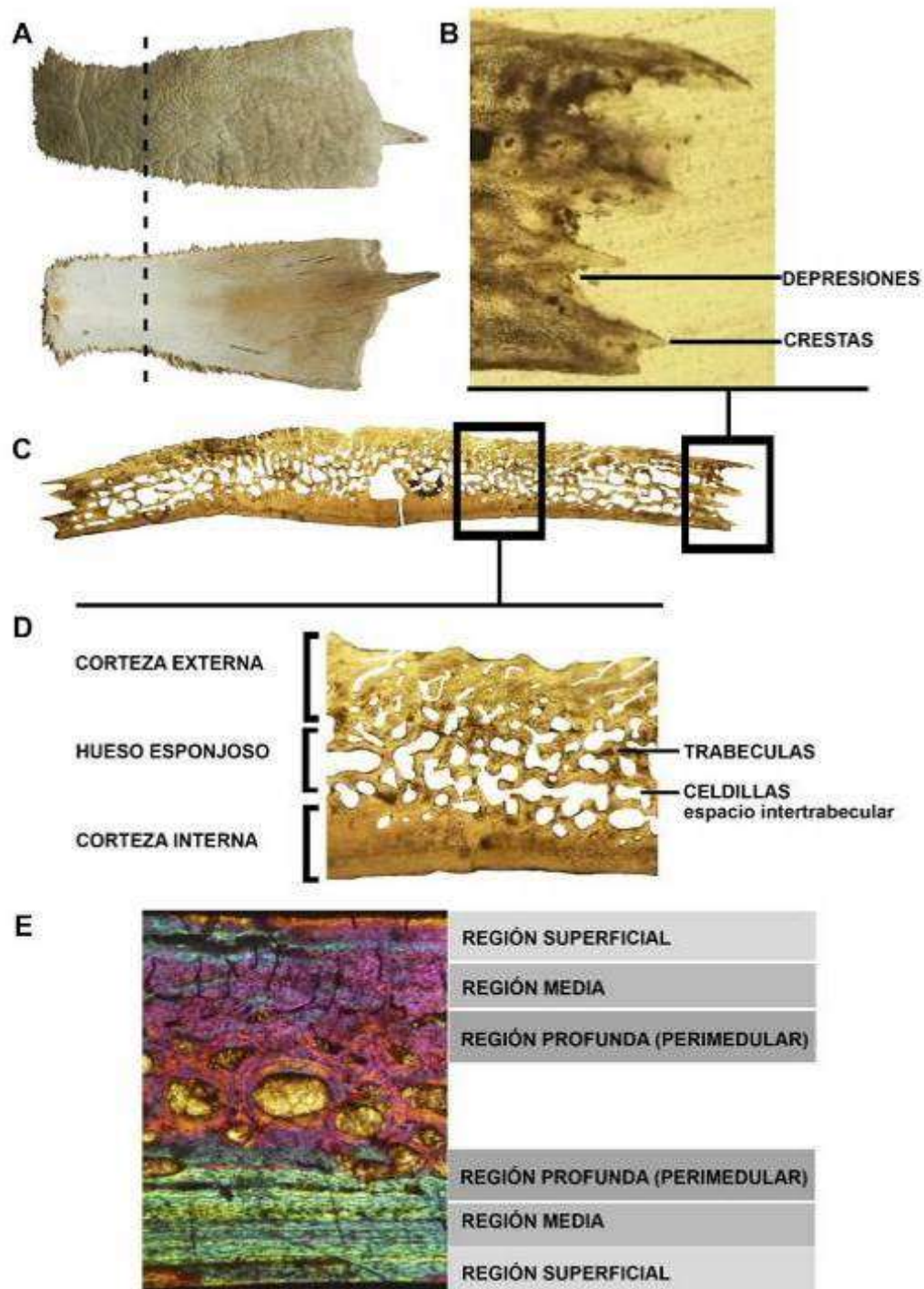


Figura 6 Esquemas indicando las distintas regiones internas de la placa de tortuga. **A**, placa costal de *Hydromedusa tectifera* en vista externa (arriba) e interna (abajo) con línea entrecortada indicando el sitio de la sección mostrada en **C**. **B**, detalle de la sutura. **C**, vista general de la placa en sección. **D**, detalle ampliado de la estructura diploe mostrando las trabéculas y las celdillas o espacios intertrabeculares. **E**, regionalización de las cortezas, externa e interna.

Los cortes fueron posteriormente estudiados en un microscopio bajo luz transmitida normal y polarizada. A este nivel, las descripciones se basaron en: presencia y distribución de tejidos primarios y secundarios, grado de ordenamiento de fibras colágenas; tipo de

canales vasculares (primarios o secundarios, simples u organizados en osteonas); tipo de vascularización (longitudinal, radial, circunferencial, oblicua, laminar, plexiforme o reticular); forma, densidad y ordenamiento de las lagunas de células óseas; forma de los canaliculi; presencia y distribución de fibras extrínsecas (i.e. fibras de Sharpey); presencia de distintas marcas de crecimiento (líneas de crecimiento detenido, *annuli*); en el caso de existir, estructura, forma y tipo de ornamentación de la corteza externa; forma, orientación, grosor y largo de las trabéculas en el hueso esponjoso. Cabe señalar que, considerando la organización de las fibras intrínsecas del tejido primario, en la mayoría de los casos no fue posible asignar a la matriz a ninguno de los tipos básicos de organización (i.e. lamelar, pseudolamelar, entretejido y fibras estructurales). En estos casos, se optó por realizar una detallada descripción de la forma, organización y orientación de las fibras dentro la placa. Las fibras generalmente se describen, siempre en términos relativos, como cortas o largas, anchas o finas. Sólo se tomaron medidas de las mismas cuando el largo era realmente superior a las 100 μm de largo. En cuanto a su dirección, al tener características tridimensionales se necesitan dos puntos de referencia para una correcta interpretación. Si se toma como referencia al eje principal de elemento, las fibras pueden orientarse en tres direcciones principales: paralelas (=longitudinales), perpendiculares (=transversales) u oblicuas (=diagonales) a dicho eje (Figura 7A). A su vez, si tomamos como referencia el eje principal del individuo, las fibras pueden orientarse nuevamente en tres direcciones (Figura 7D). Finalmente, otro punto de referencia que sirve para orientar a las fibras intrínsecas de la matriz es el de la superficie cortical (i.e. si las fibras son paralelas, perpendiculares u oblicuas a esta).

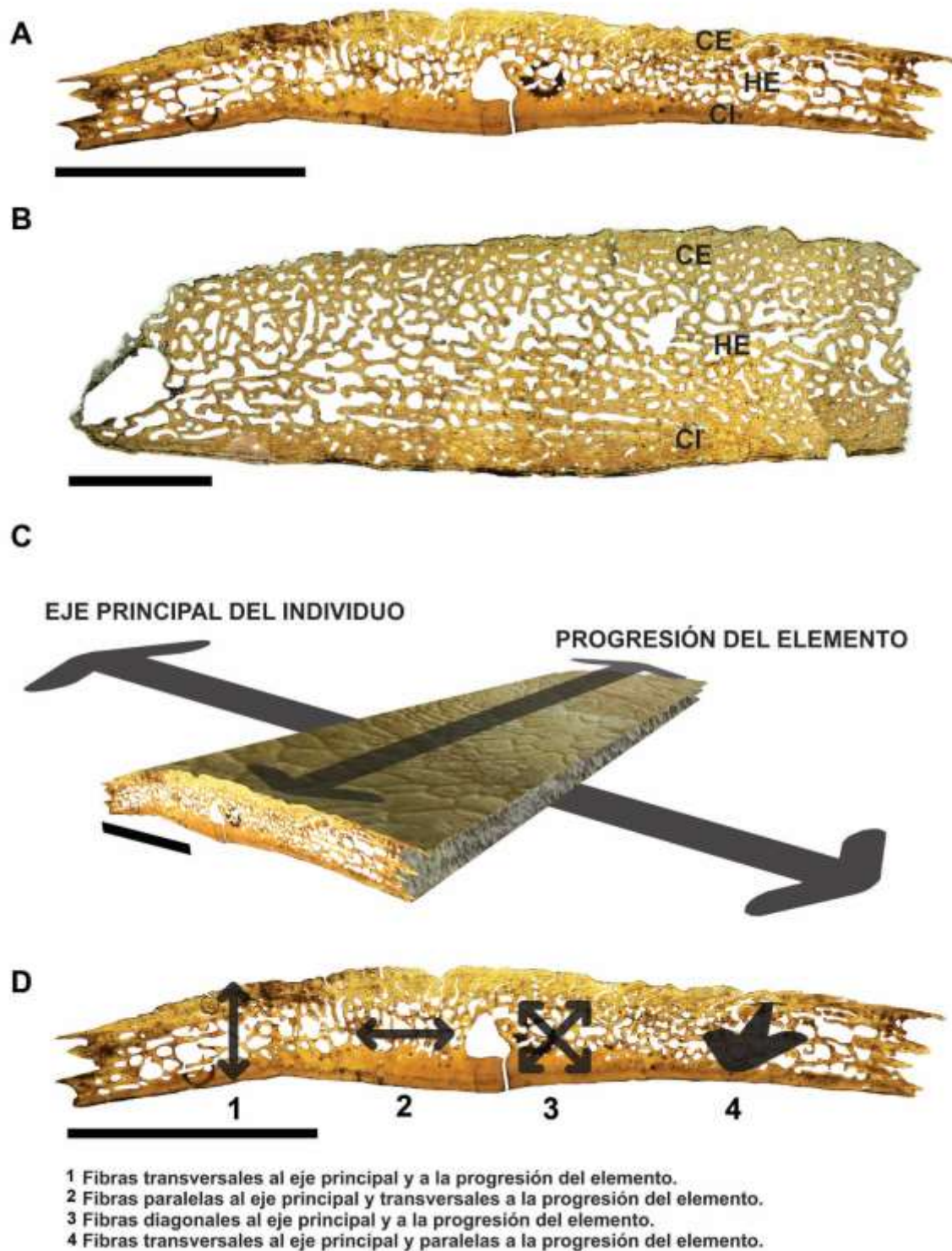


Figura 7 Modelos de transición y esquemas de orientación de las fibras. **A-B**, dos tipos de transiciones de la corteza externa e interna al hueso esponjoso, en **A** la transición es clara para *Hydromedusa tectifera* y en **B** la transición es difusa para *Patagoniaemys gasparinii*. **C**, esquemas de referenciación en la orientación de las fibras. **D**, esquema de los cuatro tipos de orientación principal que pueden presentar de las fibras. **Abreviaturas**: **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna **HE**, hueso esponjoso. Barra en **A**, **C**, **D** igual a 1 cm, en **B** igual a 0,5 cm.

Estudio de compactación

La compactación es una medida del grado de porosidad que posee un hueso. Este parámetro considera, a partir de una imagen en sección de un corte óseo, las proporciones relativas entre el área ocupada por tejido óseo y aquella ocupada por cavidades (sean canales vasculares o celdillas de hueso esponjoso). La sección ósea es un área en dos dimensiones de toda una sección ósea en un hueso. Esta característica microanatómica ha sido principalmente empleada para efectuar inferencias sobre el estilo de vida de diferentes clados de vertebrados (e.g., Giron dot y Laurin, 2003).

Para realizar el análisis de compactación primero se obtuvieron imágenes digitalizadas de las secciones a estudiar. Las mismas fueron combinadas en una única imagen de alta definición (Figura 8A-C). Una vez que se tuvo la imagen completa de la sección delgada, se procedió a remover digitalmente (i.e. pintar de blanco) la matriz contenida dentro de las cavidades internas (Figura 8D). Luego la figura se polariza, dejando en negro todas las áreas ocupadas por tejido óseo propiamente dicho y en blanco el resto (i.e. cavidades internas y fondo de la imagen). Como último paso en el procesamiento digital de las imágenes, aquellos forámenes o canales que queden abiertos a la superficie externa, son “cerrados” digitalmente mediante una línea negra. Esto último tiene como objetivo el de favorecer al programa el reconocimiento de los límites externos del hueso (Figura 8E).

Todas las imágenes se procesaron utilizando tres programas de computación: GIMP 2.8.18, Programa de manipulación de imágenes de GNU, Copyright © 1995-2016, Spencer Kimball, Peter Mattis y el equipo de desarrollo de GIMP (software libre); CorelDRAW X8, versión 18.0.0.450, Copyright © 2016 Corel Corporation y Adobe Photoshop CS6, Copyright 1990-2012 Adobe Systems Incorporated.

Posteriormente, todas las imágenes obtenidas se analizaron mediante el programa Bone Profiler (Giron dot y Laurin, 2003, Figura 8F-G), el cual es software libre. Dicho programa calcula, entre otras funciones, el cociente entre el espacio ocupado por tejido óseo y el espacio total de la pieza en sección. A este parámetro se lo denomina compactación observada (“Observed Compactness”), al cual se referirá de aquí en más como compactación. Otros parámetros calculados por el programa son: C(d): compactación en función de la distancia al centro de la imagen (es una función sigmoidea, Figura 8H); Min: compactación menor en el centro o médula (recta asintótica mínima); Max: compactación mayor (recta asintótica máxima); P: distancia relativa al centro desde donde

se observa el cambio más abrupto en la compactación (punto pivote de transición entre hueso compacto y hueso esponjoso); S : ancho de la zona de transición entre el hueso compacto y el hueso esponjoso (es la recíproca de la pendiente de cambio de compactación en el punto P).

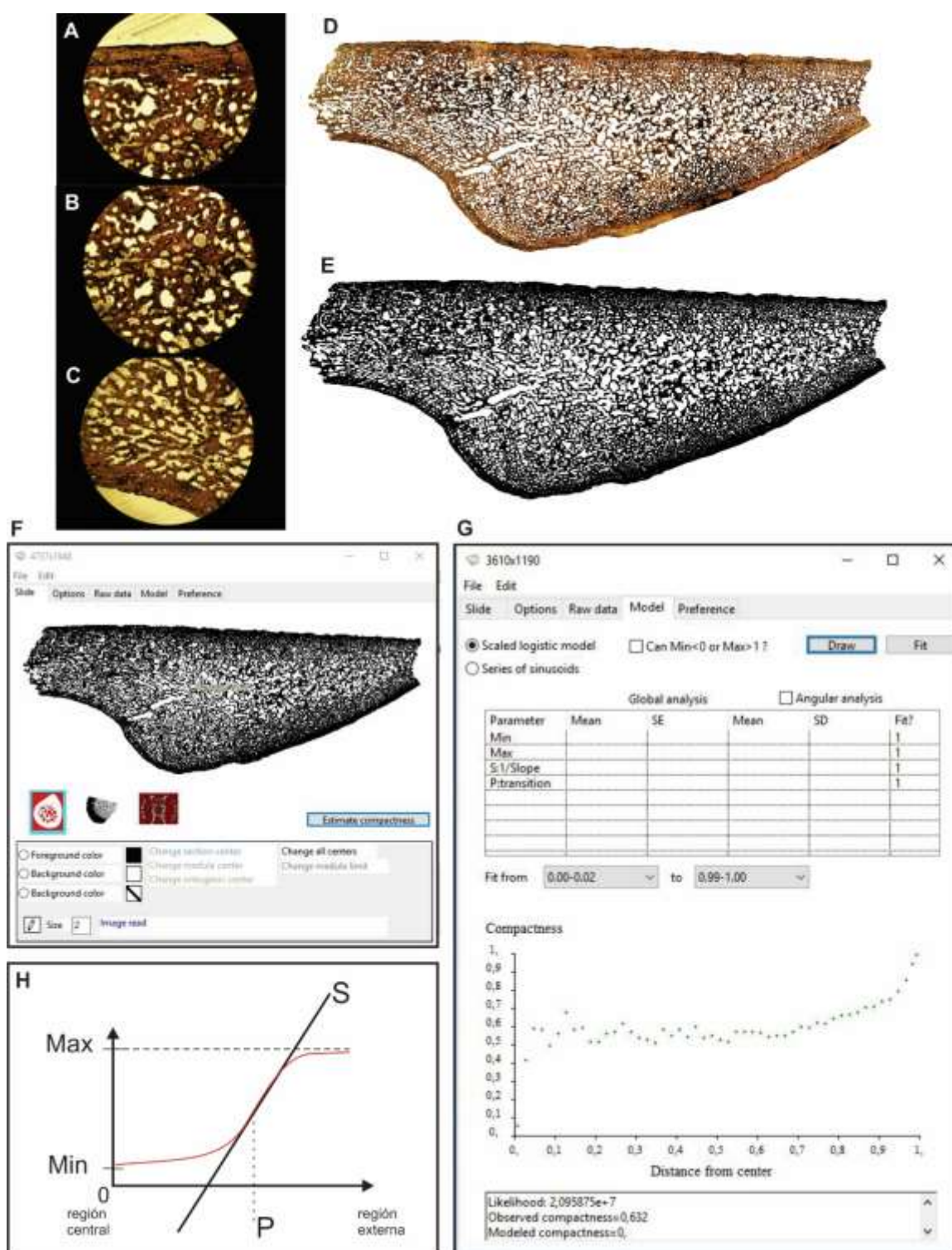


Figura 8 Procesamiento de imágenes para su análisis de compactación en el programa Bone Profiler. **A-C**, imágenes parciales de la placa. **D**, imagen completa de la placa formada a partir de numerosas imágenes combinadas. La matriz contenida en las cavidades internas ha sido removida digitalmente **E**, lámina final luego de polarizar la imagen en blanco (espacios vasculares) y negro (tejido óseo). **F**, captura de pantalla de la ventana principal del programa Bone Profiler. **G**, captura de pantalla de la solapa modelo (“Model”) donde se observan en la parte inferior los parámetros del programa. **H**, gráfico de la función teórica de compactación del análisis de la sección ósea.

Abreviaturas de instituciones

CFA-RE, Colección de la Fundación Felix Azara - Reptiles.

IANIGLA, colección del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza.

MACN-PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires - colección de Paleontología de Vertebrados.

MAU-PV, -Ph, Museo Argentino Urquiza, Rincón de los Sauces, Neuquén - colección de Paleontología de Vertebrados, colección de Paleohistología.

MCF-PVPH, Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén - colección de Paleontología.

MCS, Museo de Cinco Saltos, Río Negro.

MHNSR-H, Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza - colección de Herpetología.

MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires.

MMCH, Museo Municipal “Ernesto Bachmann”, Villa El Chocón, Neuquén.

MML-PV, Museo Paleontológico de Lamarque, Río Negro - colección de Paleontología de Vertebrados.

MOZ-P, Museo Profesor “Juan Olsacher” de Zapala, Neuquén - colección de Paleontología.

MPCA, Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro.

MPEF-PV, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Chubut - colección de Paleontología de Vertebrados.

MZUSP, Museo de Zoología de la Universidad de San Pablo, Brasil.

RESULTADOS

Los datos correspondientes a la procedencia geográfica y estratigráfica de los materiales, se encuentran resumidos en el texto y en el Apéndice A: “Lista de materiales estudiados”. Con el fin de orientar al lector, se incluye una breve reseña sobre la sistemática de cada taxón y alguna de sus características más importantes.

Descripción de cortes histológicos

Con el objeto de condensar de forma práctica la información obtenida de las muestras, se estableció que, cuando los diferentes elementos del caparazón compartieran las mismas características histológicas, se unirán en una única descripción. Si existiera una variación entre muestras, la misma será mencionada en un párrafo aparte. El símbolo *dagger* (†) indica a los taxa fósiles, diferenciándolos de los actuales. El orden de aparición de los especímenes aspira seguir un orden filogenético, transitando desde las especies más basales a las más derivadas (Figura 1). En general se persiguió un patrón de descripción similar en los diferentes taxa, para facilitar las comparaciones y *a posteriori* con la bibliografía. Sin embargo, algunas descripciones son más extensas y detalladas que otras ya que en algunos casos se obtuvo una mayor cantidad de material para muestrear o los materiales poseían características histológicas más complejas y/o variables. Por otro lado, el grado de preservación de las muestras también condicionó el grado de detalle con que se realizaron las descripciones.

Se nombran a continuación algunas características generales observadas en todas las placas, a fin de evitar la repetición innecesaria. Todas las placas estudiadas presentaron una estructura general tipo diploe, donde la corteza interna y la corteza externa encierran una capa interior de hueso esponjoso. Otro rasgo común observado se corresponde a la estructura de las suturas. Todas estas, cuando presentes, exhibieron una estructura del tipo *peg and socket* (Scheyer, 2007) o crestas y depresiones (*com. pers.* Pérez-García). En éste trabajo adoptaremos simplemente el término “crestas” para referirnos a las estructuras presentes en las suturas. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar con lagunas de células óseas alargadas. Las osteonas secundarias son del tipo transversal (OS-T) en donde las fibras colágenas de todas las lamelas son concéntricas al eje del canal

vascular, salvo en los casos en los que se detalle otro tipo.

Testudinata Klein, 1760

Condorchelys antiqua † Sterli, 2008

Procedencia geográfica y estratigráfica: Sitio Queso Rallado, 5.5 kilómetros al oeste de la localidad de Cerro Cóndor, provincia de Chubut. Formación Cañadón Asfalto (Stipanovic et al., 1968) considerado Jurásico Inferior-Medio (Tasch y Volkheimer, 1970; Nullo y Proserpio, 1975; Volkheimer et al., 2009; Cúneo y Bowring, 2010, Cuneo et al., 2013).

Comentarios: *Condorchelys antiqua* corresponde a una tortuga de tamaño pequeño (longitud del caparazón = 20 cm), considerada hasta el momento como la tortuga continental jurásica más completa que se conoce para Gondwana (Sterli, 2008). Esta especie fue nominada por Sterli (2008) y considerada como un *stem* Testudines, presentando una breve descripción del cráneo y post-cráneo. Posteriormente se realizó una detallada descripción anatómica efectuada por Sterli y de la Fuente (2010). Asimismo, una descripción preliminar de la microestructura del caparazón fue efectuada por Cerda et al. (2016). Los cortes que aquí se describen corresponden en su mayoría a la muestra analizada en el mencionado trabajo. Todos los materiales conocidos atribuidos a *Condorchelys antiqua* muestran características similares, sin variación morfológica o de tamaño. La heterogeneidad encontrada en los elementos más comunes (por ejemplo, caparazón, cráneos) permitió a Sterli (2008) y Sterli y de la Fuente (2010) asignar todos los restos de tortuga encontrados hasta ahora en el sitio Queso Rallado a *Condorchelys antiqua*.

Materiales estudiados: Se revisaron 41 cortes delgados obtenidos de 22 placas, incluyendo tres neurales indeterminadas (MPEF-PV 10883, MPEF-PV 10852, MPEF-PV 10853), 12 costales indeterminadas (MPEF-PV 10857, MPEF-PV 10850, MPEF-PV 1783A, MPEF-PV 10845, MPEF-PV 10846, MPEF-PV 10847, MPEF-PV 10848, MPEF-PV 10849, MPEF-PV 10851A, MPEF-PV 10858A, MPEF-PV 10856A, MPEF-PV 10859), dos periféricas indeterminadas (MPEF-PV 10854, MPEF-PV 10855) y 5 hio, hipoplastron (MPEF-PV 10841, MPEF-PV 10842, MPEF-PV 10843, MPEF-PV 10844, MPEF-PV 10851B, Figura 9). Todos los materiales fueron asignados por Cerda et al., 2016.

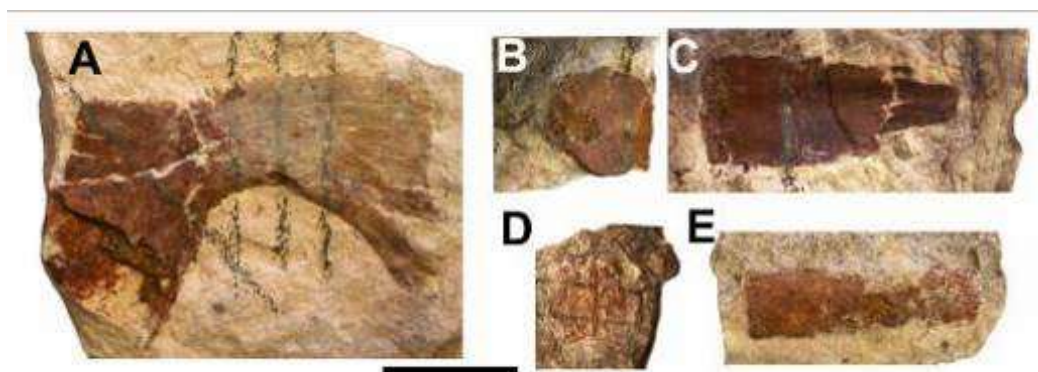


Figura 9 Algunos de los materiales seleccionados referidos a *Condorchelys antiqua* del Jurásico Inferior-Medio de la provincia de Chubut. **A**, hio-hipoplastron vista externa (MPEF-PV 10841). **B**, porción medial de una placa costal en vista interna (MPEF-PV 10847). **C**, porción media y lateral de una placa costal indeterminada vista externa (MPEF-PV10846). **D**, placa neural en vista interna (MPEF-PV 10853). **E**, placa periférica indeterminada en vista externa (MPEF-PV 10854). Barra igual a 2 cm.

Descripción histológica: En general las placas son elementos muy delgados (entre 2 y 4 mm de espesor). Mientras que el grosor de la corteza externa e interna es relativamente similar en las placas del caparazón dorsal, la corteza interna es más delgada en las placas del plastrón. Algunas placas costales pueden presentar la corteza interna más gruesa en la región de la costilla, al igual que en algunas placas del plastrón. En cambio, en las placas neurales, la corteza interna está más reducida. La placa periférica del puente presenta una forma sub-triangular. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 50% de la sección en placas neurales, 60-80% en el resto de las placas.

La corteza externa está formada de una matriz primaria de fibras estructurales entretrejidas. En general la corteza puede subdividirse en dos regiones: una con fibras más pequeñas y finas, la otra con fibras gruesas y largas. Presenta gran variación en cuanto al grado de ordenamiento de las fibras del tejido primario; mientras que en la región más central los empaquetamientos de las fibras tienden a estar más claramente definidos y a distribuirse de una forma más desorganizada, en otras regiones (e.g., hacia los márgenes) los empaquetamientos están menos definidos y las fibras tienen a ordenarse más, orientándose mayormente de forma levemente diagonal, sub-paralela y paralela a la superficie. Se aprecian fibras de Sharpey en algunas pocas placas costales (Figura 10A-B) y neurales. Estas fibras son cortas, poco densas y orientadas de forma perpendicular a la superficie externa. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan con misma dirección de las fibras intrínsecas en las cuales están inmersas. La vascularización se forma

en general por canales simples y osteonas primarias, de orientación principalmente longitudinal, y en menor medida diagonales (Figura 10C). Se observan también canales abiertos a la superficie. Las placas del plastrón y neurales tienen un grado de vascularización claramente superior al observado en las placas periféricas y costales. Existen también espacios vasculares en la región interna de la corteza, los cuales son notoriamente amplios en algunas placas costales y neurales. Se aprecian marcas de crecimiento en algunas placas costales y neurales, en la placa costal se pueden contar 5 líneas de crecimiento detenido muy juntas en la región superficial de la corteza (Figura 10).

Se observaron algunas variaciones particulares en cuanto a microestructura de la corteza externa. En los márgenes laterales de las placas periféricas las fibras de la parte externa de la corteza se orientan paralelas con respecto al eje antero-posterior. En los márgenes de las placas neurales las fibras están menos empaquetadas y orientadas de forma paralela, muy similar a un típico tejido pseudolamelar.

El hueso esponjoso está conformado por trabéculas finas cortas y largas, las cuales poseen tejido lamelar depositado centrípetamente (Figura 10D). También se ven en los espacios intersticiales de las trabéculas tejido primario similar al descrito para la corteza externa. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan en la misma dirección de las fibras adyacentes. Se observan canaliculi largos y orientado de forma radial en las lamelas de las trabéculas. Los espacios intertrabeculares tienen diámetros variables (Figura 10E). No obstante, puede apreciarse predominancia de dos tipos: amplios (500-600 μm) y reducidos (200-250 μm). Algunos de estos espacios se fusionan para formar cavidades más amplias, las cuales llegan a alcanzar más de 1000 μm de diámetro. En algunas placas costales se observa un espacio vascular central muy grande en el centro de la médula.

La corteza interna posee fibras más ordenadas que la corteza externa, correspondiéndose en general una matriz de tipo pseudolamelar. Las fibras se orientan de forma paralela y perpendicular al eje mayor del elemento (Figura 10 F-G). En las placas costales la orientación es paralela en la región de la costilla, y perpendicular hacia los márgenes o suturas. Este cambio puede también evidenciarse de la morfología de las lagunas de células óseas en sección. Estas son redondas en la región de la costilla y ahusadas en los márgenes, siguiendo la dirección de las fibras aledañas. Este patrón se manifiesta también en elementos del plastrón, donde se observan dos regiones de la corteza interna, una región interior o medular, orientada de forma paralela al eje mayor del elemento, con otra región en la parte externa de fibras orientadas de forma perpendicular al mismo. En las placas neurales se pueden encontrar fibras estructurales de orientación

diagonal en la corteza interna, aquí las lagunas de células óseas son fusiformes con orientaciones similares a las fibras en las cuales están inmersas. Las mismas poseen canaliculi muy ramificados y largos que pueden comunicarse con las lagunas vecinas. La corteza interna es principalmente avascular, pudiendo presentar algunos espacios vasculares simples, dispersos, los cuales se orientan de forma longitudinal. No es posible reconocer marcas de crecimiento en ninguna de las muestras.

En la sutura se puede observar la típica estructura de crestas, largas y cortas. En el interior presentan tejido primario y secundario similar al de la corteza externa. Las fibras de Sharpey son en general cortas, orientadas de forma paralela a la orientación de las crestas.

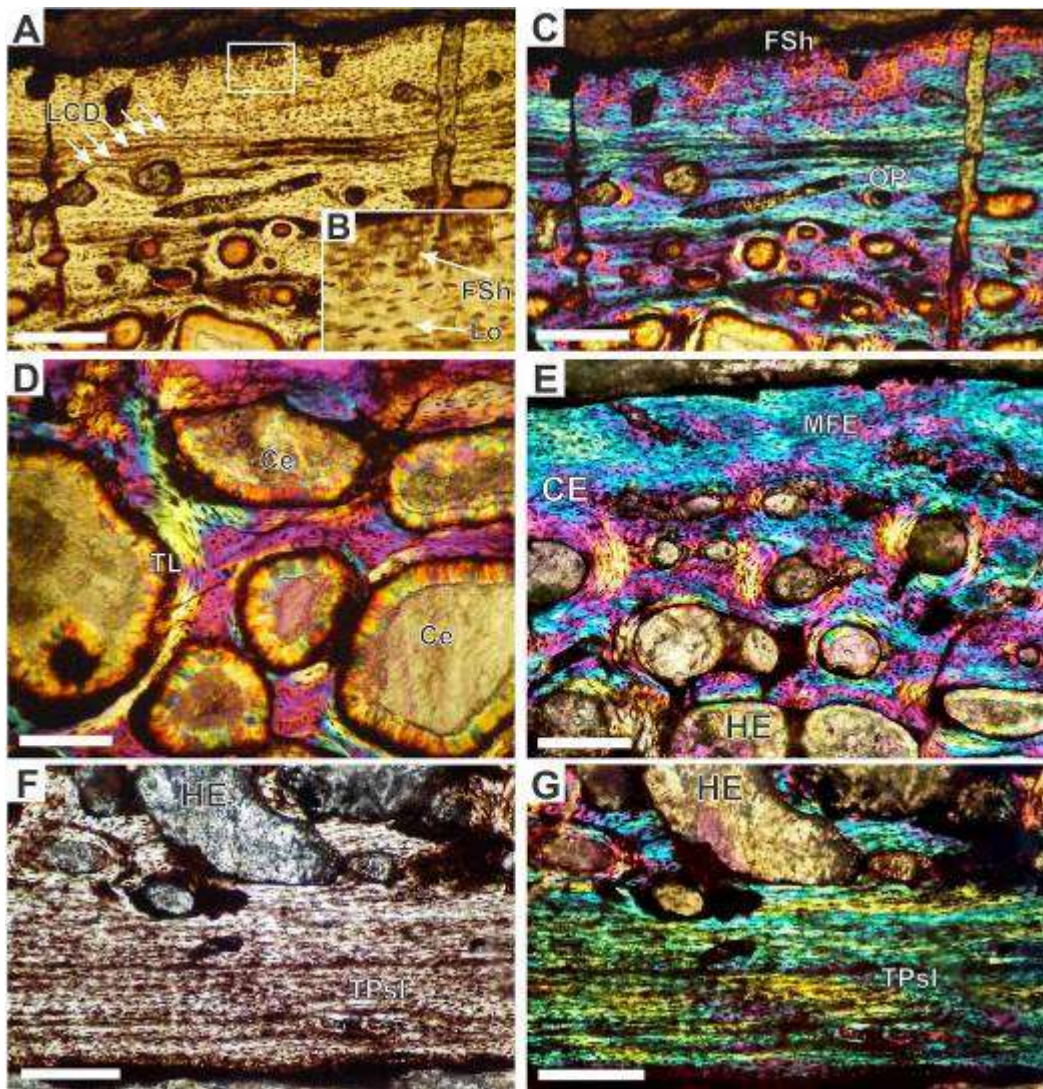


Figura 10 Histología ósea de dos placas costales indeterminadas referidas a *Condorchelys antiqua* del Jurásico Inferior-Medio de la provincia de Chubut. **A-C**, corteza externa de la placa costal (MPEF-PV 10859). **A-B**, detalle de las líneas de crecimiento detenido (LCD) con luz normal. **B**, detalle de las fibras de Sharpey en la superficie de la corteza externa y las lagunas de células óseas fusiformes (recuadro blanco en **A**). **C**, corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, vista general del hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **E-G**, placa costal (MPEF-PV 10847). **E**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **F-G**, corteza interna, en **F** vista con luz normal transmitida, en **G** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; FSh, fibra de Sharpey; HE, hueso esponjoso; Lo, laguna de célula ósea; MFE, matriz de fibras estructurales entretejidas; OP, osteona primaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra igual a 300 μ m.

Meiolaniformes Sterli y de la Fuente, 2013

Chubutemys copelloi † Gaffney et al., 2007

Procedencia geográfica y estratigráfica: “Turtle Town”, provincia de Chubut. Miembro La Paloma, Formación Cerro Barcino, Cretácico Superior, Albiano - Aptiano? (Volkheimer et al., 2009).

Comentarios: Meiolaniformes se define (Sterli y de la Fuente, 2013) como todos los taxa más relacionados con *Meiolania platyceps* que con Cryptodira o Pleurodira. Meiolaniformes contiene al clado Meiolaniidae y a los integrantes del “stem” uno de los cuales es *Chubutemys copelloi*. Esta asignación de *Chubutemys copelloi* a Meiolaniformes ha sido recientemente propuesta Sterli y de la Fuente (2011b, 2012). No obstante, cabe mencionar que, en el primer estudio efectuado para este taxón, el mismo fue considerado como un eucryptodiro (Gaffney et al., 2007). Se estima que el individuo estudiado alcanzó un tamaño estimado en 55 cm (Sterli et al., 2015).

Materiales estudiados: Se examinaron dos cortes delgados obtenidos de dos fragmentos de placas costales indeterminados (MPEF-PV 1940, Figura 11). La asignación de este material referido a *Chubutemys copelloi* fue efectuada por Sterli et al. (2015).

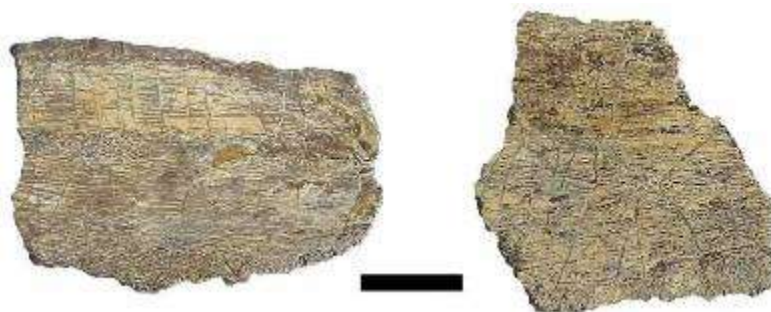


Figura 11 Fragmentos indeterminados de placas costales referidos a *Chubutemys copelloi* del Cretácico Superior de la provincia de Chubut. Ambos se muestran en vista externa (MPEF-PV 1940). Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: El alto grado de alteración diagenética (Figura 12) manifestado en las muestras impidió realizar el estudio histológico en profundidad. Las placas son muy delgadas (2 mm). No se observa ningún tipo de estructura que pueda reconocerse positivamente como tejido óseo. Únicamente se pueden percibir los espacios vasculares del probable hueso esponjoso, sin una clara diferenciación de las cortezas. En este contexto se puede estimar que la corteza externa presenta el mismo grosor que la corteza interna y que el hueso esponjoso ocupa aproximadamente un 80% del total de la sección.

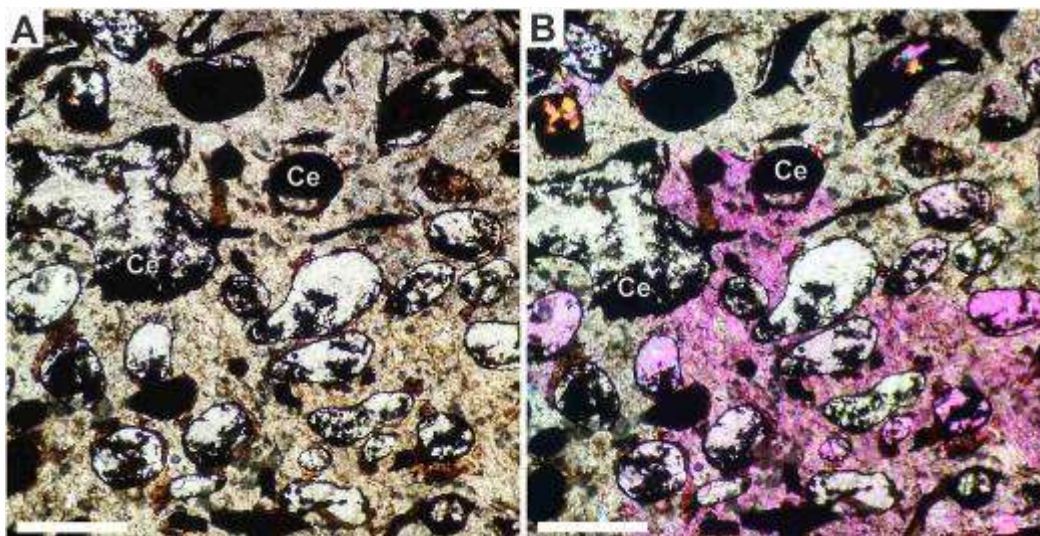


Figura 12 Histología ósea del fragmento indeterminado de la placa costal referido a *Chubutemys copelloi* (MPEF-PV 1940) del Cretácico Superior de la provincia de Chubut. **A**, vista bajo luz normal. **B**, vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla. Barra igual a 300 μ m.

Patagoniaemys gasparinae † Sterli y de la Fuente, 2011

Procedencia geográfica y estratigráfica: Colina Buitre Chico, entre bajada Moreno y bajada del Diablo, provincia de Chubut (Sterli y de la Fuente, 2011a). Formación La Colonia, Cretácico Superior, Campaniano - Maastrichtiano (Pascual et al., 2000).

Comentarios: Esta especie fue nominada como un nuevo taxón de Testudinata por Sterli y de la Fuente (2011a) en base al holotipo MPEF-PV 3283 el cual consta de caparazón dorsal con una longitud estimada en 70 cm. Un gran número de nuevos ejemplares referidos a esta especie fueron recientemente recuperados de la Fm. La Colonia (Gasparini et al., 2015) y algunas placas de los mismos fueron utilizados como muestras para estudios paleohistológicos en esta tesis. Estos materiales están referidos en base a las formas anatómicas del caparazón y la ornamentación externa que presentan las placas.

Materiales estudiados: Se estudiaron un fragmento costal indeterminado (MPEF-PV 10956) y un fragmento indeterminado del plastrón (MPEF-PV-10957, Figura 13).

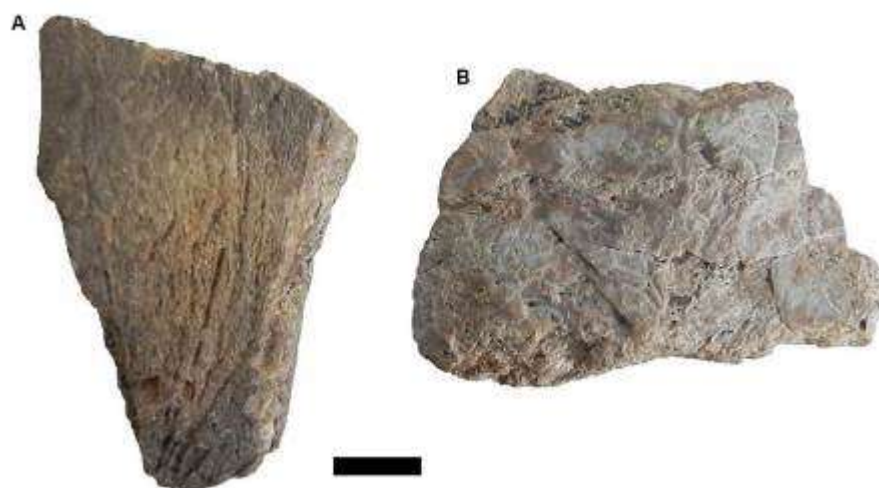


Figura 13 Materiales seleccionados referidos a *Patagoniaemys gasparinae* del Cretácico Superior de la provincia de Chubut. **A**, fragmento indeterminado del plastron en vista interna (MPEF-PV 10957). **B**, fragmento indeterminado de una placa costal en vista externa (MPEF-PV10956). Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Ambas placas poseen un grosor similar (de 5 a 9 mm aproximadamente). El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 70% del espesor y la corteza externa es más fina que la corteza interna.

La corteza externa de la placa costal está compuesta por un tejido cuyas fibras se orientan paralelas y subparalelas a la corteza. A su vez las fibras se agrupan en paquetes de orientación longitudinal y transversal a la progresión del elemento (Figura 14A-B). Las lagunas de células óseas son estrelladas y fusiformes, estas últimas orientadas de la misma forma que las fibras donde se encuentran (Figura 14C). Los canaliculi son cortos. La vascularización está formada por canales simples y osteonas primarias, ubicadas de forma dispersa; se observan algunas osteonas secundarias en la proximidad con el hueso esponjoso (i.e. región perimedular). En el plastrón la vascularización es abundante, siendo difícil diferenciar el límite entre la corteza externa y el hueso esponjoso. También se observan osteonas principalmente secundarias y en menor número primarias, de orientación transversal a la corteza y con mucha anastomosis en ambas; los canales simples son escasos y de orientación transversal. Toda la superficie cortical más periférica se ha perdido. No se observan fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso en la placa costal está formado por trabéculas finas y largas. El plastrón, por su parte, posee trabéculas de grosores y longitudes variables. Allí donde las más gruesas están en las regiones más cercanas a las cortezas, las finas tienen a ubicarse en el centro. La longitud relativa de las trabéculas es variable y su distribución no se adecua a

ningún patrón particular. Ambas placas poseen mucha remodelación con tejido lamelar secundario. Las lagunas de células óseas de este último son fusiformes, con muy pocos canaliculi preservados, todos ellos de escasa extensión (Figura 14D-E). Los espacios intertrabeculares son medianos (400-600 μm de diámetro) en el plastrón y pueden fusionarse formando espacios muchos más amplios (1250 μm) en la placa costal. Ambas placas presentan sucesivos episodios de reabsorción.

La corteza interna en la placa costal está compuesta por una matriz pseudolamelar (Figura 14F-G). Las lagunas de células óseas son redondas. Las fibras se orientan longitudinales con respecto al eje mayor del elemento. La vascularización es escasa en comparación a la corteza externa y consta de osteonas tanto primarias como secundarias, de orientación transversal y circunferencial. Se pueden distinguir entre dos y tres hileras de osteonas secundarias en el plastrón. Las suturas no se han preservado.

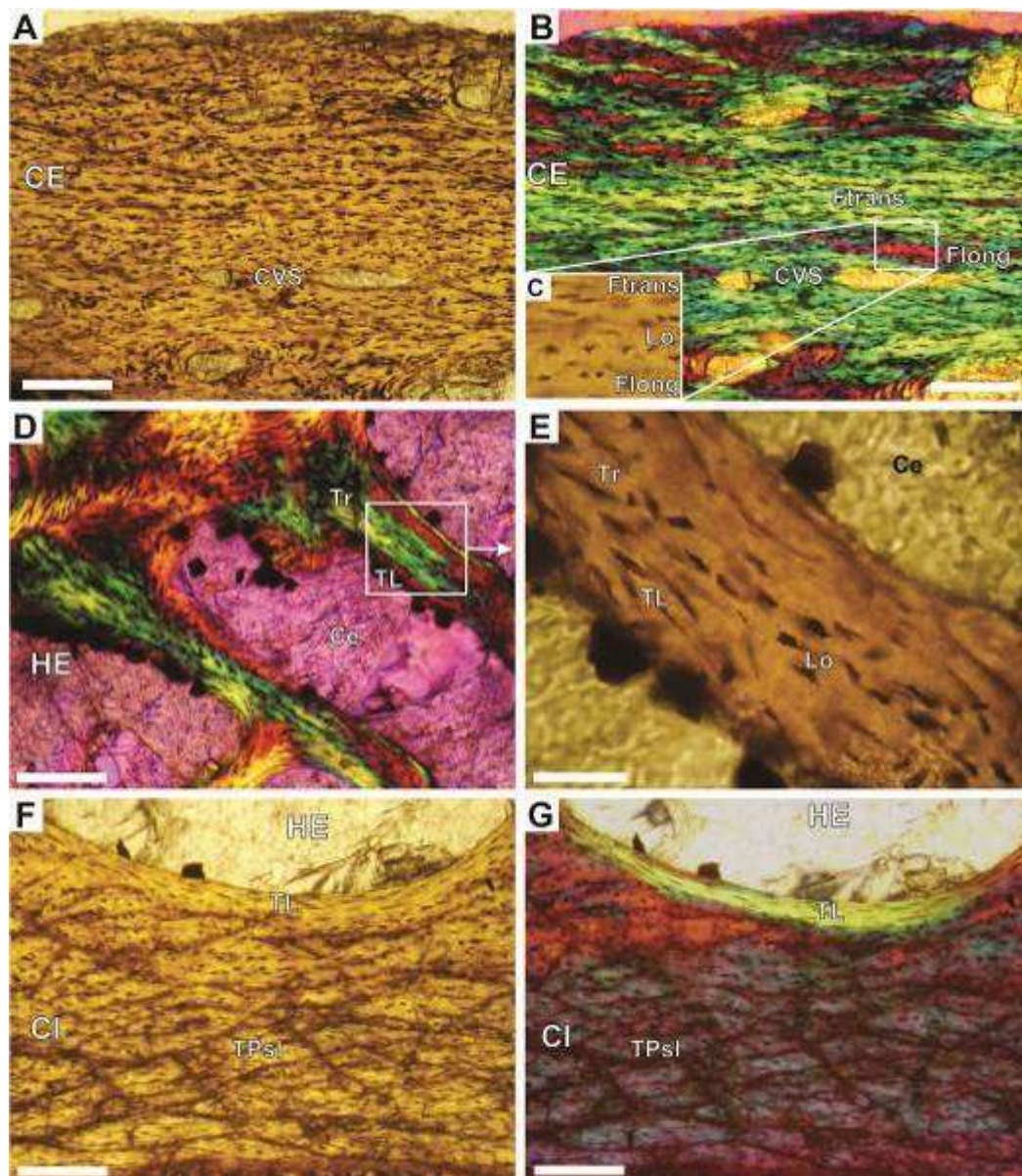


Figura 14 Histología ósea de placa costal indeterminada referida a *Patagoniaemys gasparinae* (MPEF-PV 10956) del Cretácico Superior de la provincia de Chubut. **A-B**, corteza externa de la placa costal. **A**, detalle de la corteza externa vista con luz transmitida normal. **B**, detalle de las fibras transversales y longitudinales vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de las lagunas de células óseas cortadas longitudinalmente (parte superior) y transversalmente (parte inferior). **D**, hueso esponjoso visto bajo luz polarizada más filtro lambda. **E**, detalle del recuadro señalado en **C** visto con luz normal. **F-G**, corteza interna, en **F** vista con luz normal transmitida, en **G** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; Flong, fibra cortada longitudinalmente; Ftrans, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; Lo, laguna de célula ósea; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 300 μ m.

Trapalcochelys sulcata † Sterli et al., 2013

Procedencia geográfica y estratigráfica: 4.6 kilómetros al sureste de la Salinas de Trapalcó, provincia de Río Negro. Formación Allen, Campaniano Superior - Maastrichtiano Inferior (Leanza, 1999; Hugo y Leanza, 2001; Leanza et al., 2004).

Comentarios: Los especímenes fueron inicialmente referidos por Broin y de la Fuente (1993) como Meiolanidae indeterminado. Recientemente, Sterli et al. (2013) describen la macro y microanatomía de estos especímenes y lo asignan como un nuevo género y especie de Meiolaniformes (*sensu* Sterli y de la Fuente, 2013). Se trata de un taxón de tamaño mediano-grande, el cual alcanzó una longitud cercana a 1 m en su caparazón.

Materiales estudiados: Se estudiaron dos placas del holotipo, un fragmento periférico izquierdo de la región posterior del caparazón y la 4^{ta} costal derecha (MLP 86-IV-5-2). Una descripción preliminar de esos cortes ha sido publicada por Sterli et al. (2013) donde se puede consultar imágenes del material estudiado.

Descripción histológica: Las superficies de la corteza externa e interna se caracterizan por presentar una textura entretejida áspera y muchos forámenes vasculares. El grosor de las placas va desde los 10 a 18 mm. La corteza externa en la placa costal es más gruesa que la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 67% del espesor de la sección. Los límites entre ambas cortezas y el hueso esponjoso están claramente definidos.

La corteza externa está formada por una matriz de paquetes de fibras estructurales de grosor variable, orientadas en distintas direcciones. Cada empaquetamiento está compuesto por fibras paralelas entre sí. Estas pueden orientarse de forma diagonal, paralela o perpendicular a la superficie externa de la corteza. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan en la misma dirección que las fibras en las que están inmersas. Las lagunas presentan canaliculi ramificados. La vascularización está compuesta por canales simples, abundantes osteonas primarias perimedulares y algunas osteonas secundarias (Figura 15A-B). Los canales primarios se orientan mayormente de forma longitudinal. Algunos canales se anastomosan, y otros se abren a la superficie externa por forámenes. Se observan marcas de crecimiento, las cuales, no obstante, son difíciles de caracterizar, no pudiendo establecerse si corresponden a líneas de crecimiento detenido o *annuli*.

El hueso esponjoso está compuesto por trabéculas finas y cortas. Las trabéculas

(Figura 15C) están revestidas de varias generaciones de tejido lamelar (Figura 15D). Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan en la misma dirección de las fibras. Los espacios intertrabeculares tienen diámetros variados, oscilando generalmente entre 200-500 μm , aunque en algunos casos alcanzan los 1000 μm . Estas celdillas tienen formas variadas y exhiben un alto grado de anastomosis.

La corteza interna, preservada en la placa costal únicamente, presenta fibras estructurales más organizadas, de orientación paralela y sub paralela a la superficie externa. En algunas partes se puede también observar tejido pseudolamelar, mayormente en la región de la costilla. Aquí las lagunas de células óseas tienen aspecto redondeado en sección. Las fibras se orientan de forma longitudinal a la progresión del elemento. Presenta escasa vascularización, la cual consiste de canales simples y osteonas primarias aislados en la región de la costilla principalmente (Figura 15E-F).

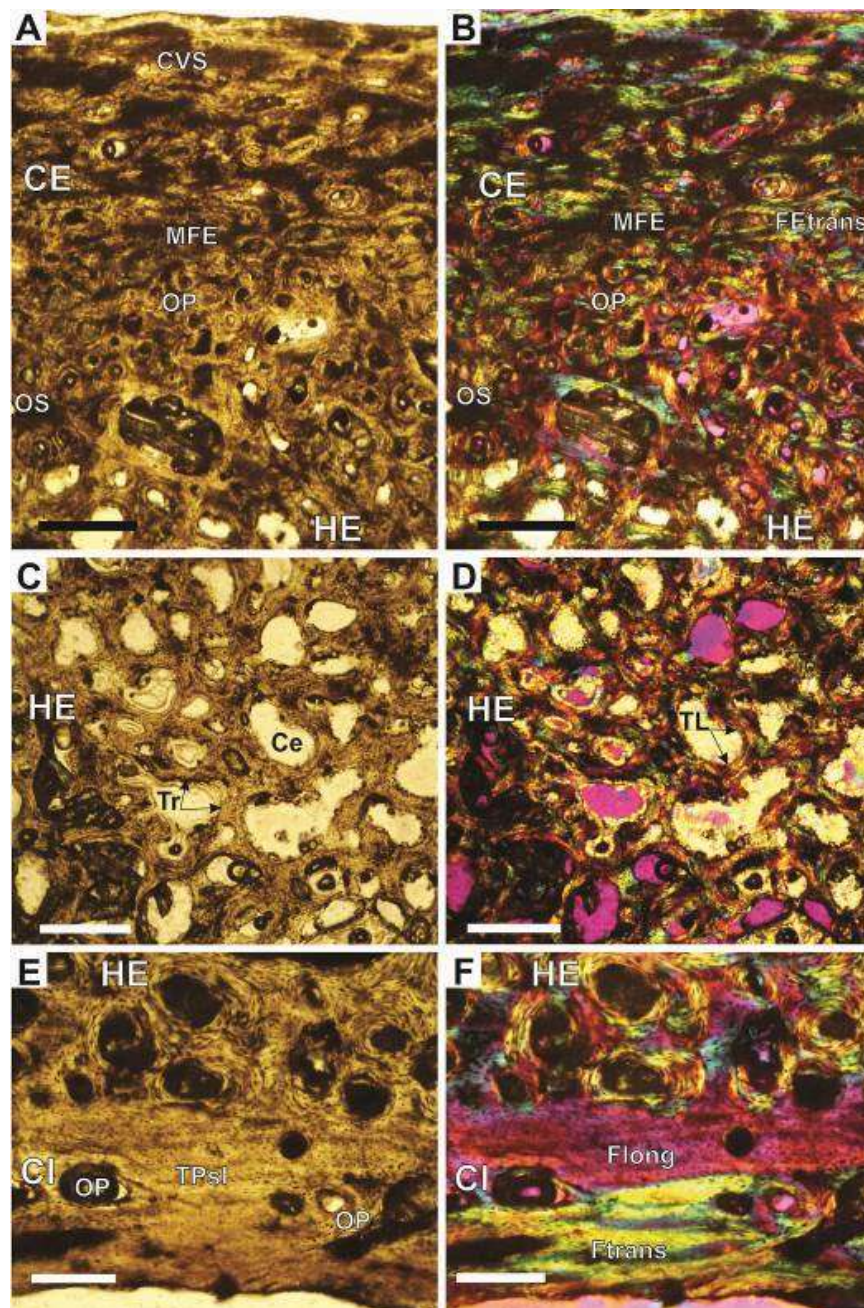


Figura 15 Histología ósea de placa costal 4^a referida a *Trpalcochelys sulcata* (MLP 86-IV-5-2) del Cretácico tardío de la provincia de Río Negro. **A**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso vista con luz transmitida normal. **B**, detalle de las fibras vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, vista general del hueso esponjoso con luz transmitida normal. **D**, hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **E**, corteza interna en el lugar de transición hacia la región de la costilla vista con luz transmitida normal. **F**, corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **Ftrans**, fibra estructural cortada transversalmente; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **HE**, hueso esponjoso; **MFE**, matriz de fibras estructurales entretejidas; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabécula. Barra igual a 300 μ m.

Pan-Pleurodira Joyce et al., 2004

Notoemys laticentralis † Cattoi y Freiberg, 1961

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Lotena, cantera El Ministerio “Los Catutos”, provincia de Neuquén. Niveles titonianos de la Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior (Leanza y Hugo, 1977; Leanza, 1980).

Comentarios: El holotipo de esta especie fue brevemente descrito y nominado como un nuevo taxón de quelonio por Cattoi y Freiberg (1961). Posteriormente fue redesignada y asignada como un plesioquelido por Wood y Freiberg (1977). A partir de la descripción de nuevos especímenes de Cerro Lotena, de la Fuente y Fernández (1989) y Fernández y de la Fuente (1994) la reasignan como un *stem* Pleurodira. Se caracteriza por ser un taxón de tamaño pequeño 22,5 - 23 cm (Caparazón dorsal con 23-27 cm de longitud para el holotipo MACN 18043, 28 cm de longitud para el material referido MOZ-P-2487 y 20 cm de longitud para el material referido MOZ-P-4040 (Wood y Freiberg, 1977; Fernández y de la Fuente 1988; Fernández y de la Fuente, 1993).

Materiales estudiados: Se realizaron dos cortes consecutivos en la placa costal indeterminada (MOZ-P-085, Figura 16) la cual proviene de un ejemplar que presenta similitudes con el holotipo tanto en la forma del caparazón como en las proporciones de las placas costales, neurales y, en el diseño de los escudos vertebrales y pleurales. Dichas similitudes, junto al tamaño relativo y la procedencia estratigráfica del material son empleadas para referir al espécimen a *Notoemys laticentralis*.



Figura 16 Fragmento indeterminado de placa costal referida a *Notoemys laticentralis* (MOZ-P-085) del Jurásico Superior de la provincia de Neuquén, en vista interna. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: La placa es muy delgada (4 mm), situación que se acentúa hacia los márgenes. La corteza externa es igual o levemente más fina que la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa alrededor del 60% del grosor de la sección (Figura 17).

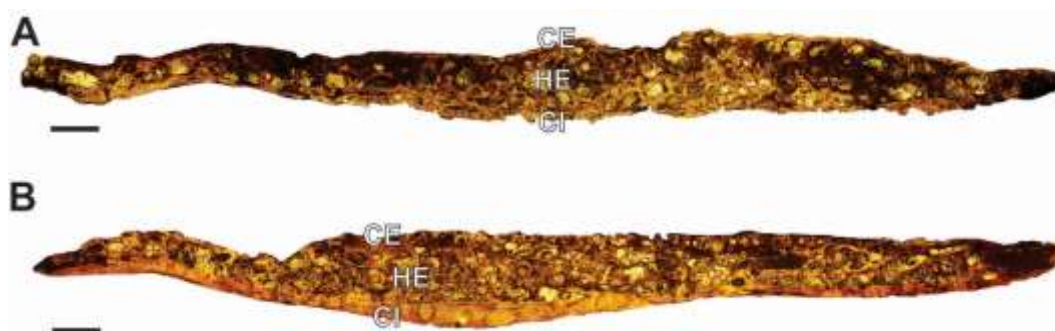


Figura 17 Microanatomía ósea de la placa costal indeterminada referida a *Notoemys laticentralis* (MOZ-P-085) del Jurásico Superior de la provincia de Neuquén. **A**, corte en la región lateral. **B**, corte en la región medial. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **HE**, hueso esponjoso; **CI**, corteza interna. Barra igual a 1,25 mm.

La corteza externa, en su parte profunda conservada, se forma enteramente de tejido primario. La matriz está compuesta por paquetes entretejidos de fibras estructurales. Estas se orientan mayormente de forma paralela y subparalela a la superficie externa, aunque también los hay de orientación oblicua, principalmente en dos direcciones, longitudinales y transversales al eje del elemento (Figura 18A-D). Las fibras estructurales son generalmente alargadas y de grosor variable. Las lagunas de células óseas son estrelladas y en mayor proporción fusiformes. Estas últimas se orientan paralelas y subparalelas a la superficie, siguiendo la dirección de las fibras que las contienen. La vascularización es moderada, compuesta por pocos canales vasculares simples longitudinales y

principalmente por osteonas secundarias. Las fibras de Sharpey son largas y se adentran en la corteza, orientándose de forma perpendicular a la superficie externa (Figura 18A-B). Parte de la región superficial de la corteza se encuentra erosionada. No se observan marcas de crecimiento.

Las trabéculas del hueso esponjoso son finas, mayormente formadas de tejido secundario, profundamente remodeladas. Los espacios intertrabeculares son amplios (600 μm), muchos de ellos fusionados entre sí. Las lagunas de células óseas son fusiformes y están orientadas de la misma forma que las fibras del tejido lamelar que recubre las trabéculas.

La corteza interna es principalmente avascular. Exhibe un tejido pseudolamelar de fibras largas de grosor variable (Figura 18E). Las fibras se orientan de forma longitudinal a la progresión del elemento en la región de la costilla. En la región marginal, cerca de la sutura, se registran fibras que se orientan de forma perpendicular. Se registran 3 marcas de crecimiento, dos de las cuales están muy juntas y otra más separada hacia la región profunda, no es posible distinguir que tipo de marcas son (Figura 18E).

La sutura está formada por una sola cresta aislada. La misma está recubierta por poco tejido lamelar. Se observan abundantes fibras de Sharpey largas. Estas se orientan perpendicular a la superficie de contacto entre las suturas, y luego cambian de orientación de forma paralela a la superficie externa (Figura 18F)

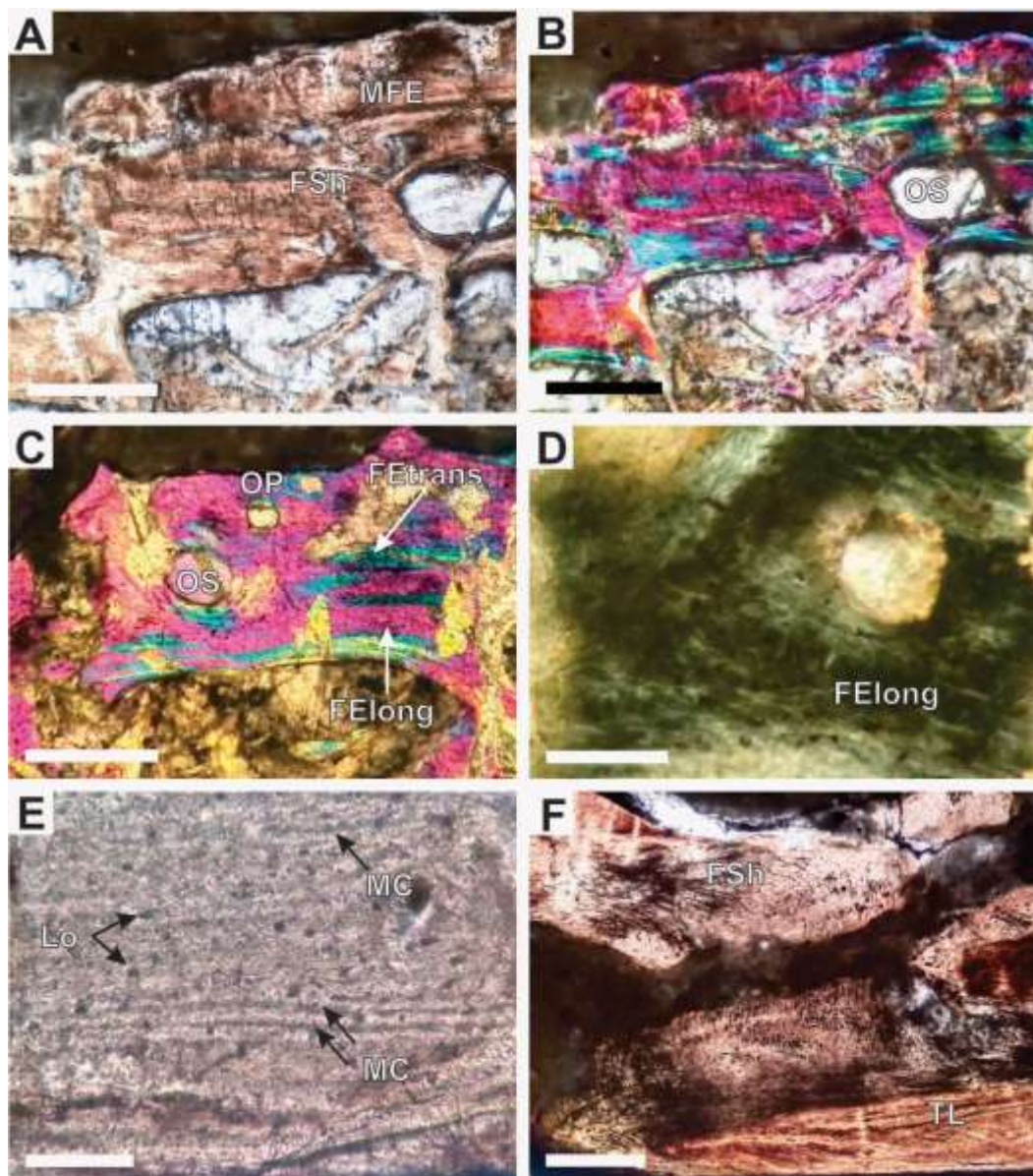


Figura 18 Histología ósea de placa costal indeterminada referida a *Notoemys laticentralis* (MOZ-P-085) del Jurásico Superior de la provincia de Neuquén. **A-C**, región profunda de la corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, y en **B-C** vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, matriz de fibras estructurales en la corteza externa vista con luz polarizada. **E**, detalle de la corteza interna vista con luz normal transmitida. **F**, detalle de la sutura vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** **FElong**, fibra estructural cortada longitudinalmente; **FEtrans**, fibra estructural cortada transversalmente; **FSh**, fibras de Sharpey; **Lo**, laguna de célula ósea; **MC**, marcas de crecimiento; **MFE**, matriz de fibras estructurales entretrejidas; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria. Barra en **A, B, C, F** igual a 300 μm , en **D, G** igual a 75 μm .

Pelomedusoides Cope, 1868

Pelomedusoides gen. et sp. indeterminado †

Procedencia geográfica y estratigráfica: descubierto en la Quebrada del Puesto, en las proximidades de Mina Aguilar, provincia de Jujuy. Formación Maíz Gordo, Paleoceno Superior (Broin y de la Fuente 1993; de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997; Sánchez y Marquillas, 2010).

Comentarios: Se conoce muy poco material de esta especie, el cual consiste en parte de la región anterior del caparazón dorsal. El largo total del caparazón fue estimado en 50 cm. A pesar de que sólo se conservó parte del espécimen, es posible determinar que el caparazón tiene una combadura poco pronunciada que es la condición normal de las tortugas acuáticas. Presenta ornamentación o decoración, que se caracteriza por pozos poligonales pequeños, la mayoría de ellos con 5 lados, que presentan 6 x 5 o 6 x 4 mm de largo y ancho. Estos pozos muestran un patrón irregular, aproximadamente dispuesto de manera que su longitud es perpendicular al borde anterior.

Materiales estudiados: Se tomaron muestras de una placa periférica y 6 fragmentos costales indeterminados de material referido (MLP-73-VII-4-1, Figura 19).

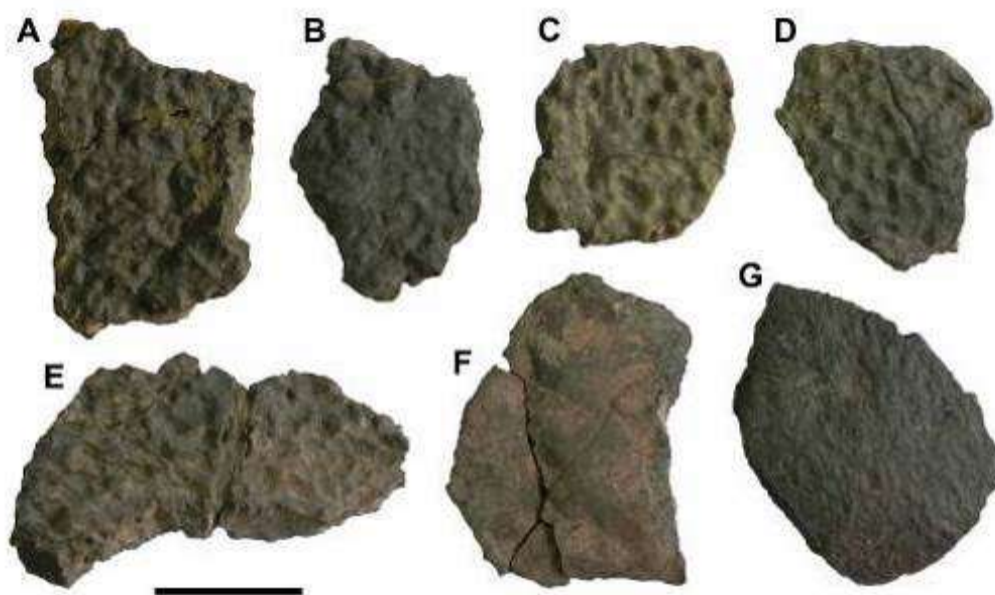


Figura 19 Materiales seleccionados referidos a *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado (MLP-73-VII-4-1) del Paleoceno Superior de la provincia de Jujuy, en vista externa. **A**, fragmento indeterminado de la placa periférica anterior. **B-G**, fragmentos indeterminados de placas costales. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Todas las placas presentan un grosor de entre 8 a 11 mm. En su microanatomía se aprecia que la corteza externa tiene el doble del grosor que la interna. Por su parte el hueso esponjoso ocupa el 50% del espesor total de la sección. Los límites entre el tejido compacto de ambas cortezas y el hueso esponjoso son bastante claros (Figura 20A-D).

La corteza externa muestra una matriz compuesta por tejido pseudolamelar y tejido formado por una matriz de fibras entretrejidas. Estos tejidos se intercalan en diferentes partes de la corteza, aunque en general el tejido pseudolamelar aparece más en la región profunda y la matriz de fibras entretrejidas en la región superficial (Figura 20A-D). Las lagunas de células óseas son fusiformes en su mayoría. No se preservan los canaliculi. La vascularización es escasa, compuesta principalmente por canales simples longitudinales que pueden anastomosarse y osteonas primarias, las cuales son relativamente escasas. Se observan varias marcas de crecimiento en todas las placas. Al respecto, se pueden contar desde 8 a 14 líneas de crecimiento detenido según la placa. Se observan también varias líneas de crecimiento detenido interrumpidas, las cuales siguen patrones similares a los de la ornamentación. Se observan osteonas secundarias de gran tamaño (500-600 μm de diámetro), todas ellas con una gran cantidad de tejido lamelar formado en generaciones

sucesivas.

El hueso esponjoso se estructura en trabéculas muy finas y largas, todas ellas altamente remodeladas. No se registra una orientación particular, aunque predominan levemente las trabéculas verticales. Las mismas están revestidas de tejido lamelar. Aquí se preservan muy pocas lagunas de células óseas fusiformes. Los espacios intersticiales casi no contienen restos de tejido primario (Figura 20E). Las celdillas exhiben formas variables y su tamaño generalmente va de los 250 a 600 μm de diámetro. Algunas de éstas pueden fusionarse formando espacios de mayor tamaño, las cuales alcanzan hasta 1000 μm de diámetro.

La corteza interna está formada por tejido pseudolamelar muy ordenado, cuyas fibras alcanzan en muchas regiones una organización de tipo lamelar (Figura 20F). Las fibras se orientan paralelas a la superficie externa y a su vez son paralelas y perpendiculares al eje mayor de la placa. Las lagunas de células óseas son fusiformes y no se preservan canaliculi.

Las suturas sólo se preservaron de forma muy fragmentada, en dos placas del plastrón. Dichas estructuras presentan crestas cortas con tejido lamelar recubriendo los mismos. Se aprecian fibras de Sharpey, pero estas son poco abundantes y relativamente cortas. Las mismas se orientan paralelas a las proyecciones.

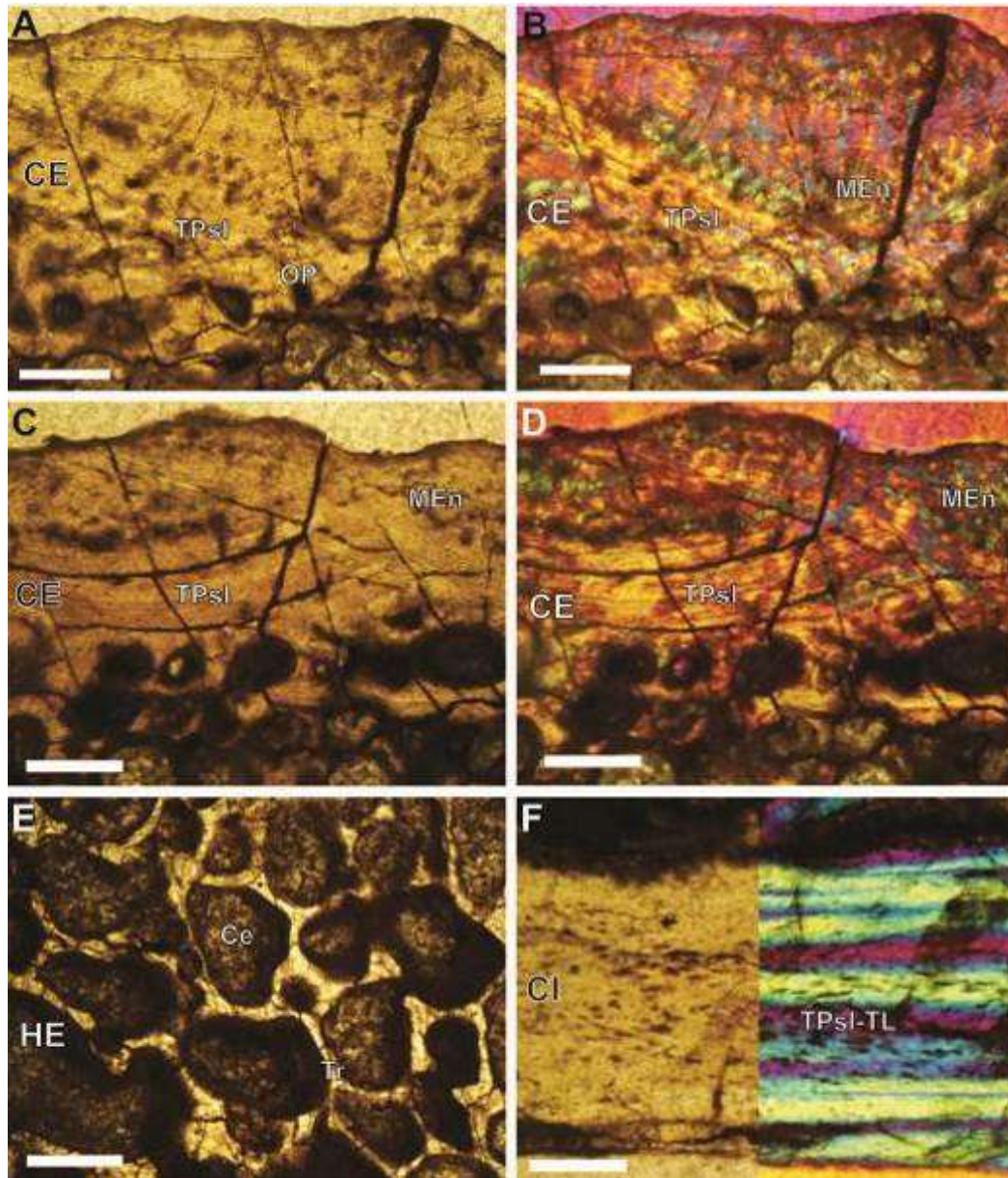


Figura 20 Histología ósea de placas costales referidas a *Pelomedusoides* gen. et. sp. indeterminado (MLP-73-VII-4-1) del Paleoceno Superior de la provincia de Jujuy. **A-B**, detalle de la corteza externa, en **A** vista con luz transmitida normal, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, detalle de la corteza externa, en **C** vista con luz transmitida normal, en **D** detalle de las fibras vistas con luz polarizada más filtro lambda. **E**, hueso esponjoso visto con luz transmitida normal. **F**, vista de la corteza interna, mitad izquierda vista con luz transmitida normal y mitad derecha con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **HE**, hueso esponjoso; **MEn**, matriz de fibras entretejidas; **OP**, osteona primaria; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **TPsl-TL**, tejido pseudolamelar - tejido lamelar; **Tr**, trabécula. Barra igual a 300 μ m.

Podocnemidinura indeterminado 1†

Procedencia geográfica y estratigráfica: proveniente del margen del embalse Exequiel

Ramos Mexia en la Localidad Villa el Chocón, provincia de Neuquén. Formación Candeleros, asignada al Cenomaniano Inferior-Medio (Hugo y Leanza, 2001).

Comentarios: Se preserva gran parte del caparazón dorsal como también parte del plastrón. Ambos especímenes (MMCH-PV-73) son referidos a Podocnemidinura indeterminado por la forma más redondeada en perfil transversal y por el caparazón dorsal más elevado en comparación con Pelomedusoides basales. La mayoría de los caracteres diagnósticos de Podocnemididae se encuentran en el cráneo (de la Fuente 2003; Gaffney et al., 2006; Gaffney et al., 2011). La presencia de un surco pectoral-abdominal que no ingresa hasta dentro del mesoplastrón lo diferencian de los podocnemidoideos presentes en las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto (Maniel, 2016, pags. 142-145). En *Portezueloemys patagonica* este surco atraviesa el plastrón mucho más adelante que en el espécimen MMCH-Pv-73, lo que también lo diferencia del taxón nominado de la Formación Portezuelo. MMCH-Pv-73 presenta una neural 1^{ra} con una morfología muy similar a la que puede ser inferida en el material de la Formación Plottier, sugiriendo la presencia de un nuevo taxón (Maniel, 2016). En esta tesis se decidió preservar la nomenclatura Podocnemidinura indeterminado por la ausencia de caracteres más diagnósticos. Se estima un largo aproximado del caparazón en 31 cm.

Materiales estudiados: Se estudiaron un fragmento indeterminado de placa costal y un fragmento del plastrón (MMCH-PV-73, Figura 21).



Figura 21 Materiales seleccionados referidos a Podocnemidinura indeterminado 1 (MMCH-PV-73) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, en vista externa. A, fragmento indeterminado del plastrón. B, porción indeterminada de una placa costal indeterminada. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas en general presentan un grosor de 2 a 4 mm. La corteza externa posee casi el doble de espesor que la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa

aproximadamente el 60% del grosor de la sección. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es poco clara (Figura 22A).

La corteza externa está formada por tejido primario, principalmente de tipo pseudolamelar. Las fibras son finas, orientadas de forma paralela y perpendicular con respecto al eje mayor de las placas (Figura 22B). Las lagunas de células óseas son esféricas y fusiformes. Los canaliculi están muy poco preservados y son en general cortos. La corteza está muy vascularizada con canales simples anastomosados formando un patrón de tipo plexiforme. Algunos canales están abiertos a la superficie. Hay escasas osteonas primarias de orientación longitudinal. Las fibras de Sharpey se proyectan mayormente de forma perpendicular a la superficie externa, su longitud es variable y se encuentran dispersas por toda la corteza; algunas se orientan paralelas a la superficie externa en la zona perimedular (Figura 22C-D). En las placas del plastrón se observan, de forma no muy clara, tres marcas de crecimiento cuya tipología no pudo ser precisada. Las mismas están muy estrechamente asociadas a fibras de Sharpey, de forma que las fibras se cortan en cada marca y vuelven a aparecer luego de la misma. Las fibras extrínsecas se caracterizan por ser muy cortas y están fuertemente ordenadas, ocupando sólo la porción de la corteza que corresponde a cada zona. En el plastrón aparece un cambio de orientación en el tejido pseudolamelar en el margen de la placa (Figura 22E). En la parte superficial la orientación de las fibras es paralela a la superficie, mientras que en la porción más profunda las fibras son perpendiculares a la superficie.

El hueso esponjoso está formado por trabéculas cortas de grosor variable y sin orientación definida. Las celdillas son circulares o subcirculares y rondan entre los 750 a los 100 μm de diámetro. Algunos espacios pueden coalescer para formar cavidades más grandes.

La corteza interna posee una matriz mayormente de tipo pseudolamelar (Figura 22F), aunque en algunas regiones es posible reconocer también tejido lamelar. En las placas del plastrón aparecen paquetes de fibras perpendiculares y paralelas a la progresión del elemento. Allí las lagunas de células óseas son estrelladas y fusiformes de acuerdo a las fibras donde están inmersas. Los canaliculi son cortos. La vascularización es moderada en el plastrón, con canales simples, osteonas primarias perimedulares de orientación longitudinal. El elemento costal es principalmente avascular. No es posible reconocer fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

La sutura presenta crestas finas y largas. Se observa una capa de tejido lamelar que recubre la superficie de la sutura, con lagunas de células óseas ahusadas. En la parte interna

de la sutura se observa tejido primario similar al visto en la corteza externa. Presentan fibras de Sharpey paralelas a la corteza.

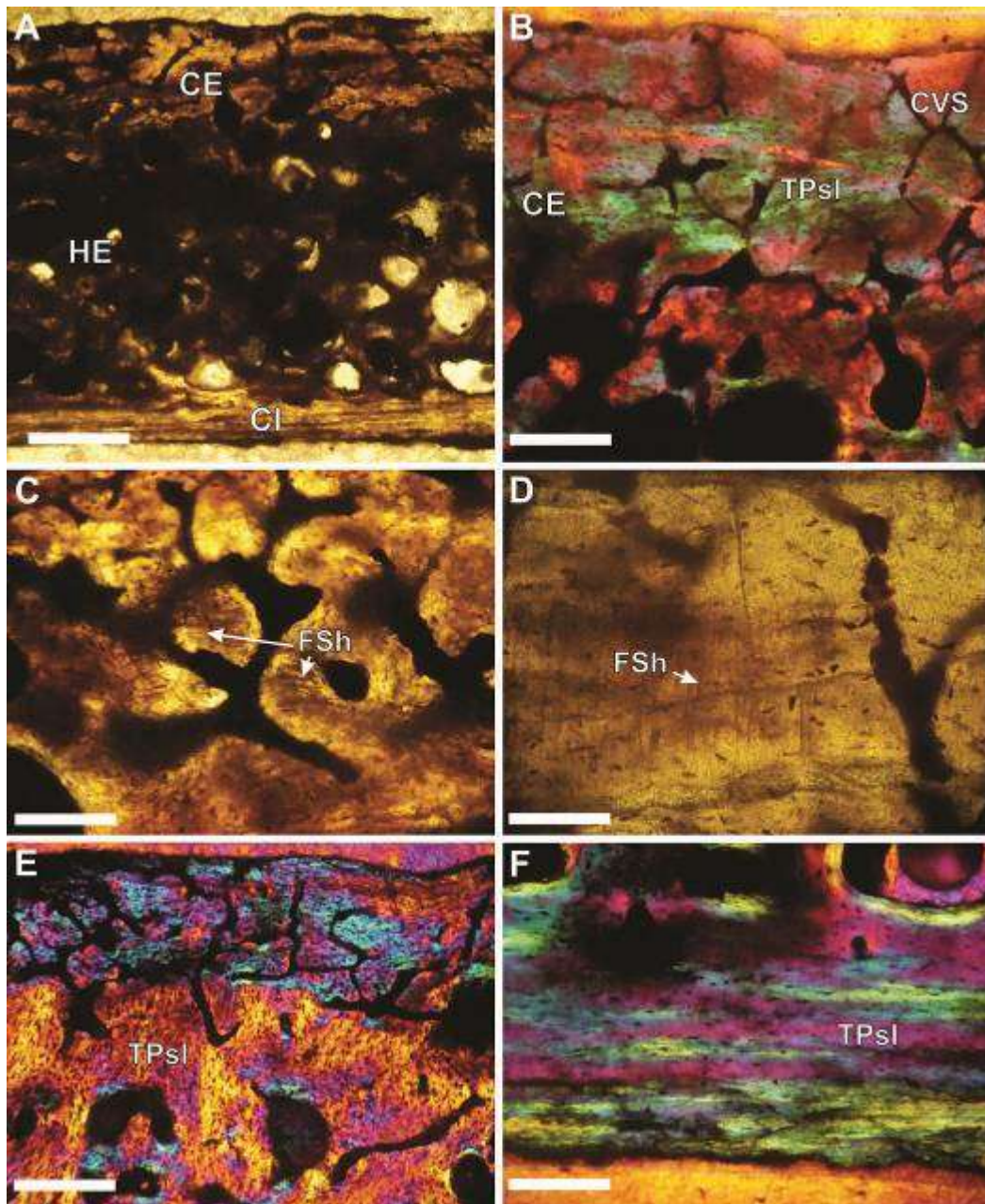


Figura 22 Histología ósea del material referido a *Podocnemidina* indeterminado 1 (MMCH-PV-73) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-C**, fragmento de placa indeterminada del plastron. **A**, corteza externa, hueso esponjoso y corteza interna vistos con luz transmitida normal. **B**, región superficial de la corteza externa vistas bajo luz polarizada con filtro lambda. **C**, región profunda de la corteza externa vistas bajo luz normal transmitida. **D-F**, porción de placa costal mostrando el detalle de las fibras de Sharpey. **D**, detalle de las fibras de Sharpey vistas bajo luz normal transmitida. **E**, detalle del extremo cerca de la sutura mostrando la diferencia en la dirección del tejido visto bajo luz polarizada con filtro lambda. **F**, detalle de la corteza interna vista bajo luz polarizada con filtro lambda. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; FSh, fibras de Sharpey; HE, hueso esponjoso; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A** igual a 500 µm, en **B, C, E, F** igual a 200 µm, en **D** igual a 50 µm.

Podocnemidinura indeterminado 2 †

Procedencia geográfica y estratigráfica: La Invernada, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén. Formación Bajo de la Carpa, Cretácico Superior, Santoniano (Hugo y Leanza, 2001).

Comentarios: El material se encontró aislado, presenta caracteres típicos de Pelomedusoides como los mesoplastrones más largos que anchos o la longitud de la distancia axilo-inguinal como la más larga de la serie plastral. La naturaleza fragmentaria del material no permite asignar el material a un nivel menos inclusivo, por lo que se asigna a este individuo como un Podocnemidinura indeterminado.

Materiales estudiados: Se realizaron dos cortes consecutivos, uno medial y otro lateral en la placa costal 1^{ra} del ejemplar MAU-PV-LI-552 – MAU-Ph-LI-008.

Descripción histológica: La placa muestra un grosor de 14 mm. Su microanatomía revela que la corteza externa es el doble de gruesa que la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa el 60-70% del total de la sección. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es clara (Figura 23).



Figura 23 Microanatomía ósea placa costal 1^{ra} referida a Podocnemidinura indeterminado 2 (MAU-PV-LI-552) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; HE, hueso esponjoso; CI, corteza interna; TS, sutura. Barra igual a 2,5 mm.

La corteza externa muestra un tejido dominado por fibras orientadas de forma paralela y subparalela a la superficie. También hay, aunque en menor cantidad, fibras diagonales y transversales, las cuales forman una matriz de fibras entretejidas (Figura 24A-C). Asimismo, las fibras intrínsecas se orientan paralelas y perpendiculares con respecto a

la progresión del elemento. En la región medial las fibras tienden a orientarse más perpendiculares al eje que en la región lateral donde predominan las de orientación longitudinal. Las lagunas de células óseas tienen, en general, aspecto ahusado en la región media y redondas en la región lateral (Figura 24D). Los canaliculi tienen longitud variable y están ramificados. La vascularización varía en la parte medial y lateral. La misma es relativamente baja en la región medial de la placa, donde se compone de canales simples longitudinales y algunos radiales, poco anastomosados, con numerosas osteonas primarias longitudinales en la región media de la corteza. En la región lateral la vascularización es moderada, dominada por un patrón reticular de canales simples. En la región más profunda se observan algunas osteonas secundarias dispersas, mientras que las osteonas primarias están casi ausentes. El tejido cortical exhibe numerosas líneas de crecimiento desarrolladas a diferentes alturas de la corteza. Las mismas se organizan en grupos de dos o tres líneas fuertemente agrupadas entre sí. En cuanto a su número y distribución de las líneas, la parte más profunda contiene 8, la región media 4 (tres juntas y una separada), y la región más superficial 3, las cuales están fuertemente agrupadas. Las fibras de Sharpey se distribuyen por toda la corteza, estas no tienen una longitud homogénea y están orientadas perpendiculares a la superficie.

El hueso esponjoso está altamente remodelado, mostrando trabéculas finas y largas revestidas de sucesivas generaciones de tejido lamelar, en algunos casos con alternancia en la orientación de las fibras de las lamelas. El tejido lamelar secundario ostenta lagunas de células óseas muy ahusadas. Se aprecian restos de tejido primario cuya microestructura es similar al encontrado en la corteza externa, incluyendo fibras de Sharpey, aunque en la región medial se observan abundantes restos de corteza interna (Figura 25). Se preservan numerosos canaliculi alargados y ramificados. Los espacios intertrabeculares o celdas son amplios, aproximadamente de 400-500 μm de diámetro, sin forma definida. Muchos de estos espacios se fusionan formando grandes cavidades que llegan a los 1000 μm .

La corteza interna se manifiesta en un tejido pseudolamelar con fibras paralelas a la superficie de la misma. Al mismo tiempo las fibras se orientan transversales y longitudinales a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son fusiformes, con canaliculi largos y ramificados. La vascularización es reducida. En la región del estribo axilar presenta una hilera continua de osteonas primarias longitudinales, la cual se extiende hacia el margen. En la región lateral, en cambio, se ven canales simples y osteonas primarias de menor tamaño que las anteriores, todas orientadas longitudinalmente. El tejido cortical exhibe largas fibras de Sharpey únicamente en la región lateral, hacia la parte

anterior de la placa. Estas fibras están orientadas de forma oblicuas, proyectadas hacia el centro del corte. La región medial de la placa costal, en la porción del centro de la corteza interna donde se encuentra la sutura del estribo, se puede observar diferentes generaciones de crecimiento gracias a la poca remodelación del hueso esponjoso en esa zona.

Las suturas se encuentran formadas por crestas cortas. Exponen abundantes fibras extrínsecas paralelas a las protrusiones que se extienden hasta el hueso esponjoso. La parte profunda de las crestas presenta tejido similar al encontrado en la corteza externa. Casi no presenta tejido lamelar recubriendo las crestas.

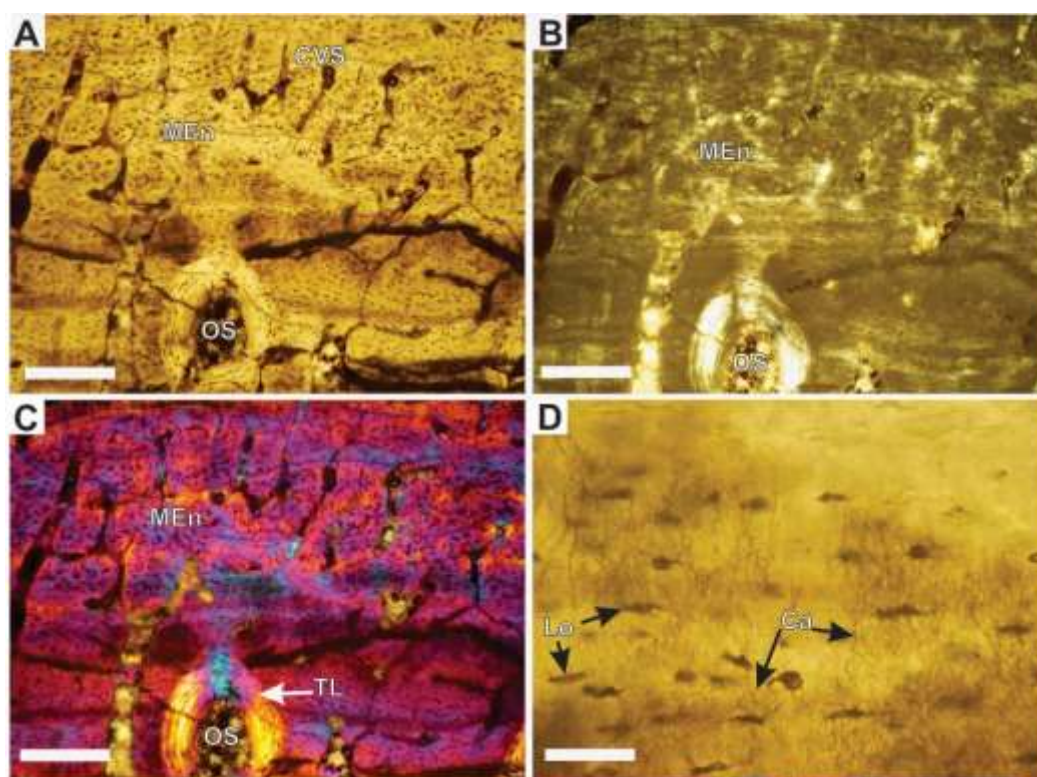


Figura 24 Histología ósea de placa costal 1^{ra} referida a *Podocnemidina* indeterminado 2 (MAU-PV-LI-552) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A**, vista general de la corteza externa vista con luz transmitida normal. **B**, corteza externa con detalle de las fibras vista con luz polarizada. **C**, detalle de las fibras en la corteza externa vistas con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ca, canaliculi; CVS, canal vascular simple; MEn, matriz de fibras entretejidas; Lo, laguna de célula ósea; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar. Barra en **A**, **B**, **D** igual a 200 μ m, en **C** igual a 50 μ m.

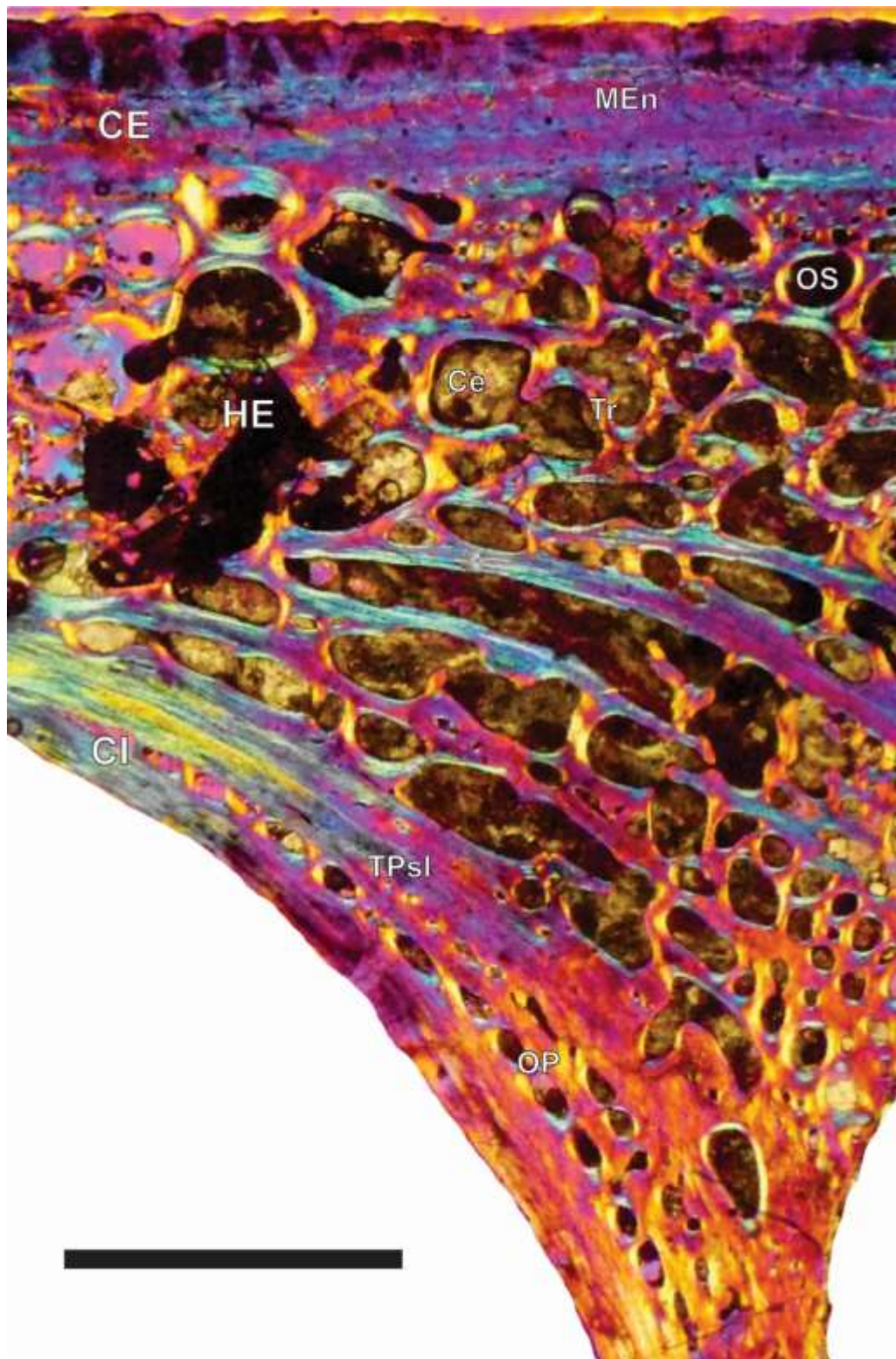


Figura 25 Histología ósea de la placa costal 1^{ra} referida a *Podocnemidina* indeterminado 2 (MAU-PV-LI-552) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, vista con luz polarizada más filtro lambda. Se observan restos de tejido pseudolamelar en la región profunda del hueso esponjoso. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entreteljadas; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 1,25 mm.

Portezueloemys patagonica † de la Fuente, 2003

Procedencia geográfica y estratigráfica: Sierra del Portezuelo, provincia de Neuquén. Formación Portezuelo, Cretácico Superior, Turoniano tardío - Coniaciano temprano (Hugo y Leanza, 2001).

Comentarios: Esta especie fue nominada por de la Fuente (2003) referida como un Podocneminoidea basal *sensu* Lapparent de Broin (2001) (=Podocnemidura *sensu* Gaffney et al., 2006). Porque a pesar de poseer en el cráneo y en el caparazón una morfología similar a la observada en los podocnemidos, las alas pterigoideas no se proyectan más allá del borde de este hueso sobre la fosa infratemporal del cráneo y no se extienden posteromedialmente hasta la sutura con el basiesfenoide como en los podocnemidos (de la Fuente, 2003). Se estima que el tamaño del caparazón dorsal es de 24 cm de longitud.

Materiales estudiados: Se tomaron muestras de 6 elementos fragmentarios. Tres de los cuales incluyen una placa periférica 3^{ra}, un fragmento del margen lateral de un hipoplastron y una placa costal indeterminada, pertenecientes al holotipo MCF-PVPH-338. Las otras tres, una placa costal indeterminada, una periférica indeterminada y un elemento indeterminado correspondientes, pertenecientes al espécimen referido MCF-PVPH-339 (Figura 26).

Descripción histológica: El grosor de las placas es de 4 a 6.5 mm. Ambas cortezas presentan el mismo espesor (la corteza interna puede ser no obstante levemente más gruesa en ocasiones). El hueso esponjoso por su parte ocupa 50% del espesor total en sección. La transición entre el hueso compacto de las cortezas y el tejido esponjoso no está claramente definida. La placa periférica presenta una forma triangular, con una corteza externa dividida en dos caras, dorsal y ventral (Figura 27A-F).

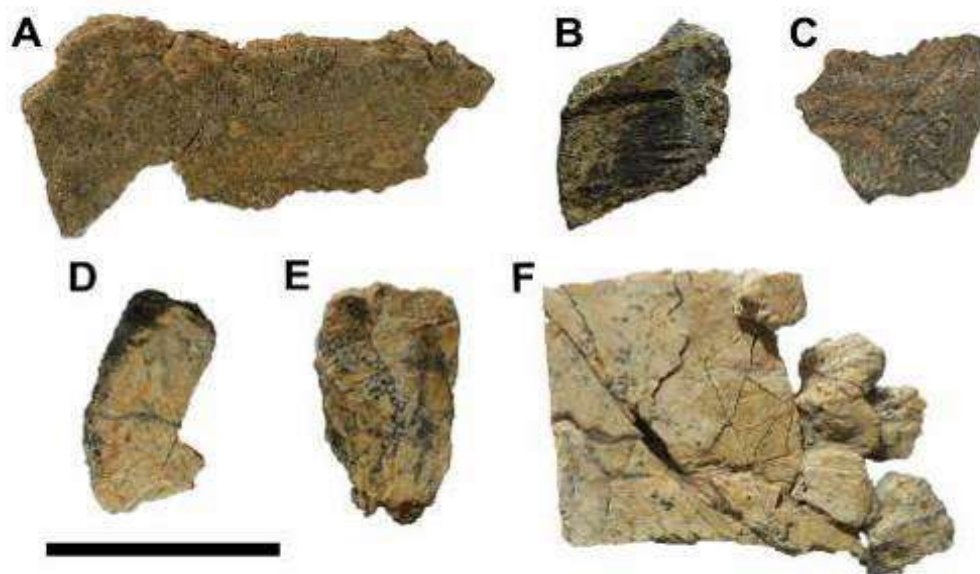


Figura 26 Materiales seleccionados, en **A-C** referidos, en **D-F** holotipo de *Portezueloemys patagonica* del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén (MCF-PVPH-339). **A**, fragmento indeterminado en vista externa. **B**, fragmento de placa costal indeterminada en vista interna. **C**, porción de placa periférica en vista interna. **D**, fragmento de placa periférica 3^{ra} del margen anterior izquierdo en vista externa. **E**, margen lateral del hipoplastron en vista externa. **F**, porción lateral de placa costal izquierda en vista externa. Barra igual a 3 cm.

La corteza externa se caracteriza por presentar dos capas, una superficial y una profunda. La capa superficial está compuesta por tejido pseudolamelar, cuyas fibras se orientan de forma paralela y perpendicular con respecto a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son aquí fusiformes. La vascularización en esta capa está dominada por canales longitudinales simples que suelen anastomosarse formando redes y abrirse a la superficie (Figura 27A-B). Por su parte, la capa profunda de la corteza está formada por una matriz de fibras entretejidas. Esta matriz se caracteriza por poseer lagunas estrelladas. La vascularización en esta capa está principalmente compuesta por osteonas primarias longitudinales, las cuales suelen estar anastomosadas. Las dos capas varían en grosor. En la placa periférica MCF-PVPH-338, costal y los dos fragmentos indeterminados MCF-PVPH-339, la capa superficial exhibe un espesor más importante que la capa profunda en la mayor parte de la corteza, situación que se invierte en el hipoplastron y costal MCF-PVPH-338. No se preservan canaliculi. Las fibras de Sharpey son abundantes y de longitud variable. Las más largas se encuentran en la placa periférica, en donde penetran hasta el hueso esponjoso. Las fibras extrínsecas se orientan de forma perpendicular y diagonal a la superficie externa. El hueso primario presenta numerosas líneas de crecimiento detenido en el tejido pseudolamelar, cuya distribución es homogénea a lo largo de la corteza. Se pueden contar hasta 15 de éstas marcas de crecimiento,

distribuidas por toda la región superficial (Figura 27C). Se observa remodelación en la región perimedular de la corteza, la cual exhibe osteonas secundarias.

El hueso esponjoso presenta trabéculas de varios tipos, mayormente cortas y gruesas, aunque también se observan, de forma menos frecuente, otras de aspecto más alargado y delgado. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar formado en sucesivas generaciones. Aquí se preservan lagunas de células óseas de aspecto fusiforme. Los espacios intersticiales están rellenos de matriz de fibras entretejidas similar a la reconocida en la parte profunda de la corteza externa, pero también se reconoce abundante tejido similar al de la corteza interna (Figura 27E-F). Las celdillas tienen forma variable y su tamaño promedia los 100 μm de diámetro. Algunos de estos espacios pueden fusionarse formando cavidades más amplias, las cuales alcanzan diámetros de hasta 500 μm .

La corteza interna está principalmente formada por tejido pseudolamelar (Figura 27D). Las fibras se distribuyen paralelas a la corteza externa, orientándose de forma transversal y perpendicular a la progresión del elemento. La vascularización es profusa y está conformada tanto por osteonas primarias y canales simples, todos ellos longitudinales. Se registran numerosas líneas de crecimiento detenido distribuidas por toda la corteza. El hipoplastron MCF-PVPH-338 presenta una región con tejido lamelar.

La sutura exhibe crestas relativamente cortas. Los mismos presentan abundante tejido similar al observado en la corteza externa y están revestidos por una delgada capa de tejido lamelar. Las fibras de Sharpey son numerosas, densas y muy largas. Estas penetran hasta el hueso esponjoso. Su orientación espacial es paralela a la dirección de las protrusiones. En las regiones internas de las suturas se observan líneas de crecimiento detenido que dibujan el contorno de las crestas.

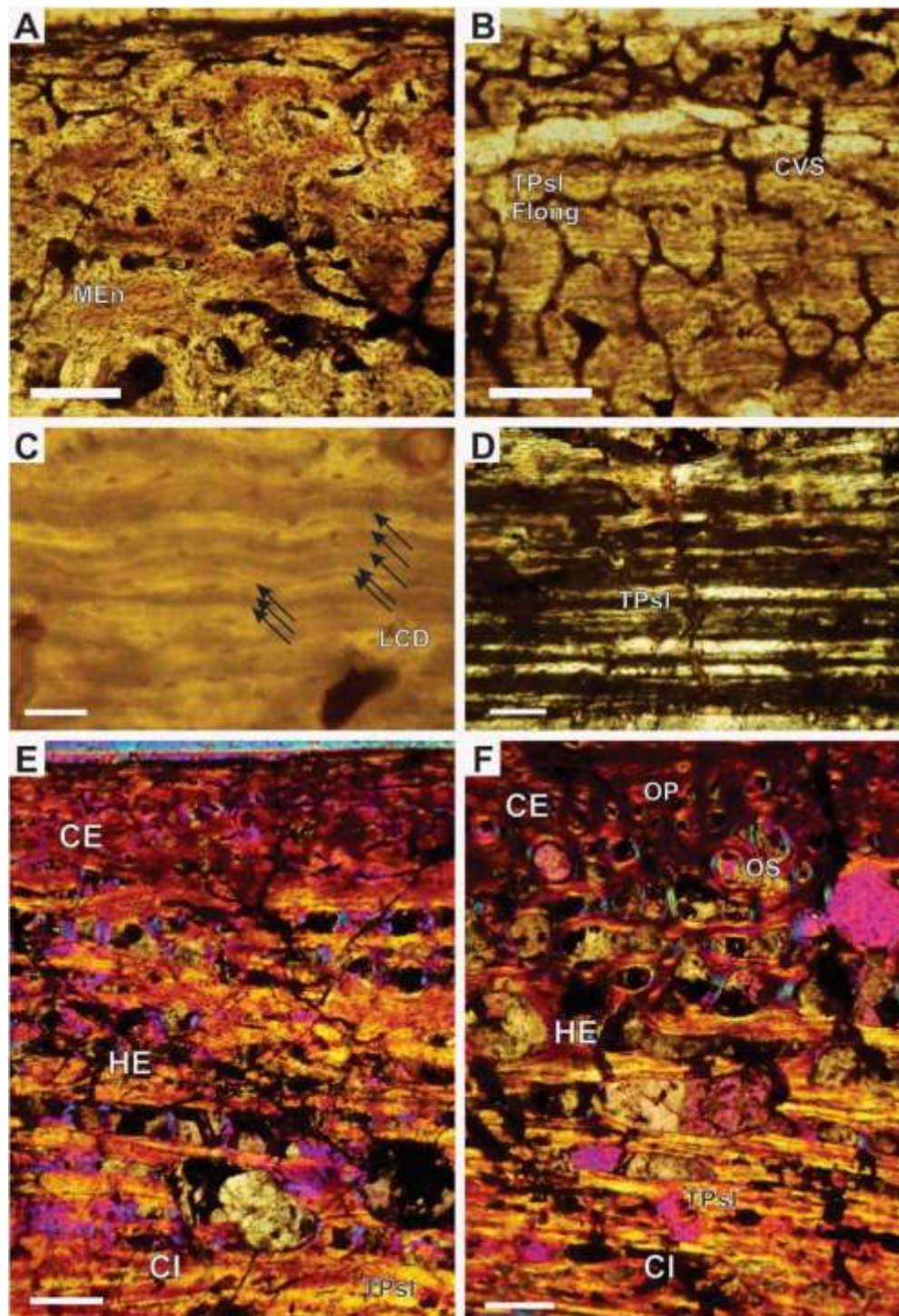


Figura 27 Histología ósea del holotipo de *Portezueloemys patagonica* del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A**, corteza externa del hypoplastron (MCF-PVPH-338) vista con luz transmitida normal. **B-C**, detalles de la placa costal (MCF-PVPH-339). **B**, detalle de la corteza externa vista con luz transmitida normal mostrando canales en red. **C**, detalle de las líneas de crecimiento detenido (flechas negras) vista con luz transmitida normal. **D**, corteza interna del hypoplastron (MCF-PVPH-338) vista con luz polarizada. **E**, vista general del hipoplastron (MCF-PVPH-338) con luz polarizada más filtro lambda. **F**, Vista general de la placa costal (MCF-PVPH-339) con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **HE**, hueso esponjoso; **LCD**, línea de crecimiento detenido; **MEh**, matriz de fibras entretrejidas; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **TPsl**, tejido pseudolamelar Barra en **A**, **B**, **D** igual a 200 μm , en **C** igual a 25 μm , en **E**, **F** igual a 500 μm .

Podocnemis unifilis Troschel, 1848

Distribución geográfica: Ríos Orinoco y Amazonas de Brasil, este de Colombia, este de Ecuador, noreste de Perú, norte de Bolivia, Guyanas y Venezuela (Iverson, 1992; van Dijk et al., 2014, Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Tanto Mittermeier y Wilson (1974) como Wermuth y Mertens (1977) han sugerido que *Emys cayennensis* Schweigger, 1812, sería el nombre más antiguo para esta especie. Del mismo modo, Bour (en Pritchard y Trebbau, 1984) sugiere que MNHN 8359 es uno de los especímenes en los que Schweigger (1812) basó su descripción de *Emys cayennensis*. Por el contrario, Hoogmoed y Grüber (1983) sugirieron que *Emys cayennensis* es un sinónimo junior de *Podocnemis expansa* y que *Emys dumerilianus* sería entonces el nombre más antiguo disponible para *Podocnemis unifilis*. Aunque Iverson (1992) no descartó la disponibilidad de *Emys cayennensis*, este autor sugirió usar el nombre más estable de Troschel (1848), *Podocnemis unifilis*, para esta especie. Suele alcanzar un tamaño de 68 cm en estado adulto, aunque el ejemplar estudiado posee 25 cm de largo (Figura 28). Esta especie habita en lagos, estanques, llanuras de inundación, pantanos, lagunas y meandros a lo largo de los ríos (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se examinó la microestructura de cuatro placas costales, dos completas (3^{ra} y 4^{ta}), y dos fragmentarias (mitad de la 2^{da} y la 5^{ta}), de un subadulto MHNSR-sin catalogar, proveniente del Perú (Figura 28).



Figura 28 Caparazón dorsal referido a *Podocnemis unifilis* (MHNSR-H-sin catalogar) ejemplar subadulto proveniente del Perú, en vista exterior. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas costales presentan un grosor general de 3 mm. La corteza externa posee tres veces el grosor de la corteza interna. El 60% del total del área en sección está ocupada por hueso esponjoso. La transición entre la corteza externa, interna y el hueso esponjoso es notoria (Figura 29A-B).

La corteza externa está formada por una matriz donde las fibras intrínsecas se orientan paralelas, perpendiculares y oblicuas a la progresión del elemento. A su vez, la mayor parte de ellas se disponen de forma paralela y sub-paralela a la superficie externa. El mayor grado de organización de las fibras intrínsecas se aprecia en la porción más superficial de la corteza y en cercanía a las suturas. Las lagunas de células óseas exhiben una densidad relativamente baja y, tal como ocurre en otras muestras, su aspecto varía en función a la forma que estas fueron seccionadas. Considerando el grado de vascularización, el tejido cortical posee abundantes canales radiales simples, los cuales se anastomosan formando una red que se extiende por toda la corteza y alcanza al hueso esponjoso. En la región perimedular se aprecian algunas osteonas primarias con orientación longitudinal. La reconstrucción haversiana es poco marcada, pudiendo observarse algunas osteonas secundarias en la zona perimedular. No se observan marcas de crecimiento ni fibras de

Sharpey.

El hueso esponjoso es abundante y se compone de trabéculas gruesas de longitud muy variable. Se caracteriza por su alto grado de remodelación secundaria, estando compuesto casi en su totalidad por tejido lamelar. El tejido primario es muy escaso y está relegado a algunos espacios intersticiales. Las lagunas de células óseas son relativamente escasas. Los espacios intertrabeculares son amplios, por lo general más de 500 μm de diámetro (Figura 29C). En la región más interna del hueso esponjoso se observan restos de tejido lamelar de la corteza interna.

La corteza interna está compuesta por una matriz extremadamente ordenada de tejido lamelar. Se puede seguir cada lamela en todo lo largo del corte, pudiendo contarse hasta 8 de estas capas (Figura 29D). Las fibras intrínsecas de las diferentes capas de tejido lamelar se orientan de forma longitudinal y transversal a la progresión del elemento. Las capas de tejido tienen un grosor de 30 a 40 μm . Las lagunas de células óseas son marcadamente elongadas allí donde las fibras son cortadas de forma longitudinal y son redondeadas donde son cortadas de forma transversal a la progresión del elemento, lo cual revela su morfología tridimensional fusiforme. La corteza es totalmente avascular. No se observan fibras de Sharpey.

La sutura posee crestas cortas. Se observan escasas fibras de Sharpey laxas orientadas de forma transversal a la sutura. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar.

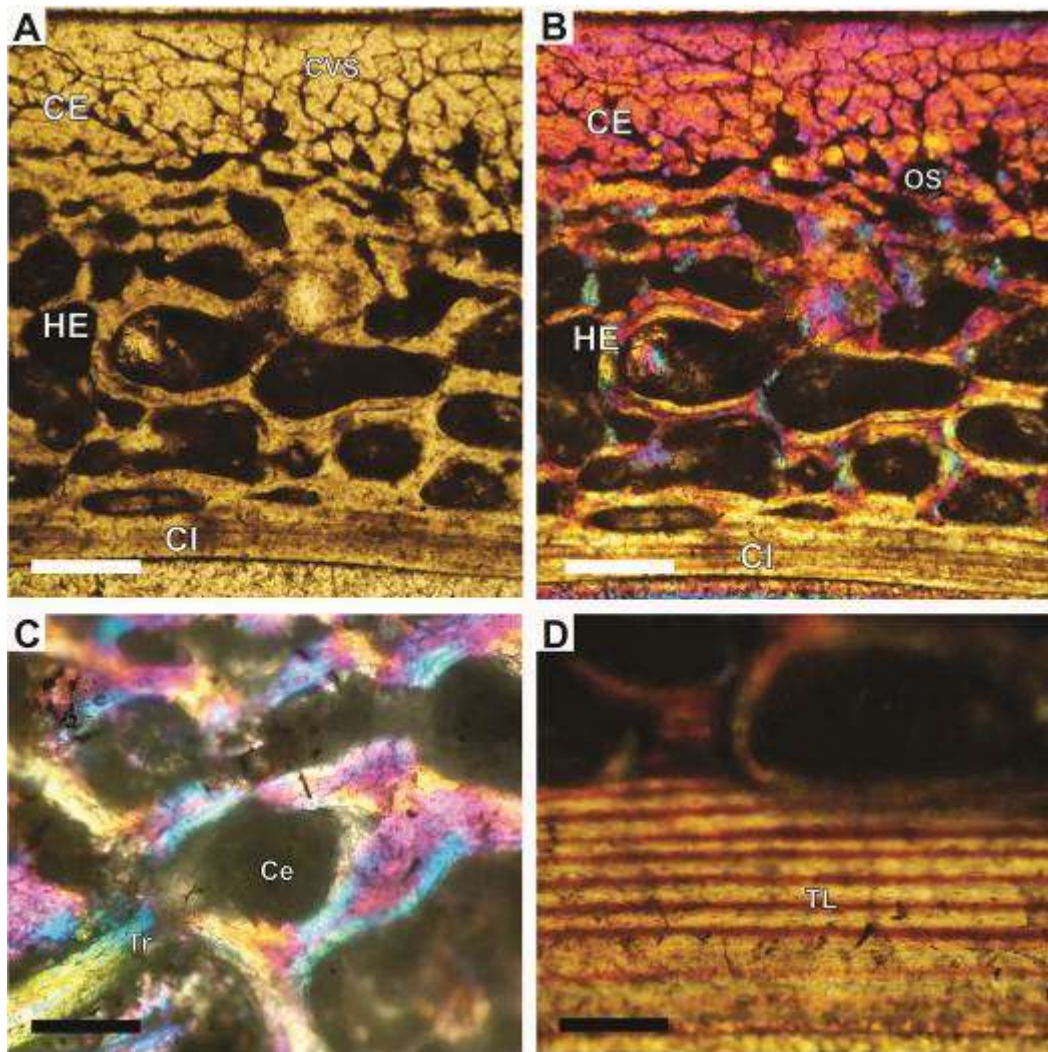


Figura 29 Histología ósea de la placa costal referida a *Podocnemis unifilis* (MHNSR-sin catalogar) proveniente del Perú. **A**, corteza externa, hueso esponjoso y corteza interna vistos con luz transmitida normal. **B**, detalle de las fibras vistas con luz polarizada más filtro lambda. **C**, hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; Tr, trabécula. Barra en **A, B** igual a 600 μ m, **C, D** igual a 200 μ m.

Podocnemis vogli Müller, 1935

Distribución geográfica: Río Orinoco de Colombia y Venezuela (Pritchard y Trebbau, 1984; Iverson, 1992; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Esta especie fue nominada y descrita por Müller (1935). Esta especie es una de las más pequeñas del género, con una medida del largo del caparazón de 36 cm. Habita pequeños arroyos, ríos, pantanos y estanques aislados (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se cortaron dos placas costales (3^{ra} y 4^{ta}) del ejemplar adulto MHNSR-sin catalogar, proveniente de Venezuela. Figura 30).



Figura 30 Caparazón dorsal referido a *Podocnemis vogli* (MHNSR-H-sin catalogar) ejemplar adulto proveniente de Venezuela, en vista exterior. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas costales presentan un grosor de 4 mm. La corteza externa es el doble de gruesa que la corteza interna. Allí donde la transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es poco clara, la misma es muy pronunciada con respecto a la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa el 65% del espesor total de la placa (Figura 31A).

La corteza externa se compone de una matriz pseudolamelar. Las fibras intrínsecas de la matriz se orientan principalmente en forma paralela a al eje principal de la placa. Las lagunas de células óseas son ahusadas, con numerosos canaliculi preservados. No se observan fibras de Sharpey. En cuanto a su vascularización, esta es importante y está constituida principalmente por canales simples, los cuales se anastomosan formando un patrón reticular a lo largo de toda la corteza (Figura 31B). Las osteonas primarias y secundarias son escasas y se orientan de forma longitudinal ubicándose generalmente cerca del hueso esponjoso.

El hueso esponjoso se compone de trabéculas en su mayoría cortas y gruesas. Presenta una remodelación moderada, con abundante tejido primario intersticial, cuyos rasgos histológicos son semejantes a los descritos para la corteza externa. Las trabéculas

están revestidas de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes. Las celdillas ostentan una forma más bien circular y su tamaño es variable, llegando a medir 500 μm de diámetro (no obstante, prevalecen espacios de menor tamaño).

La corteza interna se constituye por una matriz de fibras paralelas a la superficie externa, cuyo alto grado de organización permite caracterizar al tejido como de tipo lamelar. Las fibras del tejido lamelar muestran claras variaciones en cuanto a su orientación espacial en cada capa. Un conjunto de capas (lamelas) exhibe lagunas de células óseas de aspecto alargado, indicando que las fibras que las contienen se orientan en sentido perpendicular al eje mayor del elemento y paralelo a la superficie interna (Figura 31C-D). Estas capas, relativamente delgadas (50 a 60 μm) alternan con otras capas de similar grosor, cuya orientación principal de sus fibras intrínsecas es más difícil de dilucidar. En este sentido, las lagunas de células óseas tienen una orientación oblicua en los márgenes de cada lamela (i.e. inmediatamente adyacente a las lamelas contiguas) y radial (i.e. perpendicular a la superficie interna) en el centro de cada lamela. De esta manera, el patrón general de organización de las lagunas exhibe un aspecto “arremolinado” o “plegado” (Figura X). Dicho patrón de orientación de las lagunas coincide con la organización de las fibras intrínsecas de las lamelas, las cuales parecen estar “plegadas” dentro de cada lamela, generando una alternancia de patrones claros y oscuros bajo luz polarizada (Figura x). No presenta fibras de Sharpey.

La sutura ostenta crestas cortas con fibras de Sharpey orientadas de forma transversal a la sutura. Presenta tejido lamelar recubriendo las crestas con lagunas de células ósea fusiformes siguiendo el contorno de la sutura.

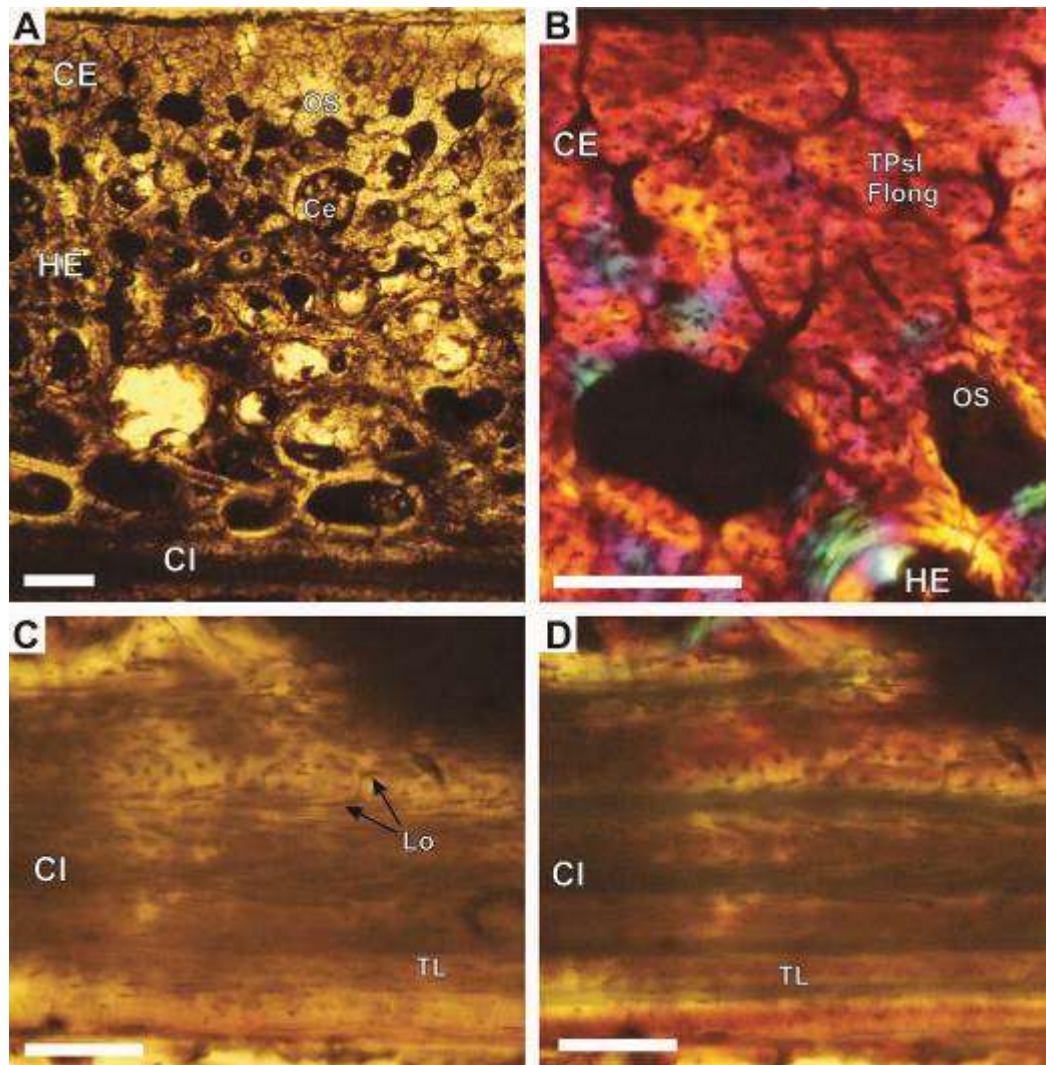


Figura 31 Histología ósea de placa costal referida a *Podocnemis vogli* (MHNSR-H-sin catalogar) proveniente de Venezuela. **A**, vista general de toda la sección con luz normal transmitida. **B**, detalle de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, corteza interna vista con luz transmitida normal. **D**, detalle de las fibras en la corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **HE**, hueso esponjoso; **Lo**, laguna de célula ósea; **OS**, osteona secundaria; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabécula. Barra en **A** igual a 250 μm , en **B** igual a 300 μm , en **C**, **D** igual a 200 μm .


Pleurodira Cope, 1865

Pan-Chelidae Joyce et al., 2004

Rionegrochelys caldieroi † de la Fuente et al., 2017b

Procedencia geográfica y estratigráfica: Los materiales provienen del flanco norte de la localidad conocida como “La Parrita”, El Anfiteatro, provincia de Río Negro. Los afloramientos portadores de los materiales corresponden a la Formación Plottier (Cretácico Superior). De acuerdo con Musacchio (2006), Musacchio y Vallati (2007), estos afloramientos poseen una edad Coniaciana - Santoniana, pero posteriormente Garrido (2010, 2011) refirió más precisamente esta unidad litoestratigráfica al Coniaciano Superior - Santoniano Inferior.

Comentarios: Esta especie fue brevemente descripta por Salgado et al. (2009) como un género y especie indeterminado de la Familia Chelidae. Posteriormente fue nominada por de la Fuente et al. (2017b) como un nuevo taxón del clado Pan-Chelidae. Además del material holotipo, en el trabajo de la Fuente et al. (2017) se menciona la existencia de una gran cantidad de materiales referidos. La particular anatomía de su caparazón permite identificar fácilmente a los individuos de esta especie, incluso a partir de restos muy fragmentarios. La longitud del caparazón dorsal de esta especie alcanza los 45 cm.

Materiales estudiados: Se estudiaron cinco fragmentos del caparazón, tres placas costales indeterminadas y dos placas periféricas (7^{ma} o 3^{ra}) del holotipo  MPCA-AT 26, Figura 32). Una descripción preliminar de estas muestras fue recientemente publicada por de la Fuente et al. (2017). Lo que sigue a continuación es una caracterización más detallada de la misma.

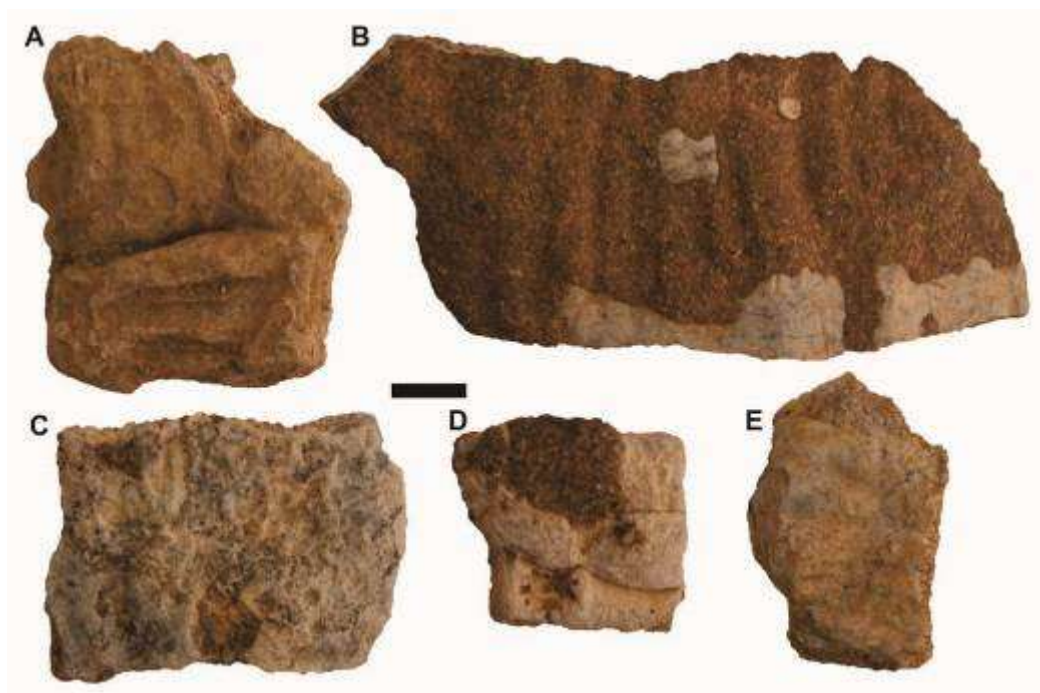


Figura 32 Materiales referidos a *Rionegrochelys caldieroi* (MPCA-AT 26) proveniente del Cretácico tardío de la provincia de Río Negro, en vista exterior. **A**, fragmento indeterminado de placa periférica (7^{ma} o 3^{ra}). **B-D**, fragmentos indeterminados de placas costales. **E**, fragmento indeterminado de placa periférica. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas poseen grosores que oscilan entre los 17 a 27 mm. La microanatomía muestra que la corteza externa es el doble de gruesa que la corteza interna. El hueso esponjoso está bien desarrollado, ocupando la mayor parte de la sección en los elementos periféricos (70% del espesor) y en menor proporción en los elementos costales (50% del espesor).

La corteza externa está compuesta por tejido primario y poco tejido secundario. Las placas periféricas están formadas por empaquetamientos entretreídos de fibras estructurales. Por otro lado, la matriz de las placas costales está formada por fibras colágenas ordenadas de forma paralela y sub-paralela a la superficie externa. Estas fibras exhiben dos orientaciones principales: paralela y transversal a la progresión del elemento (Figura 33A-C). Se observan fibras de Sharpey en la placa costal. Estas son cortas y orientadas de manera perpendicular u oblicua a la superficie externa. La porción externa de la corteza (ornamentación) en dos placas (una costal y otra periférica) exhibe líneas de reabsorción, las cuales corresponden a sucesivos episodios de erosión osteoclástica y nueva deposición de tejido óseo (Figura 33A, C). Las lagunas de células óseas están ordenadas y orientadas según las fibras en las cuales están inmersas. Se preservan canaliculi cortos. La vascularización está constituida principalmente por canales simples que corren paralelos o

perpendiculares al eje antero-posterior de la placa. Se observan canales simples abiertos a la superficie (Figura 32D). Se aprecian algunas osteonas primarias, las cuales ocasionalmente presentan anastomosis. También es posible reconocer osteonas secundarias, cuya distribución predominante se encuentra en la región perimedular o en la porción interna de la corteza (Figura 32A). Hay marcas de crecimiento presentes, mayormente de forma discontinua. No es posible estimar su tipo y número total.

El hueso esponjoso está altamente remodelado. Las trabéculas son cortas en los elementos costales y largas en los periféricos. Las mismas están compuestas por tejido óseo lamelar depositado centrípetamente durante diferentes generaciones de remodelación, con alguna variación en la orientación de las lamelas. Los espacios intertrabeculares son generalmente pequeños (200 μm de diámetro), de aspecto circular o subcircular en sección. Pueden aparecer, no obstante, algunos espacios más amplios (800 μm de diámetro) dispersos. Las áreas intersticiales, dentro de las trabéculas, están compuestas por hueso primario y secundario. Las características óseas del tejido primario son iguales a las de la corteza externa. Las lagunas de células óseas son alargadas, depositadas centrípetamente siguiendo los revestimientos de tejido óseo lamelar (Figura 32E).

La corteza interna está formada principalmente por tejido pseudolamelar que localmente puede cambiar a tejido lamelar. En la región central del elemento costal (correspondiente a la costilla), las fibras intrínsecas son paralelas al eje principal de la placa. Hacia los márgenes, sin embargo, la orientación de las fibras intrínsecas cambia gradualmente, orientándose de forma paralela al eje antero-posterior de la placa (Figura 32F). Esto se evidencia por las propiedades ópticas (i.e. monorrefringente en el centro y birrefringente en los márgenes), como así también por la forma de las lagunas de células óseas. Estas últimas son circulares o sub-circulares en sección en el centro y fuertemente alargadas o achatadas en los márgenes hacia las suturas. El grado de vascularización es marcadamente inferior al observado en la corteza externa, siendo avascular en muchos cortes. Se aprecian algunos canales simples y osteonas primarias, orientadas longitudinalmente. Se reconocen al menos cinco líneas de crecimiento detenido.

Las suturas pudieron ser observadas en tres elementos costales. La matriz principal está formada de hueso entretejido. Posee densas fibras de Sharpey orientadas paralelas a las proyecciones de la sutura. En algunas muestras las fibras de Sharpey continúan adentrándose al hueso esponjoso.

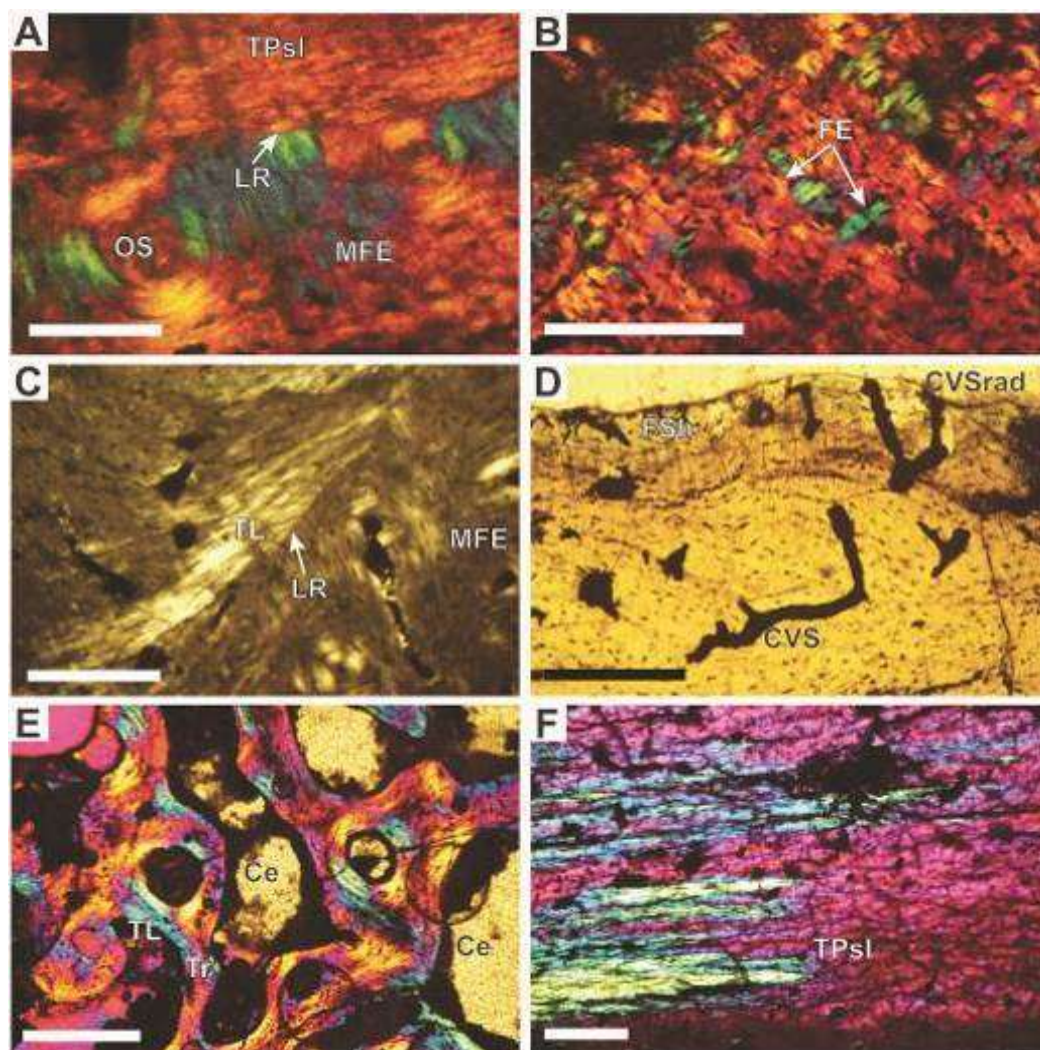


Figura 33 Histología ósea del material referido a *Rionegrochelys caldieiroi* (MPCA-AT-26) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **A**, corteza externa de placa costal indeterminada mostrando detalle de la línea de reabsorción vista con luz polarizada más filtro lambda. **B-C**, corteza externa de placa periférica indeterminada. **B**, detalle de las fibras estructurales con luz polarizada más filtro lambda. **C**, la línea de reabsorción vista con luz polarizada. **D**, vascularización de la corteza externa de placa costal con luz transmitida normal. **E**, hueso esponjoso de placa periférica visto con luz polarizada más filtro lambda. **F**, corteza interna de la placa costal mostrando las diferentes orientaciones de las fibras intrínsecas del tejido pseudolamelar. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CVS, canal vascular simple; FE, fibra estructural; LR, línea de reabsorción; MFE, matriz de fibras estructurales entretejidas; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A** igual a 125 μm , en **B, C, D, E, F** igual a 300 μm .

Rionegrochelys cf. R. caldieiroi †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Overo, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén. Formación Anacleto, Cretácico Superior, Campaniano inferior medio (Leanza, 1999; Dingus et al., 2000; Hugo y Leanza, 2001a, b).

Comentarios: El material presenta las mismas dimensiones en la placa costal (3° o 5°) que el material tipo de *R. caldiero* (holotipo MPCA-AT 26). Del mismo modo, presenta igual diagrama de los surcos entre el escudo pleural y los dos escudos vertebrales, además de la ornamentación formada por bultos y depresiones. Si bien todas estas no son autapomorfías de *R. caldiero* que puedan ser diagnósticas, estas características difieren en comparación del resto de las placas costales de las especies encontradas en la Fm. Anacleto.

Material estudiado: Una placa costal (3^{re} o 5^{ta}) entera levemente fragmentada en la región lateral posterior (MAU-sin catalogar, Figura 34). Se realizaron dos cortes, uno en la región medial (Figura 35A-B) y otro en la región marginal (Figura 36A-B).



Figura 34 Placa costal 3^{ra} o 5^{ta} referida a *Rionegrochelys* cf. *R. caldiero* (MAU-sin catalogar) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, en vista exterior. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: La microanatomía general revela una estructura extremadamente compacta y muy heterogénea de 19 mm de grosor. En la región medial no se reconoce un tejido esponjoso bien definido. Por el contrario, la corteza externa se extiende prácticamente hasta la corteza interna, ocupando dos tercios del grosor de la placa. Estos parámetros cambian en la región marginal de la placa. Se observa aquí hueso esponjoso, pero el mismo se encuentra restringido a la región central de la sección, ocupando un solo el 15% del total de la sección. El desarrollo de la corteza externa, por su parte, es casi equivalente al de la interna, siendo ésta última levemente más gruesa que la externa.

La corteza externa presenta en su porción más superficial una matriz de fibras

proyectadas de forma paralela, subparalela y, en menor medida, oblicua con respecto a la superficie. Estas fibras a su vez se orientan de forma paralela o perpendicular con respecto al eje mayor del elemento. En la porción más profunda se puede identificar una matriz muy similar a la descripta para la porción más superficial, pero con fibras más desordenadas y con una mayor proporción de fibras orientadas de manera oblicua. En algunas partes la distinción entre estos dos tejidos no es tan clara. En la zona del surco, las fibras se ordenan paralelas a la superficie externa formando un gran valle sólo en el corte de la región medial. Las lagunas de células óseas son principalmente fusiformes en la región superficial y estrelladas en la región más profunda. La vascularización es moderada en todo el corte. Presenta una red plexiforme de canales simples orientados en distintas direcciones (longitudinales, perpendiculares y diagonales), fuertemente anastomosados. Este patrón que se extiende en toda la región superficial. Algunos canales se organizan en osteonas primarias en la región más profunda, donde también exhiben un bajo grado de anastomosis. El tejido compacto presenta marcas de crecimiento, sobre todo en la región más superficial, pudiendo contar se de 4 a 6 líneas de crecimiento detenido. Se observan líneas de reabsorción entre la región superficial y profunda. Se registran abundantes fibras de Sharpey dispersas por toda la corteza, incluso en la región más profunda. Estas fibras extrínsecas son cortas y se orientan de forma perpendicular y diagonal a la superficie externa.

En la región medial de la placa, hacia la porción medular, se observa otro tipo de hueso entretejido. En este caso las fibras un poco más gruesas y alargadas que en la región superficial externa, orientándose preferencialmente de forma paralela al eje dorso-ventral. En el centro del corte de la región medial se distingue un espacio medular muy grande, de aproximadamente 1 mm de diámetro, el cual no se registra en la región marginal. En esta última región se observa hueso esponjoso, con trabéculas muy cortas. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar depositado durante diferentes generaciones. Este tejido presenta lagunas de células óseas fusiformes cuya orientación de su eje mayor coincide con la dirección de las fibras. Los espacios intersticiales de las trabéculas presentan abundante tejido primario, similar al de la región más profunda de la corteza externa, con lagunas de células óseas estrelladas. Las celdillas son en general pequeñas (100-150 μm de diámetro) aunque ocasionalmente pueden alcanzar diámetros mayores (400-600 μm).

La corteza interna se compone de una matriz de tejido pseudolamelar, con fibras paralelas y subparalelas a la superficie externa. Estas, a su vez, se orientan perpendiculares (i.e. transversales) al eje del elemento en la región medial. Lo mismo ocurre en las

porciones marginales (i.e. hacia las suturas), pero no así en la región que incluye a la costilla, donde son paralelas (i.e. longitudinales) al eje mayor del elemento. La corteza interna de la región marginal, presenta una estratificación muy marcada. Se pueden reconocer tres partes: 1- una zona perimedular con tejido pseudolamelar, cuyas fibras tienen orientación paralela y perpendicular al eje mayor de la placa, vascularizado por canales simples, osteonas primarias y secundarias longitudinales, estas últimas se organizan en hileras hacia los laterales; 2- una zona intermedia con tejido pseudolamelar formado por fibras proyectadas de manera paralela al eje mayor y osteonas primarias longitudinales; 3- una zona más superficial formada por tejido pseudolamelar donde las fibras son paralelas al eje mayor de la placa en la región de la costilla y perpendiculares en las suturas, con canales simples longitudinales. Esta última región presenta al menos 6 marcas de crecimiento casi indiscernibles. El tejido cortical exhibe densas agrupaciones de fibras de Sharpey en las regiones medial y medial. Las fibras extrínsecas se orientan de forma oblicua con respecto a la progresión del elemento.

Las suturas se extienden ampliamente hacia la región del centro de la placa tanto en la región marginal como en la medial. Ambas presentan crestas cortas. El tejido se compone de fibras paralelas y subparalelas a la superficie externa, que se extienden hacia la parte profunda de la placa llegando a ocupar una gran porción de los márgenes lateral y medial. Este tejido se encuentra vascularizado por canales circunferenciales simples y osteonas circunferenciales y longitudinales. Las fibras de Sharpey también se extienden en la misma dirección que las fibras intrínsecas, alcanzando en ocasiones la porción central del elemento.

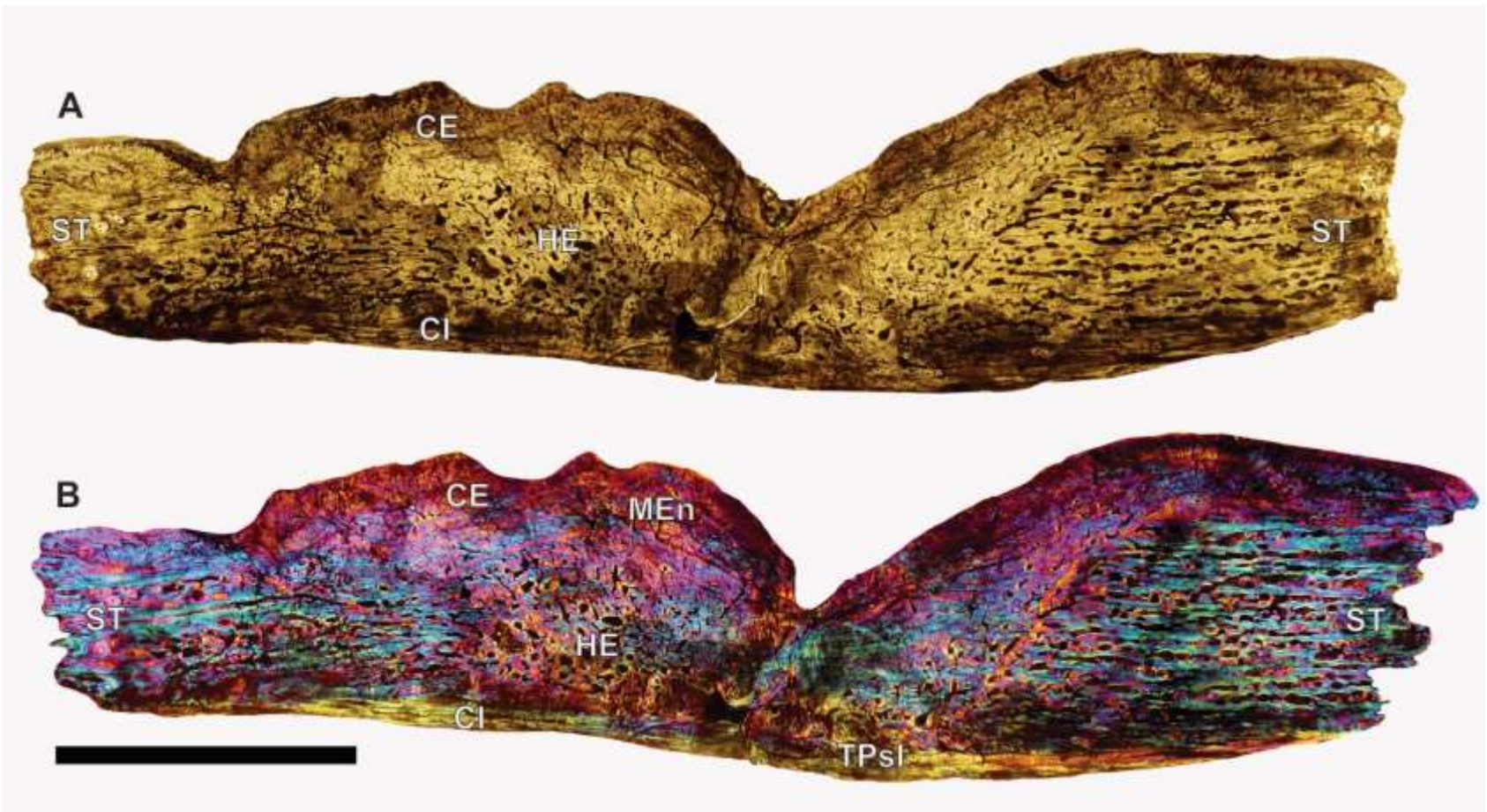


Figura 35 Microanatomía ósea de la región medial de la placa costal 3^{ra} o 5^a referida a *Rionegrochelys* cf. *R. caldieri* (MAU-sin catalogar) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A**, vista con luz transmitida normal. **B**, detalle de las fibras en vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entretrejidas; ST, sutura; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra igual a 1 cm.

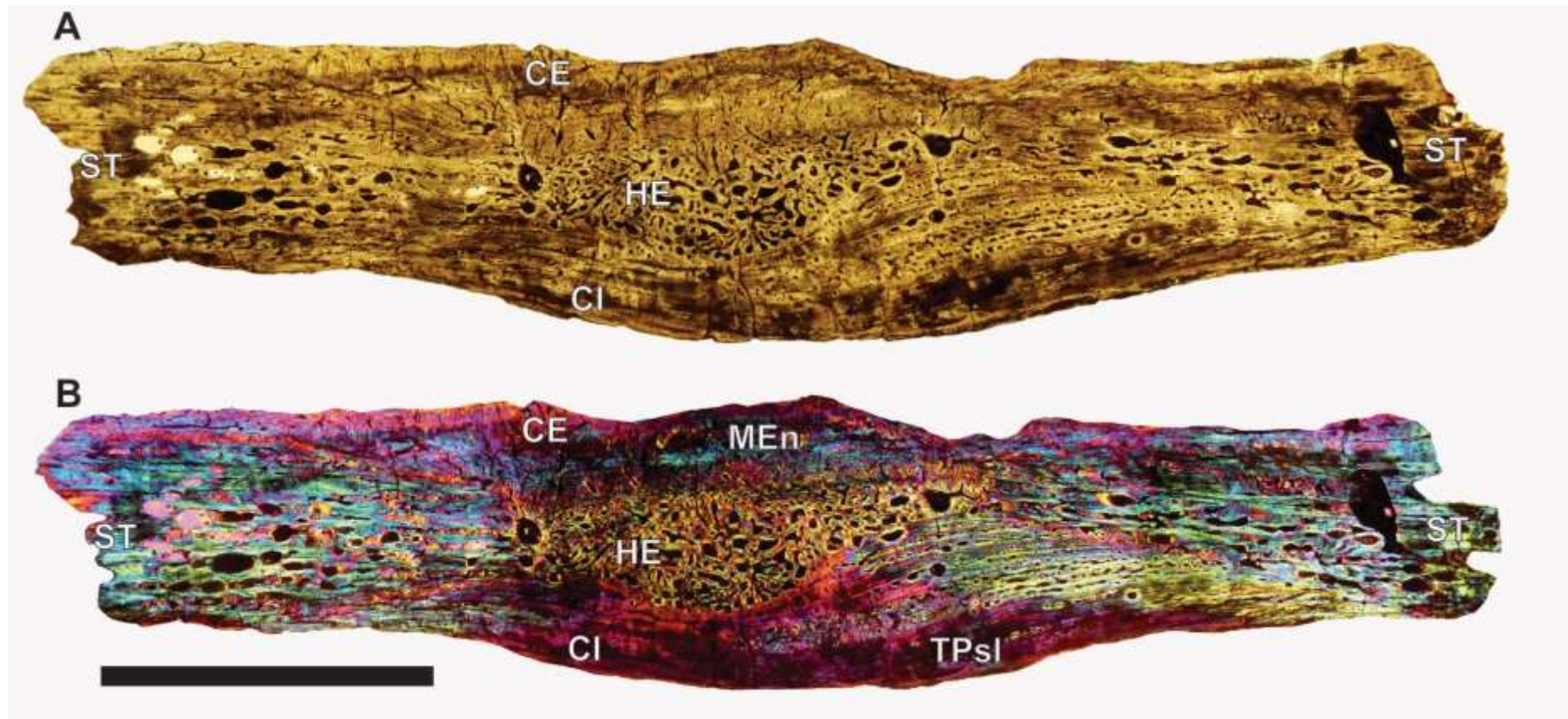


Figura 36 Microanatomía ósea de la región media de la placa costal 3^{ra} o 5^{ta} referida a *Rionegrochelys* cf. *R. caldieroi* (MAU-sin catalogar) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A**, vista con luz transmitida normal. **B**, vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **HE**, hueso esponjoso; **MEn**, matriz de fibras entretreídas; **ST**, sutura; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra igual a 1 cm.

Mendozachelys wichmanni † de la Fuente et al., 2017a

Procedencia geográfica y estratigráfica: Localidad de Ranquil-Có, al sur de la provincia de Mendoza- Formación Loncoche, Campaniano Superior - Maastrichtiano Inferior (González Riga, 1999).

Comentarios: Este espécimen fue mencionado como un Chelonii indeterminado por Broin y de la Fuente (1993). Recientemente, de la Fuente et al. (2017a), describieron la macro y microanatomía de esta especie, erigiendo un nuevo taxón, el cual se asigna al clado Pan-Chelidae. La especie está representada sólo por el holotipo, cuya longitud del caparazón dorsal se estima en alrededor de 90 cm siendo el panchélido más grande conocido hasta el momento.

Materiales estudiados: Se estudiaron fragmentos del caparazón del holotipo (MACN-PV-Mz-2). Estos están compuestos por tres placas costales indeterminadas, una periférica indeterminada, y una periférica de la región media del puente (Figura 37).

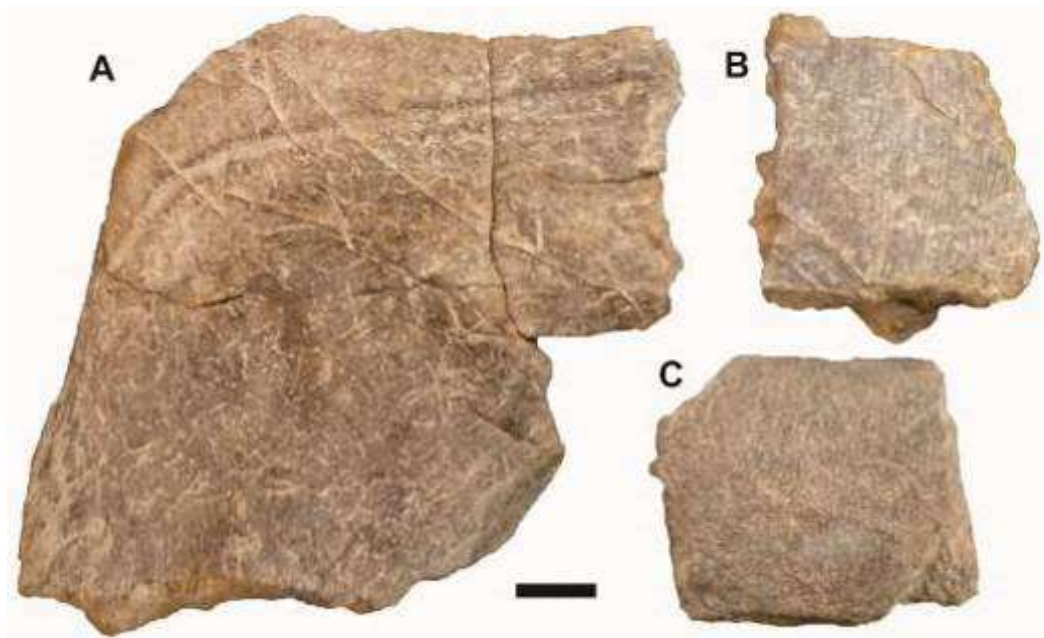


Figura 37 Materiales correspondientes al holotipo de *Mendozachelys wichmanni* (MACN-PV-Mz-2) del Cretácico Superior de la provincia de Mendoza, en vista exterior. **A**, fragmento de placa periférica de la región media del puente. **B**, fragmento indeterminado de placa periférica. **C**, fragmento de elemento indeterminado de placa costal. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas costales tienen un grosor que oscila entre 26 y

8 mm. En estas el hueso esponjoso ocupa alrededor del 55% del espesor total. La corteza externa de estas placas es más gruesa que la corteza interna. Por su parte, en la placa periférica, la cual posee un grosor de 16 mm, la corteza externa tiene el doble de espesor que la corteza interna y el hueso esponjoso ocupa el 75% del grosor total de la placa. La transición entre la corteza externa, interna y el hueso esponjoso está claramente definida. Al igual que en el caso anterior, un estudio preliminar de estos cortes fue recientemente publicado por de la Fuente et al. (2017a).

La corteza externa está formada por un hueso primario altamente vascularizado. La matriz ósea está compuesta por paquetes entrelazados de fibras estructurales. Los paquetes son cortos, orientados de forma perpendicular, diagonal y paralela a la superficie de la corteza exterior (Figura 38A-B). La matriz primaria también presenta largas fibras orientadas de manera longitudinal y transversal a la progresión del elemento. Algunas fibras pueden alcanzar los 800 μm de largo (normalmente miden 100-200 μm), con orientación paralela y sub-paralela a la corteza externa (Figura 38E). La vascularización está compuesta de canales simples y osteonas primarias. Los canales simples están frecuentemente anastomosados (en algunas regiones formando un patrón reticular) y se localizan normalmente en la porción más externa del hueso compacto. Las osteonas primarias están orientadas longitudinalmente. Se aprecian osteonas secundarias dispersas. En las placas periféricas las osteonas secundarias pueden alcanzar un diámetro de 960 μm (Figura 38D) diferente al resto de los cortes donde las osteonas secundarias tienen dimensiones que oscilan siempre entre 100-200 μm . Algunos canales vasculares simples y osteonas primarias están abiertos a la superficie externa a través de pequeños forámenes. Las fibras de Sharpey son menos densas y están más esparcidas en elementos costales que en periféricos. En estos últimos, las fibras de Sharpey se observan como unos pequeños penachos cortos de orientación perpendicular a la superficie externa (Figura 38E). Las fibras extrínsecas agrupadas en las regiones marginales, son más largas y se orientan de forma paralela a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son alargadas y se proyectan siguiendo la dirección de las fibras donde están inmersas. Se observan canaliculi como diminutas prolongaciones desde las lagunas de células óseas. No se reconocen marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso se compone de trabéculas largas y cortas, gruesas en su

mayoría, revestidas de hueso secundario lamelar. Se observan restos de tejido primario (w) y fibras de Sharpey orientadas paralelas a la progresión del elemento (Figura 38F). El tejido lamelar de las trabéculas posee diferentes generaciones de tejido secundario. Las lagunas de células óseas son alargadas en el tejido lamelar, y redondas en los espacios intersticiales. Los espacios vasculares son de medianos a grandes (400-800 μm)

La corteza interna está formada por una matriz de tejido pseudolamelar. En las placas periféricas las fibras se organizan en dos direcciones principales, paralelas y perpendiculares a la progresión del elemento (Figura 38G-H). Las fibras intrínsecas del tejido pseudolamelar alcanzan, en algunos sectores, un grado de ordenamiento similar al de un tejido lamelar. Las lagunas de células óseas son alargadas. No se observan marcas de crecimiento. La vascularización está compuesta por canales simples y osteonas primarias de orientación longitudinal a la progresión del elemento. Se registran algunas osteonas secundarias esparcidas en el hueso compacto.

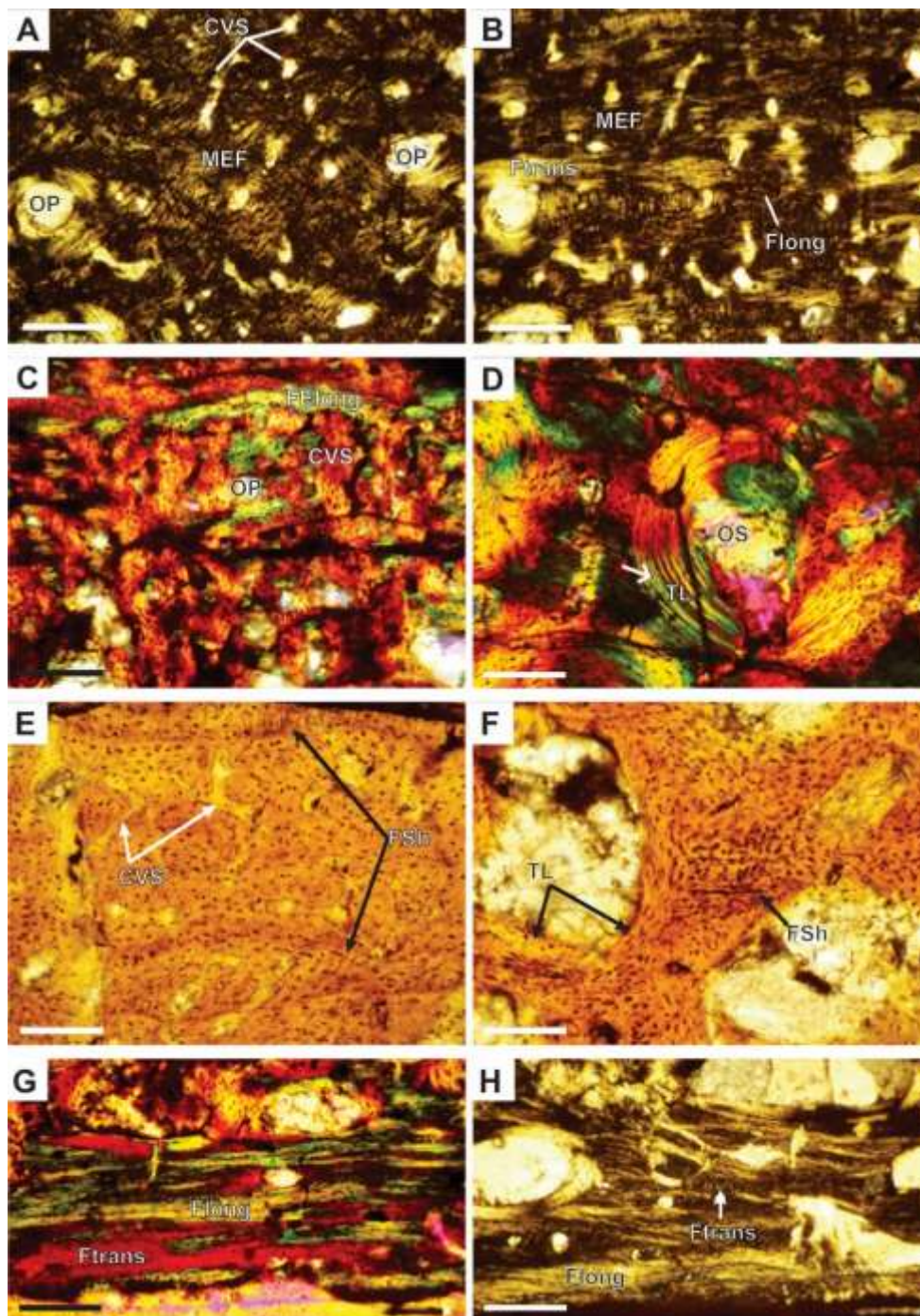


Figura 38 Histología ósea del holotipo de *Mendozachelys wichmanni* (MACN-PV-Mz-2) del Cretácico Superior de la provincia de Mendoza. **A-B**, fibras de la corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada. **C**, corteza externa del elemento costal vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. Nótese la alternancia en la orientación del tejido lamelar de las osteonas secundaria. **E**, corteza externa de la placa periférica vista con luz transmitida normal. **F**, hueso esponjoso del elemento costal visto con luz transmitida normal. **G-H**, detalle de la corteza interna del elemento periférico, en **G** vista con luz polarizada más filtro lambda, en **H** vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** CVS, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **FSh**, fibras de Sharpey; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **TL**, tejido lamelar; **MEF**, matriz de fibras estructurales entretejidas. Barra es igual a 300 μm .

Linderochelys rinconensis † de la Fuente et al., 2007

Procedencia geográfica y estratigráfica: Loma del Lindero, Rincón de Los Sauces, provincia de Neuquén. Proviene de niveles que han sido referidos más recientemente a la Formación Plottier (Garrido, 2010). Subgrupo Río Neuquén, Cretácico Superior, Turoniano tardío - Coniaciano (Leanza, 1999; Leanza y Hugo, 2001; Leanza et al., 2004).

Comentarios: Esta especie fue nominada como un nuevo taxón de Chelidae por de la Fuente et al. (2007) a partir de un único ejemplar (MAU-PV-LL-69). Posteriormente, Maniel y de la Fuente (2016) proponen una nueva diagnosis de la especie y la refieren al clado Pan-Chelidae. Más recientemente, Jannello et al. (2018), describen nuevos restos del esqueleto correspondientes al mismo ejemplar tipo, efectuando además un análisis paleohistológico preliminar, el cual es profundizado en esta Tesis. Longitud del plastrón es estimada en 22 cm

Materiales estudiados: Se tomaron muestras de cuatro elementos: dos placas costales (1^{ra} y 8^{va}) y dos fragmentos del plastrón del holotipo de la especie (Figura 39).

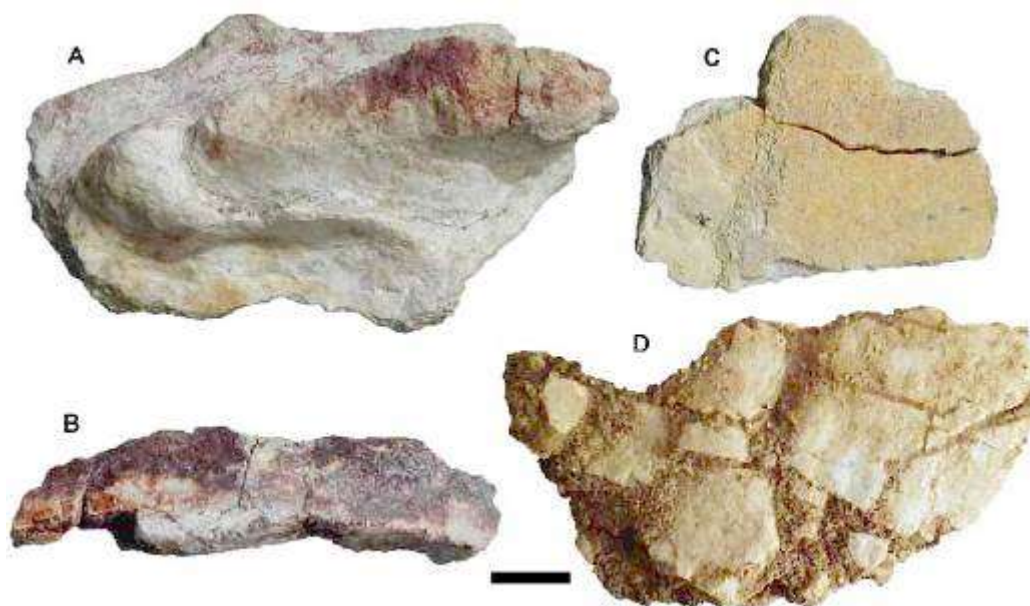


Figura 39 Elementos seleccionados del holotipo de *Linderochelys rinconensis* (MAU-PV-LL-69) del Cretácico tardío de la provincia de Neuquén. **A**, costal 1^{ra} en vista interna. **B**, fragmento de costal 8^{va} en vista externa. **C-D**, fragmentos indeterminados del plastrón en vista externa. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas tienen un grosor de 6.5 mm, del cual un 80% es ocupado por el tejido esponjoso en la 1^{ra} costal y 60% en el resto de las placas. La corteza externa es más gruesa que la corteza interna. La transición entre el hueso compacto y el hueso esponjoso es distintiva.

La corteza externa está formada principalmente por una matriz de fibras orientadas de forma paralela y sub-paralela a la superficie, formando un tejido pseudolamelar (Figura 40A-B). A su vez, dichas fibras están orientadas de forma paralela y perpendicular al eje mayor del elemento. En la zona perimedular, se reconoce una pequeña área de fibras más desorganizadas contigua al hueso esponjoso. Las lagunas de células óseas son redondas y fusiformes. Las mismas están densamente agrupadas en algunas regiones y ausentes en otras. Los canaliculi son cortos y están poco preservados. Las fibras de Sharpey son delgadas y cortas, y están orientadas perpendicularmente a la superficie externa (Figura 40B). La vascularización está integrada por canales simples, los cuales se orientan radialmente, generalmente anastomosados con canales oblicuos (Figura 40C). Los canales simples se sustituyen progresivamente por osteonas primarias orientadas de forma radial y oblicua. También se observa un patrón vascular de tipo reticular en los márgenes. Algunas osteonas secundarias aparecen en la región perimedular.

Al menos cuatro líneas de crecimiento detenido se conservan en la corteza (Figura 40D). La variación histológica entre los huesos muestreados está relacionada con el grado de vascularización y la organización de las fibras intrínsecas. En este sentido, la placa costal 1^{ra} está menos vascularizada que los otros fragmentos y la matriz pseudolamelar es reemplazada en la parte lateral por una matriz de fibras estructurales entretejida. Este último tejido también se observa en el fragmento costal (Figura 40E-F). Por último, una línea de reabsorción es visible solo la parte dorsal de la corteza externa de un fragmento de plastrón indeterminado (Figura 40G-H).

El hueso esponjoso está altamente remodelado. Las trabéculas son alargadas, compuestas de hueso lamelar secundario depositado centrípetamente en diferentes generaciones (Figura 41A). Las lagunas de células óseas son ahusadas y siguen la orientación de la lámina en la que están inmersas. Mientras que la mayoría de los espacios intertrabeculares poseen aspecto irregular y tienen un diámetro que ronda los 400 μm , en algunos casos estos exhiben una forma más bien circular o subcircular en sección y un tamaño más reducido (100 μm aproximadamente). Las áreas intersticiales entre las trabéculas están compuestas de hueso secundario y primario. El hueso primario es semejante al descrito para la corteza externa y preserva fibras de Sharpey cortas, orientadas de forma paralela a la superficie externa.

La corteza interna está formada por hueso pseudolamelar, el cual a su vez puede organizarse como un tejido lamelar en algunas áreas (Figura 41B-C). Las lagunas de células óseas exhiben abundantes canaliculi, los cuales se ramifican. La vascularización es baja o incluso ausente. Se conservan al menos tres líneas de crecimiento detenido (Figura 41D).

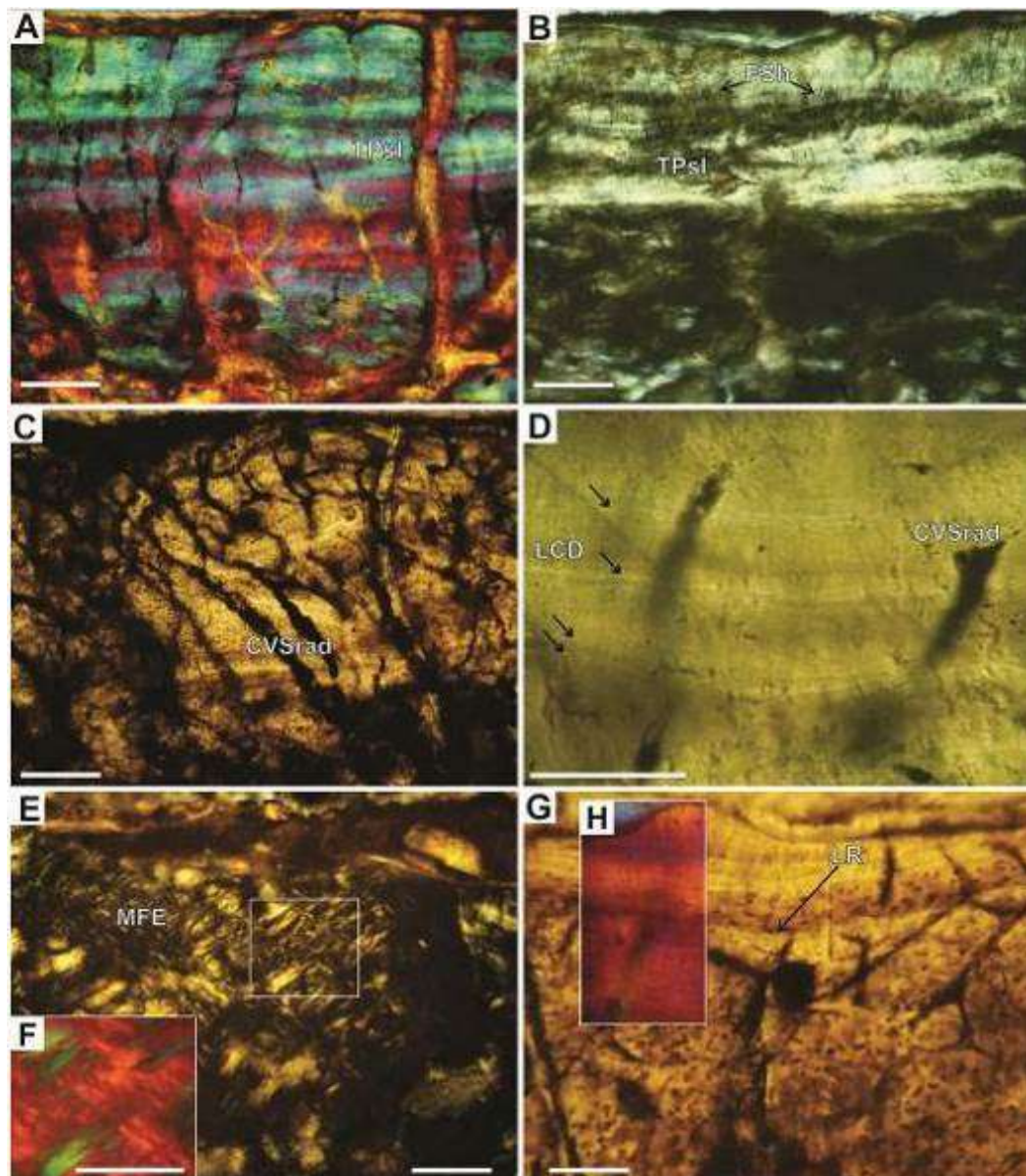


Figura 40 Histología ósea del holotipo de *Linderochelys rinconensis* (MAU-PV-LL-69) del Cretácico tardío de la provincia de Neuquén. **A**, porción superficial de la corteza externa del plastron, vista con luz polarizada más filtro lambda. **B**, detalle de la placa costal 1^{ra} vista con luz polarizada. Nótese las fibras de Sharpey en la región superficial de la corteza externa. **C**, canales vasculares simples en placa costal 8^{va} vista con luz transmitida normal. **D**, líneas de crecimiento detenido en placa costal 1^{ra} vistas con luz transmitida normal. **E-F**, fibras estructurales en placa costal 1^{ra}, en **E** vista con luz polarizada, en **F** vista con luz polarizada más filtro lambda. **G-H**, corteza externa del plastrón con línea de reabsorción, en **G** vista con luz normal, en **H** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** CVSrad, canal vascular simple radial; FSh, fibras de Sharpey; LCD, línea de crecimiento detenido; LR, línea de reabsorción; MFE, matriz de fibras estructurales entrelazadas; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A, B, C, E, F, G** igual a 250 μ m, en **D** igual a 125 μ m.

La estructura interna de las suturas se conserva en la placa costal y el fragmento de placa indeterminada del plastrón (Figura 41E-F). La sutura se cubre habitualmente con una fina capa de tejido lamelar y en la parte profunda presenta pequeñas cantidades de matriz de fibras entrelazadas similar a la descrita para la

corteza externa. Aquí las lagunas de células óseas son circulares o subcirculares en sección, y ostentan canaliculi relativamente cortos. Las fibras de Sharpey están orientadas paralelamente a las protrusiones, y se extienden hacia el hueso esponjoso (Figura 41E).

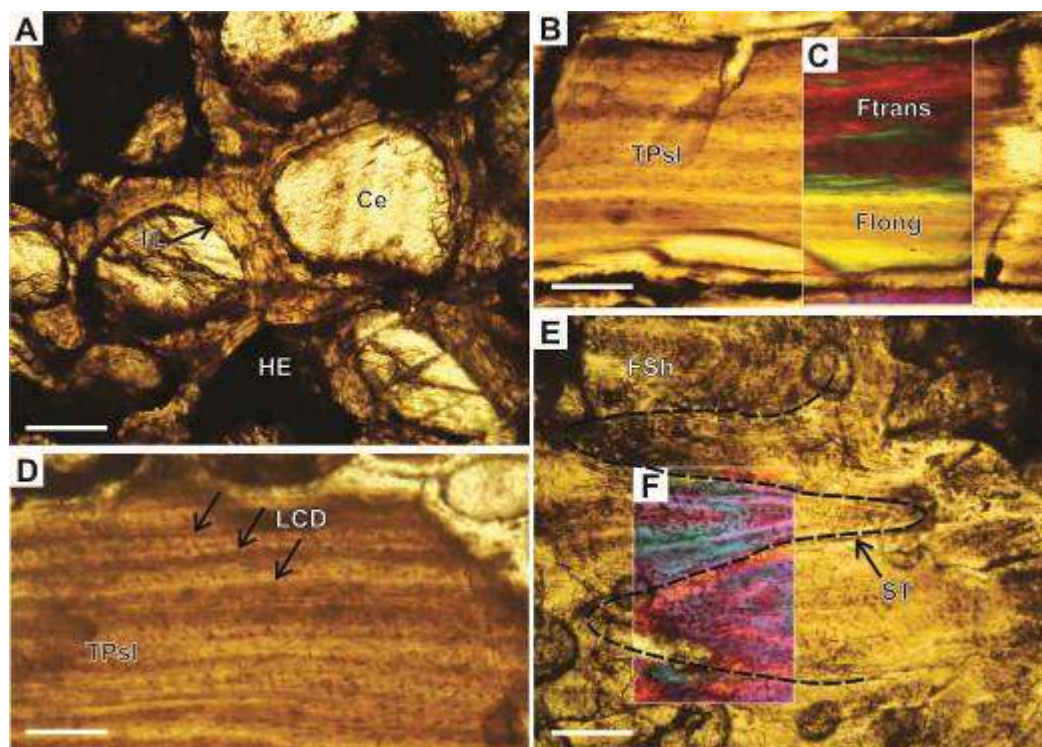


Figura 41 Histología ósea del holotipo *Linderochelys rinconensis* (MAU-PV-LL-69) del Cretácico tardío de la provincia de Neuquén. **A**, hueso esponjoso de placa indeterminada visto con luz transmitida normal. Se aprecia tejido lamelar depositado centrípetamente. **B**, corteza interna del plastrón vista con luz transmitida normal. **C**, detalle del tejido primario de corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. Las distintas coloraciones denotan la orientación de las fibras intrínsecas (longitudinales y transversales al eje mayor en este caso). **D**, líneas de crecimiento detenido (flechas negras) vistas con luz normal transmitida. **E**, sutura del plastrón vista con luz normal transmitida. El límite de la sutura se remarca mediante una línea negra interrumpida. **F**, detalle de las fibras vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; **FSh**, fibras de Sharpey; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibras cortadas transversalmente; **HE**, hueso esponjoso; **LCD**, línea de crecimiento detenido; **ST**, sutura; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra igual a 250 μ m.

Prochelidella portezuelae † de la Fuente, 2003

Procedencia geográfica y estratigráfica: Sierra del Portezuelo, provincia de Neuquén. Formación Portezuelo, Cretácico Superior, Turoniano tardío – Coniaciano temprano (Hugo y Leanza, 2001).

Comentarios: Esta especie fue nominada por de la Fuente (2003), como un nuevo Chelidae. Posteriormente, Maniel y de la Fuente (2016) y de la Fuente et al. (2017b), la refieren al clado Pan-Chelidae. La especie está representada únicamente por su ejemplar holotipo (MCF-PVPH-161). Cabe señalar que este taxón es el que alcanza el mayor tamaño entre las especies del género *Prochelidella*. La longitud del caparazón es estimada en 27 cm.

Materiales estudiados: Se analizaron dos fragmentos costales indeterminados y un fragmento de la periférica 3^{ra} del holotipo (MCF-PVPH-161, Figura 42).

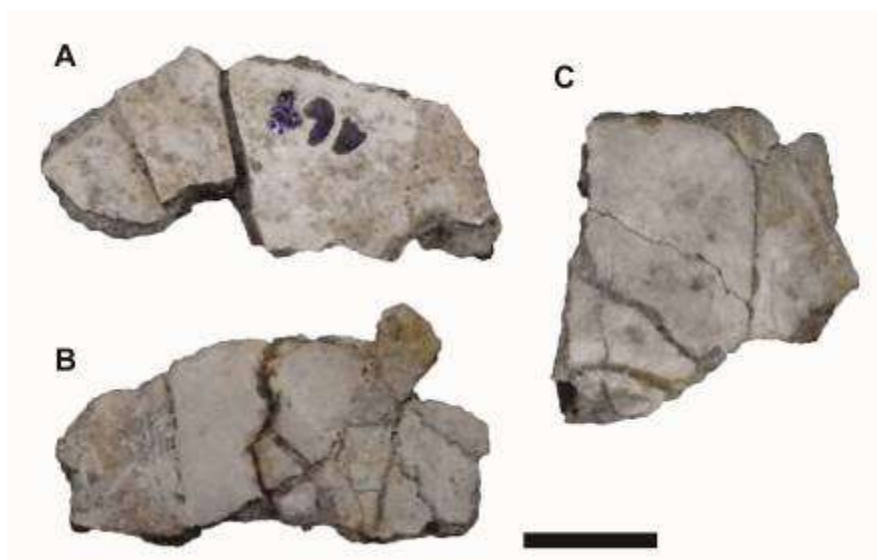


Figura 42 Materiales muestrados del holotipo de *Prochelidella portezuelae* (MCF-PVPH-161) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-B**, fragmentos de placas costales en vista externa. **C**, fragmento de la placa periférica 3^{ra} en vista interna. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas poseen 3 mm de grosor. En general se observa una estructura microanatómica masiva o muy compacta, es decir, con pocos espacios vasculares, los cuales a su vez tienen tamaño reducido. La placa periférica presenta una forma subtriangular. Estas placas no presentan la típica estructura diploe del resto de las muestras analizadas *sensu stricto*. Sin embargo, se observan tres capas que serán descritas siguiendo el esquema habitual. En el lugar donde normalmente se presenta el tejido esponjoso, presenta una segunda capa en la

región medular de la placa, la cual está compuesta por tejido compacto (Figura 43A-B). La tercera capa, equivalente a la corteza interna, tienen un espesor relativamente homogéneo, el cual a su vez es ocupado un 55% del total de la sección.

La corteza externa está compuesta por tejido primario, cuyas fibras intrínsecas exhiben una clara variación según su posición. Estas fibras son cortas y finamente entreteljadas en la mayor parte de la región profunda, donde además se orientan de forma longitudinal, oblicua y perpendicular con respecto a la superficie. Este patrón se modifica en la región más superficial, donde las fibras se ordenan más paralelas a la superficie formando un tejido pseudolamelar. Las lagunas de células óseas están muy alteradas, sin embargo, se preservan bien en uno de los fragmentos costales. Se observan lagunas estrelladas en la matriz de fibras entreteljadas y lagunas fusiformes en la matriz pseudolamelar, estas últimas orientadas en la misma dirección que las fibras vecinas. La vascularización, como se señaló anteriormente, está muy reducida. Los canales simples se orientan de forma radial, longitudinal y perpendicular, anastomosándose. Las osteonas primarias son mayormente longitudinales y también pueden anastomosarse, pero en menor grado. Aparecen algunas osteonas secundarias dispersas en la parte más interna de la corteza. Las fibras Sharpey son cortas, se ubican en la parte más externa, orientadas de forma perpendicular a la superficie. El tejido cortical presenta al menos ocho líneas de crecimiento detenido, algunas pocas dispersas desde la parte media a la más superficial de la corteza y la mayoría agrupadas hacia la superficie.

El hueso esponjoso o porción intermedia (donde normalmente se encuentra el hueso esponjoso) posee abundante matriz primaria de fibras entreteljadas, similar a la descrita para la corteza externa. No se pueden reconocer trabéculas como en el resto de las muestras. Los espacios vasculares son muy pequeños (150 μm). Estos están en general recubiertos por muy poco tejido lamelar. No se preservan bien las lagunas de células óseas.

La corteza interna es principalmente avascular. Está formada por una matriz de fibras organizadas de forma paralela a la superficie interna. A su vez las fibras se orientan longitudinales y transversales con respecto al eje del elemento. Las lagunas de células óseas son alargadas en la misma dirección de las fibras. No se observan marcas de crecimiento.

La sutura, solo preservada en un fragmento de placa costal, presenta crestas muy cortas. Las lagunas de células óseas son estrelladas. La matriz es de fibras entretejidas similar a la encontrada en la corteza externa. Las crestas están revestidas finamente por tejido lamelar. Las fibras de Sharpey son cortas y se orientan paralelas a las protrusiones.

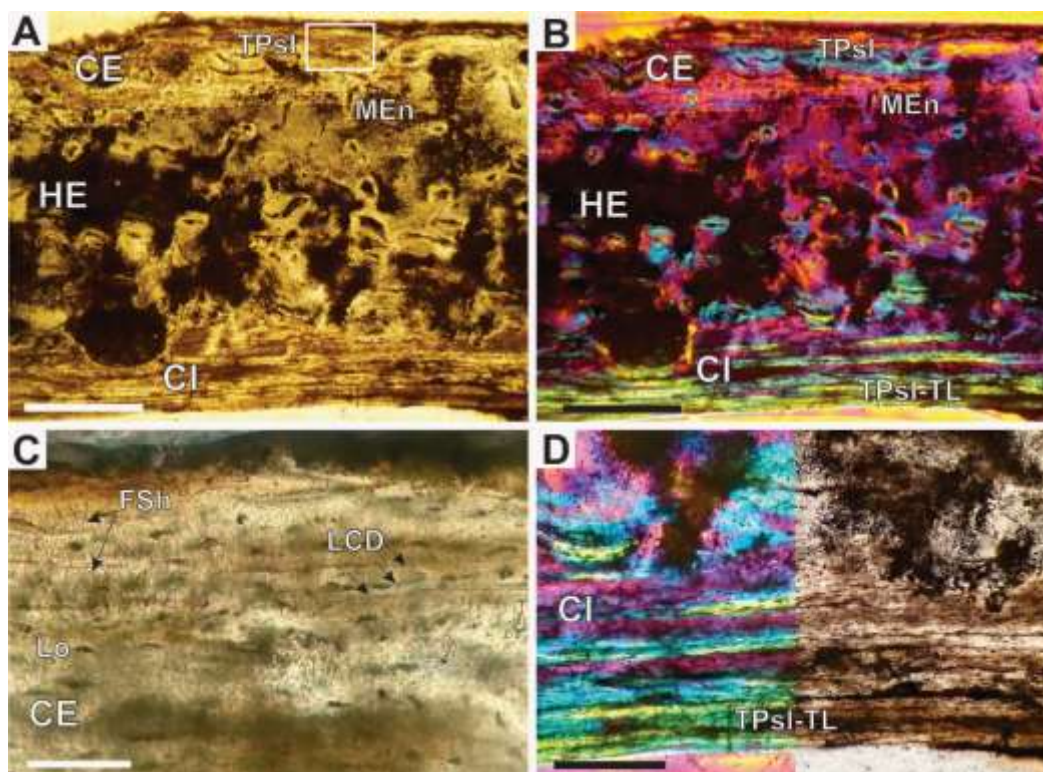


Figura 43 Histología ósea de placa costal del holotipo de *Prochelidella portezuelae* (MCF-PVPH-161) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-B**, vista general del fragmento costal mostrando el detalle de la regionalización de la microanatomía, en **A** con luz normal, en **B** con luz polarizada. **C**, región superficial de la corteza externa vista con luz normal transmitida. **D**, detalle de la corteza interna vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **FSh**, fibras de Sharpey; **HE**, hueso esponjoso; **LCD**, líneas de crecimiento detenido; **Lo**, lagunas de células óseas; **MEn**, matriz de fibras entretejidas; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **TPsl-TL**, tejido pseudolamelar - tejido lamelar. Barra en **A, B** igual a 500 μm , en **C** igual a 50 μm , en **D** igual a 200 μm .

Prochelidella cerrobarcinae † de la Fuente et al., 2011

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Chivo, provincia de Chubut. Formación Cerro Barcino, Cretácico Inferior, Aptiano - Albiano? (Musacchio, 1972; Musacchio y Chebli, 1975; Volkheimer et al., 2009).

Comentarios: Esta especie fue descrita y nominada como un nuevo taxón del clado Chelidae por de la Fuente et al. (2011) y referida al clado Pan-Chelidae por Maniel y de la Fuente (2016). Es una especie de pequeñas dimensiones (longitud del caparazón dorsal entre 13 a 18 cm) que se conoce por el holotipo y 10 especímenes referidos. Como en todas las especies del género *Prochelidella* la nugal 1^{ra} es considerablemente más ancha que larga y posee una serie neural completa y continúa alcanzando en la vista visceral a la suprapigal.

Materiales estudiados: El material está compuesto por dos placas costales anteriores indeterminadas fragmentadas (Figura 44) y un fragmento del lóbulo plastral (MPEF-PV 3291). Este material es referido a la especie por su anatomía y dimensiones.



Figura 44 Fragmento costal anterior referido a *Prochelidella cerrobarcinae* (MPEF-PV-3291) del Cretácico Inferior de la provincia de Chubut, en vista interna. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas presentan un grosor promedio de 2,5 mm. La microanatomía muestra que la corteza externa es igual en grosor que la corteza interna, aunque esta última puede hacerse más delgada hacia los márgenes. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 40% del grosor total de la placa. La transición entre el hueso compacto y el esponjoso es clara (Figura 42A-C).

La corteza externa presenta una matriz de tejido pseudolamelar. Las fibras se orientan en dos direcciones principales: perpendiculares y paralelas a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son fusiformes en su mayoría. Los canaliculi son cortos y poco ramificados. La vascularización es

escasa, formada por canales simples longitudinales y radiales (Figura 42A). Estos últimos se orientan hacia el centro de la médula en las placas costales y perpendiculares a la superficie externa en el plastrón. Los canales pueden abrirse a la superficie externa y también anastomosarse. Las fibras de Sharpey se despliegan por toda la corteza, son muy cortas y están orientadas perpendiculares a la superficie externa. Se registran 13 líneas de crecimiento detenido, tanto en las placas costales como en el fragmento del plastrón. Aunque se pueden observar en toda la superficie, estas líneas se agrupan principalmente en la región más externa, Su distribución es continua y muy homogénea a lo largo de la corteza. Hay muy pocas osteonas primarias y secundarias en el límite de la corteza y el hueso esponjoso presentando poca remodelación secundaria.

El hueso esponjoso se forma de trabéculas muy cortas y anchas. Estas se encuentran revestidas de sucesivas generaciones de tejido lamelar. Se pueden diferenciar claramente las diferentes generaciones de tejido secundario. Las lagunas de células óseas en este tejido son fusiformes, con canaliculi cortos. En los espacios intersticiales hay abundante tejido primario similar al observado en la corteza externa, con lagunas de células óseas redondas. Las celdillas son de tamaño variado, oscilando entre los 100 a los 600 μm de diámetro (Figura 42A-C).

La corteza interna está integrada por tejido pseudolamelar altamente ordenado, el cual en algunas partes puede organizarse como un tejido lamelar (Figura 42C). Las fibras se orientan paralelas a la superficie y de forma paralela a la progresión del elemento en la región de la costilla. Por el contrario, las fibras se orientan de forma perpendicular al eje mayor en los márgenes. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se proyectan con la misma dirección de las fibras en las cuales están inmersas. La corteza presenta numerosas líneas de crecimiento detenido, pudiendo contarse hasta 9 en el fragmento del plastrón. Al igual que en la corteza externa, éstas son muy homogéneas en cuanto a su continuidad horizontal.

Se aprecian largas fibras extrínsecas agrupadas en el borde libre de la parte marginal del plastrón. Estas se extienden hasta el hueso esponjoso y se orientan de forma diagonal en un ángulo de aproximadamente 20° con respecto a la superficie de la corteza interna.

La sutura presenta crestas cortas, las cuales exhiben una delgada capa de tejido lamelar revistiendo el contorno de los mismos. En la región más profunda

se registra tejido similar al encontrado en la corteza externa. Se aprecian pocas fibras de Sharpey, todas ellas orientadas de forma paralela a las protrusiones.

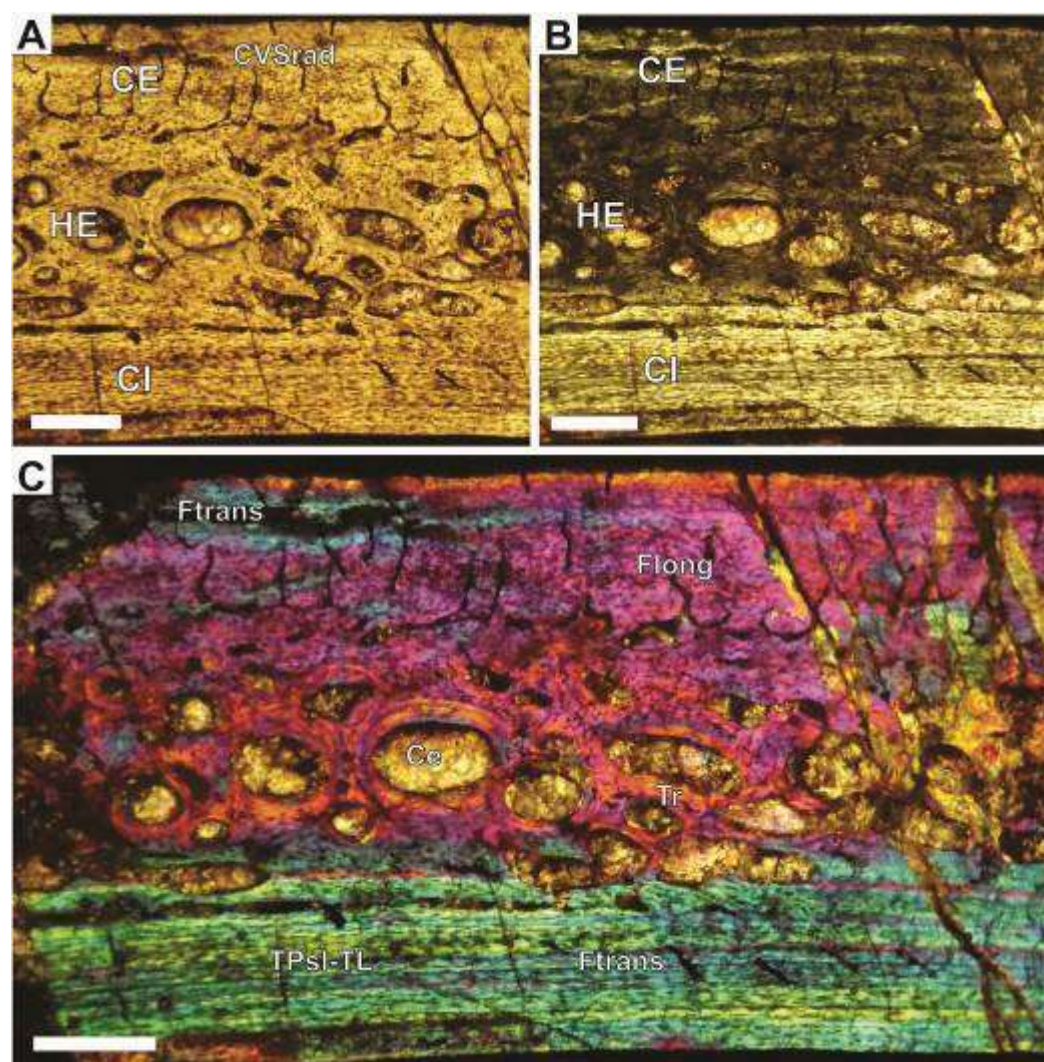


Figura 45 Histología ósea de la placa costal referida a *Prochelidella cerrobarcinae* (MPEF-PV-3291) del Cretácico Inferior de la provincia de Chubut. **A-C**, detalle de la regionalización de la Microanatomía, en **A**, vista con luz normal transmitida, en **B** con luz polarizada, en **C** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVSrad, canal vascular simples de orientación radial; Flong, fibra cortada longitudinalmente; Ftrans, fibra cortada transversalmente; TPSl, tejido pseudolamelar; TPSl-TL, tejido pseudolamelar - tejido lamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 500µm.

Prochelidella sp. †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Proveniente de la localidad “La Buitrera”, a 80 km al suroeste de la ciudad de Cipolletti, provincia de Río Negro. Formación Candeleros, Cenomaniano Temprano, Cretácico Superior (Hugo y Leanza, 2001;

Leanza et al., 2004).

Comentarios: El material aquí estudiado corresponde a un ejemplar que ha sido referido al género *Prochelidella* por Maniel (2016). Presenta características típicas de los panquéidos como la presencia de un escudo cervical, una vértebra cervical biconvexa, distancia axilo-inguinal más corta que los lóbulos plastrales y un mesoplastrón más ancho que largo. El tamaño de los individuos se asemeja a los tamaños observados en las especies *Prochelidella argentinae* y *Prochelidella cerrobarcinae*. La octava vértebra cervical preservada es muy similar a la preservada en *Prochelidella portezuelae*, que es el único taxón nominado del género *Prochelidella* que preserva vértebras cervicales. La morfología de los mesoplastrones se asemeja más a la forma observada en *Prochelidella cerrobarcinae* (Cerro Los Chivos, Fm. Cerro Barcino), *Prochelidella* sp. (La Buitrera, Fm. Candeleros) y *Prochelidella portezuelae* (Sierra del Portezuelo, Fm. Portezuelo), *Yaminuechelys gasparinii* (Arroyo Yaminue, Fm. Allen?) y *Yaminuechelys maior* (Cerro Hansen, Fm. Salamanca) que a las preservadas en otros taxa del Cretácico de Patagonia. La presencia de un escudo gular más pequeño o igual de largo que el escudo abdominal es común de observar entre los restos de *Prochelidella cerrobarcinae* y *Prochelidella portezuelae*. Así mismo, la posición de las cicatrices púbicas y del isquion, y la morfología de los primeros escudos marginales diferencian a este taxón de las especies nominadas de *Prochelidella* y la asemejan más al taxón de la Formación Lohan Cura.

Materiales estudiados: Se tomaron muestras de una placa costal impar, un fragmento de la placa costal par, un fragmento de la placa costal 5^{ta}?, un fragmento medial de la placa costal par, un fragmento de la placa costal 1^{ra} más las periféricas 1^{ra} y 2^{da} articuladas, un elemento costal 8^{va}, una placa neural 1^{ra}?, un elemento periférico 3^{ra} o 7^{ma} y un elemento periférico 5^{to} o 6^{to} (MPCA-PV-438, Figura 46).

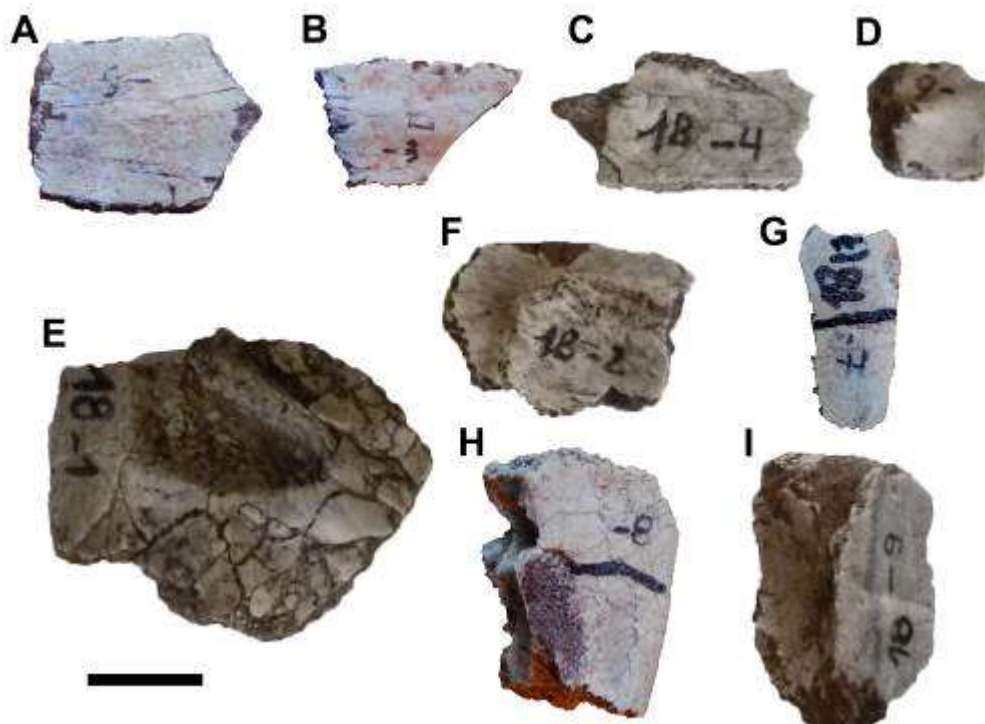


Figura 46 Algunos de los materiales referidos a *Prochelidella* sp. (MPCA-PV-438) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **A**, placa costal impar en vista interna. **B**, fragmento de la placa costal par en vista interna. **C**, fragmento de la placa costal 5^{ta}? en vista externa. **D**, fragmento medial de la placa costal par en vista interna. **E**, fragmento de la placa costal 1^{ro} más las periféricas 1^{ra} y 2^{da} articuladas en vista interna. **F**, elemento costal 8^{vo} en vista interna. **G**, placa neural 1^{ra}? en vista externa. **H**, elemento periférico 3^{ra} o 7^{ma} en vista externa. **I**, elemento periférico 5^{ta} o 6^{ta} en vista interna. Barra igual a 1 cm

Descripción histológica: El grosor de las placas varía de 2 mm a 5 mm en costales y alcanza 10 mm en la periférica. En las placas costales el hueso esponjoso ocupa entre el 50-65% del grosor de la sección. La corteza externa es levemente más gruesa que la corteza interna. En las placas periférica y neural la proporción de hueso esponjoso es mayor (Figura 47).

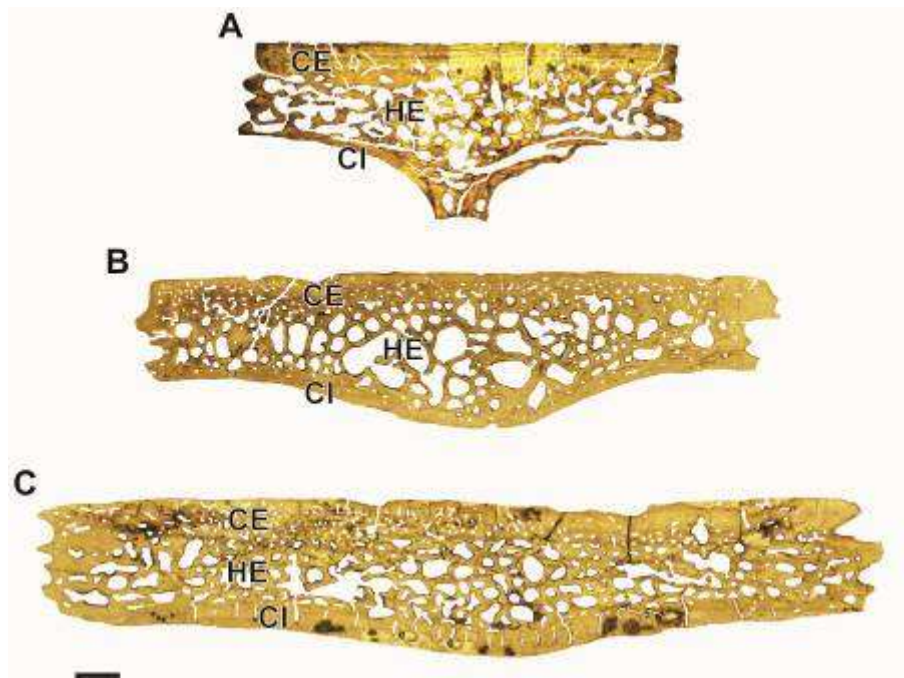


Figura 47 Microanatomía ósea del material referido a *Prochelidella* sp. (MPCA-PV-438) del Cretácico Superior de la provincia de Rio Negro. **A**, placa neural 1^{ra}? **B**, placa costal impar. **C**, placa costal par. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna, HE; hueso esponjoso. Barra igual a 750 μ m.

La corteza externa está integrada por dos regiones: 1-una perimedular o profunda donde la matriz está formada por fibras estructurales entretrejidas cortas y delgadas, orientadas de forma diagonal y paralela a la superficie externa de la corteza; 2- una región superficial en la cual la matriz es de tipo pseudolamelar, con fibras intrínsecas orientadas de forma paralela al eje mayor del elemento (Figura 48A-B). En algunos lugares se observa tejido lamelar asociado a las vermiculaciones externas (Figura 48B). El importante grosor de las fibras y la buena preservación del material permiten individualizar cada una de ellas en sección. En este tejido se observan varias líneas de crecimiento detenido. La corteza exhibe fibras de Sharpey que se agrupan en dos regiones según su longitud relativa y orientación. Mientras que las de longitud mediana (0.2 mm) se agrupan en cercanías de la región medular y se proyectan en distintas direcciones, las fibras relativamente más cortas se distribuyen en las porciones más periféricas y se orientan de forma transversal la corteza. Las placas periféricas concentran mayor cantidad de fibras de Sharpey, las cuales son relativamente largas (0.4 mm) y exhiben orientación oblicua (Figura 48E-F).

En la placa neural se pueden distinguir 7 líneas de crecimiento detenido (Figura 48C). Las lagunas de células óseas son estrelladas en la matriz de fibras

estructurales y fusiformes en la matriz pseudolamelar. Los canaliculi no están bien preservados. La vascularización está formada por canales en su mayoría longitudinales y algunos radiales que pueden presentar anastomosis. También se observan osteonas primarias longitudinales que se encuentran en la región perimedular. Algunas variaciones a lo descrito anteriormente se observan en la placa periférica y nugal, las cuales presentan en su corteza externa un solo tipo de tejido (pseudolamelar). Las fibras son longitudinales y transversales a la progresión del elemento.

El hueso esponjoso en general está compuesto por trabéculas revestidas con tejido lamelar. En las placas costales las trabéculas tienden a ser anchas y cortas, al contrario de lo que ocurre en las placas periférica y neural donde se observan regiones en las cuales las trabéculas son relativamente más largas y angostas (Figura 48D). Las celdillas son de tamaño variado (200-800 μm de diámetro). Los espacios intersticiales de las trabéculas poseen restos de matriz primaria de tipo entretejida. El grado de reabsorción del tejido esponjoso es notoriamente más marcado en las placas periférica y neural que en las placas costales.

La corteza interna está formada por tejido pseudolamelar. Las fibras se orientan de forma paralela al eje mayor de la placa. La corteza está pobremente vascularizada, exhibiendo sólo algunos canales longitudinales simples. Las lagunas de células óseas son fusiformes y los canaliculi largos, aunque en general ambos están muy pobremente preservados. No se observa la presencia de fibras de Sharpey, salvo en las placas neurales, donde dichas fibras son largas y están orientadas de forma oblicua con respecto a la superficie. La corteza interna en la placa periférica y neural es mucho más fina que en las placas costales.

Las suturas están formadas principalmente por una matriz de fibras entretejidas. Las lagunas de células óseas son redondeadas. Algunas pocas fibras intrínsecas se ubican con orientación paralela a las cortezas. Sus lagunas de células óseas son fusiformes. La placa neural posee un revestimiento de tejido lamelar en el contorno de las crestas. Hay abundantes fibras de Sharpey, las cuales tienen longitud variable y se orientan paralelas a las protrusiones.

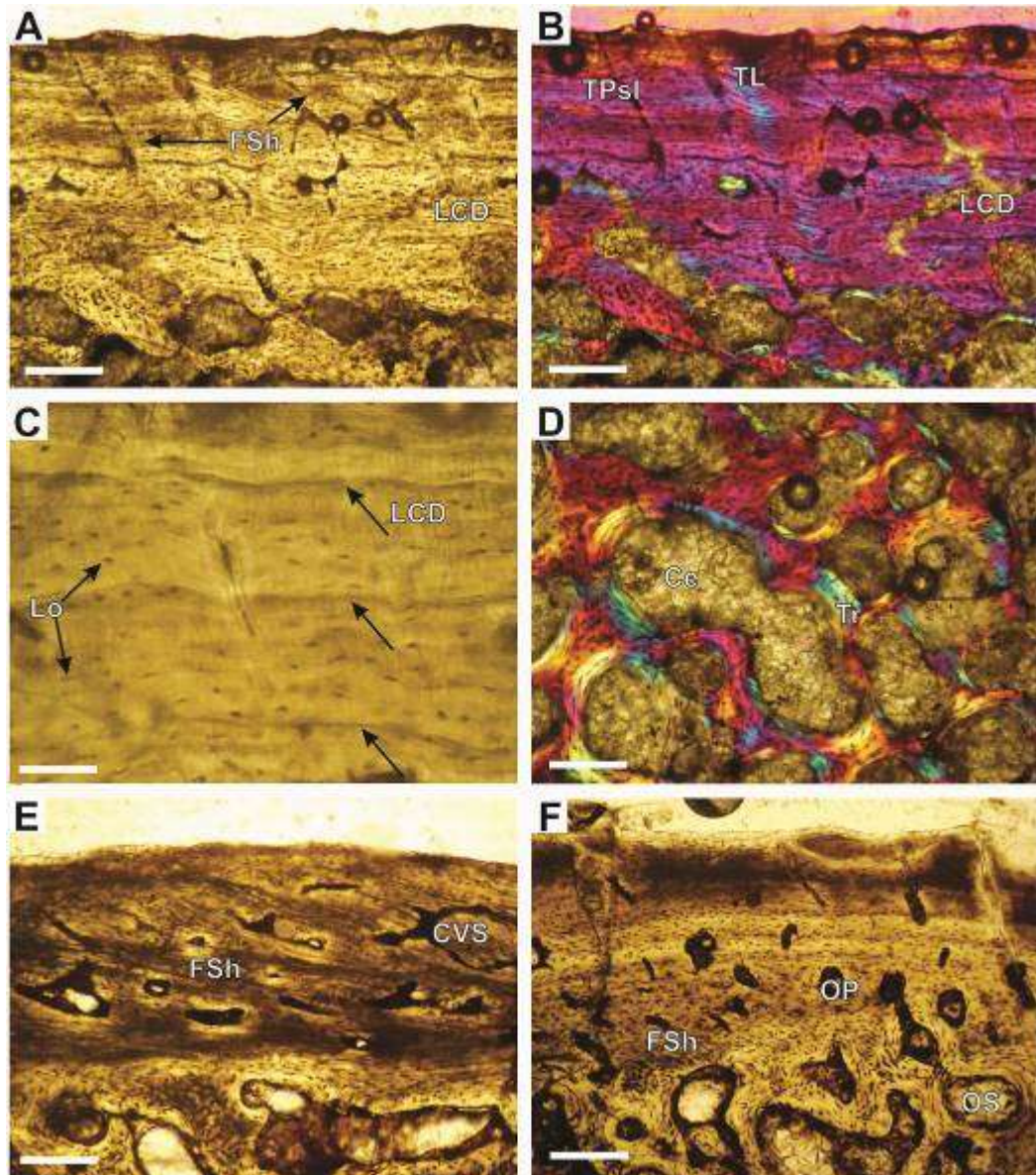


Figura 48 Histología ósea del material referido a *Prochelidella* sp. (MPCA-PV-438) del Cretácico Superior de la provincia de Rio Negro. **A-D**, corteza externa de la placa neural. **A-B**, vista general de la corteza externa, en **A** con luz transmitida normal, en **B** con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de las líneas de crecimiento detenido y las fibras de Sharpey vista con luz transmitida normal. **D**, detalle del hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **E-F**, corteza externa de la placa periférica 3^{ra} o 7^{ma}, en **E** vista con luz transmitida normal, mostrando diferencias en la orientación y densidad de las fibras de Sharpey en la región lateral, en **F** vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ce, celdilla, CVS, canal vascular simple, **FSh**, fibras de Sharpey, **LCD**, línea de crecimiento detenido, **Lo**, lagunas de células óseas, **OP**, osteona primaria, **OS**, osteona secundaria, **TL**, tejido lamelar, **TPsl**, tejido pseudolamelar, **Tr**, trabécula. Barra en **A**, **B**, **D**, **E**, **F** igual a 200 μ m, **D** igual a 50 μ m.

Prochelidella nov. sp. †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Aguada Grande, Rincón de los Sauces,

provincia de Neuquén. Formación Anacleto, Cretácico Superior. Campaniano inferior medio (Leanza, 1999; Dingus et al., 2000; Hugo y Leanza, 2001a).

Comentarios: Una serie de características permiten asignar al espécimen estudiado (MAU-PV-AG-452) como miembro del género *Prochelidella*. Dichos caracteres incluyen: tamaño relativo; morfología de los mesoplastrones; presencia de cicatrices del pubis localizadas sobre el margen lateral del xifiplastrón; estribo axilar extendiéndose sobre el extremo posterolateral de la placa costal 1 y la región medial de la periférica 3; y ausencia de una ornamentación marcada. La presencia parcial de un cráneo, así como el arreglo de los escudos anteriores del plastrón y una fórmula plastral distinta a la del resto de los taxa del género *Prochelidella* sugiere que este taxón sería una especie nueva de este género. Los restos del caparazón dorsal son muy fragmentarios, sin embargo, el plastrón si se encuentra bastante completo. El plastrón presenta un largo estimado de 21 cm (Maniel, 2016). En general estas especies presentan el caparazón dorsal unos centímetros más grande que el plastrón por lo que esta especie es más grande que el resto de su género, estimando el largo del caparazón en 24 cm (*com. pers.* Maniel, I.J. y de la Fuente, M.S.).

Materiales estudiados: Se tomó muestra de dos elementos, un fragmento de una placa costal indeterminada y un fragmento de una placa periférica indeterminada del ejemplar MAU-PV-AG-452 (Figura 49). Dicho material corresponde a un ejemplar inédito, el cual será propuesto como holotipo de la especie en una próxima publicación (Maniel. *com. pers.*).

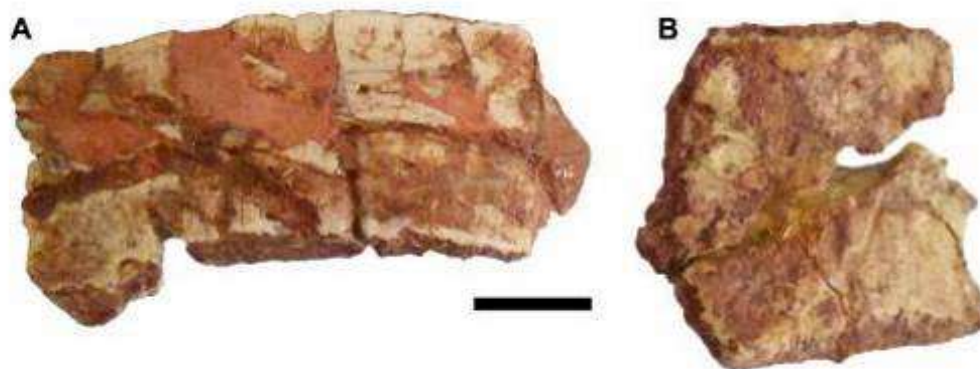


Figura 49 Materiales seleccionados referidos a *Prochelidella* nov. sp. (MAU-PV-AG-452) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, en vista externa. **A**, fragmento de placa costal indeterminado. **B**, fragmento de placa periférica indeterminado. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas presentan 4 a 5 mm de grosor. Las cortezas externa e interna tienen igual grosor. El hueso esponjoso ocupa el 40% del espesor total de la placa. La transición de ambas cortezas y el hueso esponjoso es clara. La preservación del tejido está muy alterada haciendo difícil su descripción (Figura 50A-B).

La corteza externa revela un tejido donde las fibras se orientan paralelas, diagonales y perpendiculares con respecto a la progresión del elemento formando una matriz de tipo finamente entretejido. En algunas regiones menores de la parte más externa dorsal se puede observar tejido pseudolamelar de orientación transversal y longitudinal a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son ahusadas y estrelladas, con canaliculi cortos. Presenta una vascularización entre moderada y baja, conformada principalmente por canales simples longitudinales y radiales poco anastomosados y abiertos a la superficie externa (Figura 50C). También se aprecian osteonas primarias y secundarias en la región más profunda de la corteza. Las fibras de Sharpey son cortas, escasas y distribuidas con orientación transversal a la progresión del elemento. El hueso compacto exhibe 5 líneas de crecimiento detenido, tres agrupadas en la parte media de la corteza y las otras en la región más periférica (Figura 50E-F).

El hueso esponjoso presenta trabéculas gruesas y cortas, revestidas de tejido lamelar depositado centripetamente en sucesivas generaciones. Las lagunas de células óseas son alargadas en el tejido lamelar. Presenta poca remodelación, lo cual se ve reflejado en la gran cantidad de hueso primario entretejido que se

preserva en los espacios intersticiales de las trabéculas, con lagunas de células óseas estrelladas. El diámetro de las celdillas varía entre 100 - 500 μm .

La corteza interna se organiza en un tejido pseudolamelar con fibras paralelas a la superficie (Figura 50D). Estas fibras intrínsecas a su vez se orientan longitudinalmente a la progresión de elemento en la región de la cortilla y transversalmente hacia los márgenes o suturas. Las lagunas de células óseas se observan en general alargadas en las regiones con fibras transversales, y redondas en donde las fibras corren longitudinales. Se registran 3 líneas de crecimiento detenido en la región media y más externa de la corteza. Las fibras de Sharpey son cortas, están dispersas y se orientan de forma oblicua a la progresión del elemento.

La sutura presenta crestas relativamente cortas con abundante tejido primario en la región interna de la sutura y un delgado revestimiento externo de tejido lamelar. Preserva largas fibras de Sharpey gruesas que se extienden hasta la región profunda del hueso esponjoso. Las fibras extrínsecas se orientan en la misma dirección de las prolongaciones de las crestas.

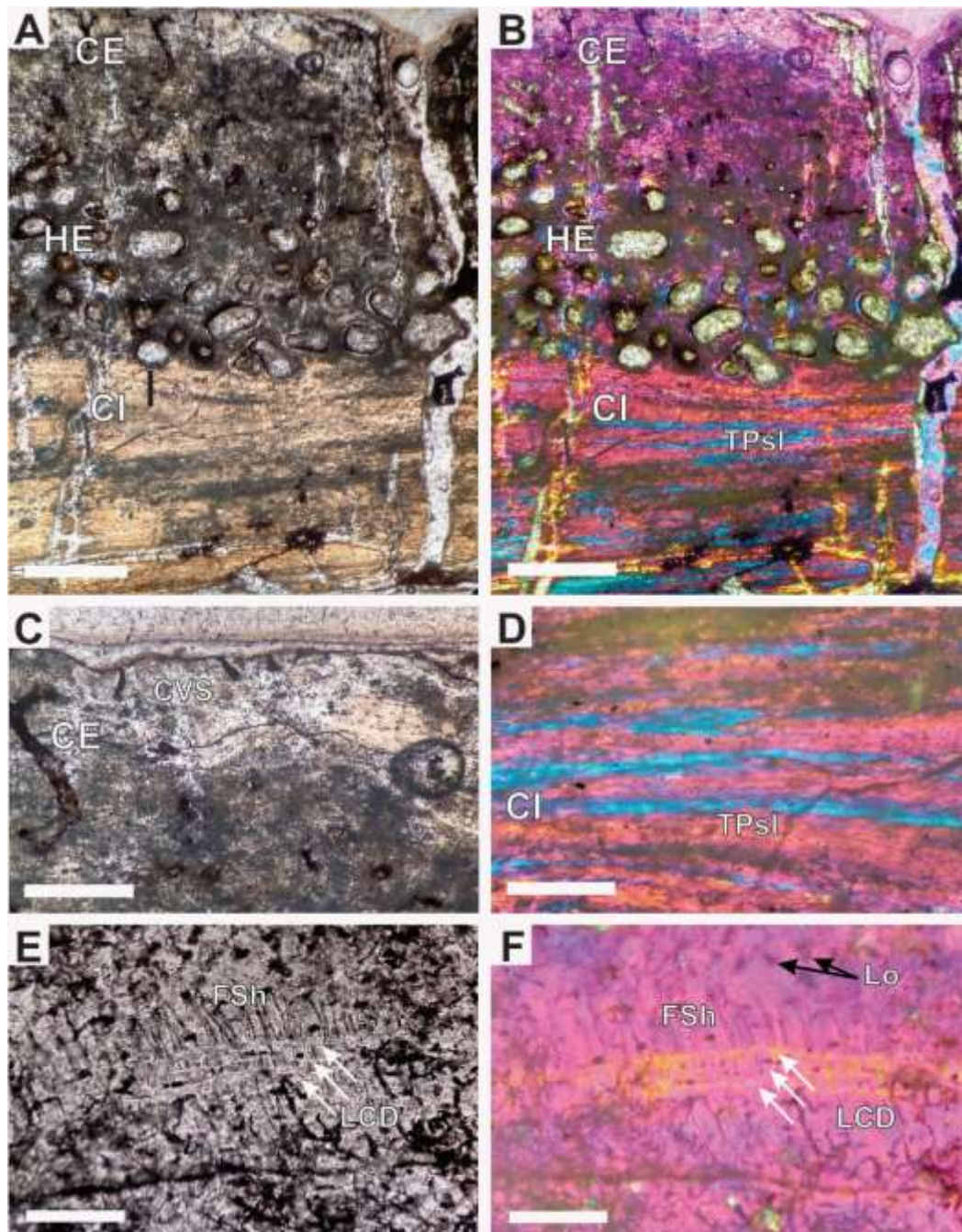


Figura 50 Histología ósea de la placa costal referida a *Prochelandella* nov. sp. (MAU-PV-AG-452) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-B**, vista de la sección completa, en **A** vista con luz polarizada, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de la corteza externa vista con luz normal transmitida. **D**, detalle de la corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **E-F** detalle de la corteza externa, en **E** vista con luz transmitida normal, en **F** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CVS, canal vascular simple; FSh, fibras de Sharpey; LCD, líneas de crecimiento detenido; Lo, laguna de célula ósea; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A, B, C, D**, igual a 300 μ m, en **E, F** igual a 75 μ m.

Salamanchelys palaeocenica † Bona, 2006

Procedencia geográfica y estratigráfica: Punta Peligro, provincia de Chubut. Niveles Danianos de la Formación Salamanca, Paleoceno Inferior (Bona et al., 1998 y referencia allí citadas).

Comentarios: Esta especie fue descrita y nominada como un nuevo taxón de Chelidae por Bona (2006) en base al holotipo y varios ejemplares referidos. Posteriormente fue referida como Pan-Chelidae por Maniel y de la Fuente (2016). Es una especie de pequeñas a moderadas dimensiones (la longitud estimada del caparazón dorsal del holotipo es de 25 cm).

Materiales estudiados: Se tomó muestra de una placa del hioplastron izquierdo (MLP-71-X-6-1t, Figura 51) del material referido por Bona, (2006).



Figura 51 Hioplastron izquierdo referido a *Salamanchelys palaeocenica* ((MLP-71-X-6-1t) del Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut, en vista interna. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: La placa muestra un grosor de 10 a 13 mm. La microanatomía muestra que ambas cortezas son muy finas y presentan el mismo grosor, aunque la corteza interna puede ser levemente más gruesa. El hueso esponjoso ocupa buena parte del espesor de la placa (75%). La transición entre las

cortezas y el hueso esponjoso es más bien difusa (Figura 52A).

La corteza externa se encuentra conformada por dos regiones bien diferenciadas. Una región está ubicada en la parte más superficial, formada por fibras paralelas a la superficie y dirigidas de forma longitudinal y transversal a la progresión del elemento, con lagunas de células óseas fusiformes. Otra región, más profunda, está formada por una matriz de fibras estructurales, cuyos empaquetamientos fibrosos se orientan diagonales, longitudinales y transversales al eje mayor de la placa (Figura 52B). Aquí las lagunas tienen forma estrellada. La corteza posee una vascularización moderada, con canales simples longitudinales y radiales muy anastomosados, distribuidos por toda la corteza y abiertos a la superficie. En la región más superficial aparecen osteonas primarias que pueden ocasionalmente orientarse de forma radial, y más hacia la región profunda se observan osteonas secundarias. Las fibras extrínsecas aparecen perpendiculares a la progresión del elemento y se distribuyen de manera dispersa por toda la corteza (Figura 52C). Se registran 4 marcas de crecimiento agrupadas en la región más superficial.

El hueso esponjoso tiene una remodelación moderada. Está formado por trabéculas con abundante tejido intersticial. Las trabéculas son cortas y anchas en general, sin orientación aparente, presentan tejido lamelar de varias generaciones. Las lagunas de células óseas en este tejido lamelar son fusiformes. Los espacios intersticiales están cubiertos por tejido primario similar al encontrado en la parte profunda de la corteza externa. Hacia la corteza interna el tejido intersticial del hueso esponjoso se asemeja más al tejido de la región central de la corteza interna (ver más abajo) que al de la externa. Las celdillas son circulares o subcirculares, con diámetros de 150-200 μm en general, aunque también se pueden observar algunas dispersas de 500-600 μm (Figura 52D).

Corteza interna está integrada en un tejido pseudolamelar con fibras paralelas y subparalelas con respecto a la superficie externa. Al mismo tiempo estas fibras se orientan de forma transversal y longitudinal a la progresión del elemento (Figura 52D). Las lagunas de células óseas se observan con aspecto fusiforme en las partes donde las fibras son cortadas longitudinalmente y redondas donde las fibras son cortadas transversalmente (e.g., puente). Los canaliculi son cortos o ausentes. Hay escasas fibras de Sharpey largas y finas, se ubican en la región medial con orientación diagonal a la superficie ventral de la corteza. Se

pueden contar hasta 6 líneas de crecimiento detenido.

La sutura exhibe crestas relativamente cortas. El tejido de la parte más profunda de los mismos es similar al de la corteza externa, con fibras orientadas transversales y longitudinales a la progresión del elemento. Las transversales se orientan paralelas a las protrusiones. Se registran fibras de Sharpey largas en la misma dirección que las fibras transversales.

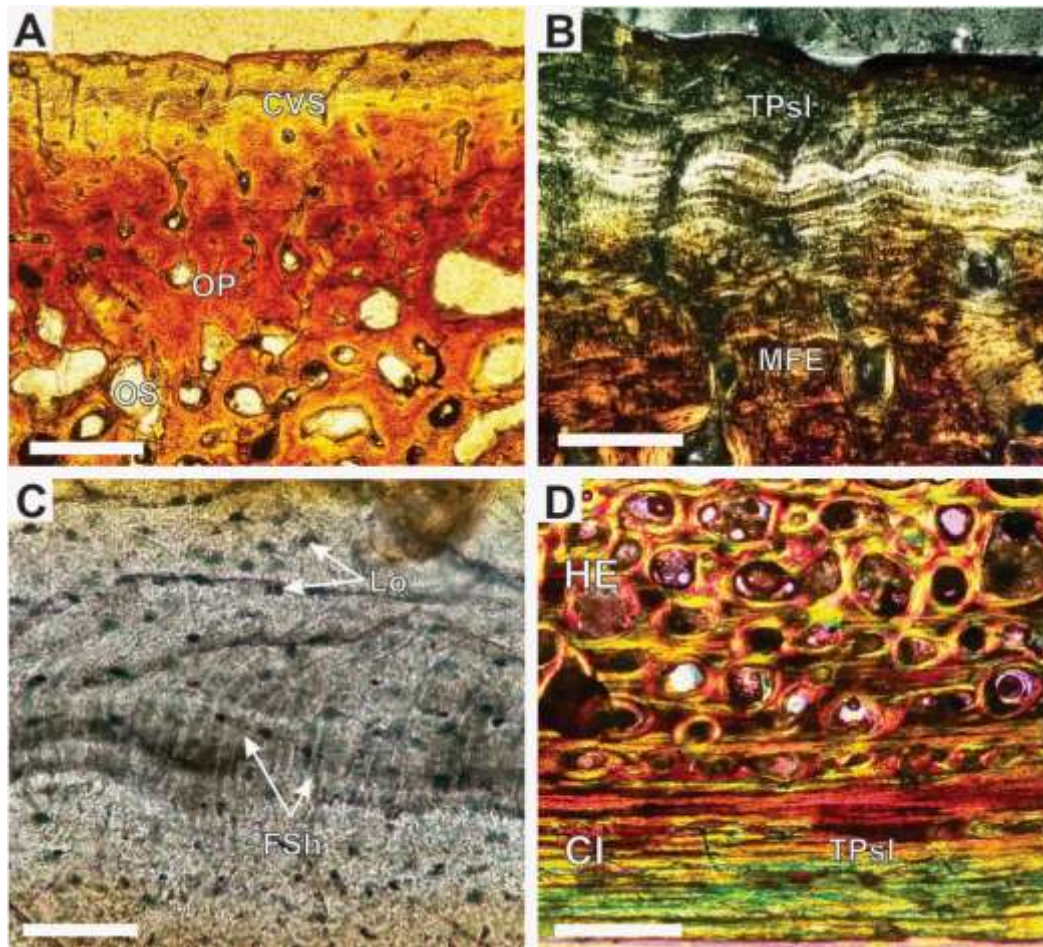


Figura 52 Histología ósea del hioplastron izquierdo referido a *Salamanchelys palaeocenica* ((MLP-71-X-6-1t) del Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut. **A**, transición entre la corteza interna y el hueso esponjoso vista con luz normal transmitida. **B**, corteza externa vista con luz polarizada. **C**, detalle de la corteza externa vista con luz normal transmitida. **D**, transición entre la corteza interna y el hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; FSh, fibras de Sharpey; HE, hueso esponjoso; Lo, lagunas de células óseas; MFE, matriz de fibras estructurales entretrejidas; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A**, **B**, **D** igual a 300 μ m, **C** igual a 75 μ m.

Salamanchelys cf. *S. palaeocenica* †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Sitio Dos Hermanos, Bajo Santa Rosa, provincia de Río Negro. Formación Allen, Cretácico Superior, Campaniano Superior - Maastrichtiano Inferior (Hugo y Leanza, 2001; Leanza et al., 2004).

Comentarios: Los especímenes aquí diferenciados como *Salamanchelys* cf. *S. palaeocenica* se agrupan porque el escudo cervical preservado sobre la placa nugal presenta una morfología similar a la observada en algunas especies actuales como *Phrynops geoffroanus*, pero también a especies fósiles como *Salamanchelys palaeocenica*, y es por esta razón que se asigna estos especímenes como *Salamanchelys* cf. *S. palaeocenica*. La ausencia de una ornamentación marcada sobre los elementos que componen el caparazón la diferencian de las especies ornamentadas asignadas al género *Yaminuechelys* o *Hydromedusa*.

Materiales estudiados: Los materiales estudiados corresponden a un fragmento de placa nugal y un fragmento indeterminado de placa costal (MML-PV-1251, Figura 53) confrontadas con la especie *Salamanchelys palaeocenica* por Maniel (2016).

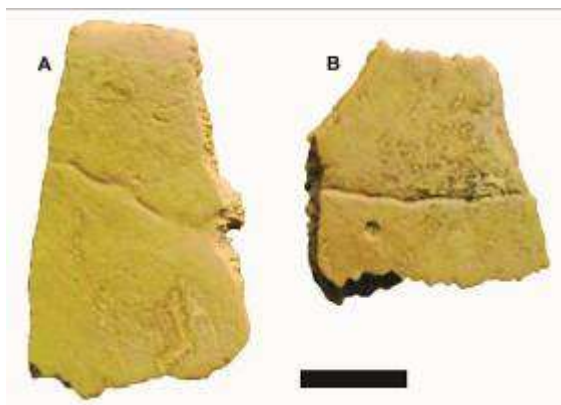


Figura 53 Materiales seleccionados referidos a *Salamanchelys* cf. *S. paleocelina* (MML-PV-1251) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, en vista exterior. **A**, fragmento de placa nugal. **B**, fragmento indeterminado de placa costal. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas va de los 3 a los 4 mm. De este grosor el hueso esponjoso ocupa entre el 50-60%. La corteza interna varía su

grosor desde las suturas hacia la región correspondiente a la cortilla. En general la corteza externa es de igual o menor grosor que la corteza interna (Figura 54A).

La corteza externa está formada por una matriz de fibras cortas principalmente paralelas y subparalelas a la superficie externa. Las fibras poseen dos orientaciones principales: paralela y perpendicular a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son fusiformes. Los canaliculi son cortos cuando están preservados. Las fibras de Sharpey son cortas y se proyectan perpendiculares a la superficie, ordenadas por franjas paralelas unas con otras. Estas fibras extrínsecas pueden encontrarse en la parte más superficial, media o más profunda de la corteza. La vascularización está formada principalmente por canales simples orientados de forma longitudinal y radial, los cuales pueden anastomosarse y formar redes muy poco extendidas (Figura 54B-C). Aparecen osteonas primarias y secundarias en la región perimedular. Se observan tres marcas de crecimiento en la parte media de la corteza, pero no es posible definir a que tipo corresponden.

El hueso esponjoso se caracteriza por ser muy compacto, profusamente remodelado. Posee trabéculas gruesas formadas por abundante tejido primario intersticial, revestido de tejido lamelar cuya orientación de fibras intrínsecas varía de capa en capa (Figura 54D-E). El tejido primario coincide con el descrito para la corteza externa. Los espacios intertrabeculares son relativamente pequeños (200 μm de diámetro) e irregulares.

La corteza interna está formada por tejido pseudolamelar con fibras paralelas y subparalelas con respecto a la superficie. Las lagunas de células óseas tienen forma más alargada que las descritas para la corteza externa (Figura 54F). Los canaliculi, cuando están preservados, tienen extensiones variables y son típicamente ramificados. La corteza es principalmente avascular, pudiendo aparecer osteonas primarias longitudinales en la región de la costilla. No presenta fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

La sutura tiene crestas cortas. Las mismas están revestidas de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes. Presenta tejido primario entretejido en la parte profunda de las suturas, con lagunas estrelladas. Las fibras de Sharpey son cortas orientadas paralelas a las proyecciones.

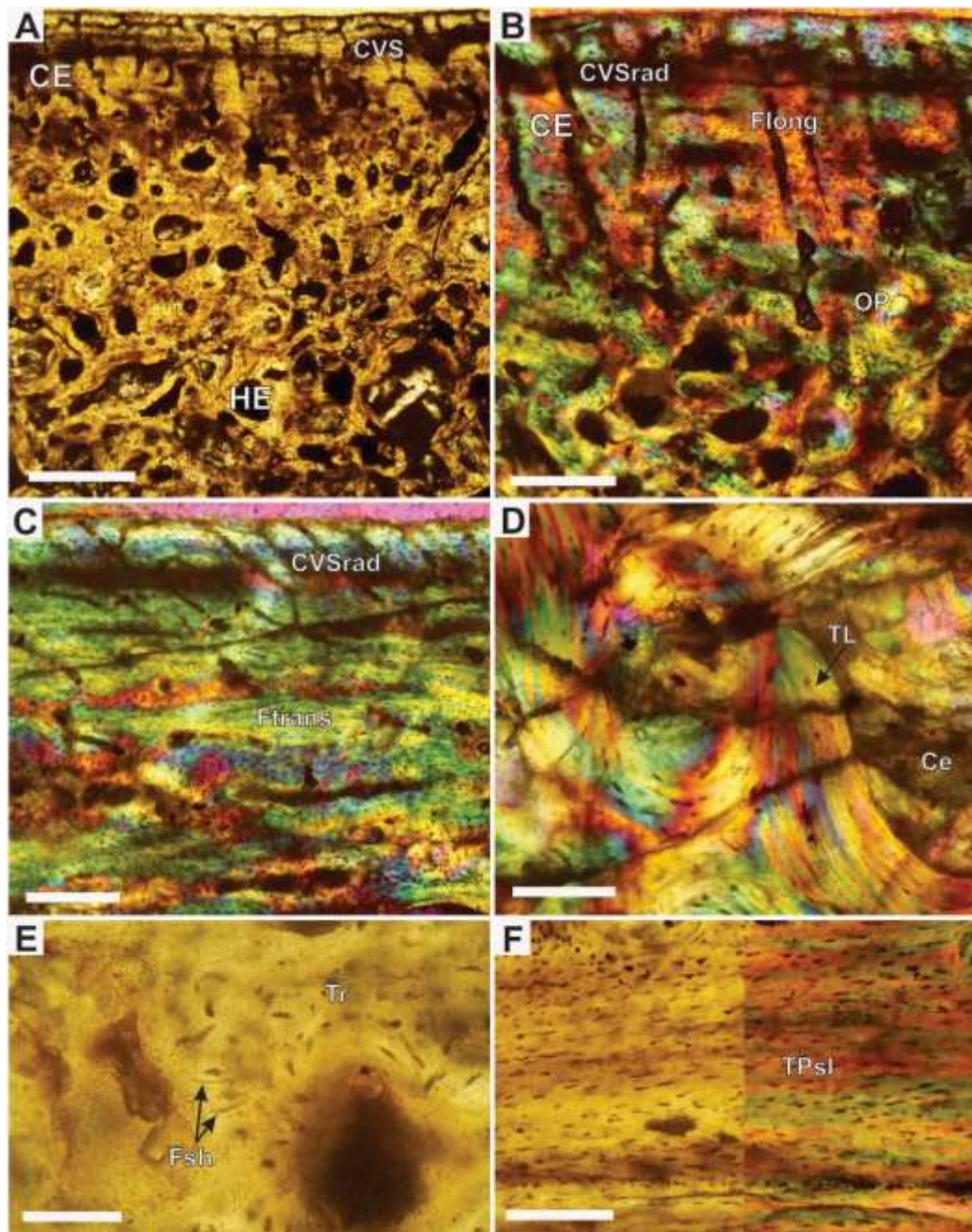


Figura 54 Histología ósea de dos placas, una costal indeterminada y una nuchal referidas a *Salamanchelys* cf. *S. paleocelina* (MML-PV-1251) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **A-C**, corteza externa de la placa nuchal. **A**, vista general de la corteza externa y el hueso esponjoso vistos con luz transmitida normal. **B**, detalle de la transición entre corteza externa y hueso esponjoso vistos con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **D-F**, placa costal. **D**, hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **E**, detalle de restos de Fibras de Sharpey en el hueso esponjoso. **F**, detalle de la corteza interna mitad con luz normal transmitida y mitad con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CVS**, canal vascular simple; **CVSrad**, canal vascular simple radial; **FSh**, fibras de Sharpey; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **HE**, hueso esponjoso; **OP**, osteona primaria; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabécula. Barra en **A** igual a 750 μ m, en **B**, **C**, **D**, **F** igual a 300 μ m, en **E** igual a 75 μ m.

Chelidae Lindholm, 1929

Chelidae nov. gen. et nov. sp. †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Playa Negra, Bajo Santa Rosa, provincia Río Negro. Formación Allen, Cretácico Superior, Campaniano Superior - Maastrichtiano Inferior (Hugo y Leanza, 2001; Leanza et al., 2004)

Comentarios: Este nuevo taxón recuperado de sedimentitas del Cretácico tardío presenta la condición pleurodira al tener la cintura pélvica suturada al caparazón. La ausencia de mesoplastrones en el plastrón es un carácter de géneros actuales de quelidos, por lo que nos permite asignar a este espécimen al clado Chelidae. De acuerdo con Maniel (2016) el contorno general del plastrón asemeja a las formas de plastrón observadas en las especies actuales del género *Phrynops*. Difiere de *Phrynops* por la presencia de fenestras plastrales, el espesor del hueso del plastrón, y la posición lateral de las suturas con la cintura pélvica, que no se observan en este género moderno. Es por eso que debido a la presencia de combinaciones de caracteres observados en taxa cretácicos (e.g., presencia de las suturas del pubis sobre el margen lateral del xifiplastrón y la sutura del isquion sobre las proyecciones xifiplastrales) y algunos caracteres observados en especies actuales (e.g., ausencia de mesoplastrones) permite asignar a este espécimen como un nuevo taxón del clado Chelidae, probablemente vinculado con el linaje de algunas especies modernas sudamericanas. Esta tiene un largo estimado del plastrón de 54 cm (Maniel, 2006). En general el caparazón dorsal es unos centímetros más grande que el plastrón, estimando el largo del caparazón en 60 cm aproximadamente (*com. pers.* Maniel, I.J. y de la Fuente, M.S.).

Materiales estudiados: Los materiales corresponden a tres fragmentos indeterminadas del plastrón (MML-PV-1247, Figura 55) y se efectuaron dos cortes consecutivos en una de las placas (Figura 55B). El material pertenece al ejemplar que será propuesto como holotipo de la especie (Maniel, 2016).

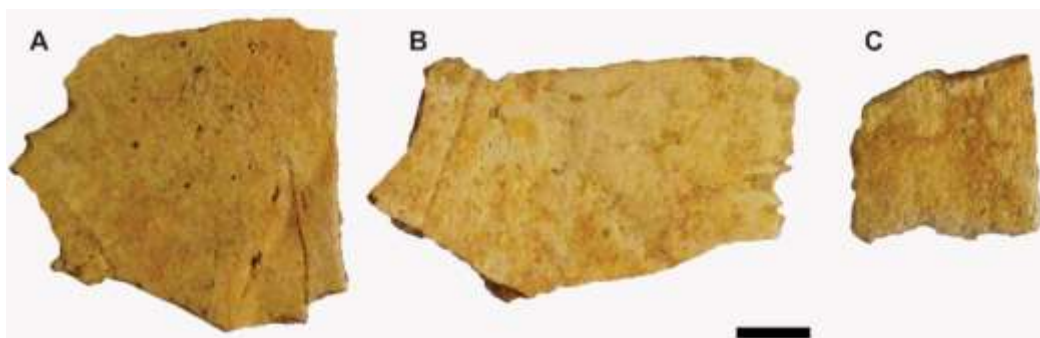


Figura 55 Materiales referidos a *Chelidae* nov. gen. et nov. sp. (MML-PV-1247) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, en vista externa. A-C, placas fragmentadas indeterminadas del plastrón en vista exterior. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas va de los 4,8 a los 3,7 mm. El hueso esponjoso ocupa entre el 65-85% del grosor total de las placas en sección. La corteza interna posee generalmente el doble de grosor que la externa, aunque en algunas regiones el espesor de ambas es similar. La transición entre la corteza interna y el hueso esponjoso está bien definida, no así la transición entre éste y la corteza externa, la cual es más bien difusa (Figura 56A-B).

La corteza externa se encuentra erosionada en la región superficial. A excepción de algunos parches con fibras estructurales orientadas en varias direcciones, casi no se preserva tejido óseo. Las fibras estructurales preservadas son gruesas, de longitud y orientación variable (diagonal, paralela y perpendicular). Las lagunas de células óseas son muy escasas. Estas son estrelladas y fusiformes. No se observan canaliculi bien preservados. La vascularización está dominada por osteonas secundarias longitudinales. No se aprecian marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso se encuentra muy remodelado. Las trabéculas son gruesas y carecen de orientación aparente (Figura 56C). Están formadas tanto por tejido primario similar al descrito en la corteza externa, como por tejido lamelar secundario. El primero de éstos se preserva en espacios aislados dentro de las trabéculas. Los espacios intertrabeculares o celdillas son pequeños (200-400 μm de diámetro) y sin forma definida.

La corteza interna está formada por una matriz pseudolamelar que en algunas regiones puede tornarse de tipo lamelar. Las fibras intrínsecas son principalmente paralelas y sub-paralelas con respecto a la superficie, orientándose a su vez de forma longitudinal y perpendicular a la progresión del elemento (Figura

56D). Las lagunas de células óseas son fusiformes en su mayoría. No se observan canaliculi, ni marcas de crecimiento, ni fibras de Sharpey.

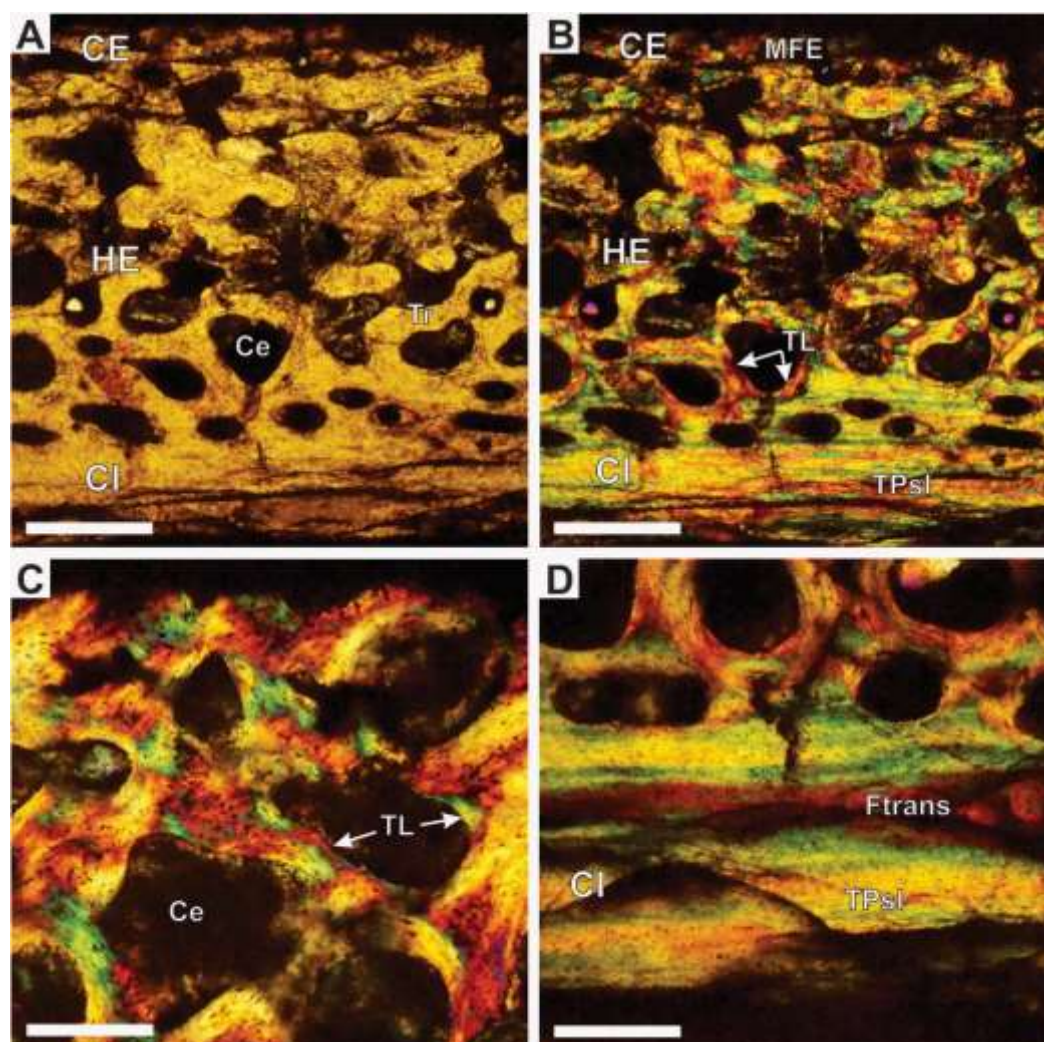


Figura 56 Histología ósea del plastrón indeterminado referido a *Chelidae* nov. gen. et nov. sp. (MML-PV-1247) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **A-B**, vista de la sección completa del corte, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; MFE, matriz de fibras estructurales entretrejidas; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A, B, C, D** igual a 300 μ m.

Yaminuechelys gasparinii † de la Fuente et al., 2001

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Yaminue (holotipo de la especie), sitio Dos hermanos y Playa Negra, Bajo Santa Rosa (materiales referidos),

provincia de Río Negro. Formación Allen, Cretácico Superior, Campaniano Superior - Maastrichtiano Inferior (Hugo y Leanza, 2001; Leanza et al., 2004).

Comentarios: Esta especie fue descrita y nominada por de la Fuente et al. (2001) como un nuevo taxón de Chelidae. El caparazón tiene un tamaño estimado de 41,8 cm de largo. El caparazón muestra ornamentación formada por pequeñas canaletas que forman polígonos de diferentes tamaños, los cuales son menos pronunciados que en *Yaminuechelys maior* (Bona y de la Fuente, 2005).

Materiales estudiados: Se tomó muestra de tres placas costales (MML-PV-1246) del material referido (Maniel, 2016). Dos placas indeterminadas correspondientes a juveniles, una de ellas fragmentada donde solo preserva la parte medial y una placa costal 1^{ra} de un adulto (Figura 57). Se realizaron cortes consecutivos en la placa costal juvenil (Figura 57A) y adulta.

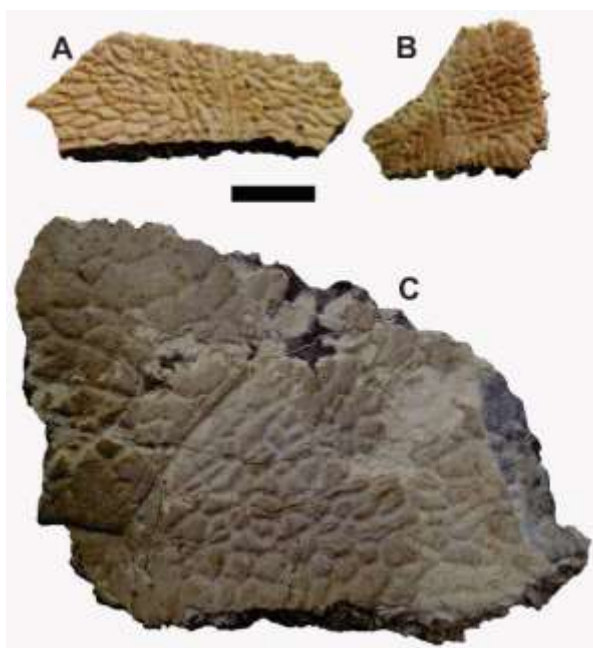


Figura 57 Material referido a *Yaminuechelys gasparinii* (MML-PV-1246) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, en vista externa. **A**, placa costal juvenil indeterminada. **B**, fragmento medial de placa costal juvenil indeterminada. **C**, costal 1^{ra} de un individuo adulto. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas estudiadas son elementos de 15 mm de espesor. El grosor de las cortezas externa e interna es en general similar. El hueso esponjoso ocupa del 65% del espesor total (Figura 58).

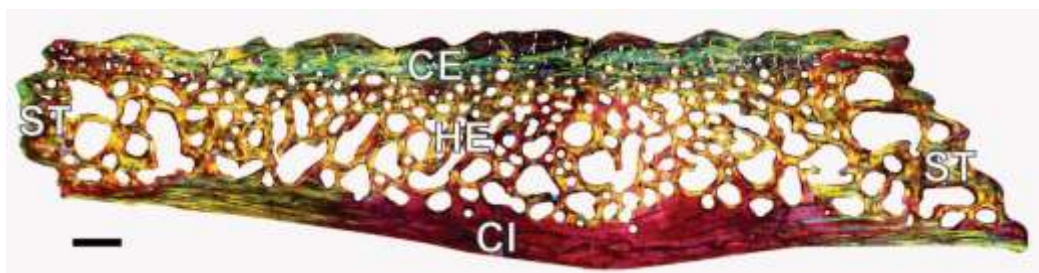


Figura 58 Microanatomía ósea de la placa costal indeterminada juvenil referida a *Yaminuechelys gasparinii* (MML-PV-1246) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso; ST, sutura. Barra igual a 750 μm .

La corteza externa está compuesta por un hueso compacto con tejido formado por fibras intrínsecas que se extienden de forma paralela y subparalela a la superficie externa. Estas fibras se organizan a su vez en dos formas. Aquellas observadas en la porción más profunda se ordenan de forma laxa y se orientan principalmente en dos direcciones, paralela y perpendicular al eje mayor del elemento. Por su parte, las fibras intrínsecas de la porción más superficial de la corteza se orientan mayormente perpendiculares al eje mayor (Figura 59A-B). La superficie externa exhibe un patrón de crestas y valles que se corresponden con la ornamentación presente en la parte externa (visible a ojo desnudo). El mismo está formado por hueso lamelar (valles) y pseudolamelar (crestas). La vascularización en términos generales presenta canales simples que pueden formar redes y osteonas primarias. Se registra la presencia de fibras de Sharpey cortas y orientadas perpendiculares o levemente oblicuas a la superficie externa, asociadas a la ornamentación, ya que se acumulan mayormente en las crestas. En algunos casos se adentran hasta el hueso esponjoso. El tejido primario ostenta marcas de crecimiento algo difusas y no continuas hacia los márgenes, sino siguiendo la variación del contorno de la ornamentación.

El hueso esponjoso ocupa gran parte de la sección. Comprende principalmente trabéculas finas y de longitud variable. Los espacios intertrabeculares son circulares y subcirculares en sección. Su diámetro varía generalmente entre 200 a 500 μm . Las trabéculas están compuestas de hueso lamelar secundario depositado centripétamente durante diferentes episodios de remodelación. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan igual a las fibras del tejido de revestimiento. Hay variación en cuanto a la orientación de las fibras entre las laminillas sucesivas. No todos los espacios están completamente

revestidos de hueso lamelar. Las áreas intersticiales dentro de las trabéculas están compuestas por restos de hueso secundario y primario. El hueso primario se asemeja al descrito para la corteza externa.

La corteza interna es más fina que la corteza externa. En las placas costales alcanza el mismo grosor que la corteza externa en la región de la costilla, volviéndose más delgada hacia los márgenes o suturas. La matriz está formada en su mayoría por tejido pseudolamelar (Figura 59C-D). La orientación de las fibras intrínsecas en las placas costales es paralela al eje mayor de la placa, y cambia hacia los márgenes o suturas, orientándose perpendicular a la progresión del elemento. Este cambio en la orientación fibrilar se evidencia, no sólo por la variación en las propiedades ópticas del hueso, sino también en la forma de las lagunas de células óseas. Estas son de forma circular o subcircular en sección en el centro donde pasa la costilla y fuertemente alargadas en los márgenes o suturas, orientadas de forma paralela o subparalela a la superficie externa. Largos canaliculi comunican lagunas vecinas. La corteza es principalmente avascular.

La sutura presenta tejido interno similar al encontrado en la corteza externa. Los márgenes están recubiertos por tejido lamelar. Las fibras de Sharpey se orientan paralelas a las protrusiones, y son largas.

En los cortes consecutivos realizados en la placa costal tanto de los individuos juveniles como del adulto, no se observan grandes diferencias en la microanatomía ni en la histología ósea.

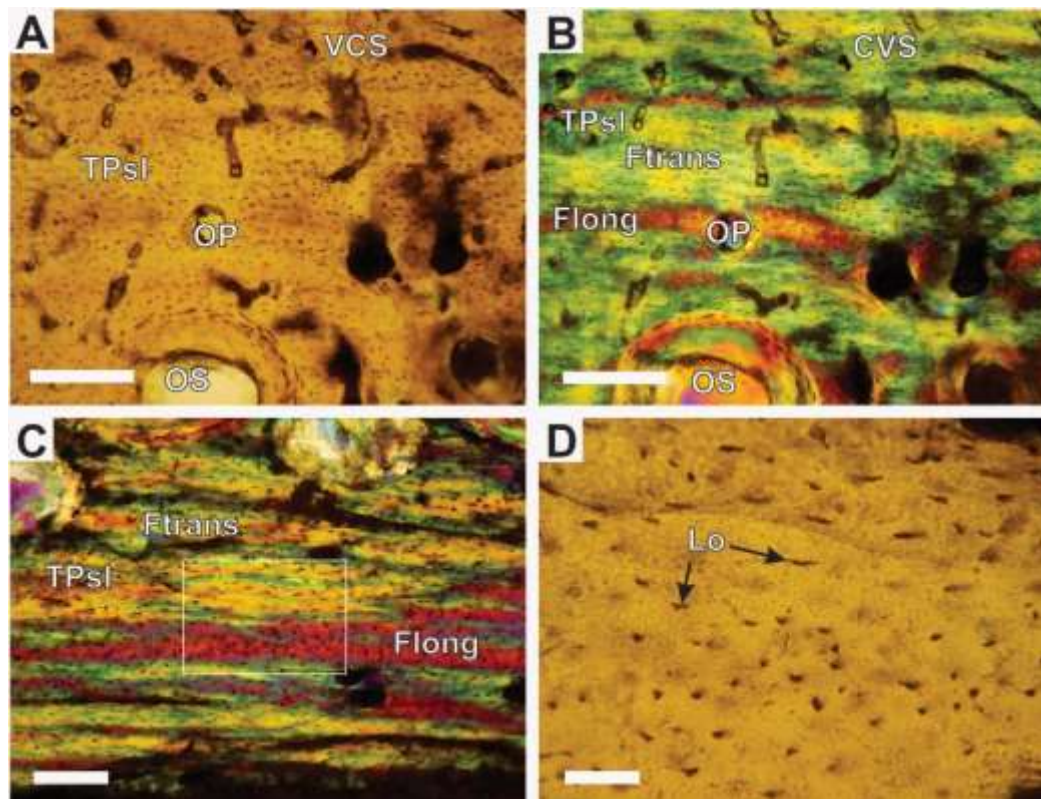


Figura 59 Histología ósea de la placa costal indeterminada referida a un ejemplar juvenil de *Yaminuechelys gasparinii* (MML-PV-1246) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. **A-B**, detalle de la corteza externa, **A** vista con luz normal transmitida, **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, corteza interna, en **C** vista con luz polarizada más filtro lambda, en **D** detalle de la corteza interna del recuadro blanco vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** CVS, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **Lo**, laguna de célula ósea; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra en **A, B, C** igual a 300 μ m, en **D** igual 75 μ m.

Yaminuechelys maior † (Staesche, 1929)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Localidad Punta Peligro y Cerro Castillo, provincia de Chubut. Niveles Danianos de la Formación Salamanca, Paleoceno Inferior (Bona et al., 1998; y referencias allí citadas).

Comentarios: Staesche (1929) asignó las placas de los especímenes de mayores dimensiones (descritos en su obra) a dos diferentes taxa *?Najadochelys maior* (como un Pleurodira Bothremydidae) y *Osteopygis sculptus* n. sp. (como un Criptodira Thalassemydidae). Price (1953) sugirió que el material descrito por Staesche como *?Najadochelys* podría tener afinidades con el podocnemidido *Roxochelys*. Posteriormente Wood (1971) propuso que *?Najadochelis maior*

debería ser considerado como *nomen dubium*. Por otra parte, Broin (1987), Broin y de la Fuente (1993), de la Fuente (1988) y Bona et al. (1998) consideraron a ?*Najadochelys maior* como un pleurodiro de la Familia Chelidae. Finalmente, Bona y de la Fuente (2005), concluyeron que *Osteopygis sculptus* es un sinónimo subjetivo de ?*Najadochelys maior* y que éstas dos especies pueden ser asignadas a una sola y referidas al género *Yaminuechelys*, con la siguiente combinación: *Yaminuechelys maior*. Esta especie es la que alcanza mayores dimensiones entre las especies nominadas del género *Yaminuechelys*, reconociéndose individuos con una longitud el caparazón de aproximadamente 80 cm.

Materiales estudiados: Se estudiaron dos placas costales (MPEF-PV 10951, MPEF-PV 10953, Figura 60), un fragmento del plastrón (MPEF-PV 10949) y un xifiplastron izquierdo (MPEF-PV 10948). Los materiales han sido referidos a la especie por diferentes características anatómicas, incluyendo tamaño, tipo de ornamentación y procedencia. La ornamentación no es una característica exclusiva de *Yaminuechelys*, sin embargo, en la Localidad Punta Peligro las únicas especies con ornamentación son *Yaminuechelys maior* e *Hydromedusa* sp., donde *Yaminuechelys maior* tiene entre 60 y 80 cm de largo, e *Hydromedusa* sp. alcanza hasta los 30 cm de largo (de la Fuente *com.pers.*).

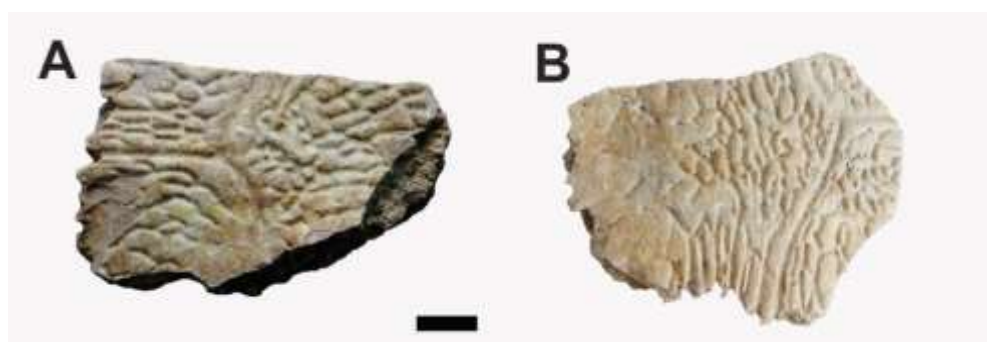


Figura 60 Algunos de los materiales referidos de *Yaminuechelys maior* del Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut, en vista externa. **A**, placa costal 1^{ra} (MPEF-PV 10953). **B**, placa costal indeterminada (MPEF-PV 10951). Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: En general se trata de placas gruesas (15 a 25 mm), que muestran variabilidad con respecto a su tamaño y espesor relativos, especialmente en placas costales, las cuales tienden a ser más gruesas que el resto. El hueso

esponjoso ocupa el 65-80% del espesor de la placa en sección. El grosor de las cortezas externa e interna es en general equivalente, aunque en algunos casos la interna puede ser más delgada. En las placas periféricas, la corteza externa puede diferenciarse en porciones dorsal y ventral, que se unen en el lado lateral de la placa. La corteza interna es más delgada que la corteza externa. Los elementos del plastrón presentan las cortezas más gruesas en comparación con las otras placas. En las placas costales la corteza interna alcanza el mismo grosor que la corteza externa en la región de la costilla, volviéndose más delgada hacia los márgenes o suturas.

La matriz primaria de la corteza externa posee fibras intrínsecas que se extienden de forma paralela y subparalela a la corteza externa. Las fibras se organizan a su vez en dos partes, dependiendo si se encuentran en la región más profunda (i.e. perimedular) o más superficial de la corteza. Aquellas fibras observadas en la porción más profunda están agrupadas de forma laxa y se orientan principalmente paralelas y perpendiculares al eje mayor del elemento. Por su parte, las fibras intrínsecas de la porción más superficial de la corteza se orientan en su mayoría perpendiculares al eje mayor. La ornamentación presente está formada por hueso lamelar (valles, Figura 61A) y pseudolamelar (crestas). Se observan líneas de reabsorción asociadas a la ornamentación. La vascularización consiste de canales simples y osteonas primarias, con canales radiales abiertos a la superficie. Se pueden identificar fibras de Sharpey cortas y orientadas perpendiculares o levemente oblicuas a la superficie externa. Estas pueden incluso extenderse hasta el hueso esponjoso. Son comunes las líneas de crecimiento detenido en la corteza de algunas placas (Figura 61B).

Buena parte de la placa está ocupada por hueso esponjoso. Este se forma principalmente por finas trabéculas de longitud variable. Los espacios intertrabeculares son circulares y subcirculares en sección, variando su diámetro entre 200 a 500 μm , pudiendo estos espacios unirse para formar cavidades más amplias (1000 μm de diámetro). Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan siguiendo a las fibras del tejido de revestimiento. Las trabéculas están compuestas de hueso lamelar secundario depositado centrípetamente durante diferentes episodios de remodelación. Existe variación en cuanto a la orientación de las fibras entre las laminillas sucesivas. No todos los espacios intertrabeculares están completamente revestidos de hueso lamelar. Las áreas intersticiales dentro

de las trabéculas están compuestas de hueso secundario y primario. El hueso primario se asemeja al descrito para la corteza externa. En algunas regiones de los primeros elementos costales las trabéculas están orientadas de forma paralela y sub-paralela a la corteza interna y externa.

La corteza interna presenta una matriz casi avascular y está compuesta por tejido pseudolamelar (Figura 61D). En el plastrón, por su parte, la corteza interna puede estar formada también por tejido lamelar en algunos sectores medios y laterales. La orientación de las fibras intrínsecas en las placas costales es paralela al eje mayor de la placa, y cambia hacia los márgenes o suturas, orientándose perpendicular a la progresión del elemento. Las fibras extrínsecas están presentes en algunas muestras, variando su extensión y en algunos casos también su orientación relativa. Por su parte, en la placa costal 1^{ra}, entre otras, las fibras son relativamente más largas, alcanzando incluso al hueso esponjoso contiguo, y se ubican cerca de la costilla (Figura 61C).

La sutura presenta tejido interno similar al encontrado en la corteza externa, aunque con un mayor grado de remodelación. Los márgenes están recubiertos por tejido lamelar. En algunos casos se pueden observar marcas de crecimiento siguiendo el contorno de la sutura. Las fibras de Sharpey son alargadas y se orientan paralelas a las protrusiones.

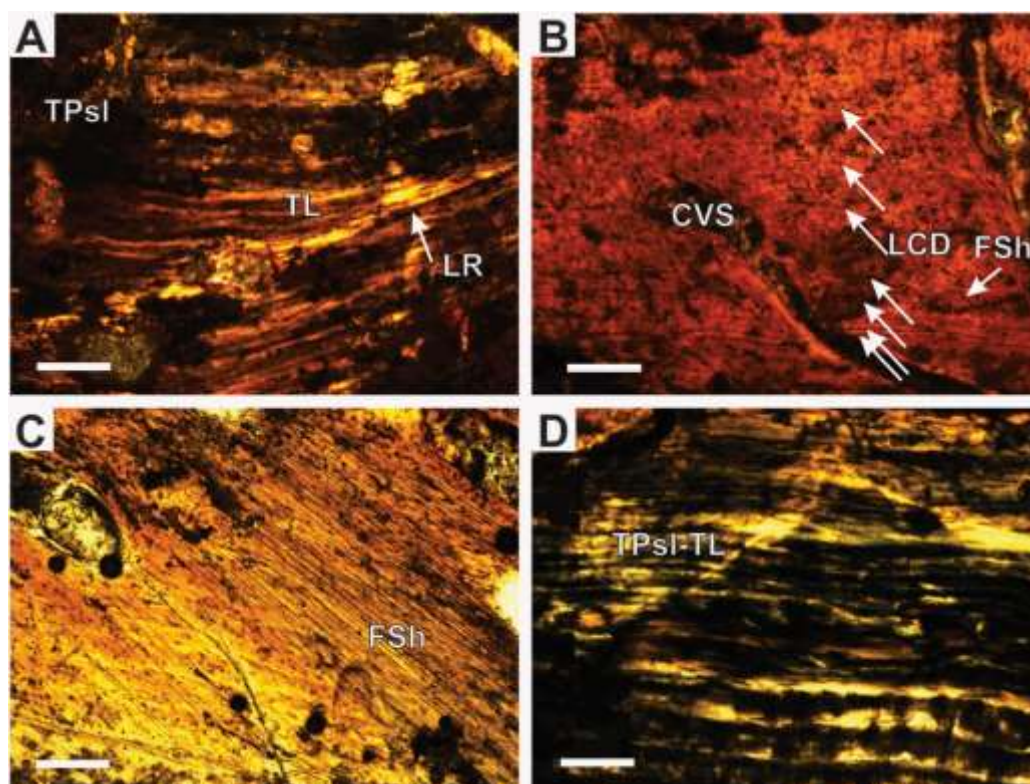


Figura 61 Histología ósea de la placa costal 1^{ra} referida a *Yaminuechelys maior* (MPEF-PV 10953) del Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut. **A**, corteza externa mostrando el detalle de la línea de reabsorción en el valle de la ornamentación vista con luz polarizada. **B**, detalle de las líneas de crecimiento detenido en la corteza externa vistas con luz normal transmitida. **C**, detalle de las largas fibras de Sharpey en la corteza interna vistas con luz normal transmitida. **D**, tejido de la corteza interna vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** CVS, canal vascular simple; FSh, fibras de Sharpey; LCD, línea de crecimiento detenido; LR, línea de reabsorción; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; TPsl-TL, tejido pseudolamelar – tejido lamelar. Barra en **A**, **B**, **C**, **D** igual a 100 μ m.

Yaminuechelys aff. *Y. maior* †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Puesto Narambuena, 20 km al oeste de Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén y Puesto la Rinconada flanco noreste de Auca Mauda (10 km al sudoeste de Rincón de Los Sauces). Formación Anacleto, Cretácico Superior, Campaniano inferior medio (Leanza, 1999; Dingus et al., 2000; Hugo y Leanza, 2001).

Comentarios: Los materiales corresponden a dos especímenes parcialmente preservados descritos por de la Fuente et al. (2015). Presentan una ornamentación similar a *Yaminuechelys maior*, formada por polígonos irregulares. En este trabajo

se realizó una descripción preliminar de la microanatomía. Los ejemplares tienen un tamaño del caparazón de 62 cm (MAU-Pv-N-475) y 58 cm (MAU-Pv-PR-455) de largo (de la Fuente et al., 2015).

Materiales estudiados: Se muestrearon dos fragmentos de placas costales indeterminadas, uno en el que se realizaron dos cortes (MAU-PV-PR-455, MAU-PV-N-475, Figura 62).

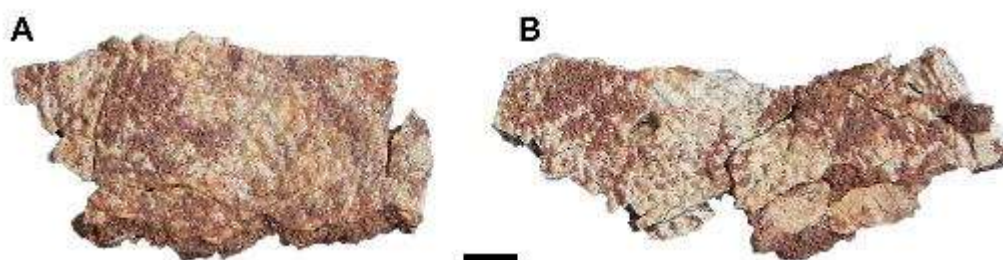


Figura 62 Materiales referidos de *Yaminuechelys* aff. *Y. maior* del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-B**, fragmentos costales indeterminados. **A**, MAU-PV-PR-455. **B**, MAU-PV-N-475. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas costales estudiadas presentan un espesor de 5 - 10 mm. El grosor de las cortezas externa e interna es en general equivalente, aunque en algunos casos la interna puede ser más delgada. El hueso esponjoso ocupa del 65% de la sección.

La corteza externa está formada por fibras paralelas y subparalelas al eje del elemento. Estas se observan más desordenadas en algunas partes de la región superficial, asemejándose a una matriz de fibras entretejidas (Figura 63A-B). Aquellas observadas en la porción más profunda se orientan principalmente en dos direcciones, paralela y perpendicular al eje mayor del elemento. La superficie externa se encuentra levemente deteriorada, aunque exhibe un patrón de crestas y valles que se corresponden con la ornamentación presente en la parte externa (visible a ojo desnudo). La porción más superficial de la corteza externa se compone de hueso lamelar (valles) y pseudolamelar (crestas). Asociadas a la ornamentación externa, varias de las placas examinadas exhiben líneas de reabsorción (Figura 62C-E). En el margen de la placa costal, las bandas de fibras son claramente observables cuando son cortadas transversalmente. En términos generales presentan canales simples y osteonas primarias. Se registra la presencia

de fibras de Sharpey cortas y orientadas perpendiculares o levemente oblicuas a la superficie externa. En algunos casos se adentran hasta el hueso esponjoso. En cuanto a marcas de crecimiento, son comunes las líneas de crecimiento detenido en la corteza.

El hueso esponjoso ocupa la mayor proporción de la sección. Comprende principalmente trabéculas finas y de longitud variable. Los espacios intertrabeculares son circulares y subcirculares en sección. Su diámetro varía generalmente entre 200 a 500 μm . Algunos de estos espacios se unen para formar cavidades más amplias (1000 μm de diámetro). Las trabéculas están compuestas de hueso lamelar secundario depositado centrípetamente durante diferentes episodios de remodelación. Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan igual a las fibras del tejido de revestimiento. No todos los espacios están completamente revestidos de hueso lamelar. Las áreas intersticiales dentro de las trabéculas están compuestas de hueso secundario y primario. El hueso primario se asemeja al descrito para la corteza externa (Figura 62F).

La corteza interna es más delgada que la corteza externa. La orientación de las fibras intrínsecas en las placas costales es paralela al eje mayor de la placa. La orientación fibrilar se evidencia, no sólo por la variación en las propiedades ópticas del hueso, sino también en la forma de las lagunas de células óseas (Figura 62H). Estas son fuertemente alargadas orientadas de forma paralela o subparalela a la superficie externa. Los canaliculi son cortos. La corteza es principalmente avascular en muchos elementos.

La sutura presenta tejido interno similar al encontrado en la corteza externa, pero más remodelado. Los márgenes están recubiertos por tejido lamelar. En algunos casos se pueden observar marcas de crecimiento siguiendo el contorno de la sutura. Las fibras de Sharpey se orientan paralelas a las proyecciones, y son largas (Figura 62H).

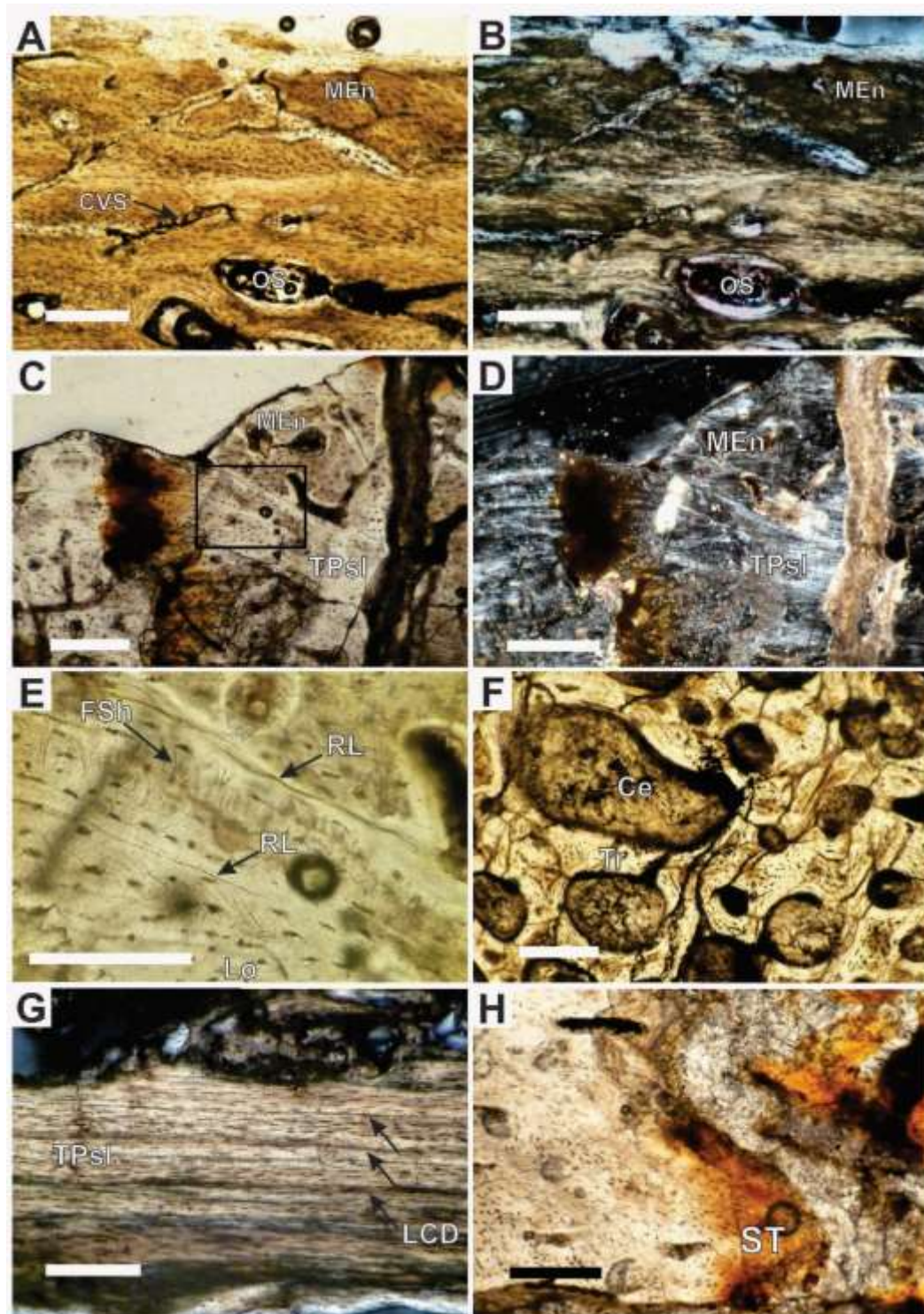


Figura 63 Histología ósea de las placas costales indeterminadas referidas a *Yaminuechelys* aff. *Yaminuechelys maior* (MAU-PV-PR-455, MAU-Pv-N-475). **A-B**, corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada. **C-E**, porción superficial de la corteza externa, en **C** vista con luz normal transmitida, en **D** vista con luz polarizada, en **E** detalle del recuadro negro en **C** vista con luz normal transmitida. **F**, hueso esponjoso visto con luz normal transmitida. **G**, corteza interna vista con luz normal transmitida. **H**, detalle de la sutura vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CVS**, canal vascular simple; **FSh**, fibras de Sharpey; **Lo**, laguna de célula ósea; **LR**, línea de reabsorción; **MEn**, matriz de fibras entretejidas; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **ST**, sutura; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabécula. Barra en **A, B, C, D, F, G, H** igual a 300 μ m en **E** igual a 100 μ m.

Yaminuechelys sp. †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Área de La Invernada, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén. Formación Bajo de la Carpa, Cretácico Superior, Santoniano (Hugo y Leanza, 2001), Puesto Narambuena, 20 km al oeste de Rincón de los Sauces. Los afloramientos en ambas localidades corresponden a la Formación Anacleto, Cretácico Superior, Campaniano inferior medio (Leanza, 1999; Dingus et al., 2000; Hugo y Leanza, 2001). Sitio Cerro Bosta, provincia de Chubut. Formación La Colonia, Cretácico Superior, Campaniano - Maastrichtiano (Pascual et al., 2000).

Materiales estudiados: Se muestrearon una placa costal 1^{ra} fragmentada (MPEF-PV-10958), tres costales indeterminadas (MAU-Ph-CO-003, MAU-Ph-N-002, MAU-Ph-N-007), dos placas periféricas indeterminadas (MAU-Ph-N-002, MPEF-PV-10959), un fragmento de placa neural indeterminado (MPEF-PV-10960), un xifiplastron y un hipoplastron (MAU-Ph-N-002). La asignación de estos materiales al género *Yaminuechelys* fue llevada a cabo por de la Fuente et al. (2015) (Figura 64).

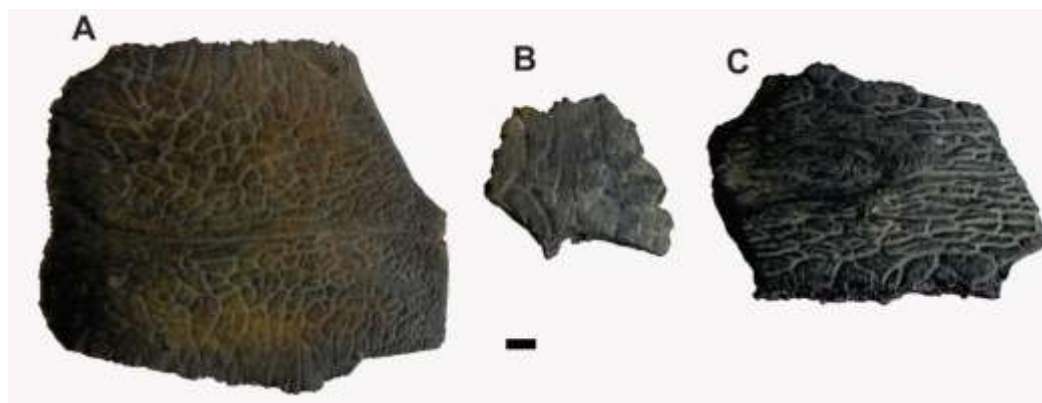


Figura 64 Algunos de los materiales referidos a *Yaminuechelys* sp. del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, en vista externa. **A**, placa periférica (MPEF-PV 10959). **B**, placa neural (MPEF-PV 10960). **C**, placa costal 1^{ra} (MPEF-PV 10958). Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas estudiadas son en su mayoría elementos gruesos (25 mm). Las cortezas son homogéneas y de igual espesor, aunque la corteza interna puede afinarse levemente. El hueso esponjoso ocupa del 60-80%

de la sección. En las placas periféricas, la corteza externa puede diferenciarse en porciones dorsal y ventral, que se unen en el borde lateral de la placa. El hueso esponjoso ocupa la mayor parte de la sección.

La corteza externa se estructura en dos regiones. Una con tejido pseudolamelar en la región superficial, donde las fibras se orientan mayormente perpendiculares al eje mayor (Figura 65A-H). La superficie externa exhibe un patrón de crestas y valles que se corresponden con la ornamentación presente en la parte externa (visible a ojo desnudo). El mismo está formado por hueso lamelar (valles) y pseudolamelar (crestas). En la región profunda las fibras se observan más desordenadas, aunque se orientan principalmente en dos direcciones, paralela y perpendicular al eje mayor del elemento. La vascularización está compuesta por canales simples y osteonas primarias que pueden anastomosarse (Figura 65E-F). Se registra la presencia de fibras de Sharpey cortas y orientadas perpendiculares o levemente oblicuas a la superficie externa. En algunos casos se adentran hasta el hueso esponjoso.

El hueso esponjoso se forma tanto de trabéculas de grosor y longitud variable, con espacios intertrabeculares circulares y subcirculares en sección. Su diámetro varía generalmente entre 200 a 500 μm . Algunos de estos espacios se unen para formar cavidades más amplias (1000 μm de diámetro). Las trabéculas están compuestas de hueso lamelar secundario depositado centrípetamente durante diferentes episodios de remodelación (Figura 65C-D). Las lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan igual a las fibras del tejido de revestimiento. Las áreas intersticiales dentro de las trabéculas están compuestas de hueso secundario y primario. El hueso primario se asemeja al descrito para la corteza externa. La variación histológica entre los especímenes muestreados se relaciona principalmente con la longitud y el ancho de las trabéculas óseas y también con el tamaño de los espacios intertrabeculares. En algunas regiones del elemento periférico (MPEF-PV 10959), las trabéculas están orientadas de forma paralela y sub-paralela a la corteza interna y externa. La muestra MPEF-PV 10958 presenta una configuración particular en el hueso esponjoso. En este elemento hay dos regiones en las que las trabéculas están orientadas en su mayor parte en paralelo entre sí y perpendiculares a la corteza externa formando dos estructuras columnares que se desvían hacia la corteza interna, una a 30° y la otra a 50° con respecto a la superficie externa.

La corteza interna es más delgada que la corteza externa. En las placas costales la corteza interna alcanza el mismo grosor que la corteza externa en la región de la costilla, volviéndose más delgada hacia los márgenes o suturas. En el plastrón, por su parte, la corteza interna puede estar formada también por tejido lamelar en algunos sectores. La orientación de las fibras intrínsecas en las placas costales es paralela al eje mayor de la placa, y cambia hacia los márgenes o suturas, orientándose perpendicular a la progresión del elemento. Largos canaliculi comunican lagunas vecinas. Las fibras extrínsecas están presentes en algunas muestras, variando su extensión y en algunos casos también su orientación relativa. Por ejemplo, la muestra MPEF-PV 10958, exhibe fibras de Sharpey cortas y orientadas transversalmente con respecto a la corteza.

La sutura esta revestida de tejido lamelar y presenta tejido interno similar al encontrado en la corteza externa, pero más remodelado. Las fibras de Sharpey se orientan paralelas a las proyecciones, y son largas.

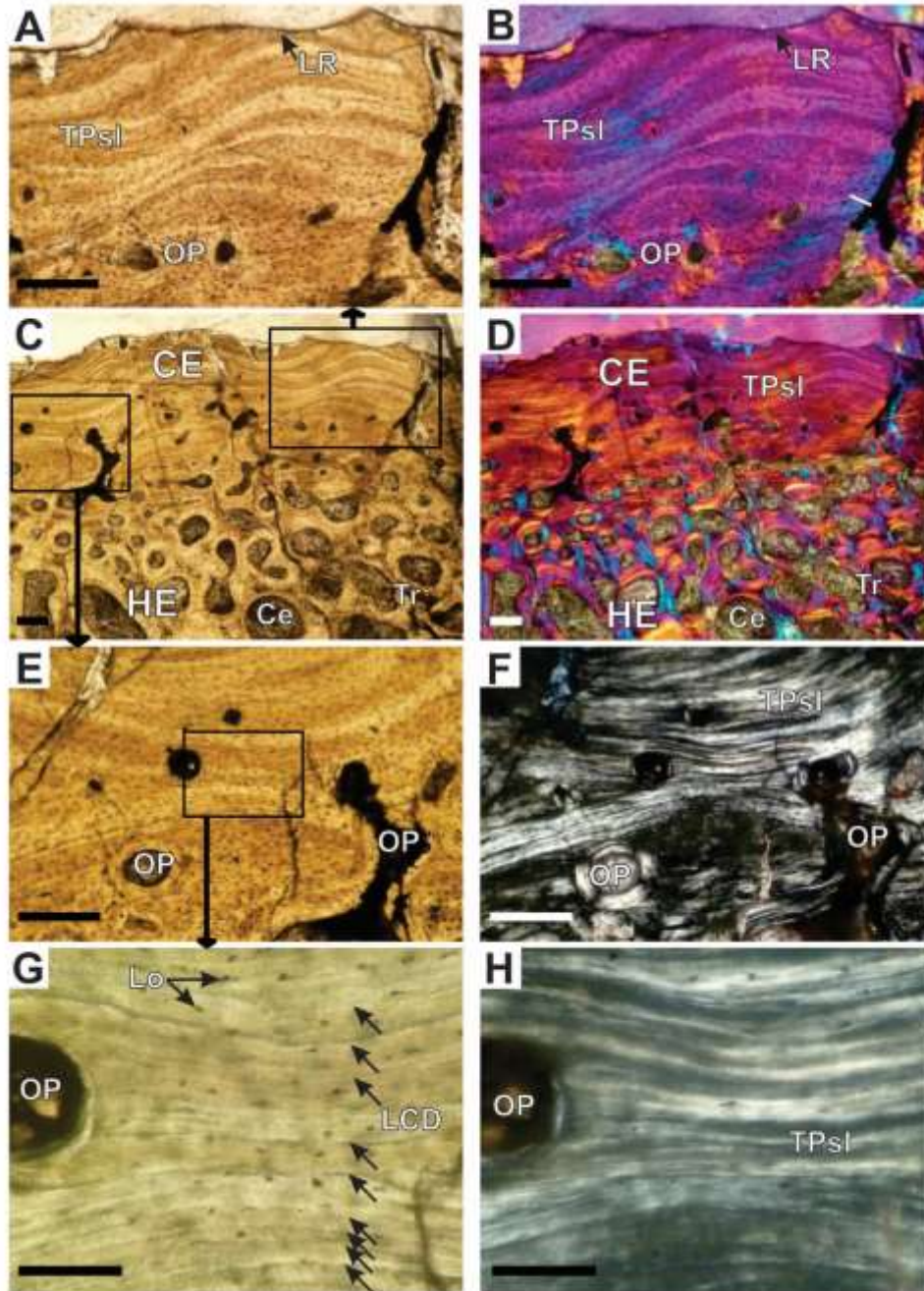


Figura 65 Histología ósea de placa costal indeterminada referida a *Yaminuechelys* sp. (MAU-Ph-N-002) del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén. **A-B**, región superficial de la corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, región profunda de la corteza externa en la transición al hueso esponjoso, en **C** vista con luz normal transmitida, en **D** vista con luz polarizada más filtro lambda. **E-F**, detalle del tejido pseudolamelar del recuadro, en **E** vista con luz normal transmitida, en **F** vista con luz polarizada. **G-H**, detalle del tejido pseudolamelar y las líneas de crecimiento detenido, en **G** vista con luz normal transmitida, en **H** vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE corteza externa; HE, hueso esponjoso; OP, osteona primaria; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula; LCD, línea de crecimiento detenido; LR, línea de reabsorción. Barra igual a 300 μ m.

Hydromedusa casamayorensis † de la Fuente y Bona, 2002

Procedencia geográfica y estratigráfica: Área de Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, provincia de Chubut. Miembro Cañadón Vaca, niveles inferiores de la Formación Sarmiento, Casamayoran SALMA, Eoceno Medio (Maniel et al., 2012).

Comentarios: Este taxón fue nominado y descrito por de la Fuente y Bona (2002), en base a material fragmentario del caparazón dorsal y plastrón. Veintisiete nuevos especímenes recuperados de la cantera “Bird Clay” permitieron validar el taxón y posicionarlo filogenéticamente. En la localidad Cerro Castillo, provincia de Chubut se registraron nuevos materiales asignables al género *Hydromedusa* sp. (MPEF-PV 10954, MPEF-PV 10955) provenientes de la Formación Salamanca, Paleoceno Inferior (Bona et al., 1998; y referencia allí citadas). Estos materiales se describirán juntos ya que presentan una histología similar.

Materiales estudiados: Se estudiaron ocho elementos, incluyendo dos fragmentos de placas costales indeterminadas referidas a *Hydromedusa* sp. (MPEF-PV 10954, MPEF-PV 10955) y 7 placas referidas a la especie *Hydromedusa casamayorensis*. (Figura 66). Estas últimas corresponden a un hipoplastron (MPEF-PV 10939), un fragmento indeterminado del plastrón (MPEF-PV 10940), una placa costal 1^{ra} izquierda (MPEF-PV 10938) y 4 costales indeterminadas (MPEF-PV 10941, MPEF-PV 10942, MPEF-PV 10943, MPEF-PV 10946). Presenta un largo promedio entre 16-23cm, la asignación de estos materiales fue llevada a cabo por Maniel et al. (Maniel *com. pers.*).

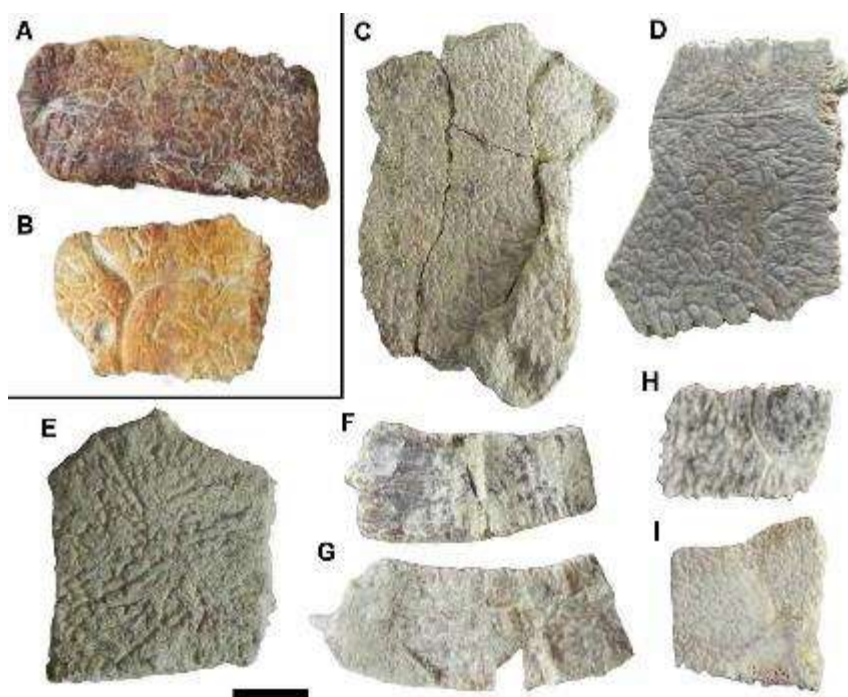


Figura 66 Materiales referido a *Hydromedusa* sp. del Paleoceno Inferior e *Hydromedusa casamayorensis* del Eoceno Medio de la provincia de Chubut, en vista externa. **A-B**, elementos pertenecientes a *Hydromedusa* sp. **A**, costal indeterminado (MPEF-PV 10954). **B**, fragmento indeterminado costal región medial (MPEF-PV 10955). **C-I**, elementos *Hydromedusa casamayorensis*. **C**, fragmento del hipoplastron (MPEF-PV 10939). **D**, fragmento indeterminado del plastrón (MPEF-PV 10940). **E**, 1^{ra} costal izquierda (MPEF-PV 10938). **F**, costal indeterminado (MPEF-PV 10941). **G**, costal indeterminado (MPEF-PV 10942). **H**, fragmento medial costal indeterminada (MPEF-PV 10943). **I**, fragmento medial costal indeterminada (MPEF-PV 10946). Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas son gruesas (de 6 a 18 mm). La corteza interna es en general de menor grosor que la corteza externa. El hueso esponjoso ocupa el 50-60% del total de la sección en los elementos costales y a 70-80% en el plastrón. La transición entre las cortezas y el hueso esponjoso es bastante clara.

La corteza externa está formada principalmente por una matriz de fibras finamente entretejidas. Las fibras son bastante homogéneas en cuanto a longitud y grosor, y se orientan de forma perpendicular, paralela y diagonal a la superficie externa (Figura 67A-D). La corteza exhibe un patrón de crestas y valles que se corresponden con la ornamentación presente en la parte externa (visible a ojo desnudo). El patrón de la ornamentación se forma por una matriz de tejido pseudolamelar en las crestas y tejido lamelar en las regiones de los valles (Figura 67C y 68A-B). Las fibras de Sharpey son abundantes, orientadas perpendicularmente con respecto a la superficie externa. Puede reconocerse un patrón de fibras extrínsecas cortas dispersas por la corteza y fibras largas

densamente agrupadas en la región de las crestas. La vascularización está formada por canales simples longitudinales y radiales, pudiendo en menor medida anastomosarse con algunas osteonas primarias longitudinalmente. Las osteonas secundarias son escasas y se encuentran en la porción perimedular (Figura 68C). Las lagunas de células óseas son estrelladas en la matriz de fibras entretrejidas, y fusiformes en el tejido pseudolamelar y lamelar. Los canaliculi no están bien preservados. En algunas muestras la porción interna de la corteza puede presentar algo de tejido pseudolamelar.

El hueso esponjoso exhibe trabéculas cortas y gruesas en cercanías a la corteza, y más finas y largas hacia la región más central. Esto provoca que los espacios vasculares se vuelvan progresivamente más grandes desde la región perimedular hacia el centro (200 a 500 μm de diámetro). Las trabéculas están compuestas por tejido lamelar depositado centrípetamente durante diferentes generaciones, ostentando variación en cuanto al patrón de ordenamiento de fibras sucesivas (Figura 68E). Los espacios intersticiales de las trabéculas están compuestos por tejido primario similar al de la corteza externa. Las lagunas de células óseas son alargadas en el tejido lamelar y estrelladas en el hueso entretrejido intersticial.

La corteza interna se caracteriza por poseer un tejido de tipo pseudolamelar que localmente puede convertirse en tejido lamelar. Las fibras de la matriz se orientan siempre paralelas a la superficie externa, cambiando de paralelas al eje mayor en la región de la costilla a perpendiculares a dicho eje hacia los márgenes. Es tejido primario es principalmente avascular (Figura 68D).

Las suturas presentan crestas revestidas de tejido lamelar. En la región interna de las suturas se observa matriz de fibras entretrejidas. Puede reconocerse la presencia de largas fibras de Sharpey proyectadas perpendiculares a la superficie externa de la sutura (Figura 68F).

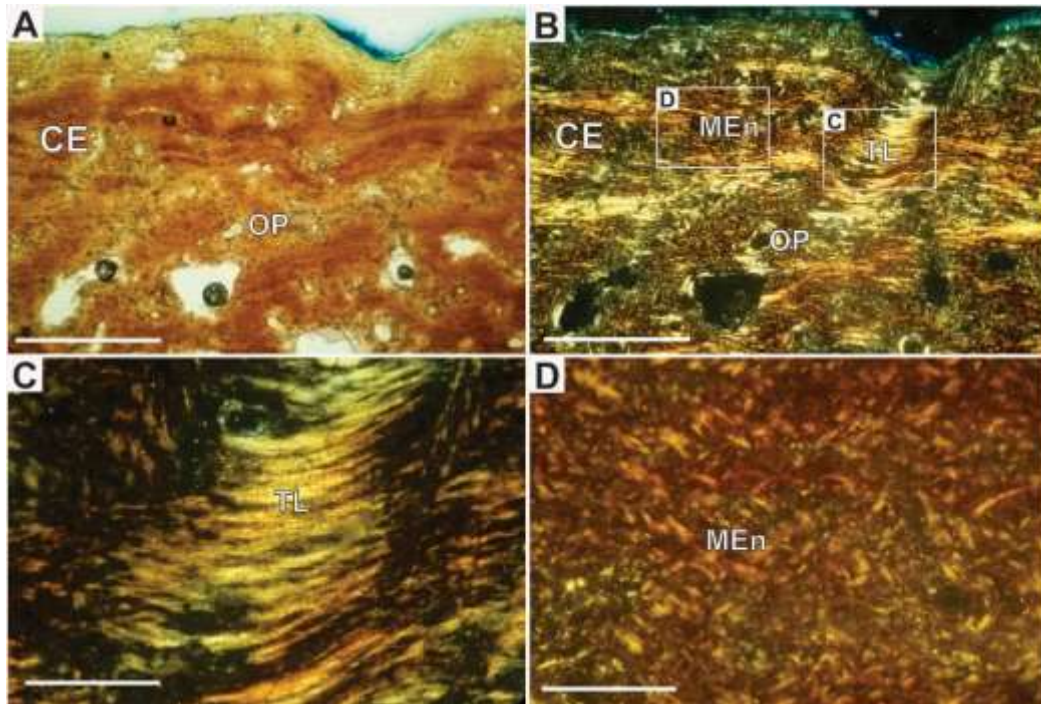


Figura 67 Histología ósea de la placa costal indeterminada (MPEF-PV 10955) referida a *Hydromedusa* sp. del Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut. **A-D** corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada. **C**, detalle del recuadro **B** de la corteza externa en la región del valle de la ornamentación. **D**, detalle del recuadro en **B** matriz de fibras entrecruzadas en vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **MEn**, matriz de fibras entrecruzadas; **OP**, osteona primaria; **TL**, tejido lamelar. Barra en **A, B** igual a 500 μ m, en **C, D** igual a 125 μ m.

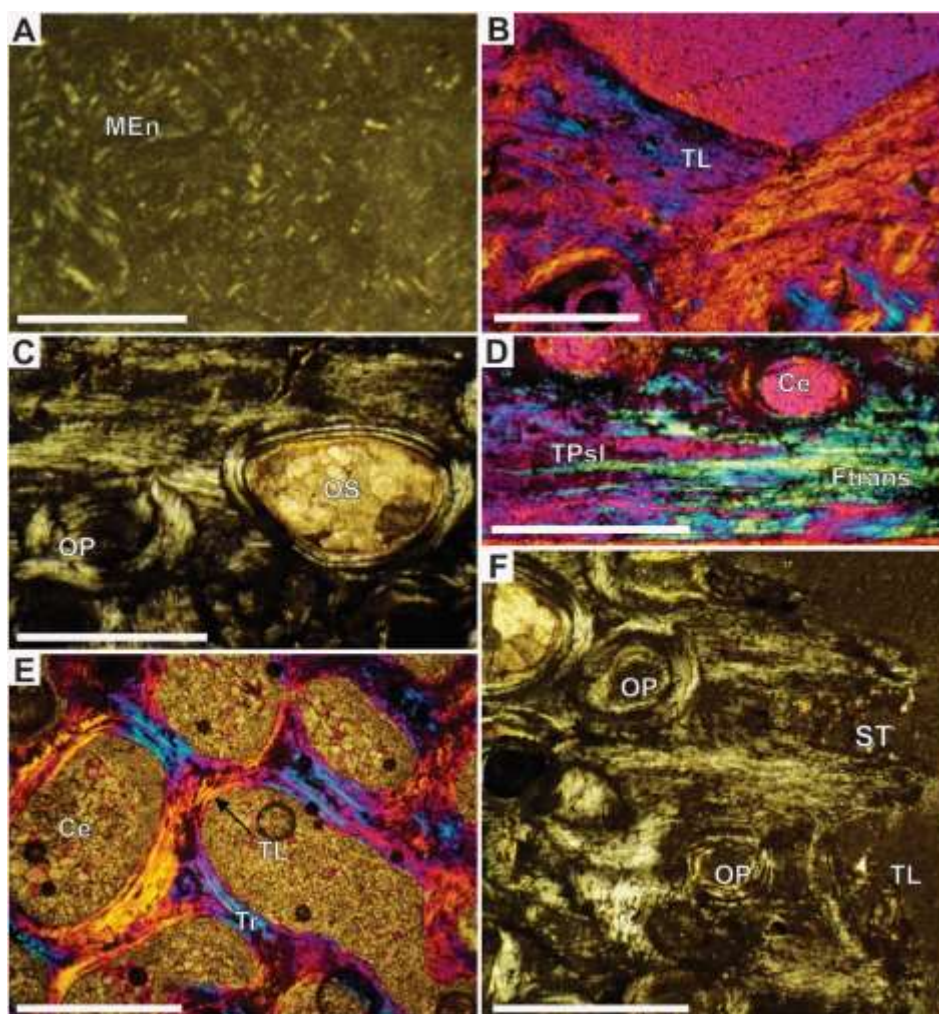


Figura 68 Histología ósea de placas referidas a *Hydromedusa casamayorensis* del Eoceno Medio de la provincia de Chubut. **A**, detalle de la matriz de fibras entrecruzadas de la corteza externa de la placa costal indeterminada (MPEF-PV-10943) vista con luz polarizada. **B**, detalle de los valles de la corteza externa en el fragmento del plastron indeterminado (MPEF-PV-10940) vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de la transición del hueso esponjoso y la corteza externa de la placa costal indeterminada (MPEF-PV-10941) vista con luz polarizada. **D**, hueso esponjoso del hypoplastron (MPEF-PV-10939) visto con luz polarizada más filtro lambda. **E**, detalle de la corteza interna de la placa costal indeterminada (MPEF-PV-10941) vista con luz polarizada más filtro lambda. **F**, sutura en el fragmento del plastron indeterminado (MPEF-PV-10940) vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **MEn**, matriz de fibras entrecruzadas; **OP**, osteona primaria; **OS**, osteona secundaria; **ST**, sutura; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabecula. Barra en **A** igual a 125 μ m, en **B, C, D, E, F** igual a 500 μ m.

Hydromedusa tectifera Cope, 1870

Distribución geográfica: Sureste de Brasil, desde Mina Gerais y Goias hasta San Pablo, Paraná alto y afluentes en Paraguay y Misiones, noroeste de Argentina. Río Paraná bajo, riachuelo Bonaerense, cuenca del Río de La Plata y Cuenca del río

Uruguay, Uruguay (Cabrera 1995, 1998).

Comentarios: Esta especie fue descrita como *Hydromedusa tectifera* por Cope, (1869). Posteriormente referida como *Hydromedusa platanensis* por Gray, 1963. Finalmente, asignada como *Hydromedusa vagleri* por Günter, 1884. Gaffney, 1977 reconoció caracteres derivados en *Hydromedusa*. Más recientemente, *H. tectifera* fue descrita por Cabrera (1998) quien realizó una revisión de la historia del taxón. Esta es una especie de pequeño tamaño (20-30 cm) adaptada principalmente a ambientes acuáticos continentales (como arroyos y cursos de agua), pero algunos ejemplares fueron encontrados en ambientes estuariales, e.g., Estuario del Río de La Plata (Frazier, 1986; de la Fuente, 1999).

Materiales estudiados: Se tomaron muestras provenientes de tres individuos, incluyendo un juvenil (MHNSR-H-1597, Figura 69A) y dos hembras adultas (MHNSR-H-1598 Figura 69B, MHNSR-H-1599). De los cuales se estudiaron las placas costales 1^{ra}, 2^{da}, 3^{era}, 7^{ma}, placas neurales, la placa nucal, hipoplastron, xifiplastron y placas periféricas.

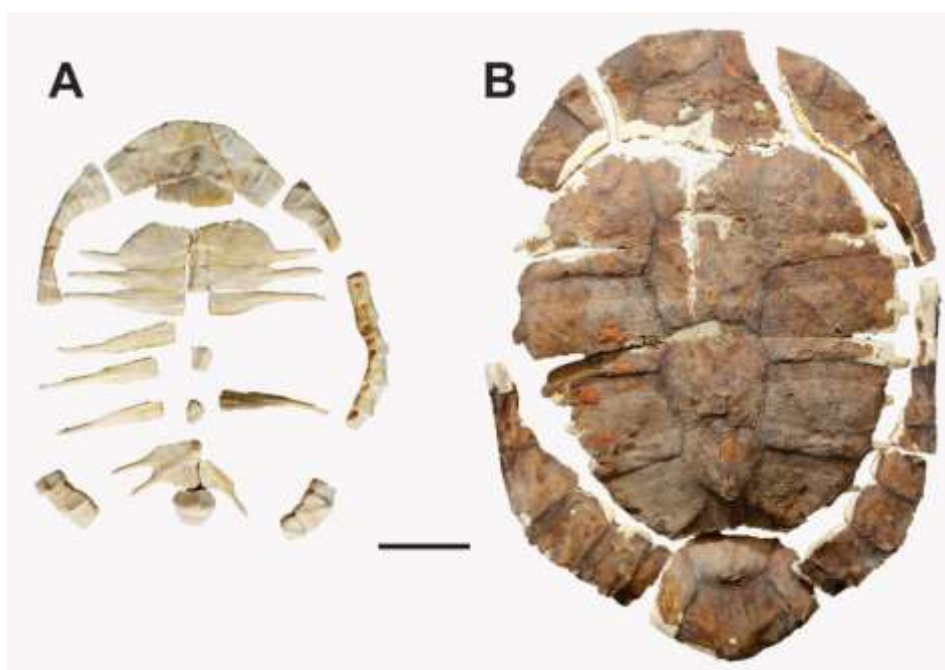


Figura 69 Caparazones dorsales referidos a *Hydromedusa tectifera* de la provincia de Buenos Aires, en vista externa. **A**, ejemplar juvenil (MHNSR-H-1597). **B**, hembra adulta (MHNSR-H-1598). Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: La mayoría de las placas son delgadas, con espesores que oscilan entre los 2 y 5 mm. La corteza externa es igual o levemente más fina que la interna. El hueso esponjoso ocupa el 55% del espesor total. La transición entre el hueso compacto y el esponjoso es marcada. Presenta en su región medial una transición clara entre la corteza externa, interna y el hueso esponjoso (Figura 70A). Esta configuración se mantiene bastante similar en su región media de la placa, aunque comienzan a verse leves cambios (e.g., transición difusa entre las cortezas y el hueso esponjoso, Figura 70C). En la región lateral se observa que las transiciones entre las cortezas se vuelven más difusas. Las cortezas son más delgadas que en la parte medial, sobre todo la corteza interna (Figura 70B).

La corteza externa está formada enteramente por tejido primario cuyas fibras están orientadas en varias direcciones, predominantemente subparalelas y oblicuas a la progresión del elemento (Figura 71A-B). En la región perimedular, las fibras son un poco más cortas y se orientan en varias direcciones, asemejándose a una matriz de fibras entretrejidas. En las regiones más externas y cercanas a las suturas las fibras tienden a estar más organizadas, mostrando propiedades más bien típicas de un tejido pseudolamelar. La vascularización consiste de canales simples en la región periférica de la corteza y osteonas primarias en la región perimedular. Los canales simples son longitudinales y radiales. Estos adquieren una orientación más oblicua hacia las suturas, volviéndose paralelos a la superficie en cercanías a las mismas. Es común reconocer anastomosis de los canales en la corteza. Las osteonas primarias son en general longitudinales. Las lagunas de células óseas son abundantes, de aspecto estrellado en la matriz de fibras entretrejidas y alargado en el tejido pseudolamelar, con buena preservación de los canaliculi, los cuales son largos y ramificados. Hay abundantes fibras de Sharpey de longitud variable, en general densamente agrupadas. En el hipoplastron las fibras de Sharpey esta orientadas de forma paralela a la superficie externa de la corteza. En la región media del xifiplastron-hipoplastron de ambas adultas, la corteza externa presenta una matriz donde las fibras se orientan prioritariamente de forma paralela al eje principal, asemejándose en muchos sectores a la matriz de la corteza interna. En estas regiones se observan fibras de Sharpey orientadas de forma paralela a la superficie externa y transversal al eje principal.



Figura 70 Microanatomía ósea en la placa costal 7^{ma} referida a *Hydromedusa tectifera* (MHNSR-H-1599) hembra adulta de la provincia de Buenos Aires. **A**, región medial. **B**, región media. **C**, región lateral. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso; ST sutura. Barra igual a 5 mm.

El hueso esponjoso presenta trabéculas gruesas sin orientación definida. Las cedillas son de tamaño variable (100-300 μm de diámetro), en su mayoría ostentan formas circulares, aunque también se observan algunas de contorno irregulares (Figura 71C). Muchas de estas últimas corresponden a grupos de celdillas circulares que se han fusionado en una celdilla irregular más grande (600 μm de diámetro). En general existen numerosos espacios de reabsorción con depósito de tejido lamelar. Las trabéculas están formadas por tejido lamelar con lagunas de células óseas grandes y fusiformes. En los espacios intersticiales se aprecian abundantes restos de matriz primaria de fibras entrecruzadas. Sus lagunas de células óseas tienen forma redonda y sus canaliculi no están preservados. Las fibras de Sharpey están presentes en algunos elementos, estas son laxas y se orientan en forma paralela a la corteza en las regiones de las suturas, aunque no se observan en la parte central.

La corteza interna está formada por una matriz de tipo pseudolamelar (Figura 71D). Es casi avascular a excepción de algunos canales simples y osteonas primarias dispersas. Estas últimas se proyectan con orientación radial y longitudinal. Las lagunas de células óseas son fusiformes. En la región medial de las placas costales, en el sitio de la costilla en el corte, las lagunas de células óseas indican que las fibras presentan una orientación paralela al eje mayor de la placa en la porción central (i.e. correspondiente a la costilla), volviéndose

progresivamente perpendicular ha dicho eje hacia las suturas. En la región media de la placa la orientación de las lagunas de células óseas es oblicua al corte y uniforme a lo largo del mismo. En esta región se pueden distinguir marcas de crecimiento. La matriz pseudolamelar de la corteza interna de la región lateral de la placa costal se encuentra más desordenada formando una matriz más desordenada. En las placas neurales y periféricas no se registran estas diferencias.

En las regiones cercanas a los márgenes de las placas nugal, costal y plastrón las fibras del tejido cambian de paralelas a la superficie externa en la parte central a desordenadas en la región lateral.

Las crestas son cortas y largas, revestidas de tejido lamelar. En la región profunda, el tejido adyacente es similar al tejido primario de la corteza externa, con lagunas de células óseas estrelladas. Presenta fibras de Sharpey cortas de orientación paralela a las protrusiones.

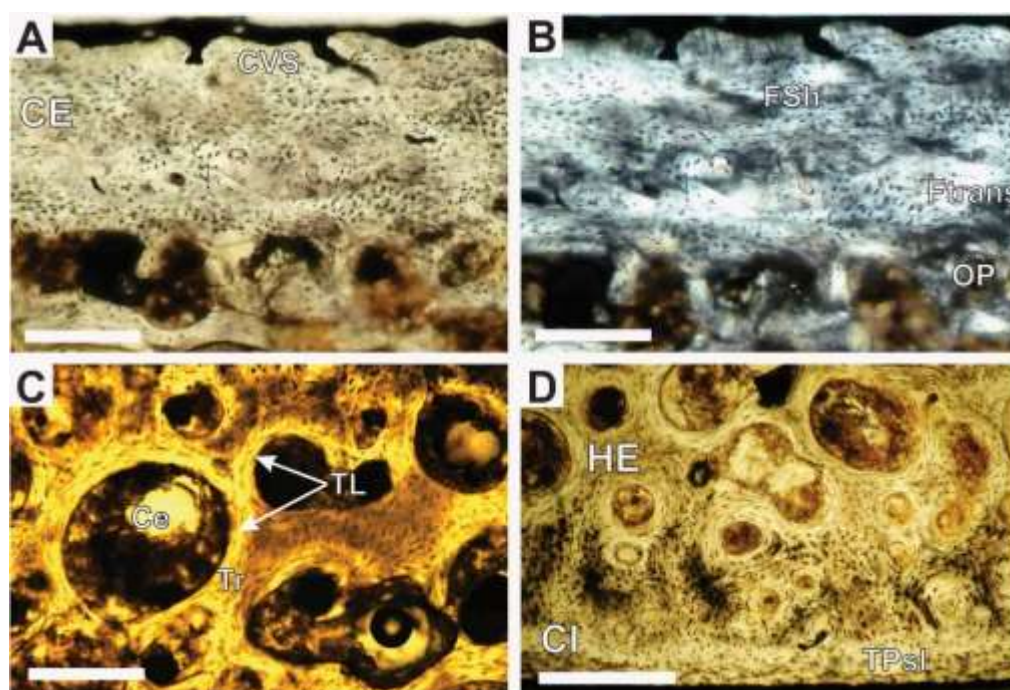


Figura 71 Histología ósea de la placa costal 7^{ma} referida a *Hydromedusa tectifera* (MHNSR-H-1599) hembra adulta de la provincia de Buenos Aires. **A-B**, detalle de la corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada. **C**, hueso esponjoso visto con luz normal transmitida. **D**, transición del hueso esponjoso y la corteza interna vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; FSh, fibras de Sharpey; Ftrans, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; OP, osteona primaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 300 μ m.

Acanthochelys cosquinensis † de la Fuente, 1992

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Cosquín entre la villa de Cosquín y Santa María, cerca de Villa Bustos, provincia de Córdoba. Formación innominada, asignada al Montermosense - Chapadmalalense, Plioceno (de la Fuente, 1992).

Comentarios: La primera referencia fue hecha por de la Fuente y Ledesma (1985) en un resumen quienes asignaron un espécimen al género *Platemys* Wagler, 1830. Dicha asignación fue mantenida por de la Fuente en una primera descripción del ejemplar efectuada ulteriormente (de la Fuente, 1986). Unos años más tarde, de la Fuente (1988) y de la Fuente y Cabrera (1988), asignan al único individuo estudiado al género *Platemys* (*sensu lato*) de acuerdo con MacBee et al. (1985). Finalmente, de la Fuente (1992) asigna a este quelido a una nueva especie del género *Acanthochelys* (*Acanthochelys cosquinensis*). El holotipo de esta especie alcanzó pequeñas dimensiones (16-17 cm) y habitó ambientes acuáticos en asociación con ungulados nativos (de la Fuente, 1992).

Materiales estudiados: El muestreo consta de un fragmento de placa periférica indeterminada y dos fragmentos de placas costales pares (2^{da} y 4^{ta} o 6^{ta}) pertenecientes al ejemplar holotipo MLP-77-V-21-1 (Figura 72).



Figura 72 Materiales del holotipo de *Acanthochelys cosquinensis* (MLP-77-V-21-1) del Plioceno de la provincia de Córdoba. **A**, placa periférica en vista externa. **B**, fragmento de placa costal 4^{ta} o 6^{ta} en vista externa. **C**, fragmento de placa costal 2^{da} en vista interna. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: La corteza externa es levemente más gruesa que la corteza interna. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es notoria. El hueso esponjoso domina aproximadamente un 40% del total de la sección en las

placas costales y entre 70-80% en la periférica (Figura 73A-B).

La corteza externa posee una matriz de hueso primario con fibras estructurales cortas muy desordenadas. Se observan fibras proyectadas de manera transversal, longitudinal y, en menos cantidad oblicua a la progresión del elemento. En la zona del surco las fibras se ordenan más de forma paralela y subparalela a la superficie externa, acompañando la forma del surco. Se observa que en la región medial de la placa periférica hay una predominancia de fibras estructurales orientadas oblicuamente a la superficie externa (Figura 73C-D). Las lagunas de células óseas se presentan en abundancia, muestran forma redondeada allí donde las fibras son cortadas transversalmente y fusiformes donde son cortadas longitudinales. Muchas de estas lagunas exhiben alteraciones diagenéticas. Los canaliculi preservados son muy escasos y cortos. La vascularización es pobre, con canales mayormente longitudinales. Está formada por canales simples en la porción más superficial, osteonas primarias en el medio de la corteza y algunas osteonas secundarias en la periferia de la medula. La placa periférica esta levemente más vascularizada que las costales, con algunos canales abiertos a la superficie. Las fibras de Sharpey están casi ausentes, salvo en algunas regiones de la placa periférica, se observan algunas cerca de la superficie externa, orientadas de forma oblicua.

El hueso esponjoso está formado por trabéculas con tejido primario intersticial y tejido lamelar secundario depositado de forma centrípeta. El tejido primario es similar al que se observa en la corteza externa (Figura 73E). Las lagunas de células óseas son fusiformes. Presentan canaliculi largos y ramificados. En la placa periférica se observan trabéculas más finas y largas, con menos espacios intersticiales, pero estos más grandes que los vistos en las placas costales. Los espacios intertrabeculares alcanzan entre 150-200 μm de diámetro en las placas costales y 300 μm en la placa periférica.

La corteza interna, pobremente preservada, posee una matriz donde las fibras intrínsecas tienen un mayor grado de ordenamiento que en la corteza externa (Figura 73F). Las lagunas de células óseas son mayormente ahusadas, inmersas en fibras paralelas y subparalelas a la superficie interna. Su matriz presenta características más bien típicas de un tejido pseudolamelar, con fibras orientadas en dos direcciones principales con respecto al eje principal del elemento (paralelas y perpendiculares). No es posible reconocer marcas de crecimiento ni fibras de

Sharpey. El tejido óseo de esta corteza es mayormente avascular.

La única sutura preservada corresponde a la de la unión entre una placa costal y parte de la periférica. Esta sutura es de crestas cortas. Casi no se observan fibras de Sharpey. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar.

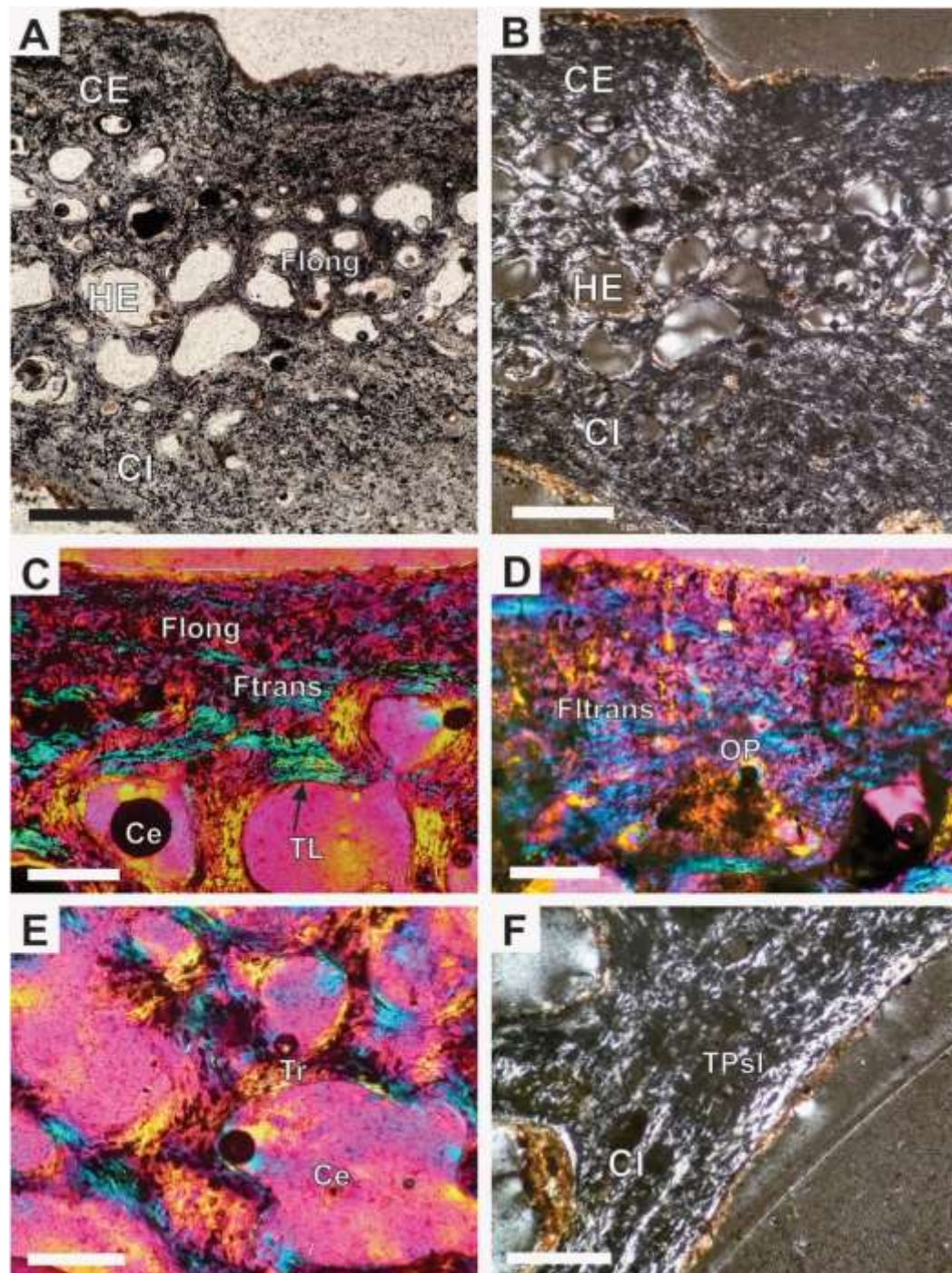


Figura 73 Histología ósea de placas del holotipo de *Acanthocheys cosquinensis* (MLP-77-V-21-1) del Plioceno de la provincia de Córdoba. **A-B**, sección completa de la placa costal 2^{da}, en **A** vista con luz transmitida normal, en **B** vista con luz polarizada. **C**, detalle de la corteza externa de la placa costal 2^{da} en vista con luz polarizada más filtro lambda. **D-F**, detalles de la placa periférica. **D**, corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **E**, detalle del hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **F**, detalle de la corteza interna vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; Flong, fibra cortada longitudinalmente; Ftrans, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; OP, osteona primaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A, B**, igual a 500 μ m, en **C, D, E, F** igual a 200 μ m.

Acanthochelys macrocephala (Rhodin et al., 1984)

Distribución geográfica: río Mamore Santa Cruz, Bolivia. Región Pantanal y región alta del río Paraguay en el sureste de Mato Grosso del Sur, Paraguay (Rhodin et al., 1984, van Dijk et al., 2014).

Comentarios: Esta especie fue primero asignada al género *Platemys* por Rhodin et al. (1984) como *Platemys macrocephala*. Derr et al. (1987) reconoce dos entidades genéricas diferentes entre *Platemys platicephala* y las otras especies previamente referidas al género *Platemys*. Iverson (1986) resucita el género *Acanthochelys* Gray 1873, y refiere a estas 4 especies actuales comúnmente asignadas al género *Platemys* (*macrocephala*, *pallidipectoris*, *radiolata* y *spixii*). Esta especie es de tamaño grande dentro del género, llegando a los 23,5 cm en el largo de su caparazón. Habita pantanos, ciénagas, y corrientes de flujo lento.

Materiales estudiados: Se cortaron dos placas costales izquierdas (3^{era} y 4^{ta}) en sección longitudinal en la zona medial (MZUSP-3069) de un individuo adulto (Figura 74).



Figura 74 Placas costales 3^{era} y 4^{ta} referidas a *Acanthochelys macrocephala* (MZUSP-3069) región del Pantanal, Brasil, en vista exterior. Barra 3 cm.

Descripción histológica: Las placas son en general delgadas (4-5 mm). La corteza externa posee mayormente el doble de grosor que la corteza interna, salvo en la región de la costilla, alcanzando la corteza interna en este sitio el mismo grosor que la externa. El hueso esponjoso ocupa el 70% del grosor total. La transición

entre la corteza externa y el hueso esponjoso es algo difusa.

La corteza externa presenta una matriz de fibras entretrejidas cuyas fibras intrínsecas son relativamente fibras cortas y se orientan de forma transversal, longitudinal y oblicua a la progresión del elemento. Se observa tejido lamelar en sectores restringidos asociados a la ornamentación externa tipo vermiculaciones imperceptibles a ojo desnudo (Figura 75A-B). Las lagunas de células óseas son fusiformes. La vascularización está constituida principalmente por canales simples, muchos de ellos abiertos a la superficie. La orientación de los canales en la región superficial es principalmente longitudinal y radial, llegando a anastomosarse y formar redes en algunas regiones de la porción lateral de las placas. En cercanías de los márgenes aparecen además uno o dos canales simples, de aspecto alargado, los cuales están orientados paralelos a la superficie externa. Se observan osteonas primarias orientadas de forma longitudinal en la porción perimedular. No se distinguen fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento. La remodelación secundaria es relativamente poca, evidenciada por la presencia de algunas osteonas de Havers en la región perimedular.

El hueso esponjoso presenta en general trabéculas gruesas y cortas. Estas poseen tejido primario en los espacios intersticiales y tejido lamelar secundario. Las lagunas de células óseas se observan redondas y ahusadas (Figura 75D). No se preservan canaliculi. Los espacios vasculares son de aproximadamente 250 μm de diámetro.

La corteza interna está compuesta por una matriz de tejido pseudolamelar con fibras paralelas y subparalelas a la superficie externa (Figura 75E-F). Las fibras intrínsecas se orientan en dos direcciones bien claras en la región de la costilla. En este sentido, las fibras se orientan de forma paralela a la progresión del elemento en la región más profunda de la corteza. Dicha orientación cambia radicalmente en la región más periférica, donde las fibras se orientan de forma perpendicular a la progresión del elemento. Es interesante notar que, hacia las suturas, las fibras que antes se orientaban de forma paralela al eje mayor del elemento, van cambiando su dirección hasta volverse todas perpendiculares al mismo. La corteza presenta algunas osteonas primarias de orientación longitudinal inmersas en la parte profunda en la región de la costilla. No se observan fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

La sutura posee crestas relativamente cortas. Se observan fibras de Sharpey

en muy baja densidad, todas ellas orientadas de forma transversal a la sutura. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar (Figura 75C).

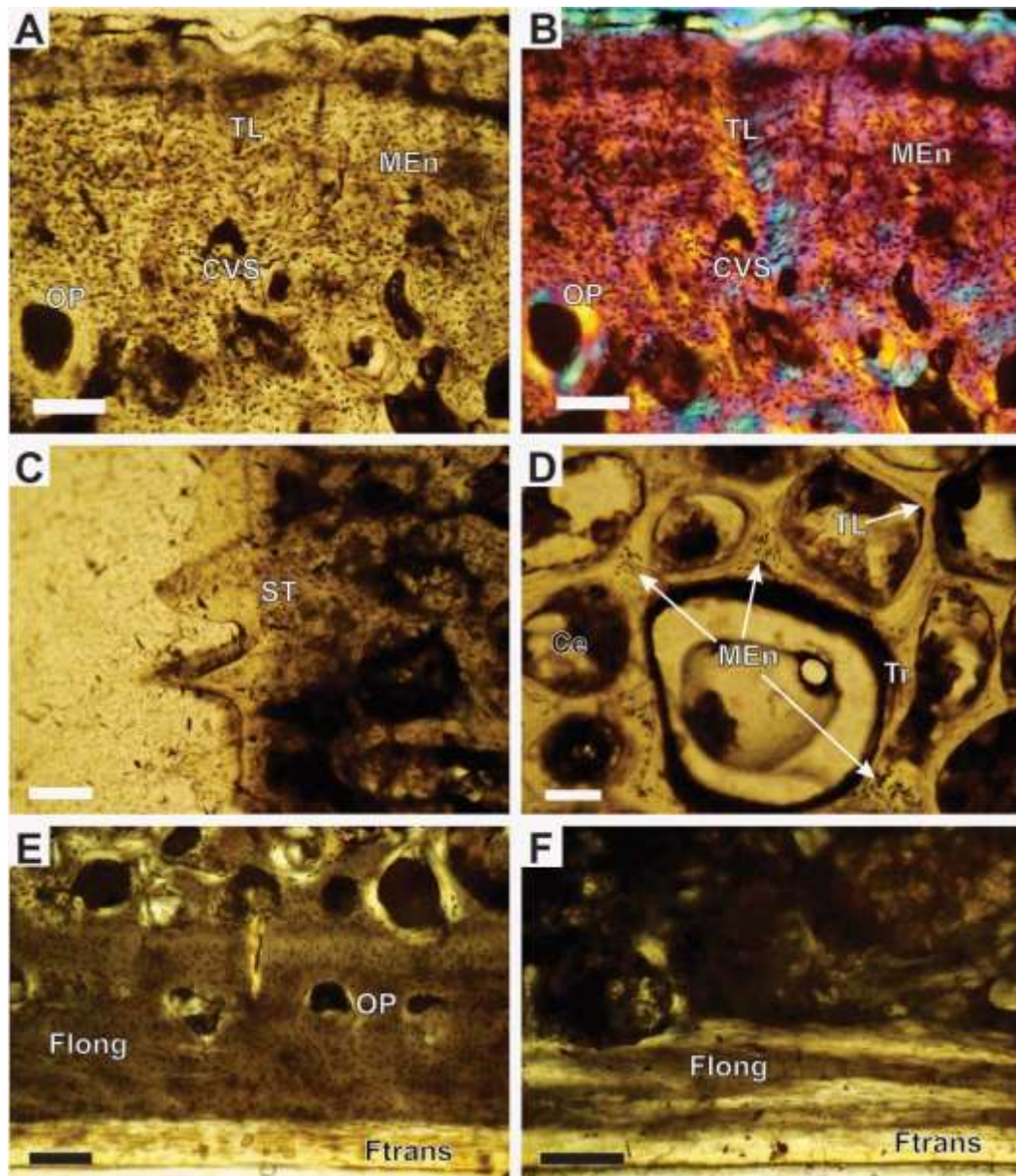


Figura 75 Histología ósea placas referizas a *Acanthochelys macrocephala* (MZUSP-3069) de la región del Pantanal, Brasil. **A-D**, detalles de la placa costal 3^{ra}. **A-B**, detalles de la corteza externa, en **A** vista luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de la sutura vista con luz normal transmitida. **D**, detalle del hueso esponjoso vista con luz normal transmitida. **E**, detalles de la corteza interna de la placa costal 4^{ta}. **F**, detalle de la corteza interna en la placa costal 3^{ra} vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CVS, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **MEn**, matriz de fibras entrelazadas; **OP**, osteona primaria; **ST**, sutura; **TL**, tejido lamelar; **Tr**, trabécula. Barra en **A, B**, igual a 500 μ m, en **C, D, E, F** igual a 200 μ m.

Acanthochelys spixii (Duméril y Bibron, 1835)

Distribución geográfica: Sureste de Brasil (Bahia, Goiás, Minas Gerais, Paraná, Río Grande do Sul) desde el río San Francisco hasta los deltas de Uruguay y provincia de Corrientes en Argentina (Iverson, 1992), van Dijk (2014) también la reconoce en la provincia de Mendoza, Argentina.

Comentarios: Descrita inicialmente como *Emys depressa* por Spix (1824), desafortunadamente como nombre no válido, ya que había sido usado por Merren (1820). Posteriormente, Duméril y Bibron (1835), describen y nominan *Platemys spixii* que desde entonces es la especie tipo de este taxón (Rhodin et al., 1984). La tortuga de cuello lateral de Spix fue revisada por Groombridge (1982), Ernst (1983b) y Cabrera (1998). Este último autor proporcionó una descripción detallada de esta especie y figuras del cráneo y el caparazón. En general esta especie posee un tamaño medio de 17 cm y habita en aguas tranquilas, fondos suaves y abundante vegetación (Ernst y Barbour, 1989)

Materiales estudiados: El ejemplar aquí analizado corresponde a un individuo juvenil (MHNSR-H-sin catalogar) de tamaño medio (11 cm de longitud en su caparazón, (Figura 76). Se cortaron cuatro placas costales, dos de ellas completas (3^{ra} y 4^{ta}), y dos fragmentarias (mitad de la 2^{da} y la 5^{ta}).



Figura 76 Caparazón dorsal referido a *Acanthochelys spixii* (MHNSR-H-sin catalogar) juvenil, de la provincia de Corrientes, en vista exterior. Barra 3 cm.

Descripción histológica: Las placas poseen un grosor de 2-3 mm. La corteza externa posee en general el mismo grosor que la corteza interna, siendo sólo en los márgenes levemente más delgada la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa el 55% del total de la sección. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es poco clara.

La corteza externa está formada por una matriz primaria caracterizada por la gran cantidad de lagunas de células óseas (Figura 77A). La matriz está constituida por fibras orientadas en varias direcciones (i.e. transversales, longitudinales y oblicuas con respecto a la progresión del elemento). Las lagunas de las células óseas tienen aspecto redondeado, estrellado o fusiforme, de acuerdo a la orientación de corte de las fibras en donde se encuentra inmersas. La corteza posee abundante canales vasculares simples radiales que pueden anastomosarse y llegan hasta el hueso esponjoso. Las osteonas primarias de la región perimedular presentan orientación longitudinal. La densidad de osteonas secundarias es muy baja, observándose algunas en la región perimedular.

El hueso esponjoso presenta en general trabéculas cortas (Figura 77B). Estas poseen tejido secundario lamelar depositado centripetamente y tejido

primario en los espacios intersticiales similar al encontrado en la corteza externa. Las lagunas son redondas o ahusadas de acuerdo al plano de sección, siendo claro que su eje mayor es siempre paralelo a la orientación de las fibras donde están inmersas. No se preservan canaliculi. Los espacios vasculares son de aproximadamente 200 μm de diámetro.

La corteza interna está compuesta por una matriz ordenada de tejido pseudolamelar con fibras paralelas y subparalelas a la superficie externa (Figura 77D). En la región de la costilla, las fibras intrínsecas exhiben dos direcciones claramente definidas. Mientras que en la porción profunda de la corteza las fibras se orientan en paralelo a la progresión del elemento, éstas tienden a orientarse de forma perpendicular en la región cortical más periférica. Por otro lado, en las suturas, las fibras que antes se orientaban de forma paralela al eje cambian su dirección hasta volverse todas perpendiculares a la progresión del elemento. El hueso compacto presenta canales vasculares simples dispersos y osteonas primarias en hileras sucesivas. En ambos casos, los canales tienen orientación longitudinal. No se observan fibras de Sharpey. Se distinguen al menos 3 marcas de crecimiento, pero no es posible diferenciar si corresponden a annuli o líneas de crecimiento detenido.

La sutura posee dientes relativamente cortos. Se observan escasas fibras de Sharpey laxas orientadas de forma transversal a la sutura. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar (Figura 77C).

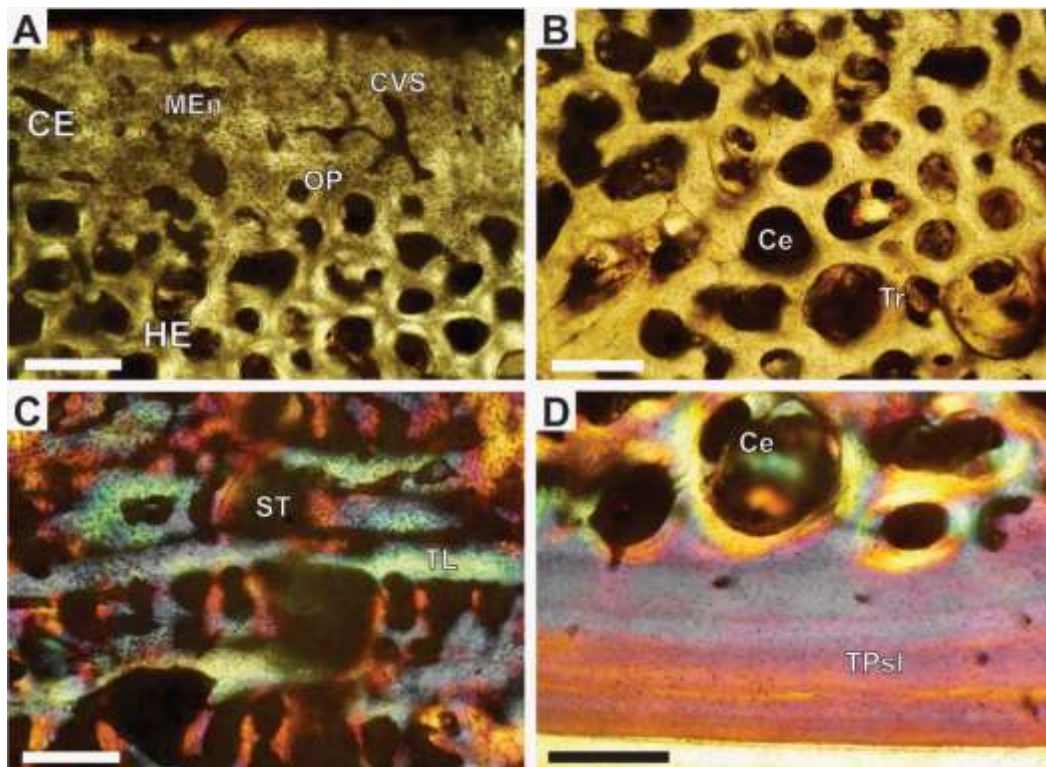


Figura 77 Histología ósea de la placa costal 3^{ra} referida a *Acanthochelys spixii* (MHNSR-H-sin catalogar) de la provincia de Corrientes. **A**, transición entre corteza externa y hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **B**, hueso esponjoso visto con luz normal transmitida. **C**, detalle de la sutura visto con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; MEN, matriz de fibras entrelazadas; OP, osteona primaria; ST, sutura; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 200 μ m.

Acanthochelys pallidipectoris (Freiberg, 1945)

Distribución geográfica: Chaco, Formosa, Salta, Santa Fe, en el norte de Argentina (introducida en Mendoza), Tarija en el sureste de Bolivia, y Paraguay (Vinke et al., 2011; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Freiberg (1945) monina la especie *Platemys pallidipectoris* a partir de un ejemplar de la Presidencia Roque Saenz Peña, provincia del Chaco en el norte argentino. Posteriormente, los estudios de McBee et al. (1985) y Rhodin (1985) sugieren asignar taxonómicamente a *Platemys pallidipectoris* al género *Acanthochelys* Gray 1873 por Iverson (1986). Esta especie fue revisada por Ernst (1983a) y Cabrera (1998), este último proporciona descripciones detalladas del cráneo y caparazón. Esta especie tiene un tamaño medio de 17,5 cm. Habita en

ríos, estanques, lagunas y otros cuerpos de agua poco profundos de movimiento lento, también puede aventurarse a tierra por periodos cortos (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: El ejemplar analizado (MHNSR-H-sin catalogar, Figura 78) corresponde a un individuo adulto de 13,2 cm de largo en su caparazón. Se examinaron dos placas costales izquierdas (3^{ra} y 4^{ta}) del ejemplar, proveniente de la provincia del Chaco.



Figura 78 Caparazón dorsal referido a *Acanthochelys pallidipectoris* (MHNSR-H-sin catalogar) ejemplar adulto de la provincia de Chaco, en vista exterior. Barra 3 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas es de 2 mm. La corteza externa es levemente más gruesa que la corteza interna. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es difusa, aunque es clara entre este último y la corteza interna. El hueso esponjoso abarca un 60% del espesor total de la placa en sección (Figura 79A-B).

La corteza externa se conforma por una matriz de fibras entrelazadas con fibras cortas muy desordenadas. En la zona del surco, las fibras intrínsecas tienden a ordenarse de forma paralela y subparalela a la superficie externa, siguiendo la forma del surco. Las lagunas de células óseas son fusiformes. La vascularización está formada principalmente por canales simples. Muchos canales están abiertos a

la superficie. Los canales ubicados en la zona externa ostentan mayormente una orientación longitudinal, pudiendo anastomosarse ocasionalmente. Se observan osteonas primarias orientadas de forma longitudinal en la parte más interna de la corteza. Aparecen fibras de Sharpey cortas y difusas, de orientación diagonal a la superficie externa. No se ven marcas de crecimiento. Se distinguen osteonas secundarias en la porción más profunda de la corteza.

El hueso esponjoso presenta en general trabéculas gruesas y cortas. Estas poseen tejido primario en los espacios intersticiales y tejido lamelar secundario recubriendo los espacios intertrabeculares (Figura 79C). Las lagunas son alargadas y se orientan de acuerdo a las fibras donde están inmersas. No se preservan canaliculi. Los espacios intertrabeculares son de tamaños variados, desde aproximadamente 100 a 250 μm de diámetro. Muchos de estos se fusionan formando espacios de mayor diámetro.

La corteza interna está compuesta por una matriz de tejido pseudolamelar con fibras paralelas a la superficie. En la región de la costilla, las fibras del tejido se orientan principalmente de forma paralela a la progresión del elemento, aunque levemente oblicuas (Figura 79D). Esto último se infiere a partir de la forma de las lagunas de células óseas, las cuales que presentan una forma tenuemente ahusada con orientación diagonal con respecto a la superficie externa de la corteza (Figura 79D). En las suturas, las fibras que antes se orientaban de forma paralela al eje mayor, van cambiando su dirección hasta volverse todas perpendiculares al mismo. El tejido compacto es principalmente avascular. Se aprecian algunas fibras de Sharpey alargadas y muy poco visibles, todas ellas de orientación oblicua a la superficie externa. No se observan marcas de crecimiento.

La sutura presenta dientes largos con fibras de Sharpey orientadas de forma transversal a la sutura. Las crestas están levemente recubiertas por tejido lamelar con lagunas de células óseas alargadas.

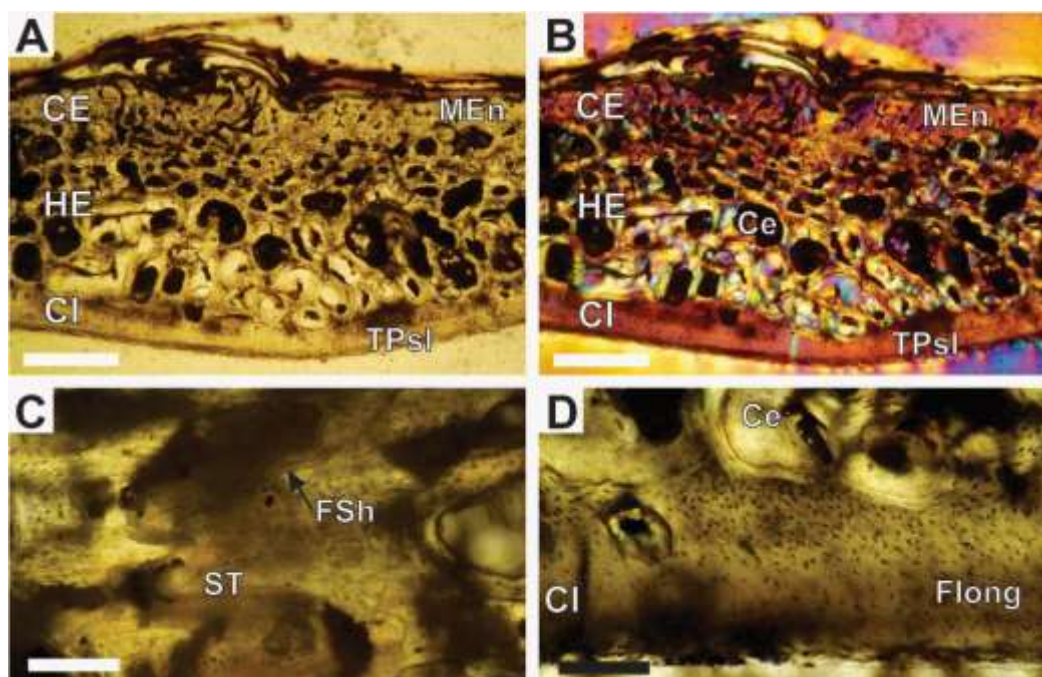


Figura 79 Histología ósea de la placa costal 4^a referido a *Acanthochelys pallidipectoris* (MHNSR-H-sin catalogar) de la provincia de Chaco. **A-B**, sección completa, en **A** con luz normal transmitida, en **B** con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle de la sutura vista con luz polarizada. **D**, corteza interna vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **FSh**, fibras de Sharpey; **HE**, hueso esponjoso; **MEn**, matriz de fibras entrelazadas; **OP**, osteona primaria; **ST**, sutura; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra en **A, B**, igual 500 μm , **C, D** igual a 200 μm .

Acanthochelys radiolata (Mikan, 1820)

Distribución geográfica: Sureste de Brasil (Alagoas, Bahía, Espírito Santo, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro, San Pablo, Sergipe) en deltas de la costa atlántica y posiblemente en la cuenca superior del río Xingu y Mato Grosso (King y Burke, 1989; Iverson, 1992; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Descrita por Mikan (1820) como *Emys radiolata* y revisada posteriormente por Ernst (1983c) como *Platemys radiolata* Iverson (1986) la refiere al género *Acanthochelys* Gray, 1873. Esta especie posee un tamaño medio de 20 cm de largo del caparazón. Habita en aguas tranquilas, de fondos suaves y abundante vegetación acuática (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se tomó muestra de cuatro placas costales, dos enteras (3^{ra}

y 4^{ta}), y dos fragmentos (mitad de la 2^{da} y la 5^{ta}) de un ejemplar adulto (MZUSP-34), proveniente de Brasil, Figura 80. El ejemplar estudiado mide 18 cm de largo en su caparazón, lo cual represente el tamaño promedio de esta especie.



Figura 80 Caparazón dorsal referido a *Acanthochelys radiolata* (MZUSP-34) ejemplar subadulto proveniente de Brasil, en vista exterior. Barra 3 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas es de aproximadamente 2,5 mm. La corteza externa es levemente más fina o igual que la corteza interna. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es poco marcada. El 60% del espesor de la placa está ocupado por el hueso esponjoso (Figura 81A).

La corteza externa se encuentra formada por tejido primario. Las fibras intrínsecas son cortas y se orientan de forma paralela, diagonal y, en una proporción levemente superior, perpendicular a la progresión del elemento. Las abundantes lagunas de células óseas tienen aspecto estrellado o fusiforme según como fueron cortadas las fibras en donde se encuentra inmersas. Cada una de estas lagunas preserva canaliculi cortos ramificados. En la región correspondiente al surco, las fibras se ordenan de forma paralela y subparalela al borde del mismo. La corteza está densamente vascularizada, exhibiendo principalmente canales simples de orientación mayormente radial, que forman una red en la región más

externa de la corteza (Figura 81B). En la región más interna, por otro lado, predominan osteonas primarias de orientación longitudinal. No se distinguen fibras de Sharpey.

El hueso esponjoso se caracteriza por poseer trabéculas cortas y gruesas, poco remodeladas. Estas presentan abundante tejido primario intersticial similar al descrito en la corteza externa, con lagunas estrelladas. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar secundario, con lagunas fusiformes o ahusadas. La amplitud de los espacios intertrabeculares es variable, aunque en general alcanzan diámetros de 300 μm aproximadamente. Muchos de estos espacios forman cavidades de mayor tamaño.

La corteza interna posee una matriz de tejido pseudolamelar que en parte grada a uno de tipo lamelar. Las fibras en la región de la costilla se orientan de forma paralela a la progresión del elemento, y progresivamente cambian su dirección hasta orientarse de forma perpendicular al eje mayor en las suturas. Las lagunas de células óseas exhiben una morfología ahusada y su orientación coincide con la de las fibras en donde están inmersas. Dichas lagunas presentan numerosos canaliculi largos ramificados. El tejido cortical contiene canales vasculares simples, poco abundantes y cuya orientación es longitudinal. Se reconocen al menos 7 líneas de crecimiento detenido, agrupadas mayormente en la parte más interna de la corteza (Figura 81D). La distancia entre cada línea es en general homogénea.

La sutura presenta dientes cortos y largos. Se observan escasas fibras de Sharpey orientadas de forma transversal a la sutura (Figura 81C). Presenta canales vasculares simples longitudinales, los cuales también se anastomosan pudiendo formar redes.

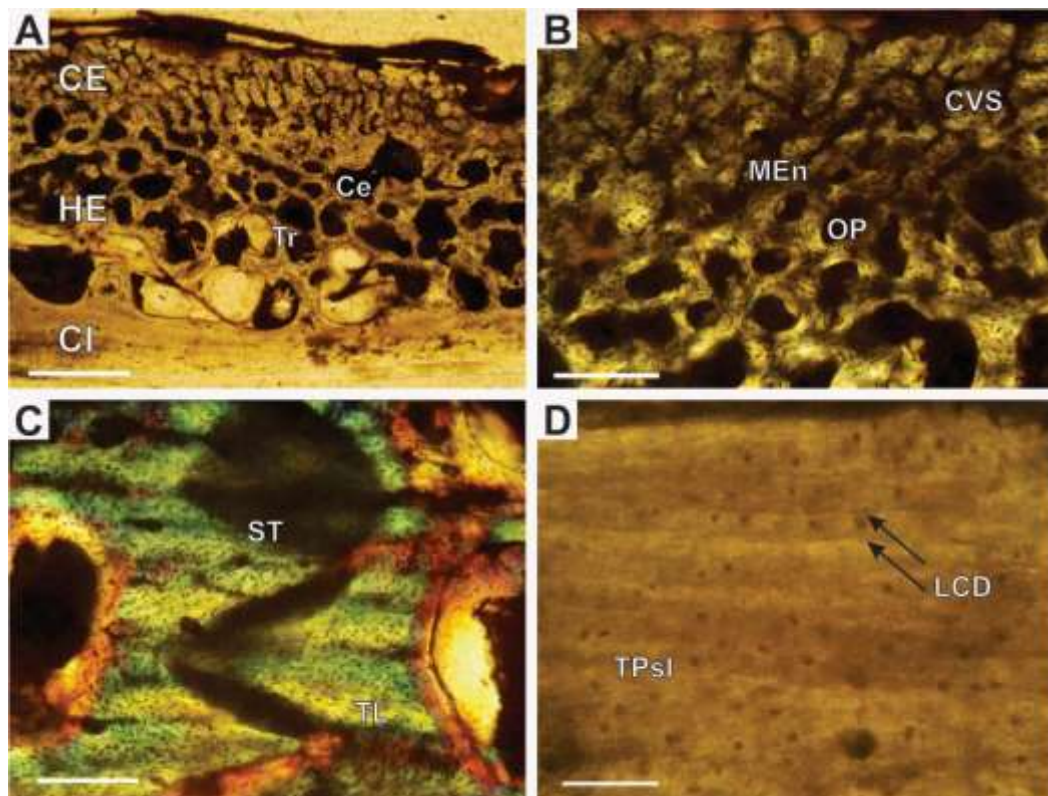


Figura 81 Histología ósea de la placa costal 4^{ta} referida a *Acanthochelys radiolata* (MZUSP-34) proveniente de Brasil. **A**, sección completa del corte vista con luz normal transmitida. **B**, corteza externa vista con luz polarizada. **C**, detalle de la sutura vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de las líneas de crecimiento detenido en la corteza interna vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entrecruzadas; LCD, línea de crecimiento detenido; OP, osteona primaria; ST, sutura; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A** igual a 500 μ m, **B**, **C**, **D** igual a 200 μ m.

Phrynops Geoffroanus (Schweigger, 1812)

Distribución geográfica: Desde el Orinoco al Amazonas y San Francisco hasta la cuenca del Paraná de Brasil, Bolivia (Beni), Colombia (Amazonas, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayu, Vaupes, Vichada), Perú (Cusco, Huanuco, Junin, Loreto, Madre de Dios, Pasco), Paraguay, Venezuela, Argentina (Corrientes y Misiones) (Pritchard y Trebbau, 1984; Iverson 1992; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Originalmente descrita como *Emys Geoffroana* por Schweigger (1812) esta especie tiene una larga lista de sinónimos que no detallaremos en este trabajo. Esta especie fue incluida en el complejo de especies naturales de *Phrynops*

geoffroanus por Rhodin y Mittermeier (1983). Se trata de una tortuga de tamaño medio, cuyo caparazón alcanza 35 cm de largo en individuos adultos. Habita ríos, lagos y lagunas con corrientes lentas, de fondos suaves y abundante vegetación acuática (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se analizaron dos placas costales (3^{ra} y 4^{ta}) y dos fragmentos costales (la mitad de la 2^{da} y 5^{ta}) del ejemplar subadulto (MZUSP-26350, Figura 82), proveniente de Brasil, localidad indeterminada. Su condición subadulto se infiere a partir de largo de su caparazón (18 cm).



Figura 82 Caparazón dorsal referido a *Phrynops geoffroanus* (MZUSP-26350) ejemplar subadulto proveniente de Brasil, en vista exterior. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas son estructuras delgadas de 2 mm de espesor. La corteza externa es igual de gruesa que la interna. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es clara. El hueso esponjoso ocupa el 50% del grosor total de la placa (Figura 83A).

Las fibras de la corteza externa se organizan en dos regiones: una más superficial, con fibras que se orientan paralelas y subparalelas a la superficie (Figura 83B); otra más profunda, con fibras entretejidas. A su vez las fibras del tejido pseudolamelar de la región periférica se orientan de forma paralela y

perpendicular al eje mayor del elemento. Las lagunas de células óseas son fusiformes. Se aprecian canaliculi largos y ramificados. Las fibras de Sharpey, presentes de forma dispersa, son muy cortas y de orientación perpendicular a la superficie externa. La vascularización es moderada y está formada principalmente por canales simples anastomosados. Tanto las osteonas primarias como las secundarias son escasas y se orientan de forma longitudinal, ubicándose cerca del hueso esponjoso.

El hueso esponjoso se organiza en trabéculas cortas y gruesas. Presenta escasa remodelación, con tejido primario intersticial comparable al de la corteza externa. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes. Los espacios intertrabeculares son circulares o subcirculares. El tamaño de dichos espacios es variado, en general menor a 100 μm (en algunos casos pueden alcanzar diámetros de hasta 500 μm). Los espacios de mayor tamaño se distribuyen en cercanías de las suturas.

La corteza interna es mayormente avascular y se forma por una matriz de fibras paralelas a la superficie externa (i.e. tejido pseudolamelar). Las fibras ostentan dos direcciones bien definidas con respecto al eje principal del elemento, paralelas y perpendiculares (Figura 83C). Las lagunas de células óseas son estrelladas y fusiformes (Figura 83D). El alto grado de ordenamiento de las fibras intrínsecas en algunas regiones vuelve al tejido de un aspecto similar al lamelar. En general, las lagunas presentan canaliculi ramificados largos que se conectan con las lagunas vecinas. No presenta fibras de Sharpey.

La sutura tiene aspecto alargado y contienen fibras de Sharpey orientadas de forma perpendicular a la progresión del elemento. Presenta tejido lamelar recubriendo los dientes y zócalos con lagunas de células ósea fusiformes con orientación en concordancia al contorno de la sutura.

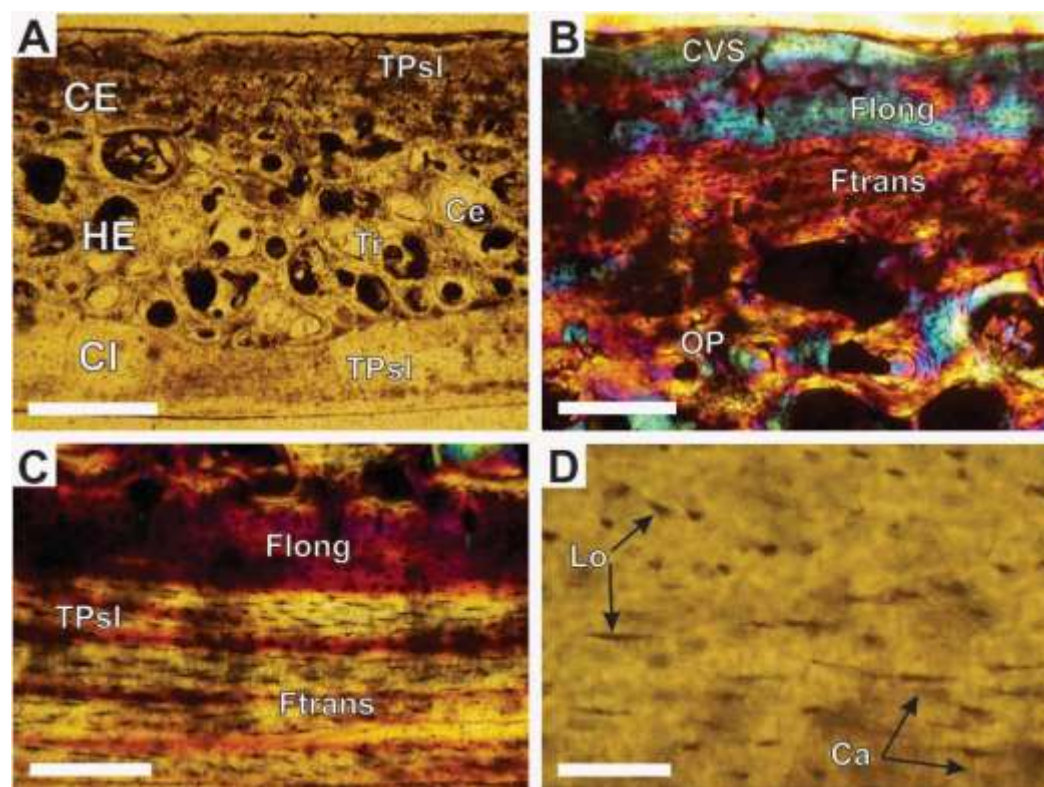


Figura 83 Histología ósea de la placa costal 3^{ra} referida a *Phrynops geoffroanus* (MZUSP-26350) ejemplar subadulto proveniente de Brasil. **A**, vista de la sección completa con luz normal transmitida. **B**, corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** **Ca**, canaliculi; **Ce**, celdilla; **CE**, corteza externa; **CI**, corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **Lo**, laguna de célula ósea; **OP**, osteona primaria; **TL**, tejido lamelar; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra en **A** igual a 750 μm , en **B**, **C** igual a 300 μm , en **D** igual a 75 μm .

Phrynops hilarii (Duméril y Bibron, 1835)

Distribución geográfica: Sureste de América del Sur, Río Paraná y delta del Paraguay en el sur de Brasil, Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Mendoza, Misiones, San Juan, Santa Fe, Santiago del Estero y Tucumán en Argentina, Paraguay y Uruguay (King y Burke, 1989; Iverson, 1992; Cabrera, 1998; van Dijk, 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Originalmente descrita como *Platemys hilarii* por Duméril y Bibron en 1835, referida como *Hydraspis hilarii* por Gray, 1844, *Spatulemys lasalae* Gray, 1872 y *Phrynops hilarii* Stejneger, 1909. También fue propuesta como una variedad de *Hydraspis geoffroana* por Luederwaldt, 1926 y como una

subespecie de *Phrynops geoffroanus* por Wermuth y Mertens (1961). Esta especie tiene el caparazón de 30 cm de largo. Habita meandros de ríos, pantanos, lagos y estanques con fondos suaves y abundante vegetación (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: El material está compuesto por dos individuos provenientes de la provincia de Buenos Aires (Figura 84). El primero corresponde a un adulto del cual se utilizaron 2 placas articuladas del plastrón (MHNSR-H-sin catalogar); un hipoplastron izquierdo y un xifiplastron izquierdo. Del segundo se cortaron seis elementos: Tres placas costales articuladas 3^{ra}, 4^{ta} y 5^{ta}, una nuczal, una neural y un hioplastron izquierdo (CFA-RE-544).

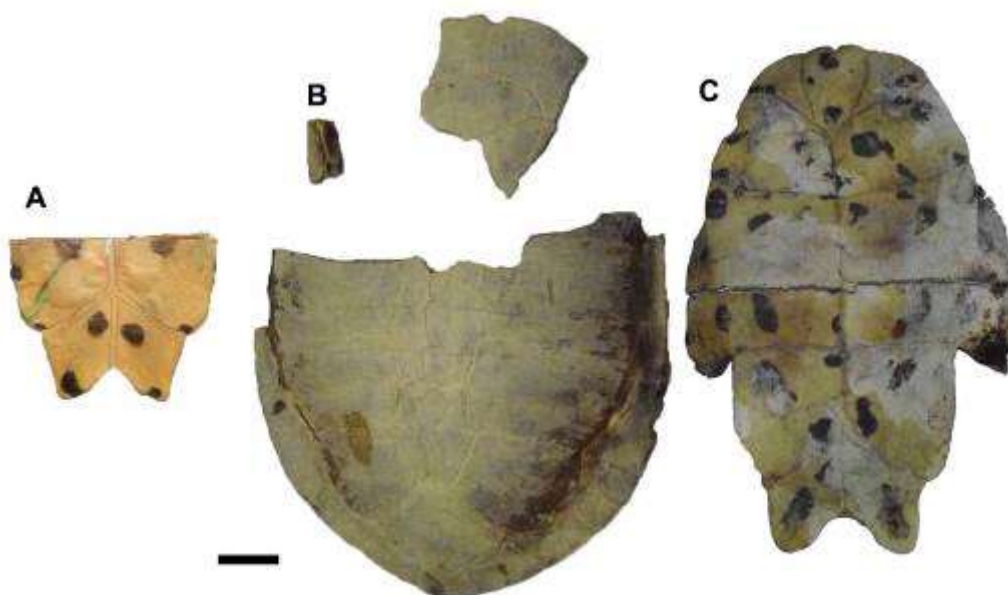


Figura 84 Caparazón referido a *Phrynops hilarii* procedente de la provincia de Buenos Aires, en vista exterior. A, fragmento del plastrón del adulto (MHNSR- sin catalogar). B-C, ejemplar adulto (CFA-RE-544), A fragmentos del caparazón, C, plastrón completo. Barra 3 cm.

Descripción histológica: Las placas son relativamente delgadas (2 a 4,5 mm). El grosor de la corteza externa es más del doble que el de la interna. El hueso esponjoso ocupa entre un 30 y 40% de la sección. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es evidente. Por fuera del tejido óseo se observa un escudo de queratina muy delgado que recubre todo el contorno de la corteza externa (Figura 85).

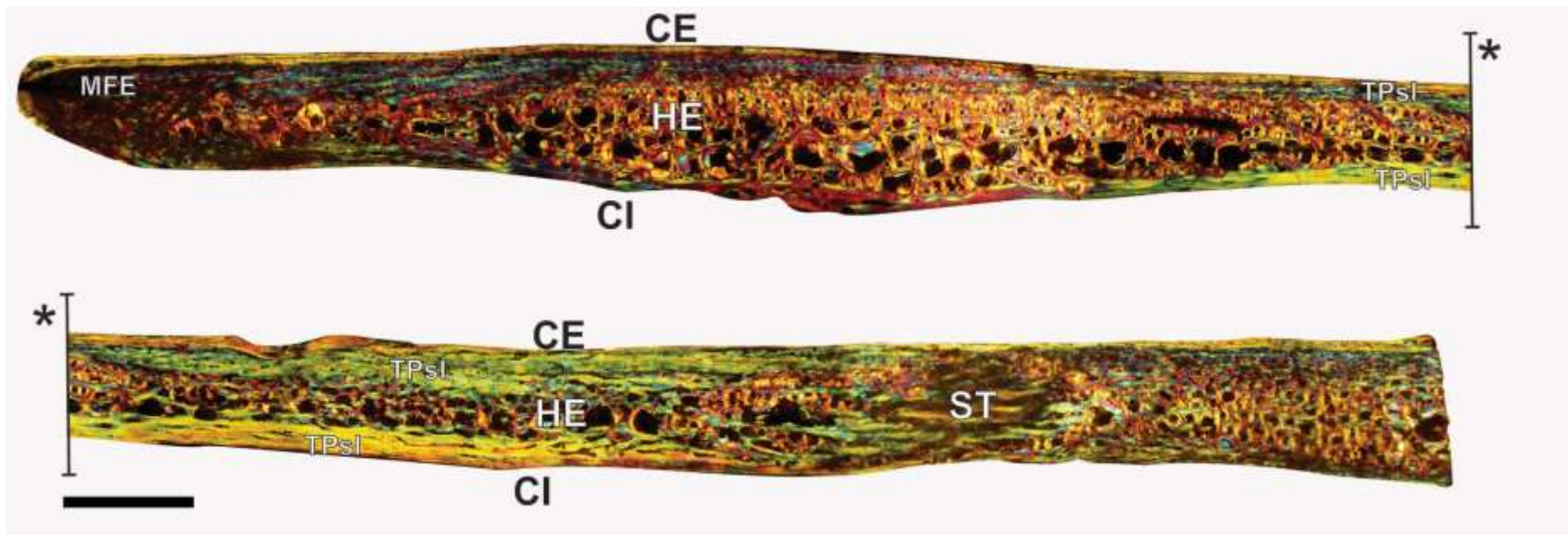


Figura 85 Microanatomía ósea de la placa nuchal referida a *Phrynops hilarii* adulto (CFA-RE-544) de la provincia de Buenos Aires (el asterisco marca la continuación del corte). **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso; MEF, matriz de fibras estructurales entretejidas; ST, sutura; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra igual a 2,5 mm.

La corteza externa está formada por tejido primario. El tejido primario muestra una matriz diferenciada en dos regiones, una superficial de tejido pseudolamelar, y otra profunda de fibras entretrejidas (Figura 86A). Ambas regiones pueden variar en grosor, afinándose hasta desaparecer en algunas partes (e.g., la matriz de fibras entretrejidas ocupa toda la corteza externa hacia la región marginal de la placa costal). La vascularización está conformada en la región superficial por canales vasculares simples longitudinales y circunferenciales, con algunas anastomosis que puede formar redes. En la región profunda se observan osteonas primarias de orientación longitudinal. Las lagunas de células óseas se encuentran bien preservadas casi sin canaliculi preservados (Figura 86B). Se observan marcas de crecimiento, pero no son claras como para ser contadas, ni diferenciadas. No se observan fibras de Sharpey. En la placa nugal cortada longitudinalmente se observa un tejido con fibras más desorganizadas que en las placas costales. En la región lateral de los elementos del plastrón y placa periférica, la corteza externa y parte de la corteza interna, están formada por fibras estructurales orientadas en dirección paralela, perpendicular y diagonal al eje principal (Figura 86C).

El hueso esponjoso está compuesto por trabéculas cortas de grosor variable. Las trabéculas están revestidas por tejido secundario lamelar, cuyas lamelas suelen exhibir variación en cuanto a la orientación de sus fibras intrínsecas. Las lagunas de células óseas son fusiformes en este tejido. Los espacios intersticiales presentan abundantes restos de matriz de fibras entretrejidas, con lagunas de células óseas estrelladas. Se observan amplios (500 μm) espacios intertrabeculares en el centro del hueso, los cuales están rodeados por otros de tamaño más reducido (100 μm).

La corteza interna se compone de tejido pseudolamelar muy poco vascularizado (Figura 86D). La organización de las fibras intrínsecas varía en los distintos tipos de placas. Estas fibras se orientan de forma perpendicular con respecto al eje principal del elemento en las placas costales. Por su parte, las fibras se orientan paralelas a dicho eje en la placa neural. En el plastrón se orientan paralelas y perpendiculares al eje principal. En la placa nugal se orientan perpendiculares al eje principal en la región anterior y paralelas al mencionado eje en la región posterior (Figura 85). Las lagunas de células óseas son en general muy ahusadas y presentan canaliculi largos. Posee algunos canales vasculares simples

orientados longitudinalmente. En la región de la cicatriz izquial aparecen osteonas primarias transversales, en consecuencia, la vascularización es mayor en esta región.

La sutura medial posee una estructura similar a una bisagra o articulación, la misma se asocia desde la parte superficial por debajo del escudo de queratina. El resto de las suturas presentan zócalos cortos y largos, revestidos de tejido lamelar, en la región profunda se observa tejido similar al de la corteza externa.

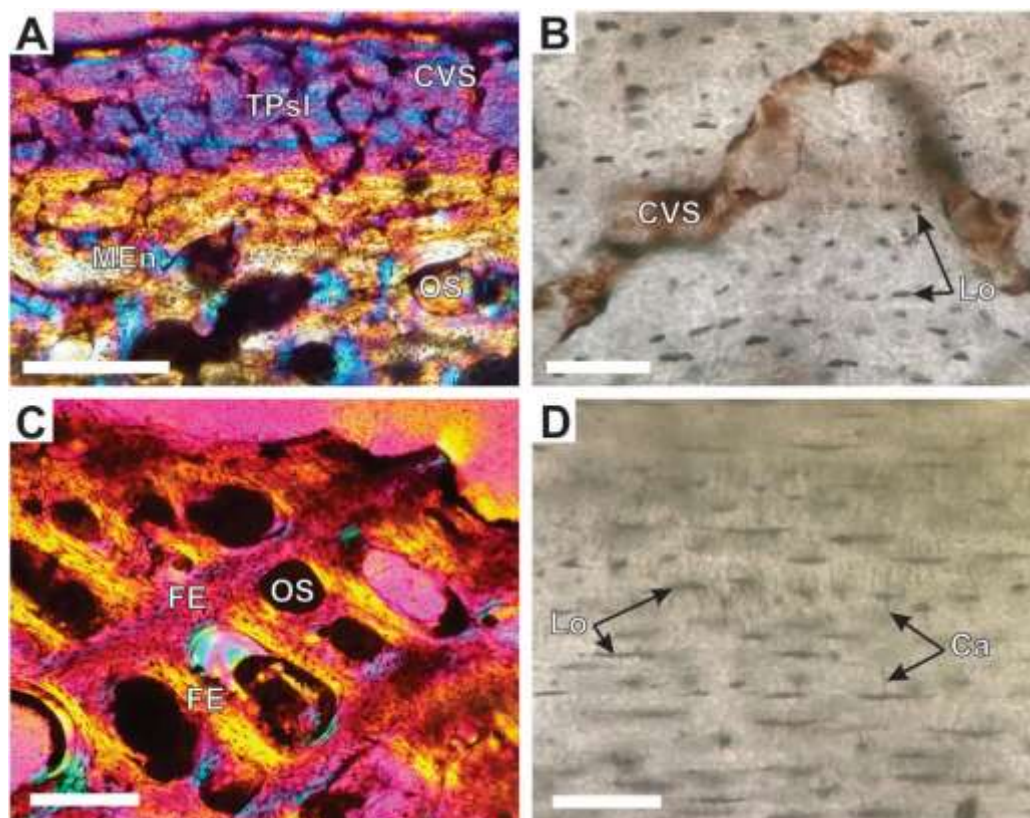


Figura 86 Histología ósea de placas referidas a *Phrynops hilarii* adulto (CFA-RE-544) de la provincia de Buenos Aires. **A**, corteza externa de la placa costal 3^{ra} vista con luz polarizada más filtro lambda. **B**, detalle de la corteza externa de la placa costal 3^{ra} vista con luz normal transmitida. **C**, corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna de la placa costal 3^{ra} vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ca, canaliculi; CVS, canal vascular simple; FE, fibra estructural; MEN, matriz de fibras entretrejidas; Lo, laguna de célula ósea; OS, osteona secundaria; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A**, **C** igual a 300 μ m, en **B**, **D** igual a 75 μ m.

Phrynops williamsi Rhodin y Mittermeier, 1983

Distribución geográfica: Zonas bajas de la costa oriental de Santa Catarina y Río

Grande do Sul de Brasil, mitad norte de Uruguay, extremo sur de Paraguay, Misiones, Corrientes y Entre Ríos en Argentina (Rhodin y Mittermeier, 1983; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Fue nominada y descrita por Rhodin y Mittermeier (1983). Los individuos adultos de esta especie alcanzan en general un largo total de 33 cm en su caparazón. Habita en corrientes rocosas de bosques (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se seccionaron dos placas costales (3^{ra} y 4^{ta}) del ejemplar MACN-35395, proveniente de la provincia de Misiones. El mismo es un individuo levemente más grande que la mayoría de los ejemplares observados (34 cm de largo en su caparazón, Figura 87).



Figura 87 Caparazón dorsal referido a *Phrynops williamsi* (MACN-35395) ejemplar adulto de la provincia de Misiones, en vista externa. Barra 3 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas costales varía de 2 a 3 mm. Su microanatomía revela una típica estructura diploe. La corteza externa tiene el mismo espesor que la corteza interna. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es clara. El hueso esponjoso ocupa el 55% del espesor de la placa (Figura 88A).

La corteza externa se dispone en una matriz primaria cuyas fibras intrínsecas tienen un bajo grado de organización. Éstas se orientan mayormente de manera longitudinal, transversal y oblicua a la progresión del elemento. En la región del surco las fibras están un poco más organizadas y se ubican de forma paralela a la superficie, formando tejido pseudolamelar y lamelar. Las lagunas de células óseas son estrelladas y ahusadas. Los canaliculi son cortos y en general no se ramifican. En la región de las suturas las fibras tienen un mayor grado de ordenamiento, orientándose principalmente de forma paralela a la superficie de la corteza. Se registran escasas fibras de Sharpey dispersas por la región más superficial de la corteza. Las mismas son en general muy cortas y de orientación diagonal a la superficie. La vascularización es moderada, compuesta por canales simples anastomosados que se orientan en varias direcciones. También hay osteonas primarias que se orientan de forma longitudinal, ubicándose generalmente cerca del hueso esponjoso. Los canales simples pueden abrirse a la superficie externa (Figura 88B-D). Se observan varias osteonas secundarias con diferentes generaciones de lamelas, unas transversales a las otras.

El hueso esponjoso está remodelado, formado principalmente por trabéculas cortas y gruesas. Se observa tejido primario intersticial similar al observado en la corteza externa (Figura 88E). Las trabéculas están revestidas con tejido lamelar con sucesivas capas y lagunas de células óseas fusiformes. Las celdillas poseen formas y tamaños variados (200 μm de diámetro en promedio), pudiendo anastomosarse formando espacios más grandes de hasta 1000 μm de diámetro. Algunos de estos espacios son finos y muy extensos, orientándose de sutura a sutura, otros son pequeños. Las lagunas de células óseas presentan abundantes canaliculi que se conectan entre lagunas.

La corteza interna está formada por fibras paralelas y subparalelas a la superficie externa, formando un tejido pseudolamelar muy ordenado que grada a lamelar en varias regiones (Figura 88F). Las fibras de este tejido se encuentran orientadas en dos direcciones claramente definidas: paralelas y perpendiculares a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas son fusiformes y exhiben abundantes canaliculi ramificados y alargados. La corteza es principalmente avascular. No se observan fibras de Sharpey. Se distinguen 2 líneas de crecimiento detenido muy tenues.

La sutura muestra escasas fibras de Sharpey orientadas de forma

transversal a la sutura y tejido lamelar recubriendo las crestas con lagunas de células ósea fusiformes siguiendo el contorno superficial.

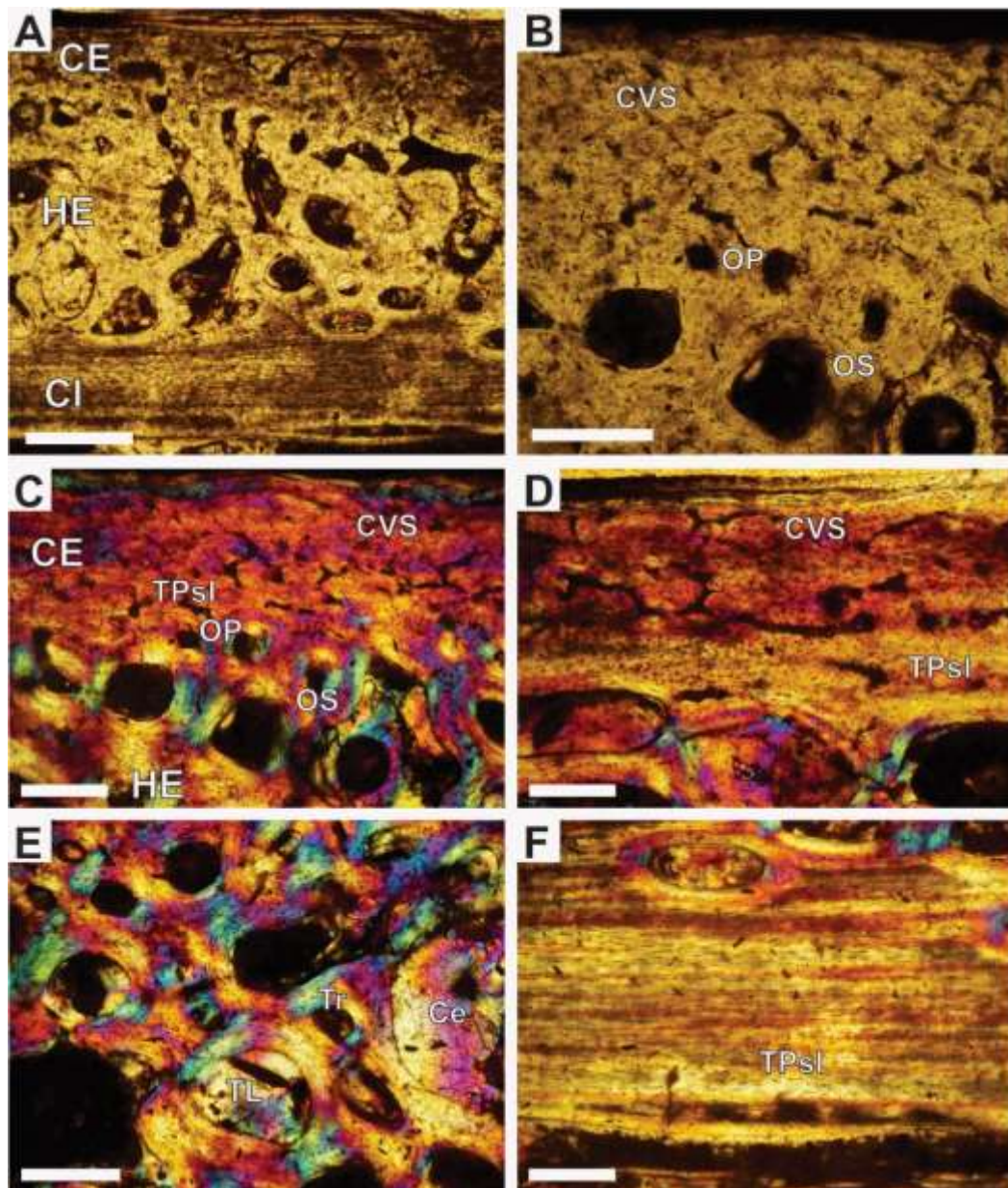


Figura 88 Histología ósea de la placa costal 4^a referida a *Phrynops williamsi* (MACN-35395) de la provincia de Misiones. **A**, sección completa con luz normal transmitida. **B**, detalle de la corteza externa vista con luz normal transmitida. **C**, detalle de la transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A**, igual a 500 μm , **B**, **C**, **D**, **E**, **F** igual a 200 μm .

Mesoclemmys gibba (Schweigger, 1812)

Distribución geográfica: Desde el río Orinoco a la cuenca del Amazonas en Colombia, este de Ecuador, Perú, norte de Bolivia, Guyana y norte de Brasil (Iverson, 1992; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017)

Comentarios: Originalmente descrito como el holotipo de *Emys gibba* fue referenciado como una entidad genérica distinta, *Mesoclemmys*. De acuerdo con McCord et al. (2001) *Mesoclemmys gibba* comparte características con *Batrachemys* y *Phrynops*. Posteriormente, Bour y Zaher (2005) refirieron especies de *Batrachelys* a *Mesoclemmys*. Aunque, Bour y Zaher (2005) no resuelven las relaciones filogenéticas de las especies de *Mesoclemmys* utilizando caracteres morfológicos, Vargas-Ramírez et al. (2012) recuperan a *Mesoclemmys gibba* como taxón hermano de *Mesoclemmys dhali* y *Mesoclemmys zuliae*. El caparazón presenta generalmente 23 cm de largo. Habita pantanos poco profundos, piscinas y estanques, arroyos y ríos de aguas negras usualmente ubicados bajo la copa del bosque primario (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se estudiaron dos placas costales (3^{ra} y 4^{ta}) y dos fragmentos costales (la mitad de la 2^{da} y 5^{ta}) del ejemplar MHNSR-H-1551, proveniente de alrededores de Indiana, Amazonía Peruana, Perú. El ejemplar estudiado corresponde a un individuo posiblemente adulto de 19,5 cm de longitud en su caparazón (Figura 89).



Figura 89 Caparazón dorsal referido a *Mesoclemmys gibba* (MHNSR-H-1551) ejemplar adulto proveniente del Perú, en vista externa. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas costales es de 3 mm. La corteza externa es dos o tres veces más gruesa que la corteza interna. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es clara. La corteza interna es sumamente fina, volviéndose casi imperceptible en cercanías de la sutura. El hueso esponjoso ocupa el 70-75% del espesor total en sección (Figura 90A).

La corteza externa está formada por una matriz primaria de fibras muy desorganizadas, las cuales se orientan de forma longitudinal, transversal y oblicua a la progresión del elemento (Figura 90B). Cerca de las suturas, las fibras tienden a orientarse de forma paralela a la superficie externa. Las lagunas de células óseas son escasas y su morfología es fusiforme. Los pocos canaliculi preservados son cortos. Se registran escasas fibras de Sharpey dispersas por la región más externa de la corteza. Dichas fibras extrínsecas son en general muy cortas y se orientan de forma diagonal a la superficie externa. La corteza presenta un alto grado de vascularización, con abundantes canales simples anastomosados que forman redes a lo largo de la corteza (Figura 90D). También hay osteonas primarias longitudinales, que se ubican generalmente cerca del hueso esponjoso. Los canales simples suelen abrirse a la superficie externa. La remodelación secundaria es relativamente escasa, evidenciada por la presencia de algunas osteonas de Havers distribuidas en la región perimedular.

El hueso esponjoso se caracteriza por su alto grado de remodelación. En él predominan trabéculas cortas y gruesas (Figura 90C). Se observa poco tejido primario intersticial, cuya microestructura se asemeja a la observada en la corteza externa. Las trabéculas están revestidas con abundante tejido lamelar y las lagunas de células óseas son fusiformes. Los espacios vasculares son en general pequeños, con algunos pocos que alcanzan los 300 μm de diámetro.

La corteza interna está compuesta por tejido primario de fibras paralelas y sub-paralelas a la superficie externa, las cuales integran un tejido que podría catalogarse como pseudolamelar (Figura 90E). Las fibras se orientan de forma longitudinal al eje mayor del elemento en la región de la costilla y transversal a dicho eje cerca de las suturas. La corteza es principalmente avascular. No se observan fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

La sutura exhibe crestas cortas. Presenta escasas fibras de Sharpey, todas ellas orientadas de forma transversal a la sutura (Figura 90F). Una capa de tejido lamelar recubre las crestas. Sus lagunas de células óseas son fusiformes y se orientan siguiendo el contorno de la sutura.

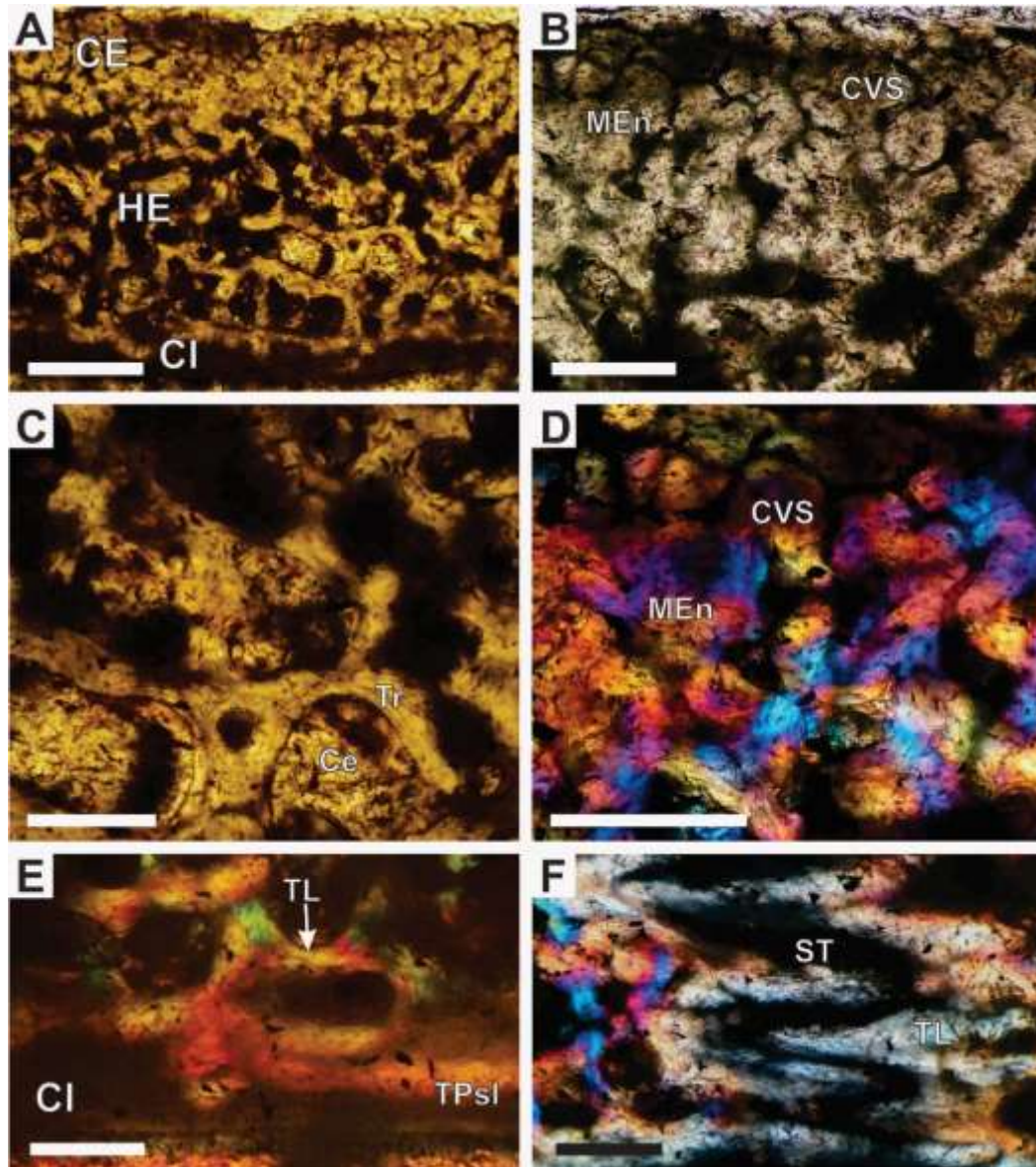


Figura 90 Histología ósea de la placa costal 4^{ta} referida a *Mesoclemmys gibba* (MHNSR-H-1551) proveniente del Perú. **A**, sección completa vista con luz normal transmitida. **B**, detalle de la transición de la corteza externa y el hueso esponjoso visto con luz normal transmitida. **C**, hueso esponjoso en vista con luz transmitida normal. **D**, detalle de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **E**, detalle de la transición entre la corteza interna y el hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **F**, detalle de la sutura vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entrecruzadas; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; ST, sutura; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en A, igual a 500 μ m, B, C, D, E, F igual a 200 μ m.

Mesoclemmys nasuta (Schweigger, 1812)

Distribución geográfica: Deltas del Orinoco y Amazonas de Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia y Brasil, como así también este de las Guayanas (King y Burke, 1989;

van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: De acuerdo con Bour (1973), *Mesoclemmys nasuta* (Schweigger, 1812) y *Mesoclemmys tuberculata* (Luedenwaldt, 1926) fueron indistinguibles durante mucho tiempo debido a la falta de definiciones en las especies, en parte, porque las descripciones de *Mesoclemmys nasuta* fueron hechas en juveniles. Esta especie generalmente presenta un caparazón de 32,3 cm de largo. Habita en el agua, en sitios de movimientos lentos, pequeños arroyos forestales, lagos, pantanos, riachuelos y zanjas fangosas (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se examinaron cuatro placas costales, dos completas (3^{ra} y 4^{ta}) y dos fragmentarias (la mitad de la 2^{da} y 5^{ta}) del ejemplar MACN-11967. El individuo corresponde a un ejemplar adulto cuyo caparazón tiene una longitud de 24,8 cm (Figura 91).



Figura 91 Caparazón dorsal referido a *Mesoclemmys nasuta* (MACN-11967) ejemplar adulto sin procedencia, en vista externa. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: La corteza externa es igual de gruesa que la corteza interna, aunque esta última es más gruesa en la porción de la placa que incluye a

la costilla. La transición entre el hueso esponjoso y las cortezas es pronunciada. El hueso esponjoso comprende el 50% del espesor de la placa (Figura 92A).

La corteza externa presenta una matriz primaria constituida por fibras cuyo grado de organización es relativamente bajo. En este sentido, la matriz exhibe paquetes de fibras entrelazadas en diferentes direcciones (longitudinal, transversal y oblicua a la progresión del elemento). La corteza presenta valles correspondientes a las vermiculaciones observables en la superficie externa (Figura 92 B-C). En estos valles las fibras se organizan paralelas a la superficie, formando un tejido de tipo lamelar. Las lagunas de células óseas son fusiformes. Se aprecian largos canaliculi ramificados, los cuales alcanzan a las lagunas contiguas. Las fibras de Sharpey tienen longitud variable y se encuentran distribuidas de manera más bien dispersa. Su orientación es oblicua con respecto a la superficie externa. La vascularización es de escasa a moderada, integrada por algunos canales simples anastomosados y regularmente abiertos a la superficie. También se aprecian abundantes osteonas primarias dispersas por toda la corteza. En la región perimedular se pueden reconocer osteonas secundarias.

El hueso esponjoso está poco remodelado y se forma fundamentalmente por trabéculas cortas y gruesas. Presenta tejido primario intersticial, cuyos rasgos histológicos coinciden con los descritos para la corteza externa. Se observa que las trabéculas están recubiertas de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes (Figura 92D). Los espacios vasculares son de tamaño variable, alcanzando diámetros de hasta 500 μm de diámetro.

La corteza interna está formada por un tejido pseudolamelar primario (Figura 92E-F). Las fibras se disponen de forma paralela a la superficie externa, orientándose principalmente de forma paralela al eje mayor del elemento, aunque también se observan varias capas en dirección perpendicular a dicho eje. Estas últimas se vuelven más abundantes hacia las suturas. Las lagunas de células óseas tienen aspecto redondeado en la costilla (fibras intrínsecas cortadas transversalmente) y alargado hacia las suturas (fibras intrínsecas cortadas de forma longitudinal). Se observan fibras de Sharpey en las áreas cercanas a las suturas. Estas son largas y se orientan de forma oblicua a la superficie externa. La corteza es principalmente avascular, aunque hay algunos canales simples y osteonas primarias, ambos longitudinales y dispersos en la zona perimedular. Se reconocen hasta cinco líneas de crecimiento detenido.

La sutura tiene crestas cortas. El tejido óseo exhibe escasas fibras de Sharpey orientadas de forma transversal a la sutura. El tejido lamelar que recubre las crestas es muy escaso, con lagunas de células ósea fusiformes siguiendo el contorno de la sutura.

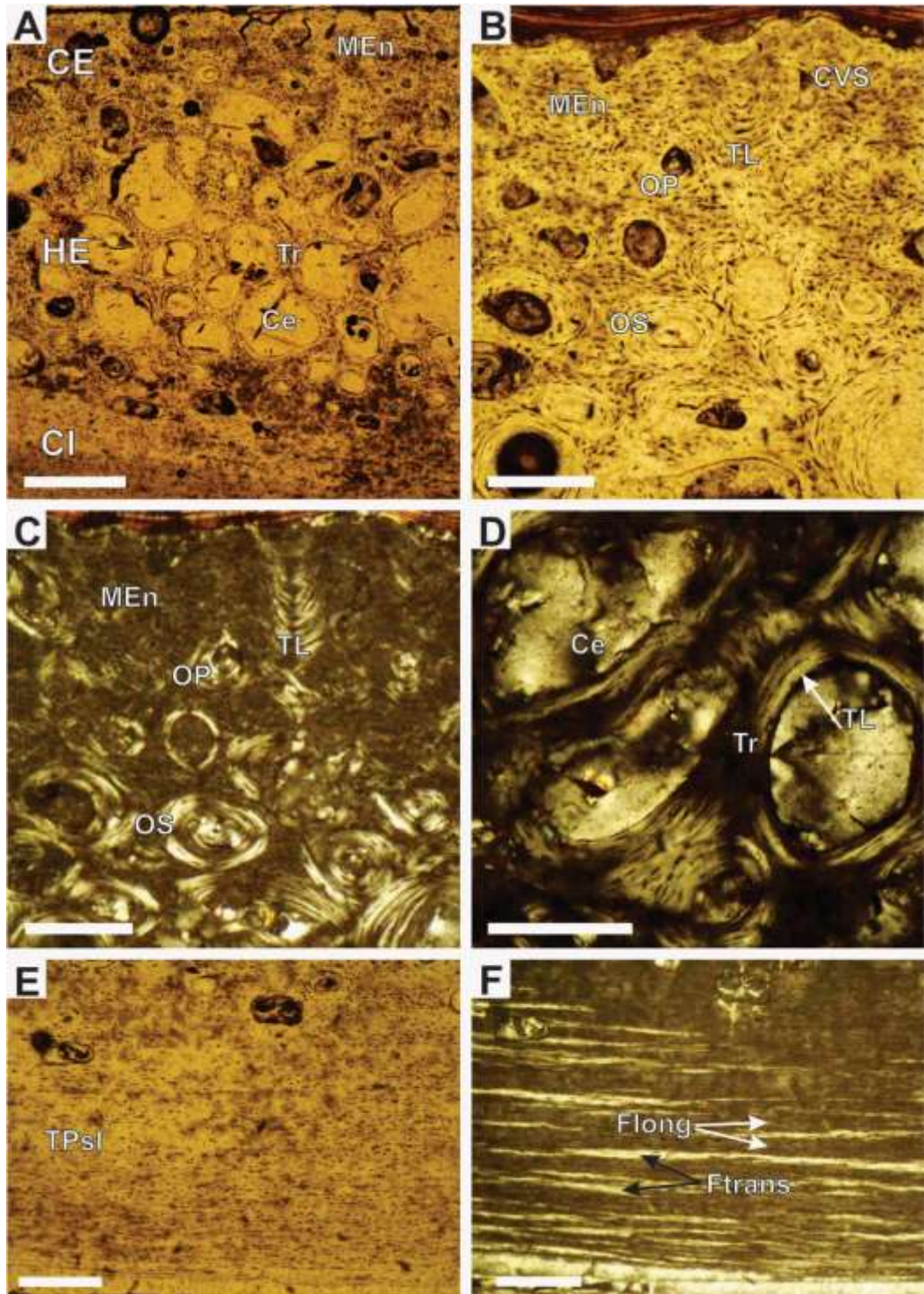


Figura 92 Histología ósea de la placa costal 4^a referida a *Mesoclemmys nasuta* (MACN-11967) sin procedencia. **A**, sección completa vista con luz normal transmitida. **B-C**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso, en **B** vista con luz normal transmitida, en **C** vista con luz polarizada. **D**, hueso esponjoso vista con luz polarizada. **E-F**, corteza interna, en **E** vista con luz normal transmitida, en **F** vista con luz polarizada. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza extern; CI, corteza intern; CVS, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalment; **Ftrans**, fibra cortada transversalment; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entretejidas; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A**, igual a 500 μm , **B, C, D, E, F** igual a 200 μm .

Eucryptodira Gaffney, 1975 (*sensu* Joyce, 2007)

Neusticemys neuquina † (Fernández y de la Fuente, 1988)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Especímenes de esta especie son conocidos de las localidades de Cerro Lotena, Cantera El Ministerio “Los Catutos” y Arroyo Trincajuera (Provincia de Neuquén) y Arroyo Durazno (Provincia de Mendoza). Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior - Cretácico Inferior, Titoniano - Berriasiano (Leanza y Hugo, 1977).

Comentarios: Esta especie fue nominada inicialmente como *Eurysternum neuquina* por Fernández y de la Fuente (1988). Posteriormente reasignada por Fernández y de la Fuente (1993) como *Neusticemys neuquina* y finalmente referida como una tortuga Eucryptodira por de la Fuente (2007) y por de la Fuente y Fernández (2011). Se conocen distintos estadios ontogenéticos en los 12 especímenes conocidos de esta especie, reconociéndose una gran disparidad de tamaños en la longitud del caparazón dorsal desde 20 cm en los juveniles de menores dimensiones hasta 49 cm en los adultos.

Materiales estudiados: Se realizaron dos cortes consecutivos en un fragmento de la porción medial de una placa costal. La muestra pertenece en un ejemplar referido a *Neusticemys neuquina* (MHNSR-PV-1195) proveniente de Arroyo Durazno, provincia de Mendoza, por de la Fuente et al. (2016) (Figura 93).



Figura 93 Región proximal de la placa costal indeterminada a referida a *Neusticemys neuquina* (MHNSR-PV-1195) del límite Jurásico – Cretácico de la provincia de Mendoza, en vista interna. Barra 1 cm.

Descripción histológica: La microanatomía revela una estructura muy vascularizada, con una corteza externa que posee más del doble de espesor que la corteza interna. El grosor general de las placas es de 10 mm. Ambas encierran una capa de hueso esponjoso que ocupa la mayor parte del corte (80% del espesor total aproximadamente). La corteza interna se encuentra muy erosionada, preservándose en muy pocos lugares. La transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso es muy difusa, en cambio la transición entre la corteza interna y el hueso esponjoso es más clara (Figura 94A).

La corteza externa posee una matriz primaria de fibras entreteljadas muy vascularizada (Figura 94A-B). Las fibras de la matriz se orientan de forma longitudinal, transversal y diagonal a la progresión del elemento. Las lagunas de las células óseas son en su mayoría esféricas y estrelladas, en menos cantidad en forma de disco. Los canaliculi son muy cortos. Se observan 8 marcas de crecimiento, de las cuales al menos tres son claramente líneas de crecimiento detenido. Aparecen fibras de Sharpey dispersas en la corteza, las cuales son en general cortas (Figura 94C). En cuanto a la vascularización, presenta canales simples y osteonas primarias desde la región superficial hacia el hueso esponjoso, todos mayormente longitudinales, formando franjas o capas que van de sutura a

sutura, aunque no de forma continua. Los canales tienden a anastomosarse desde el sector medio de la corteza hacia la porción perimedular. La corteza se encuentra remodelada con una gran cantidad de osteonas secundarias, las cuales poseen capas de tejido lamelar en direcciones alternantes, una capa es longitudinal y la otra transversal. Progresivamente las osteonas secundarias van formando espacios vasculares cada vez más amplios. El límite entre la corteza externa y el hueso esponjoso es difuso.

El hueso esponjoso está compuesto de trabéculas finas y largas, con grandes espacios intertrabeculares que van de los 500 a los 1100 μm (Figura 94D). Las trabéculas están formadas por tejido secundario en su mayoría, de matriz lamelar con orientaciones alternantes entre capas sucesivas. En los espacios intersticiales aparece una matriz de tejido primario similar al de la corteza externa, con mejor preservación de lagunas de células óseas estrelladas con canaliculi.

La corteza interna se compone de tejido pseudolamelar. Las fibras se orientan de forma transversal y longitudinal con respecto a la progresión del elemento (Figura 94E). Presenta una muy buena preservación de lagunas de células óseas con sus respectivos canaliculi. Estas lagunas tienen aspecto estrellado y ahusado. La corteza está pobremente vascularizada por osteonas primarias orientadas longitudinalmente. Se observan además algunas osteonas secundarias.

Se preserva una parte de la sutura en la que se observan una matriz primaria de tejido pseudolamelar con un contorno de tejido lamelar. Se distinguen lagunas de células óseas redondas y ahusadas de acuerdo a como fueron seccionadas las fibras intrínsecas que las contienen. Aparecen delgadas fibras de Sharpey transversales a la sutura, que llegan hasta el hueso esponjoso. Esta región está también vascularizada por osteonas primarias y secundarias, ambas de orientación longitudinal.

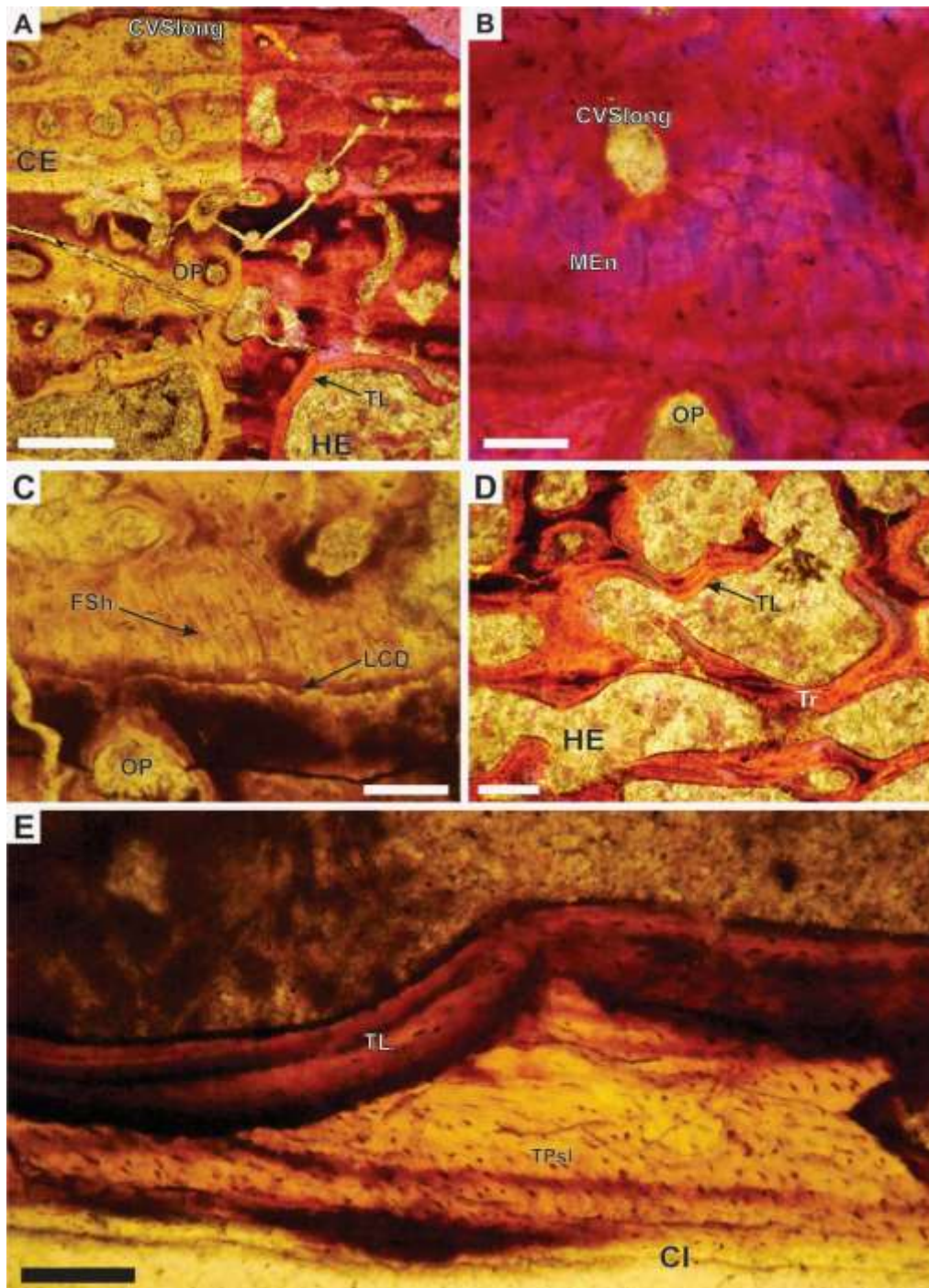


Figura 94 Histología ósea del material referido a *Neusticemys neuquina* (MHNSR-PV-1195) del límite Jurásico – Cretácico de la provincia de Mendoza. **A**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso mitad izquierda vista con luz normal transmitida y mitad derecha vista con luz polarizada más filtro lambda. **B**, detalle de la matriz de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, detalle en la corteza externa de las fibras de Sharpey y línea de crecimiento detenido vista con luz normal transmitida. **D**, hueso esponjoso vista con luz polarizada más filtro lambda. **E**, corteza interna vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVSlong, canal vascular simple cortado longitudinalmente; FSh, fibras de Sharpey; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entretejidas; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar. Barra en **A**, igual a 200 μm , en **B**, **C** igual a 50 μm , **D**, **E** igual a 200 μm .

Cryptodira Cope, 1868

Cheloniidae Opper, 1811

Chelonoidea inserta sedis †

Procedencia geográfica y estratigráfica: noreste de la Isla James Ross, noreste de la península Antártica. Miembro Alfa de la Formación Santa Marta, Cretácico Superior, Coniaciano tardío - Campaniano (Olivero et al., 1986; McArthur et al., 2000).

Comentarios: El material (MACN-PV-19-780) está constituido por fragmentos de la mitad anterior del caparazón. Es considerado un individuo adulto por la ausencia de las ventanas costo-periféricas en la porción preservada del caparazón dorsal. Se estima que el largo máximo del caparazón es de 40,5 cm de largo (de la Fuente et al., 2010).

Materiales estudiados: Se tomaron muestras de la placa periférica 3^{ra} y un fragmento costal indeterminado (Figura 95).



Figura 95 Material referido a *Chelonoidea inserta sedis* (MACN-PV-19-780) del Cretácico Superior de la península Antártica, en vista externa. **A**, fragmento de placa periférica 3^{ra}. **B**, fragmento de placa costal indeterminada. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Los espesores de las placas costal y periférica son de 5 y

2 mm respectivamente. La corteza externa es relativamente más gruesa que la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa el 50% del espesor total en el fragmento costal y aproximadamente 70% en la placa periférica. Esta última presenta una forma triangular con un extremo en forma de punta, en donde la corteza externa se extiende hasta la región ventral, pudiendo establecerse una porción dorsal y ventral de la misma. El límite entre el hueso esponjoso y el compacto de las cortezas es difuso (Figura 96A-B).

La corteza externa se estructura en una matriz de fibras entretrejidas, con fibras longitudinales, diagonales y transversales con respecto a la progresión del elemento (Figura 96D). Las fibras paralelas a la superficie son algo más abundantes que el resto. La placa periférica presenta mayor cantidad de fibras paralelas en la región más superficial. La corteza muestra una vascularización moderada, compuesta por canales simples en la región más superficial, osteonas primarias en la región media y osteonas secundarias en la parte profunda, todas con orientación longitudinal. Estos canales se anastomosan ocasionalmente. Las osteonas secundarias presentan una clara línea cementante en su límite externo y muchas presentan alternancia de orientación en la dirección de las lamelas sucesivas. La placa periférica presenta escasas fibras de Sharpey dispersas, las cuales están orientadas de forma diagonal y transversal a la superficie externa (Figura 96F). No se observan marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso ostenta un alto grado de remodelación. Se compone de trabéculas gruesas de longitud altamente variable. Las mismas están revestidas de tejido lamelar formado en sucesivas generaciones (Figura 96C). Las lamelas del mismo tienen alternancia en cuanto a la orientación de las fibras. En las regiones intersticiales hay tejido primario similar al de la corteza externa. Las lagunas de células óseas están muy poco preservadas, registrándose lagunas estrelladas asociadas al tejido intersticial y lagunas fusiformes en el tejido lamelar. Las celdillas tienen tamaños variados, yendo desde los 200 μm de diámetro. Muchas de estas pueden fusionarse formando cavidades más amplias, las que pueden llegar a los 800-1000 μm de diámetro.

La corteza interna presenta tejido pseudolamelar con fibras mayormente subparalelas con respecto a la superficie (Figura 96E). A su vez se orientan de forma transversal y longitudinal con respecto al eje principal del elemento. Las fibras intrínsecas son mayormente paralelas al eje mayor en la región central de la

costilla, volviéndose perpendiculares a dicho eje hacia las suturas. Las lagunas de células óseas son fusiformes. No se registran marcas de crecimiento ni fibras de Sharpey.

La sutura se registra únicamente en la placa periférica, la cual ha preservado parte de la misma. Dicha sutura exhibe crestas medianas y finas. Presenta tejido lamelar recubriendo las crestas con lagunas de células ósea fusiformes siguiendo el contorno de la sutura. También se reconocen fibras de Sharpey orientadas de forma transversal a la sutura.

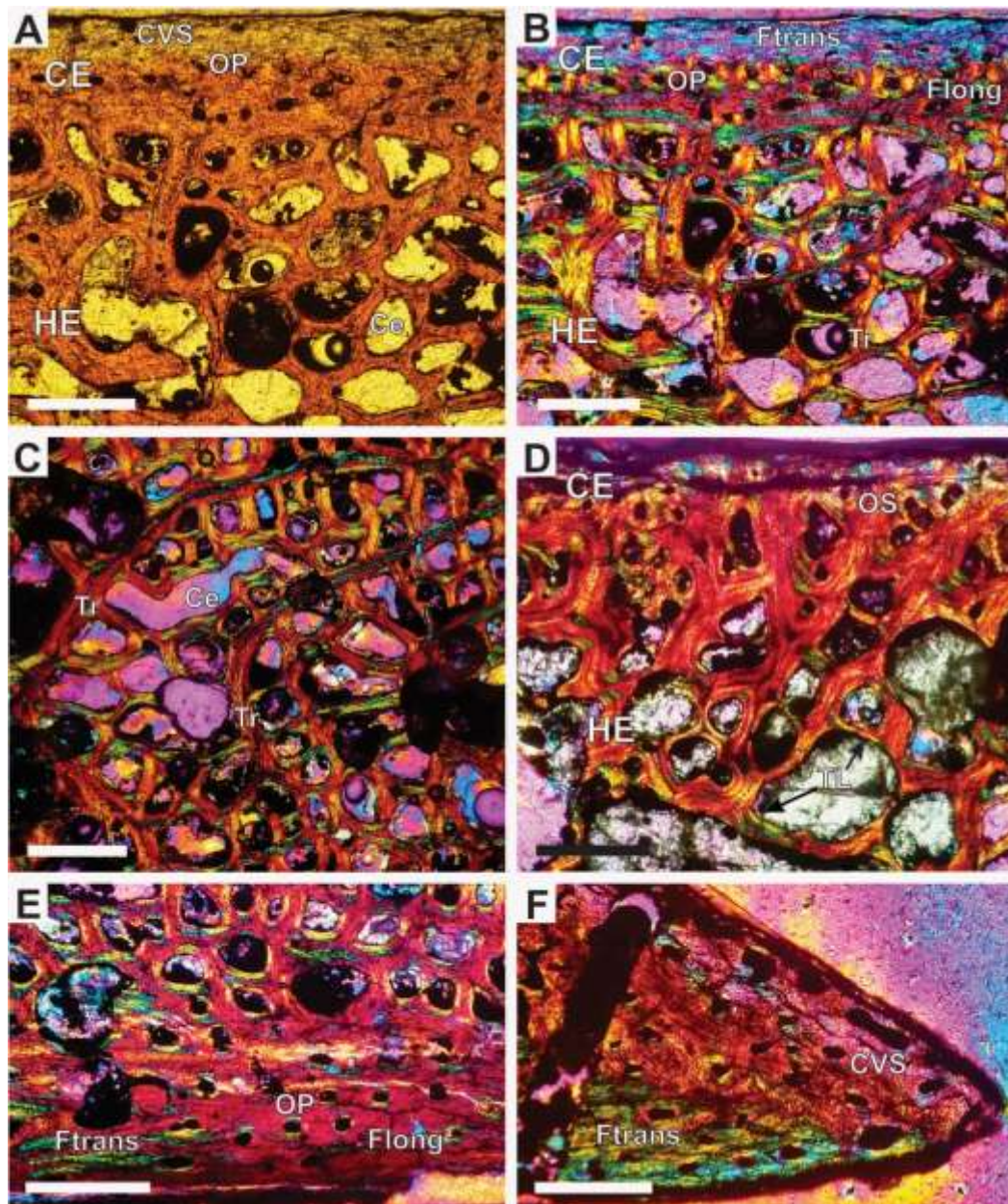


Figura 96 Histología ósea de placas referidas a *Chelonoidea inserta sedis* (MACN-PV-19-780) del Cretácico Superior de la península Antártica. **A-B**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso de la placa costal indeterminada, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, hueso esponjoso de la placa costal indeterminada visto con luz polarizada más filtro lambda. **D**, transición de la corteza externa y el hueso esponjoso de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **E**, corteza interna de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **F**, detalle del extremo lateral de la corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; Flong, fibra cortada longitudinalmente; Ftrans, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; Tr, trabécula. Barra en **A, B, C, D, E, F** igual a 300 μm .

Chelonia mydas (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Cosmopolita marina, océanos de regiones ecuatoriales, tropicales y subtropicales (van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: La tortuga verde tiene un caparazón bajo, ancho y en forma de corazón, con un tamaño de 153 cm de largo. Emigra a través de los mares abiertos, pero se alimenta en aguas poco profundas que sostienen una abundancia de vegetación sumergida (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se analizaron 4 placas del ejemplar MHNSR-H-1617, incluyendo: costal 1^{ra}, nugal indeterminada, periférica del puente y neural indeterminada (Figura 97). El material fue encontrado en la costa de Punta Piedra, provincia de Buenos Aires por Sebastián Apesteguía, en el 2016 (*com. pers.* Sebastián Apesteguía).

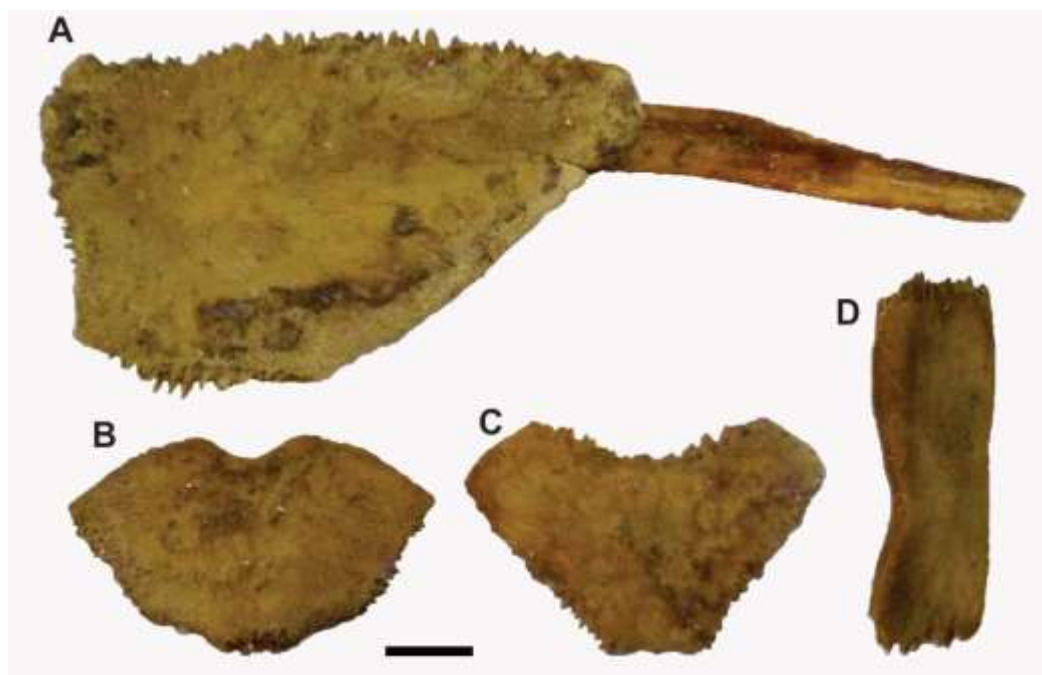


Figura 97 Materiales referidos a *Chelonia mydas* (MHNSR-H-1617) de la provincia de Buenos Aires, en vista externa. **A**, placa costal 1^{ra}. **B**, placa nugal, **C**, placa neural, **D**, placa periférica. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas muestran un grosor variable de 2 a 6 mm. Ambas cortezas tienen el mismo grosor, aunque la estructura interna no es homogénea ya que la costilla en la parte central vuelve más gruesa a la corteza interna en dicho sector. Es muy difícil diferenciar la transición entre el tejido compacto de las cortezas y el hueso esponjoso, aunque podría decirse que este último ocupa aproximadamente un 33% del espesor total (Figura 98A-B).

La corteza externa está formada de paquetes entrelazados de fibras estructurales orientados de forma oblicua, longitudinal y transversal a la progresión del elemento (Figura 98A-B). Las fibras intrínsecas ubicadas en la porción más periférica de las placas costal y neural tienden a disponerse de forma paralela y subparalela a la superficie, formando un tejido de tipo más bien pseudolamelar. Mientras que en las regiones laterales de las placas periféricas se observan fibras estructurales (Figura 98C-D). En los sectores correspondientes a los valles, las fibras se vuelven aún más organizadas y orientadas paralelas a la superficie cóncava del valle. Las lagunas de células óseas son abundantes, estrelladas y fusiformes. Se preservan canaliculi ramificados que interconectan lagunas contiguas. La vascularización es moderada. La misma consiste de algunos canales simples, los cuales se anastomosan y ocasionalmente se abren a la superficie. Asimismo, se distingue en toda la corteza una gran cantidad de osteonas primarias de orientación longitudinal. Las fibras de Sharpey son de longitud variable, se distribuyen de forma dispersa y se orientan de manera oblicua con respecto a la progresión del elemento. En la región posterior de la placa nugal las fibras de Sharpey son más largas y se extienden en la región profunda de la corteza de forma diagonal a la progresión del elemento. La región cortical más profunda exhibe osteonas secundarias, similar a lo que ocurre en la zona media de las placas periféricas.

El hueso esponjoso está poco remodelado y sus trabéculas ostentan un alto grado de variación en cuanto a forma y tamaño. Presenta abundante tejido primario intersticial similar al descrito en la corteza externa. Las trabéculas se encuentran recubiertas de tejido lamelar con lagunas de células óseas de aspecto fusiforme. Se aprecian espacios intertrabeculares de tamaños variados, que pueden alcanzar los 700 μm de diámetro. Su aspecto en general es subcircular. En las regiones de los márgenes los espacios son más alargados y se orientan hacia las suturas. Se registraron diferencias histológicas en el hueso esponjoso de las distintas placas.

En este sentido, la placa costal 1^{ra} presenta una celdilla central circular de 600 μm de diámetro. La placa nugal exhibe en la región anterior de la placa abundantes trabéculas largas orientadas paralelas al eje principal del individuo. Esto se diferencia claramente del patrón observado en la placa periférica, la cual exhibe en su margen interno trabéculas orientadas de forma transversales al eje mayor del individuo.

La corteza interna está integrada por tejido primario de fibras paralelas y subparalelas y transversal a la progresión del elemento. Las fibras transversales son abundantes cerca de la sutura. Las lagunas de células óseas son esféricas y fusiformes. Se observan fibras de Sharpey en las zonas cercanas a las suturas. Estas son largas y están orientadas de forma oblicua a la progresión del elemento. La corteza posee una importante vascularización, la cual consiste de canales simples y osteonas primarias, todas ellas longitudinales. No se observan marcas de crecimiento. Puede reconocerse la presencia de osteonas secundarias, las cuales son más abundantes en la placa costal, hacia la porción que incluye a la costilla del elemento.

La sutura presenta crestas largas, con abundantes fibras de Sharpey de orientación diagonal a la superficie de la sutura. La misma presenta un recubrimiento de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes.

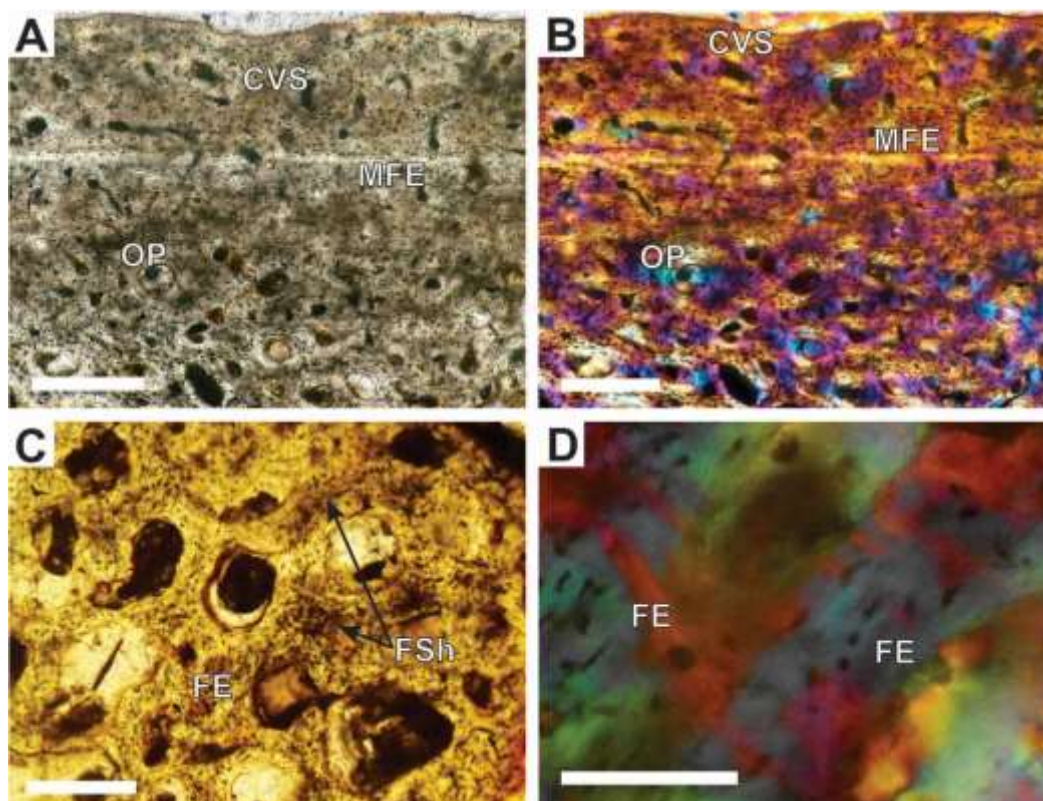


Figura 98 Histología ósea de placas referidas a *Chelonia mydas* (MHNSR-H-1617) de la provincia de Buenos Aires. **A-D**, placa costal 1^{ra}. **A-B**, corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, corteza externa de la placa periférica vista con luz normal transmitida. **D**, detalle de las fibras estructurales de la corteza externa de la placa periférica vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas**: CVS, canal vascular simple; FE, fibra estructural; FSh, fibras de Sharpey; MFE, matriz de fibras estructurales entretejidas; OP, osteona primaria. Barra en **A, B, C, D, E** igual a 300 μm , en **F** igual a 75 μm .

Eretmochelys imbricata (Linnaeus, 1766)

Distribución geográfica: Cosmopolita marina (van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Esta especie fue descrita inicialmente por Carlos Linneo como *Testudo imbricata* en 1766. Fue referida al género *Eretmochelys* por el zoólogo austríaco Leopold Fitzinger en 1843 (Rhodin et al., 2017). Tortuga de tamaño mediano que llega a los 91 cm de largo. Habita comúnmente lugares rocosos y arrecifes de coral, donde se alimenta. También puede encontrarse en aguas poco profundas tales como bahías con bordes de manglares, estuarios y lagunas con fondos de barro con poca o ninguna vegetación, hasta en pequeños arroyos (Ernst

y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se analizaron 4 placas pertenecientes al ejemplar MHNSR-H-1618 (Figura 99), incluyendo: una neural 5^{ta}, dos costales (3^{ra} y 4^{ta}) y una periférica 8^{va}. En base al largo de su caparazón (27 cm), se estima que se trata de un individuo subadulto.



Figura 99 Caparazón dorsal referido a *Eretmochelys imbricata* (MHNSR-H-1618) sin procedencia, en vista exterior. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas tienen un espesor de 3 a 4 mm. La corteza externa es levemente más gruesa que la corteza interna. La transición entre el hueso compacto y esponjoso es poco clara. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente entre el 50-60% del espesor total de las placas (Figura 100A-B).

La corteza externa se compone fundamentalmente por tejido primario. La matriz ósea está formada por paquetes entrelazados de fibras estructurales orientadas de forma diagonal, longitudinal y transversal a la progresión del elemento (Figura C-D). Las lagunas de células óseas son muy abundantes, y se distinguen como estrelladas o fusiformes, de acuerdo al plano de corte de las fibras en las que están inmersas. Poseen canaliculi largos, los cuales se ramifican y alcanzan a las lagunas vecinas. Se observan escasas fibras de Sharpey dispersas en la región superficial. Su longitud es generalmente reducida y se orientan de forma oblicua con respecto a la superficie. La vascularización es abundante, formada por

algunos canales simples y osteonas primarias de orientación longitudinal. Algunos canales pueden anastomosarse o abrirse a la superficie externa. En la región más interna se reconocen osteonas secundarias.

El hueso esponjoso está constituido por trabéculas poco remodeladas. Estas son gruesas y cortas, orientadas mayormente en forma diagonal con respecto a la superficie externa. Las trabéculas presentan abundante tejido primario intersticial similar al descrito en la corteza externa. Las trabéculas se encuentran recubiertas de tejido lamelar, cuyas lagunas de células óseas tienen aspecto fusiforme. Los espacios intertrabeculares son de aspecto circular y pequeños en general (150 a 200 μm de diámetro), aunque también aparecen algunos más amplios (500 μm de diámetro) distribuidos de forma dispersa. En las placas costales se reconoce un espacio vascular central muy amplio, de aproximadamente 1300 μm de diámetro, ubicado junto a la corteza interna (Figura 100A-B).

La corteza interna está formada por un tejido primario de fibras paralelas y subparalelas con respecto a la superficie externa. Las fibras intrínsecas de la placa costal se orientan de forma paralela al eje principal del elemento en la región de la costilla. Tal arreglo cambia en el resto de la corteza, donde las fibras se orientan de manera perpendicular al eje. Las lagunas de células óseas son redondeadas o fusiformes. La corteza posee una importante vascularización con canales y osteonas primarias longitudinales. No se perciben marcas de crecimiento, ni fibras de Sharpey. La presencia de osteonas de Havers evidencia procesos de remodelación secundaria, las cuales son más abundantes en la placa costal, principalmente en la región que corresponde a la costilla.

La sutura posee abundantes fibras de Sharpey con orientación diagonal a la superficie de la sutura. La misma presenta un recubrimiento de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes.

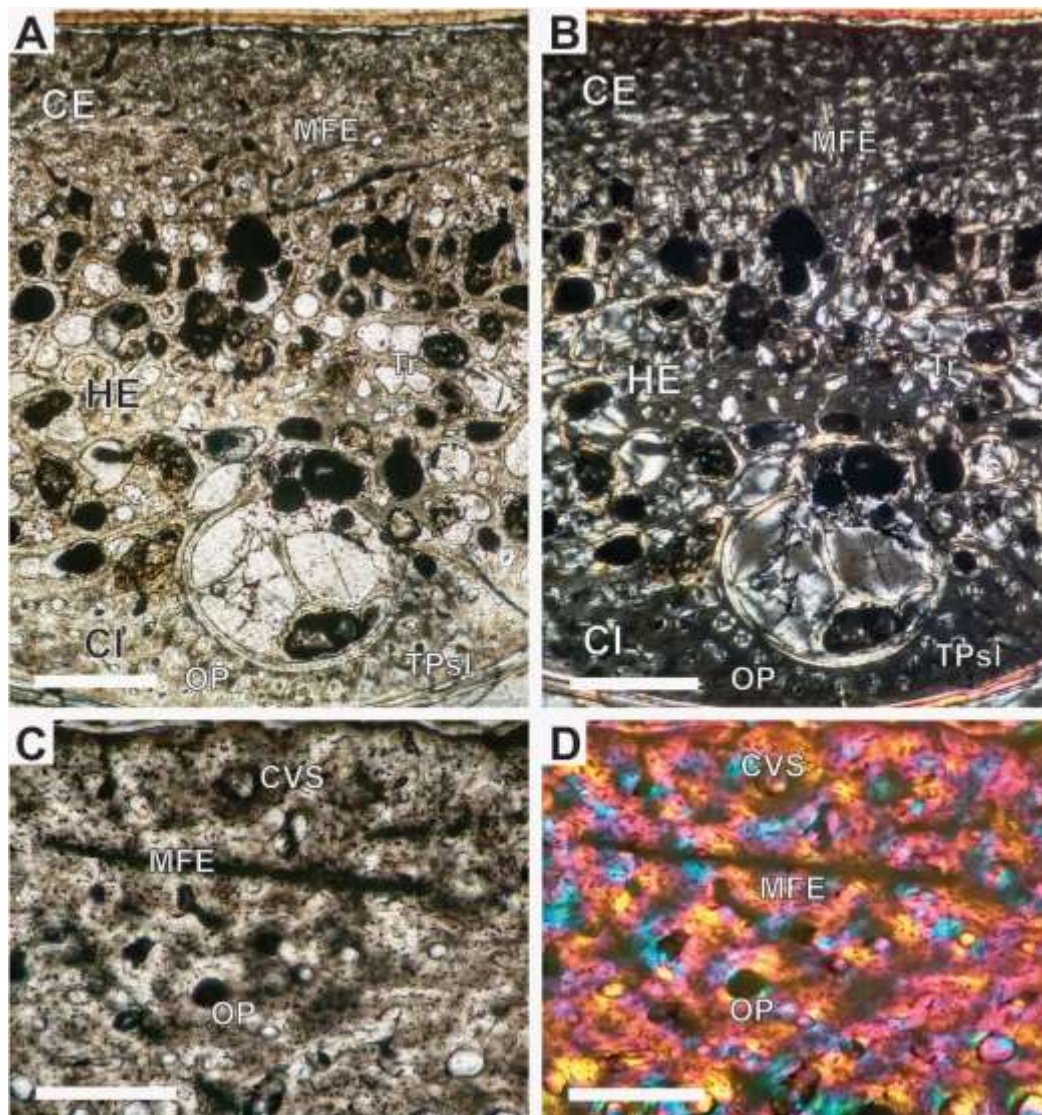


Figura 100 Histología ósea de la placa costal referida a *Eretmochelys imbricata* (MHNSR-H-1618) sin datos de procedencia. **A-B**, vista general de la sección completa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, detalle de la corteza externa, en **C** vista con luz normal transmitida, en **D** vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa; **CI** corteza interna; **CVS**, canal vascular simple; **HE**, hueso esponjoso; **MFE**, matriz de fibras estructurales entretrejidas; **OP**, osteona primaria; **TPsl**, tejido pseudolamelar; **Tr**, trabécula. Barra igual a 300 μm .

Dermodochelyidae Fitzinger, 1843

Dermodochelyidae gen. et sp. indeterminado †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Isla Marambio, Antártida. Fm. La Meseta, Eoceno medio (Sadler, 1988; de la Fuente et al., 1995).

Comentarios: Se examinó un oscículo epitecal de ubicación indeterminada. Su asignación taxonómica se sustenta a partir de la similitud de sus dimensiones y forma (poligonal irregular) con ejemplares asignados a Dermochelyidae cf. *Psephophorus* MLP 88-I-1-354, MPL 90-I-20-270 y MPL 90-I-20-272 (de la Fuente, 1995).

Material estudiado: Se tomó muestra de un fragmento del oscículo epitecal del espécimen MLP-13-XI-28-400 (Figura 101), el cual es inédito.



Figura 101 Oscículo dérmico referido a Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado (MLP-13-XI-28-400) del Eoceno medio de Isla Marambio, Antártida, en vista externa. Barra igual a 1,25 mm.

Descripción histológica: El oscículo epitecal tiene un espesor de 11 mm. Su microanatomía revela una estructura compacta generalizada, aunque altamente vascularizada. La transición entre la corteza externa, el hueso esponjoso y la corteza interna es poco clara (Figura 102).

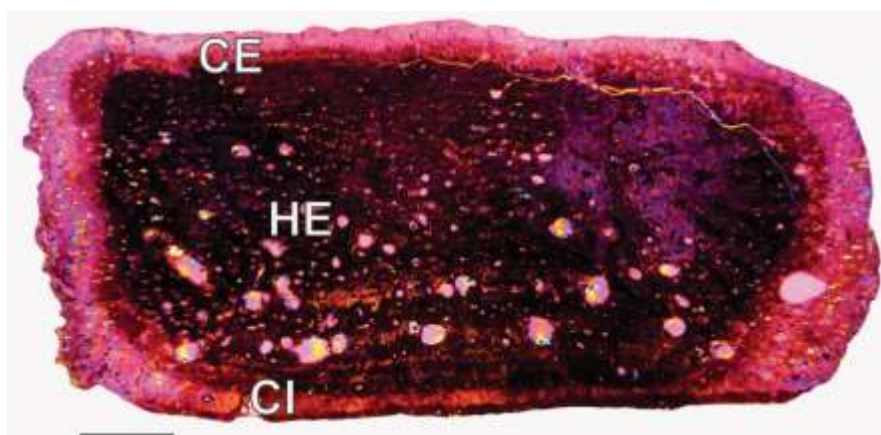


Figura 102 Microanatomía ósea del oscículo epitecal referido a Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado (MLP-13-XI-28-400) del Eoceno medio de la Isla Marambio. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso. Barra igual a 1,25 mm.

La corteza externa está formada por una matriz de fibras estructurales entretrejidas, con fibras diagonales longitudinales y transversales a la superficie externa (Figura 103A). La vascularización está integrada por escasos canales simples (los cuales pueden anastomosarse) y osteonas primarias de orientación mayormente longitudinal. No presenta fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

La región media se forma de un hueso finamente esponjoso con muchos restos de matriz entretrejidas con abundantes osteonas primarias longitudinales y osteonas secundarias. Se reconoce escasa remodelación secundaria en la parte media (Figura 103B).

La región de la corteza interna constituida por una matriz con paquetes de fibras estructurales transversales y paralelas a la superficie externa. Estas fibras estructurales son mayormente transversales y paralelas con respecto a la superficie externa. Aparecen fibras de Sharpey cortas perpendiculares a la superficie externa. La vascularización se forma de canales simples en la región superficial y osteonas primaria longitudinales. (Figura 103C-D).

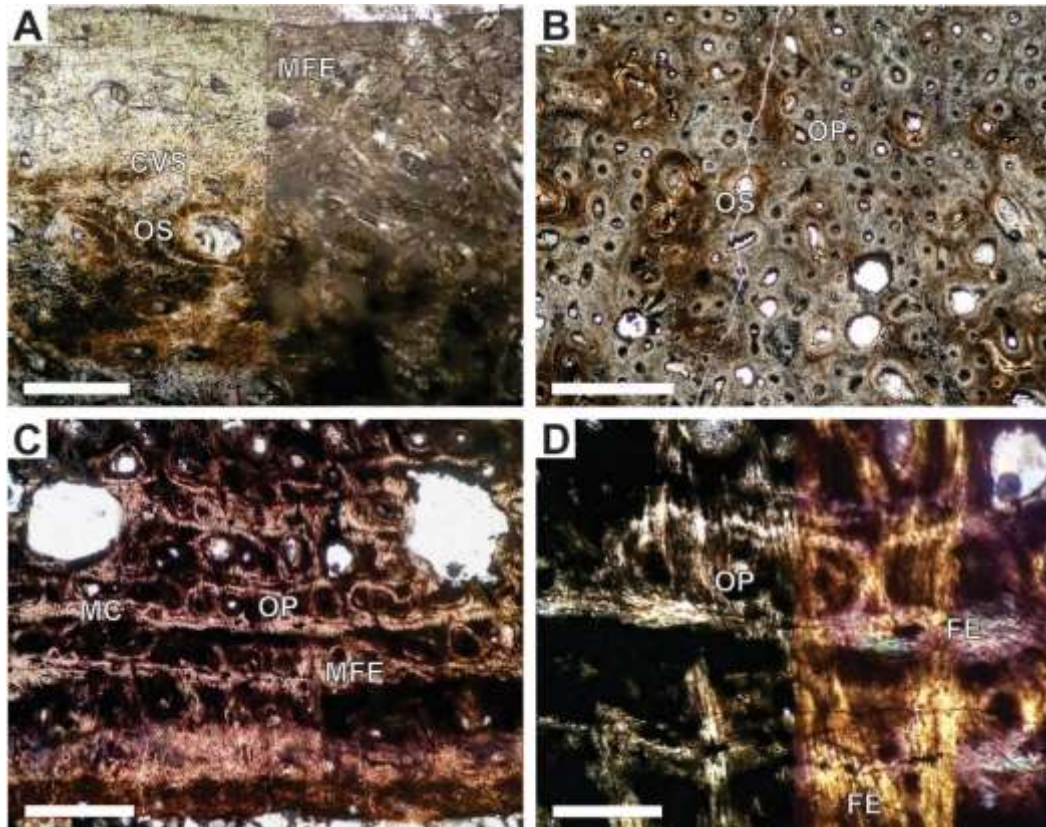


Figura 103 Histología ósea del oscículo epitecal referido a *Dermochelyidae* gen. et sp. indeterminado (MLP-13-XI-28-400) de Antártida. **A**, región superficial de la corteza externa vista mitad izquierda con luz normal transmitida, mitad derecha con luz polarizada. **B**, hueso esponjoso visto con luz polarizada. **C**, región superficial de la corteza interna vista con luz polarizada. **D**, detalle de las fibras estructurales en la corteza interna, mitad izquierda vista con luz polarizada, mitad derecha vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** CVS, canal vascular simple; FE, fibra estructural; MC, marca de crecimiento; MEF, matriz de fibras estructurales; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria. Barra en **A**, **B**, **C**, igual a 300 μm , en **D** igual a 75 μm .

Dermochelys coriacea (Vandelli, 1761)

Distribución geográfica: Cosmopolita marina (van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Familia representada por un único género y especie actual. Es la tortuga actual más grande de todas llegando a medir 244 cm de largo (Brongersma, 1968). El caparazón presenta modificaciones únicas entre todas las tortugas. Los escudos córneos están ausentes, habiendo en su lugar una cubierta de piel coriácea dura. Los huesos del caparazón están ausentes, excepto por la placa nugal y las del borde del plastrón y en su lugar aparecen placas óseas pequeñas en mosaicos

incrustadas dentro de la cubierta de piel coriácea. Esta especie presenta hábitos pelágicos, aunque suele ocasionalmente entrar en estuarios, bahías o aguas poco profundas (Ernst y Barbour, 1989).

Materiales estudiados: Se cortó un oscículo epitecal indeterminado del espécimen MHNSR-sin catalogar (Figura 104). No pudo obtenerse información concerniente al tamaño del individuo ni al estadio ontogenético del mismo.



Figura 104 Oscículo epitecal indeterminado referido a *Dermochelys coriacea* (MHNSR-sin catalogar) de la provincia de Buenos Aires, en vista externa. Barra igual a 3cm.

Descripción histológica: El oscículo posee un grosor de 4 a 5 mm. La corteza externa ostenta el doble de espesor que la corteza interna. La corteza interna es muy fina. El hueso esponjoso ocupa alrededor del 70% del grosor del oscículo. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es muy difusa.

La corteza externa presenta una matriz primaria compuesta por fibras estructurales entretejidas cortas. Las lagunas de células óseas son en su mayoría estrelladas, con canaliculi cortos. La vascularización es abundante, formada por canales simples longitudinales y radiales en la región superficial (Figura 105A-B). En la región media y profunda existen osteonas primarias longitudinales. Todos los canales están muy anastomosados, pudiendo formar entramados reticulares. Se registran fibras de Sharpey cortas, orientadas de forma perpendicular a la superficie. No presenta marcas de crecimiento. Se aprecian osteonas secundarias dispersas en la región perimedular.

El hueso esponjoso está muy remodelado. Las trabéculas son relativamente gruesas y de longitudes variables. Estas están revestidas por sucesivas generaciones de tejido lamelar, con lagunas de células óseas de forma ahusada y

canaliculi cortos. Los espacios intersticiales conservan restos de matriz de fibras estructurales entretrejidas similares a la de la corteza externa. Las trabéculas presentan cierta orientación paralela a la superficie externa.

La corteza interna está constituida por una delgadísima capa de tejido levemente más ordenado que el de la corteza externa, con fibras paralelas al eje mayor del oscículo, aunque también presenta algunas fibras perpendiculares a dicho eje (Figura 105D). Se aprecian abundantes fibras de Sharpey proyectadas de forma perpendicular a la superficie. No se registran marcas de crecimiento.

Las suturas se caracterizan por mostrar las crestas largas y finas, revestidas de tejido lamelar. En la parte profunda hay matriz de fibras entretrejidas similar al reconocido en la corteza externa. Las fibras de Sharpey son largas, alcanzando incluso al hueso esponjoso, y están orientadas paralelas a las protrusiones (Figura 105C).

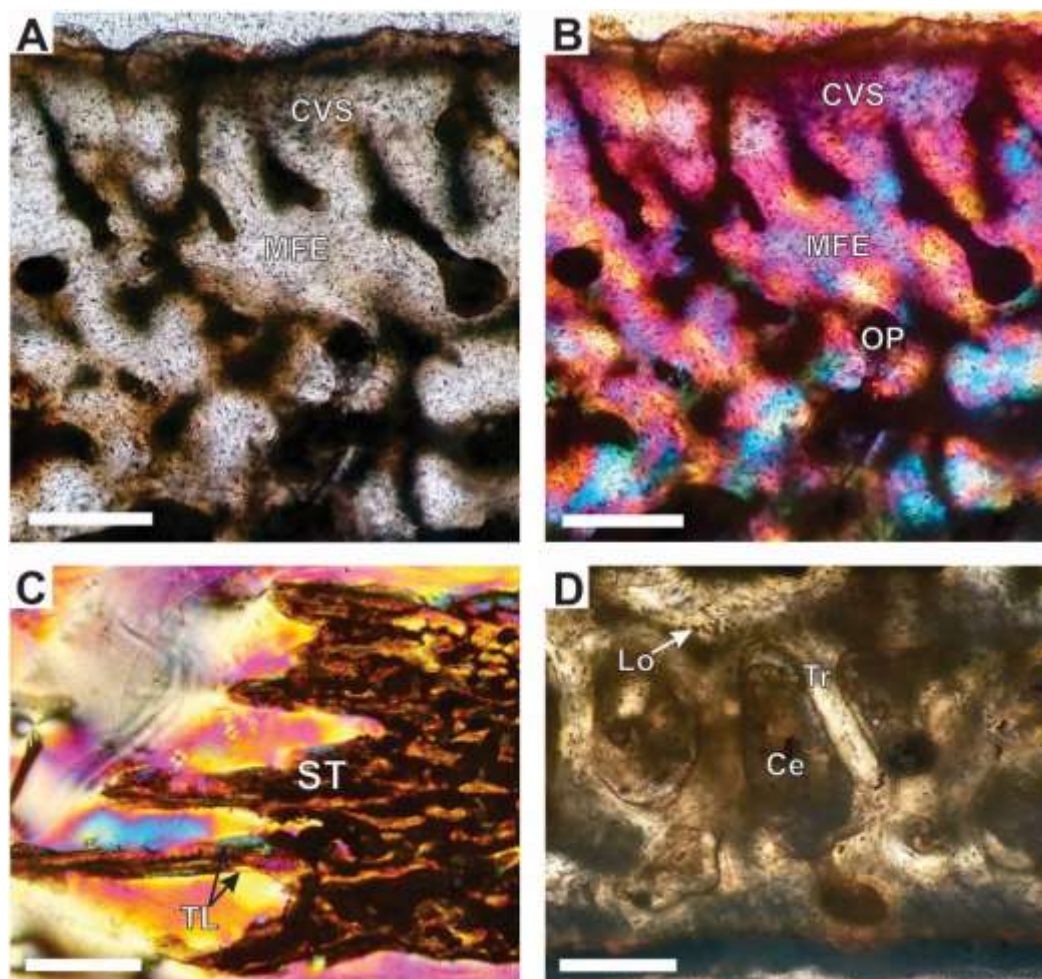


Figura 105 Histología ósea del oscículo epitelial indeterminado referido a *Dermochelys coriacea* (MHNSR-sin catalogar) colectada en la costa de la provincia de Buenos Aires. **A-B**, región superficial de la corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, sutura vista con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CVS, canal vascular simple; Lo, laguna de célula ósea; MFE, matriz de fibras estructurales entretejidas; OP, osteona primaria; ST, sutura; TL, tejido lamelar; Tr, trabécula. Barra en **A, B, D** igual a 300 μm , en **C** igual a 750 μm .

Emydidae Rafinesque, 1815

Trachemys dorbigni Duméril y Bribon, 1835

Distribución geográfica: Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Entre Ríos y Santa Fe en Argentina, Rio Grande do Sul y Santa Catarina en Brasil, Uruguay (van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Muchos autores proponen a *Trachemys dorbigni* como una subespecie de *Trachemys scripta* (e.g., Moll y Legler 1971; Pritchard, 1979;

Iverson, 1985). Otros, incluyendo a Seidel (1990), Cabrera (1995) y Vanzolini (1995) hacen notar que, aunque esta especie está cercanamente relacionada con el complejo subespecífico constituido por varias subespecies de *Trachemys scripta*, su rango es relativamente disjunto a los otros representantes del género *Trachemys* como para constituir una entidad específica diferente. *Trachemys dorbigni* posee caparazones ovales alargados que alcanzan hasta 26,7 cm de longitud.

Materiales estudiados: Se analizaron dos placas costales (3^{ra} y 4^{ta}) del ejemplar MHNSR-sin catalogar (Figura 106), proveniente de la provincia de Entre Ríos.



Figura 106 Caparazón dorsal referido a *Trachemys dorbigni* (MHNSR-sin catalogar) de la provincia de Entre Ríos, en vista exterior. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: Las placas costales presentan un grosor de aproximadamente 4 mm. La transición entre ambas cortezas y el hueso esponjoso es clara. El 55% del total de la sección se encuentra constituido por hueso esponjoso (Figura 107).



Figura 107 Microanatomía ósea de la placa costal 3^{ra} referida a *Trachemys dorbigni* (MHNSR-sin catalogar) de la provincia de Entre Ríos. **Abreviaturas:** CE, corteza externa; CI, corteza interna; HE, hueso esponjoso; ST, sutura. Barra igual a 1,25 mm.

La corteza externa se compone de una matriz pseudolamelar, donde las fibras se orientan en general paralelas y subparalelas a la superficie externa (Figura 108A). A su vez se reconocen dos orientaciones principales de las fibras intrínsecas; perpendiculares al eje mayor del elemento en la porción más periférica, y paralelas a este eje en la porción más profunda. Las fibras intrínsecas se ordenan de forma más paralela a la superficie en la zona correspondiente al surco. Las lagunas de células óseas son redondeadas o ahusadas en sección, siendo estas últimas más bien escasas. No se preservan canaliculi. Hacia la región de las suturas las fibras están mucho más desordenadas, formando una matriz de fibras entretejidas con fibras orientadas en diversas direcciones. Se aprecian abundantes fibras de Sharpey dispersas por toda la corteza (Figura 108B). Estas son relativamente cortas y de orientación perpendicular a la superficie externa. La vascularización es moderada, constituida principalmente por canales simples anastomosados, los cuales pueden formar un patrón reticular. Muchos canales simples se abren a la superficie externa. Las osteonas primarias son escasas y se orientan de manera longitudinal, ubicándose generalmente cerca del hueso esponjoso. Se reconocen variaciones en cuanto a la vascularización entre los distintos elementos. Por ejemplo, la vascularización en la placa costal 4^{ta} es abundante en la región central (i.e. área correspondiente al surco). Los canales en dicho sector forman pequeños entramados, los cuales disminuyen en densidad hacia los márgenes, volviéndose nuevamente abundante hacia las suturas. Esto no ocurre en la corteza externa de la placa costal 3^{ra}, donde la vascularización es más bien homogénea.

El hueso esponjoso se forma de trabéculas principalmente cortas y gruesas, aunque aparecen algunas trabéculas largas más finas. Presenta una remodelación moderada, con abundante tejido primario intersticial cuyos rasgos histológicos se

asemejan al descrito para la corteza externa. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar con lagunas de células óseas fusiformes. Los espacios intertrabeculares tienen diámetros muy variables, alcanzando las 700 μm en algunos casos. No obstante, la mayoría de éstos son pequeños (i.e. no mayores a las 100 μm).

La corteza interna se constituye por una matriz de fibras paralelas y subparalelas a la superficie, formando un tejido pseudolamelar. Las fibras intrínsecas presentan dos direcciones bien definidas. Estas son paralelas al eje mayor en la región de la costilla (Figura 108C-D), volviéndose progresivamente perpendiculares a dicho eje hacia las suturas. Las lagunas de células óseas preservan canaliculi ramificados y de longitud variable. La corteza es principalmente avascular, aunque aparecen dispersos algunos canales simples de orientación longitudinal. No es posible identificar fibras de Sharpey. Se observan al menos 5 marcas de crecimiento, no muy claramente discernibles. Una sola es claramente una línea de crecimiento detenido.

La sutura se caracteriza por poseer una estructura de crestas cortas con abundantes fibras de Sharpey densamente agrupadas y orientadas de forma transversal a la superficie de la sutura. Se reconoce tejido lamelar recubriendo las crestas con lagunas de células ósea fusiformes siguiendo el contorno de la sutura.

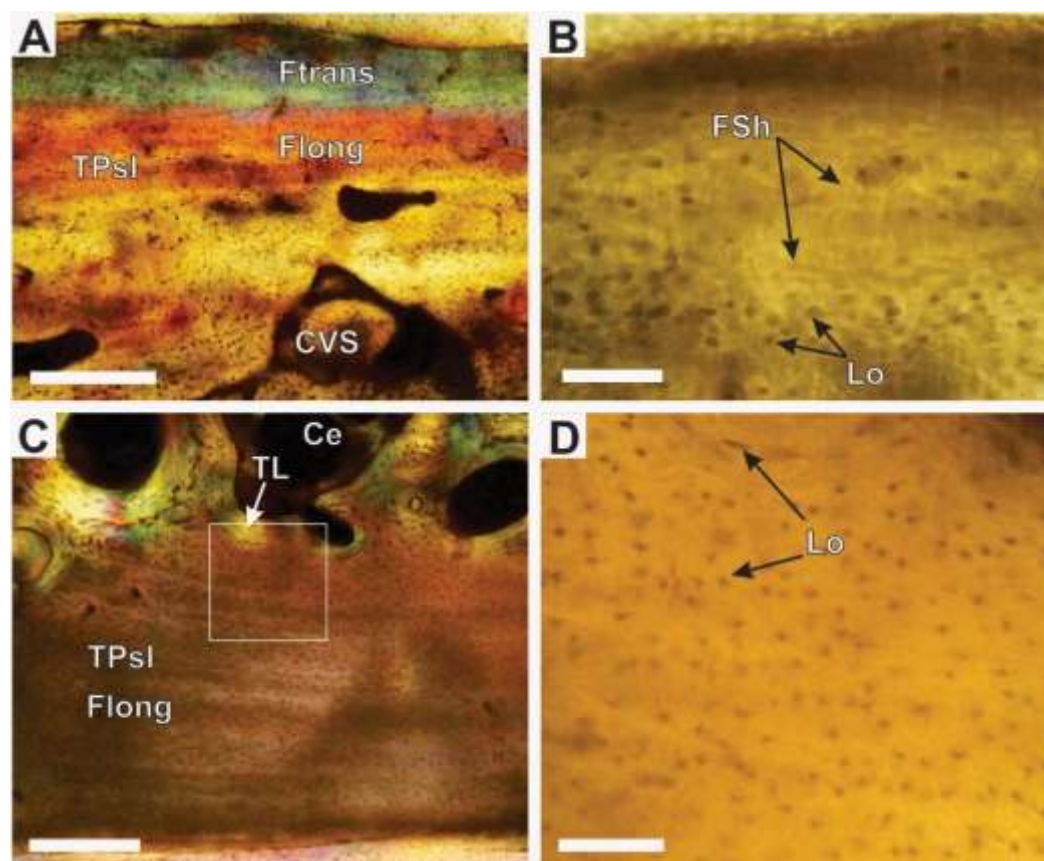


Figura 108 Histología ósea de la placa costal 3^{ra} referida a *Trachemys dorbigni* (MHNSR-sin catalogar) de la provincia de Entre Ríos. **A**, región superficial de la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **B**, detalle de las lagunas de células óseas de la corteza externa. **C**, región de la costilla en la corteza interna vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna (recuadro blanco en **C**) vista con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CVS, canal vascular simple; **Flong**, fibra cortada longitudinalmente; **FSh**, fibras de Sharpey; **Ftrans**, fibra cortada transversalmente; **TL**, tejido lamelar; **Lo**, laguna de célula ósea; **TPsl**, tejido pseudolamelar. Barra en **A**, **C** igual a 300 μ m, en **B**, **D** igual a 75 μ m.

Testudinidae Batsch, 1788

Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 1 †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Huayquerías del Este, Río Seco de la Última Aguada, departamento de San Carlos, provincia de Mendoza, Argentina. Formación Huayquerías, SALMA Hayqueriense (correlacionada corrientemente con Tortoniano - Messiniano del Mioceno tardío (Marshall et al., 1986; Yrigoyen, 1994, Forasiepi et al., 2016).

Comentarios: el material está asociado a una placa periférica, la cual presenta un

proceso que alcanza y se adentra en el borde de la placa costal. Este proceso es inverso al resto de las tortugas y diagnóstico de Testudinidae (Auffenger, 1974). El único género Testudinidae conocido hasta el momento en Sudamérica es *Chelonoidis*, por lo que el material es referido al mismo.

Materiales estudiados: El material corresponde a un fragmento de una placa periférica indeterminada (IANIGLA2015-216, Figura 109).



Figura 109 Fragmento de placa periférica indeterminada referida a Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 1 (IANIGLA2015-216) del Mioceno tardío de la provincia de Mendoza, en vista externa. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: De la placa original sólo se preserva la corteza externa, la cual se puede dividir en dos porciones (dorsal y ventral) (Figura 110A-B). Ambas porciones de la corteza son iguales en estructura y composición. La corteza es levemente más gruesa hacia la región medial. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 60% del espesor. La transición entre la porción dorsal de corteza y el hueso esponjoso es muy poco clara y se vuelve más difusa en el sector medial, no así el límite entre la corteza externa ventral y el hueso esponjoso. Ambas cortezas son muy similares por lo que se describen juntas, marcando las diferencias pertinentes.

Tanto la corteza externa de la región dorsal como la ventral están formadas por una matriz de fibras entrecruzadas. Las fibras son principalmente paralelas y subparalelas con respecto a la corteza exterior, aunque también hay fibras dispuestas de forma diagonal. Las fibras a su vez se orientan en dirección transversal y longitudinal a la progresión del elemento. Las lagunas de células

óseas son muy abundantes en toda la corteza, tienen aspecto fusiforme y estrellado. Los canaliculi están pobremente preservados, cuando están presentes son generalmente muy cortos. La vascularización es moderada. Se observan canales vasculares simples y osteonas primarias. Predominan las osteonas primarias longitudinales en toda la corteza, las cuales suelen anastomosarse. Se observa un patrón generalizado de orientación radial hacia el centro de la medula. Los canales simples son muy escasos, distribuyéndose por la región más superficial de la corteza. Muchos canales están abiertos a la superficie. Se observan osteonas secundarias distribuidas en la región perimedular. Las fibras de Sharpey son muy abundantes en todo el corte y se distribuyen en distintas áreas según su longitud relativa. En este sentido, las fibras más cortas se orientan perpendiculares a la superficie externa y se extienden hasta el hueso esponjoso. Por su parte, las fibras extrínsecas más alargadas se alojan en la región media de la corteza, formando un ángulo aproximado de 45° desde la región medial (proximal) hacia la región marginal y alcanzando al hueso esponjoso (Figura C-D). No se observan marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso tiene una organización más bien heterogénea. Por un lado, mientras que en la región perimedular está formado por trabéculas gruesas y cortas, estas se vuelven más finas y largas en la región más central (Figura E-F). Las trabéculas están revestidas por tejido lamelar, presentan regiones con mucha remodelación y regiones con tejido primario similar al de las cortezas en los espacios intersticiales. Los espacios intertrabeculares presentan tamaños variados, algunos son reducidos ($200\ \mu\text{m}$ de diámetro) y otros son muy amplios, llegando a los $2500\ \mu\text{m}$ de diámetro.

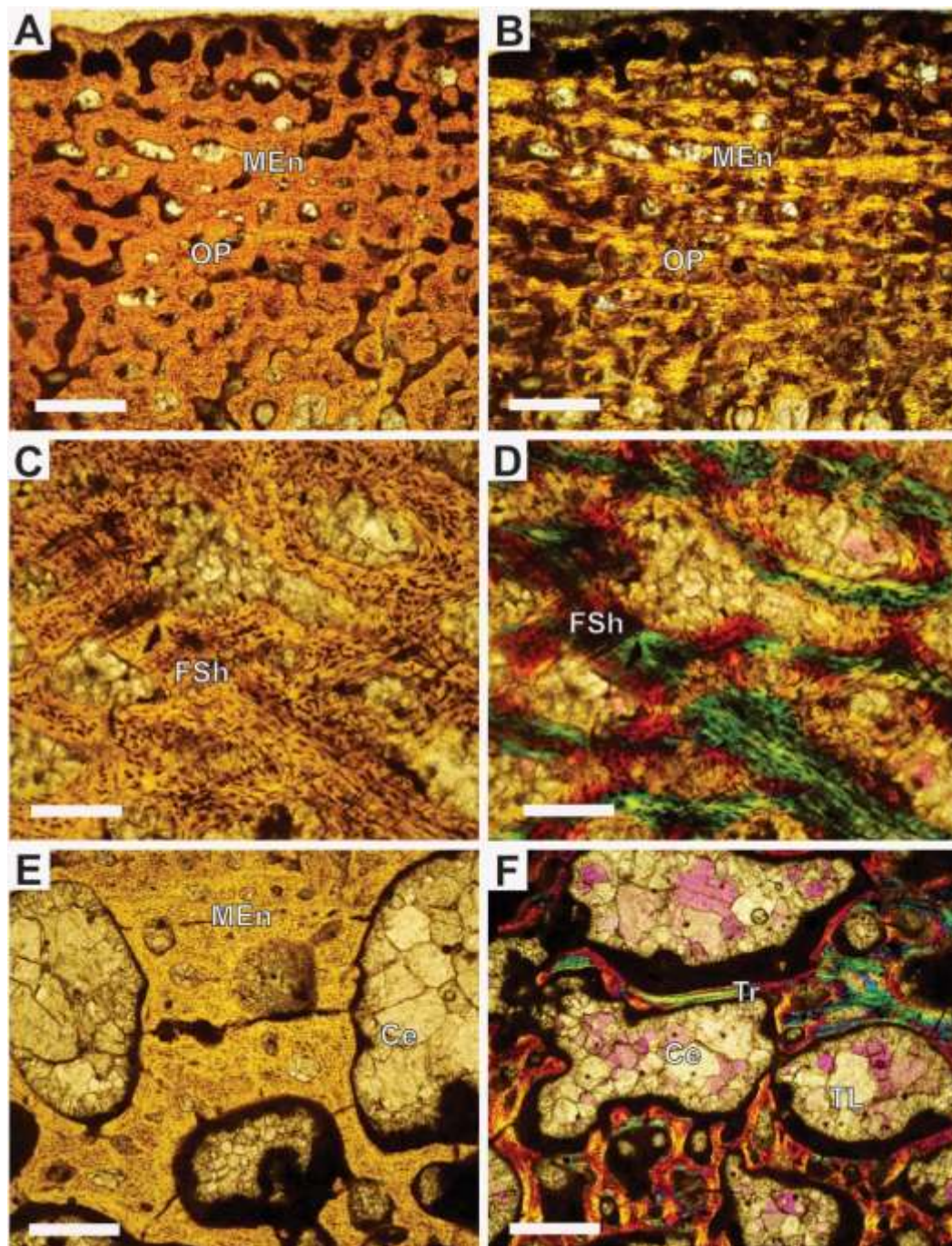


Figura 110 Histología ósea de la placa periférica referida a Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 1 (IANIGLA2015-216) del Mioceno tardío de la provincia de Mendoza. **A-B**, región superficial de la corteza externa, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, región profunda de la corteza externa mostrando el detalle de las fibras de Sharpey, en **C** vista con luz normal transmitida, en **D** vista con luz polarizada más filtro lambda. **E**, región de transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso vista con luz normal transmitida. **F**, hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; **FSh**, fibras de Sharpey; **MEn**, matriz de fibras entretejidas; **OP**, osteona primaria; **TL**, tejido lamelar; **Tr**, trabécula. Barra en **A, B, E, F** igual a 200 μm en **C, D** igual a 50 μm .

Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 2 †

Procedencia geográfica y estratigráfica: Rio Seco de la isla grande, Tunuyan, Mendoza. Formación Tunuyan, Mioceno Superior (Forasiepi et al., 2016).

Comentarios: Al igual que ocurre con el material anterior este se asocia a la misma placa periférica la cual alcanza y se adentra en el borde de la placa costal. De igual forma, diagnostico de Testudinidae (Auffenger, 1974). El único genero Testudinidae conocido hasta el momento en Sudamérica es *Chelonoidis*, por lo que el material es referido al mismo.

Materiales estudiados: Las placas corresponden a dos fragmentos costales indeterminados (IANIGLA2015-199, Figura 111A-B).

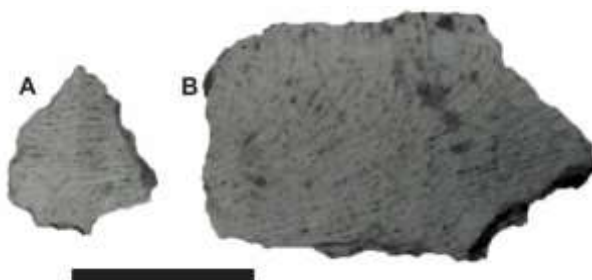


Figura 111 Materiales seleccionados referidos a Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 2 (IANIGLA2015-199) del Mioceno Superior de la provincia de Mendoza. **A-B**, fragmentos costales indeterminados. Barra igual a 3cm.

Descripción histológica: Se reconoce que ambas cortezas no están completamente preservadas, por lo que no es posible obtener un dato fiable del porcentaje que las mismas ocupan en las secciones. No obstante, ambas cortezas parecen tener espesores equivalentes. El hueso esponjoso estaría ocupando aproximadamente el 60% del espesor total, aunque, como se dijo anteriormente, debe considerarse esta proporción como un valor sólo aproximado, dada la destrucción parcial del tejido compacto de la misma.

La corteza externa está formada por una matriz primaria de fibras entretejidas (Figura 112A-B). Las fibras intrínsecas tienen longitudes variables y se orientan en distintas direcciones, en general paralelas y subparalelas. Las

lagunas de células óseas tienen aspecto ahusado y redondo de acuerdo al plano de sección de las fibras en donde están inmersas. Los canaliculi son cortos. La vascularización es abundante, formada por canales simples entremezclados con osteonas primarias, ambos orientados longitudinalmente y poco anastomosados. Las osteonas secundarias aparecen en la región perimedular. No se observan fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento.

El hueso esponjoso está formado por trabéculas finas y cortas. Las trabéculas están compuestas por una mezcla de hueso entretejido y lamelar (Figura 115C). Se observa poca reabsorción de tejidos. Los espacios intersticiales están muy reducidos. Los espacios intertrabeculares son relativamente pequeños (150 μm de diámetro) y de aspecto circular.

La corteza interna está formada por tejido pseudolamelar avascular cuyas fibras intrínsecas se dirigen de forma perpendicular al eje mayor del elemento, pero siempre paralelas a la superficie interna (Figura 115D). Las lagunas de células óseas son numerosas y marcadamente fusiformes. Los canaliculi son abundantes y están orientados de forma perpendicular a la corteza. No se distinguen fibras de Sharpey, ni marcas de crecimiento. Se observa en la región perimedular una discontinuidad en la disposición de las fibras del tejido primario.

La sutura está poco preservada, formada por estructuras muy largas y finas. Estas están revestidas por tejido lamelar, con muy pocas fibras de Sharpey paralelas a la corteza.

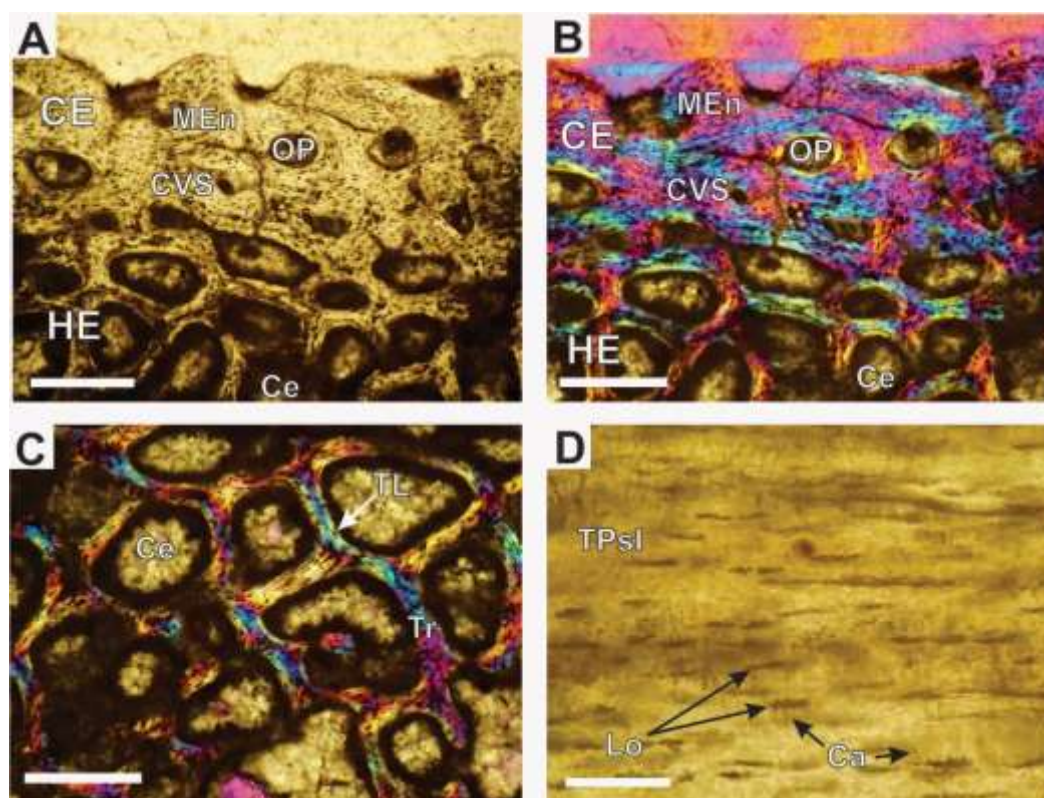


Figura 112 Histología ósea de la placa costal indeterminada referida a Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 2 (IANIGLA2015-199) del Mioceno Superior de la provincia de Mendoza. **A-B**, transición entre la corteza externa y el hueso esponjoso, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C**, hueso esponjoso visto con luz polarizada más filtro lambda. **D**, detalle de la corteza interna visto con luz normal transmitida. **Abreviaturas:** Ca, canaliculi; Ce, celdilla; CE, corteza externa; CVS, canal vascular simple; HE, hueso esponjoso; Lo, laguna de célula ósea; MEn, matriz de fibras entrecruzadas; OP, osteona primaria; TL tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A**, **B**, **E**, **F** igual a 200 μm en **C**, **D** igual a 50 μm .

Chelonoidis gringorum † (Simpson, 1943)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Barranca sur del valle inferior del río Chubut, entre Gaiman y Dolavon, provincia de Chubut. Sección superior de la “Patagoniana” (= Formación Gaiman) y sección superior de la Formación Sarmiento (ver Mendía y Bayarsky, 1981), Colhuehuapeano Tardío SALMA, Mioceno Temprano (de la Fuente et al., 2014). Paso Córdoba, provincia de Río Negro. Formación Chichinales, Oligoceno-Mioceno (Barrio et al., 1989).

Comentarios: Esta especie fue nominada por Simpson (1943) como *Testudo gringorum*. Posteriormente, de acuerdo con Williams (en Loveridge y Williams,

1957), Auffenberg (1971, 1974) se incluyó esta especie en el género *Geochelone* Fitzinger, subgénero *Chelonoidis sensu* Bour (1980). Nuevos especímenes referidos a *Chelonoidis gringorum* fueron descritos por de la Fuente (1988, 1994) y por Oriozabala et al. (en prensa). Finalmente, *Chelonoidis gringorum* fue considerado un taxón ancestral de *Chelonoidis chilensis* Gray (Auffenberg, 1971) como el clado que representa al grupo hermano de las tortugas terrestres suramericanas (de la Fuente, 1994). Se trata de una tortuga de porte medio, con tamaños del caparazón que van de los 23 cm a los 32 cm de largo (de la Fuente, 1994).

Materiales estudiados: Se realizaron cortes delgados de un total de 18 elementos (Figura 113): 6 placas costales indeterminadas (MPEF-PV 10935, MPCA-sin catalogar), dos placas periféricas posteriores indeterminadas (MPCA-sin catalogar), 5 neurales indeterminadas (MPEF-PV 10934, MPCA-sin catalogar), dos xifiplastron (MPCA-sin catalogar) y tres epiplastron (un epiplastron derecho de un macho (MPCA-sin catalogar), un epiplastron de una hembra MPEF-PV 10931 y un epiplastron indeterminado MPCA-sin catalogar). Estos materiales no pertenecen a un mismo individuo, todos son asociados a materiales referidos a *Chelonoidis gringorum* por las siguientes características: Escudo inguinal sin contacto con el escudo femoral visible en vista ventral del plastrón, presencia de un surco marcado en la base del pilar inguinal del puente plastral (Oriozabala et al., en prensa, de la Fuente et al., en prensa).

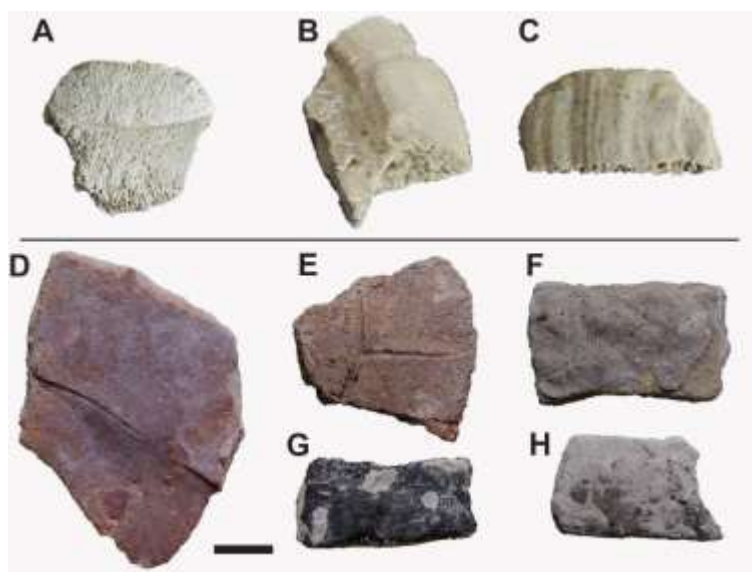


Figura 113 Algunos de las placas referidas a *Chelonoidis gringorum*. **A-C**, provenientes del Mioceno Inferior de la provincia de Trelew. **A**, placa neural en vista externa (MPEF-PV-10934). **B**, placa del epiplastron en vista interna (MPEF-PV-10931). **C**, fragmento de placa costal en vista externa (MPEF-PV-10935). **D-H**, proveniente del Mioceno de la provincia de Río Negro (MPCA-sin catalogar), en vista externa. **D**, xifiplastron. **E**, epiplastron indeterminado. **F-H**, placas costales indeterminadas. Barra igual a 1 cm.

Descripción histológica: Las placas muestran un grosor que va de los 5 a los 14 mm. Los materiales presentan superficialmente microrugosidades no perceptibles a ojo desnudo, pero lo hacen áspero al tacto. La corteza externa y la corteza interna presentan el mismo grosor. La corteza externa puede afinarse en placas costales y neurales con respecto a la corteza interna. El hueso esponjoso ocupa aproximadamente el 55-65% del grosor de la sección. Las placas periféricas y epiplastron presentan estructuras subtriangulares, similares a la periféricas, en donde dos de las caras están formadas por corteza externa (ventral y dorsal) y una por corteza interna.

La corteza externa se compone principalmente de fibras entrelazadas finas y cortas, las cuales pueden formar empaquetamientos de tamaños pequeños (Figura 114A-B). Las fibras se ordenan paralelas y perpendiculares a la progresión del elemento, pudiendo distinguirse, en menor medida, fibras dispuestas de forma diagonal (Figura 114C). En la región superficial de la corteza se observan un patrón de valles, por debajo de estos valles las fibras están más ordenadas, este patrón se continúa hacia la región más profunda de la corteza. Las lagunas de células óseas tienen aspecto estrelladas o fusiforme según su orientación con respecto al corte. Los canaliculi son abundantes, largos y ramificados. La vascularización es profusa en la placa neural y moderada en el resto. La misma

consta principalmente de osteonas primarias longitudinales y canales simples longitudinales y radiales anastomosados. Los canales radiales se orientan en dirección al centro de la medula. Muchos canales están abiertos a la superficie. Las fibras de Sharpey están presentes en las placas periféricas, neurales, xifiplastron y epiplastron. Éstas se presentan en abundancia, son largas, orientadas de forma perpendicular a la progresión del elemento, siguiendo una dirección similar a los canales radiales. Algunas fibras extrínsecas sobrepasan incluso el límite con el hueso esponjoso. Una de las placas periféricas presenta 3 marcas de crecimiento en la región interna de la corteza externa. De estas, dos pueden reconocerse como líneas de crecimiento detenido.

En la corteza externa del epiplastron se aprecian algunas variaciones importantes. El epiplastron del ejemplar macho presenta la misma característica descrita para las placas periféricas en donde la corteza externa se extiende hacia la región visceral. Las fibras en este sector están altamente ordenadas de forma perpendicular a la progresión del elemento, formando un típico tejido pseudolamelar. Por su parte, en la porción superficial de la región central de la corteza externa del epiplastron (MPEF-PV-10931), las fibras están mucho más desordenadas, son más gruesas y su orientación es predominantemente oblicua.

El hueso esponjoso está formado por trabéculas generalmente finas y de longitud variable. Presenta mucha remodelación. Las trabéculas están revestidas de tejido lamelar secundario depositado centrípetamente (Figura 114D). El poco tejido primario intersticial que se preserva es similar al reconocido en la corteza externa. Los espacios vasculares tienen diámetros variados, los cuales van desde 150, 400 y hasta 1000 μm . En las placas periféricas las celdillas están en general fusionadas en espacios intertrabeculares amplios que alcanzan los 1000 μm de diámetro o más.

En la corteza interna las fibras intrínsecas se organizan de forma más ordenada que en la corteza externa (Figura 114E-F). Su disposición es fundamentalmente paralela y subparalela a la superficie externa, formando un tejido pseudolamelar con dos orientaciones principales, paralela y perpendicular a la progresión del elemento. En las placas costales las fibras longitudinales se ubican en la región de la costilla. La corteza presenta fibras de Sharpey largas en las placas periféricas y en el epiplastron del espécimen macho. Estas se orientan perpendiculares a la superficie externa. La vascularización es importante, formada

principalmente por canales simples longitudinales.

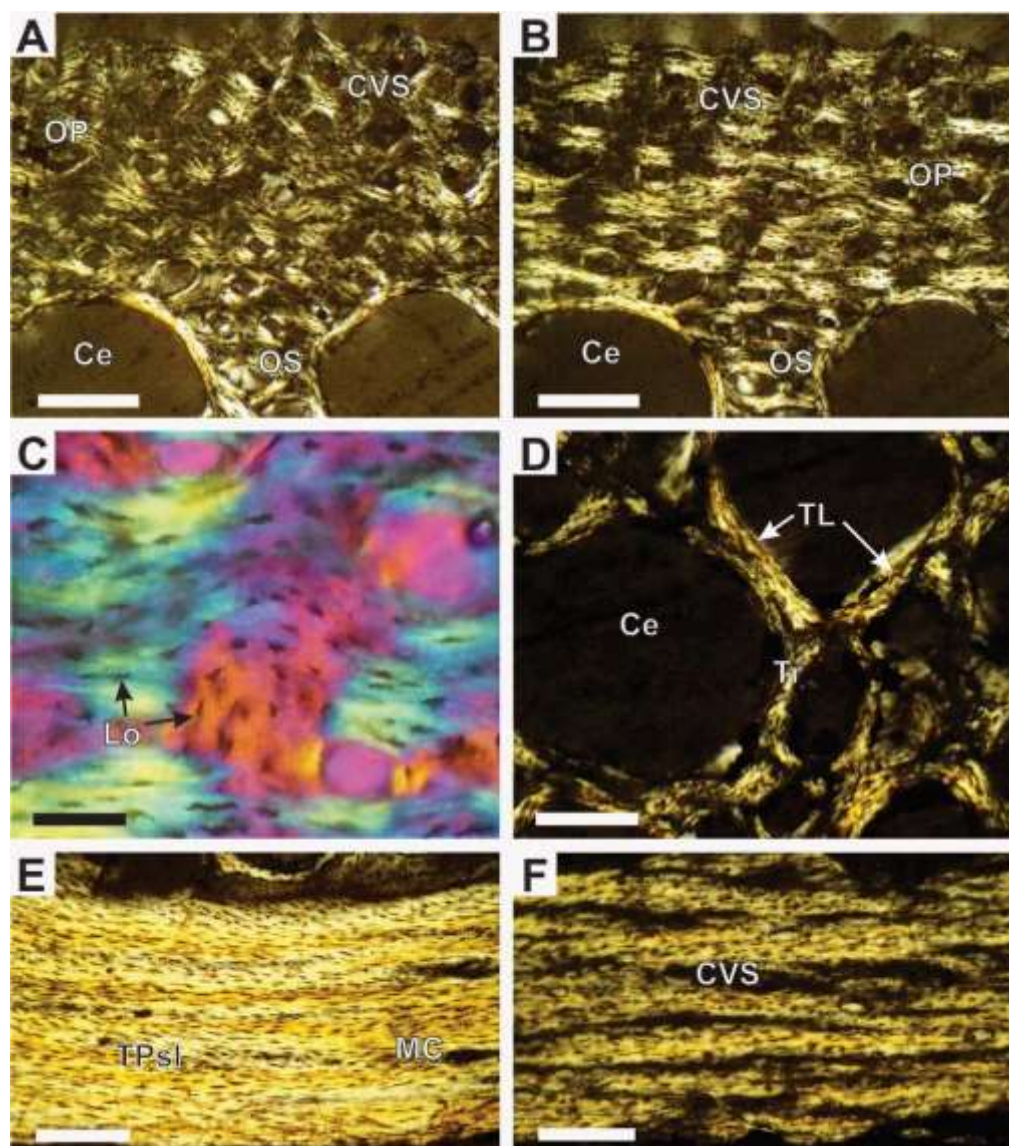


Figura 114 Histología ósea de la placa costal referida a *Chelonoidis gringorum* (MPCA-PV-10935) del Mioceno Inferior de la provincia de Chubut. **A-B**, corteza externa vista con luz polarizada con una diferencia de 90° en el movimiento de la platina entre **A** y **B**. **C**, detalle de las lagunas de células óseas en la corteza externa vista con luz polarizada más filtro lambda. **D**, hueso esponjoso visto con luz polarizada. **E**, detalle de la corteza interna en la región de la costilla visto con luz polarizada. **F**, detalle de la corteza interna en la región fuera de la costilla visto con luz polarizada. **Abreviaturas**: Ce, celdilla; CVS, canal vascular simple; Lo, laguna de célula ósea; MC, marca de crecimiento; OP, osteona primaria; OS, osteona secundaria; TL, tejido lamelar; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra en **A, B, D, E, F** igual a 200 µm, en **C** igual a 50 µm.

Chelonoidis chilensis (Gray, 1870)

Distribución geográfica: Regiones del Espinal y Monte de Argentina, el Chaco en

Paraguay y Bolivia (Fernández, 1988; van Dijk et al., 2014; Rhodin et al., 2017).

Comentarios: Existe un debate extenso en cuanto al número de especies del género *Chelonoidis* que intentaremos resumir. Tradicionalmente, los especímenes de pequeño tamaño (22-43 cm) de Argentina y Paraguay fueron referenciados a una especie, *Chelonoidis chilensis* (Gray, 1870). Posteriormente, Freiberg (1973) describe y nombra dos especies adicionales, *Chelonoidis petersei* y *Chelonoidis donosobarrosi*, reconocidas también por Cei (1986). Buskirk (1993) sinonimiza *Chelonoidis donosobarrosi* con *Chelonoidis chilensis*. Fernández (1988) y Cabrera (1988) reconocen únicamente dos especies: *Chelonoidis chilensis* y *Chelonoidis petersi*, apuntando que *Chelonoidis donosobarrosi* es un sinónimo junior de *Chelonoidis chilensis*. Al poco tiempo, Richard (1999), reconoce también dos especies, pero diferentes, *Chelonoidis chilensis* como sinónimo de *Chelonoidis petersi* y *Chelonoidis donosobarrosi* como una especie diferente. En contraste, Ernst y Barbour (1989) y Ernst et al. (2000) identifican solo una especie: *Chelonoidis chilensis*. Finalmente, Frits et al. (2012) concluye, usando secuencias mitocondriales, que existe solo una especie válida (*Chelonoidis chilensis*). El tamaño máximo del caparazón de esta especie es de 43 cm de largo. Habita en ambientes secos llanos como sabanas, desierto, matorrales espinosos. En el norte de Patagonia sobrevive a los inviernos en madrigueras abiertas en el campo (Ernst y Barbour, 1989)

Materiales estudiados: El muestreo se realizó en las placas costales 3^{era}, 4^{ta} y 5^{ta}, nugal, hipo e hyoplastron de un ejemplar de 1 año MHNSR-H-1593. Placas costales 3^{era}, 4^{ta} y 5^{ta}, nugal, hipo e hyoplastron de un juvenil 2 o 3 años MHNSR-H-1594. Placas costales 3^{era}, 4^{ta} y 5^{ta}, neural, periférica, xifiplastron y epiplastron de un adulto macho MHNSR-H-1595. Finalmente, se cortaron las placas costales 3^{era}, 4^{ta} y 5^{ta}, neural, periférica, xifiplastron y epiplastron una hembra adulta MHNSR-H-1596 (Figura 115).

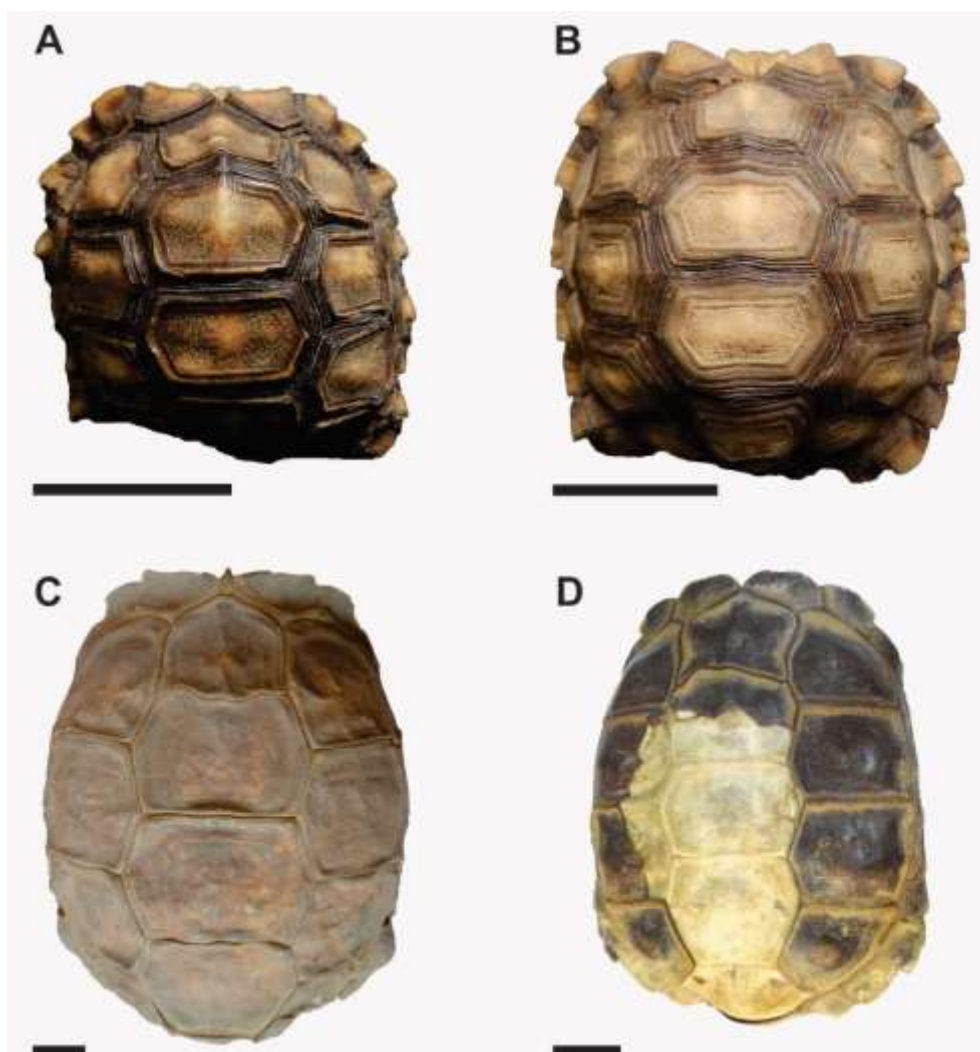


Figura 115 Caparazones dorsales referidos a *Chelonoidis chilensis*, en vista exterior. **A**, ejemplar de 1 año (MHNSR-H-1593) de la provincia de Mendoza. **B**, juvenil (MHNSR-H-1594) de la provincia de Mendoza. **C**, hembra adulta (MHNSR-H-1596) de la provincia de Río Negro. **D**, adulto macho (MHNSR-H-1595) de la provincia de Río Negro. Barra igual a 3 cm.

Descripción histológica: El grosor de las placas es en general de 1 a 4 mm, pudiendo llegar a 11 mm en el epiplastron. En el ejemplar juvenil MHNSR-H-1594 la corteza interna está levemente más desarrollada en la región de la costilla y del plastrón. En la mayoría de las placas (costales, plastrón) la corteza interna es en general más gruesa que la corteza externa. El espesor del hueso esponjoso varía entre distintas placas. En las placas costales y plastrón ocupa aproximadamente un 30% del espesor total. En los epiplastron y placas periféricas, por su parte, ocupa el 75%. La placa epiplastral y la periférica poseen una forma triangular en sección, con dos caras formadas por la corteza externa y una cara correspondiente a la corteza interna, ésta última siempre del lado visceral del caparazón. Los ejemplares, neonato MHNSR-H-1593 y juvenil MHNSR-H-1594, presentaron una

corteza externa muy poco desarrollada en algunas partes. En algunos casos no se observa un hueso esponjoso claramente definido, sino un conjunto de espacios vasculares de mayor tamaño que los presentes en las cortezas (Figura 116A-B).

La corteza externa está formada enteramente por hueso primario entretejido, con fibras desordenadas cortas y largas (Figura 116A-B). Las fibras se presentan muy desordenadas, en general siguen tres orientaciones principales: paralela, perpendicular y oblicua con respecto al eje mayor de las placas. Hacia las suturas, las fibras suelen orientarse de forma paralela y subparalela a la superficie externa (Figura 116C-D). Las lagunas de células óseas tienen formas estrelladas y alargadas. Las lagunas con formas alargadas poseen la misma orientación de las fibras que las contienen. Los canaliculi, son cortos y poco ramificados. La vascularización está formada principalmente por osteonas primarias longitudinales, y en menor cantidad, por canales simples también longitudinales. La corteza ostenta fibras de Sharpey cortas, todas ellas orientadas de forma oblicua a la superficie externa.

El hueso esponjoso posee trabéculas de tamaños variados, siendo cortas y gruesas en las placas costales, y largas y finas en las periféricas y en el epiplastron (Figura 116E). Las trabéculas presentan tejido secundario lamelar y restos de tejido primario interno. Este último varía en su histología, pudiendo reconocerse una mezcla entre el tejido descrito para la corteza externa y el tejido de la corteza interna (pseudolamelar en este último caso, véase más abajo). Las lagunas son estrelladas y elongadas. Estas últimas se orientan de acuerdo a las fibras en las cuales están inmersas. Se identifican canaliculi cortos, los cuales están pobremente preservados. Los espacios intertrabeculares son poco abundantes y su diámetro no excede los 400 μm . En el margen anterior de la placa epiplastral y margen marginal de la periférica el hueso esponjoso está muy remodelado y los espacios pueden fusionarse formando grandes espacios de reabsorción.

La corteza interna está muy desarrollada, presenta una matriz de fibras más ordenadas con respecto a la corteza externa. Las fibras son paralelas y subparalelas a la superficie, lo cual corresponde a una organización de tipo pseudolamelar. Las fibras intrínsecas a su vez se orientan de forma longitudinal y transversal con respecto a la progresión del elemento. Las lagunas de células óseas tienen aspecto mayormente ahusado o redondeado, siempre dependiendo del plano de sección de las fibras que las contienen. La corteza presenta un escaso grado de

vascularización. Los canales son de tipo simple y se organizan en hileras, dando un aspecto estratificado al tejido compacto de esta corteza. Se preservan canaliculi largos y ramificados. Se observan fibras de Sharpey cortas y proyectadas de forma oblicua. Ninguno de los individuos presenta marcas de crecimiento.

Las suturas ostentan fibras mayormente paralelas y sub paralelas a la superficie externa. Su matriz exhibe en la región más superficial una delgada lámina de tejido lamelar recubriendo la superficie externa de las crestas. Las fibras de Sharpey son largas y de orientación paralela a la corteza.

Nota: El ejemplar MHNSR-H-1596 (hembra adulta) presenta un tejido de fibroso entre en la placa neural y el escudo de queratina externo (Figura 116F). Este tejido de fibras colágenas está formado por largas fibras perpendiculares a la superficie externa de la corteza, y muchas otras cortas orientadas de forma diagonal a la superficie externa. Dicho tejido también se observa en la placa costal 3^{era} en la región del surco de los escudos de queratina del mismo ejemplar.

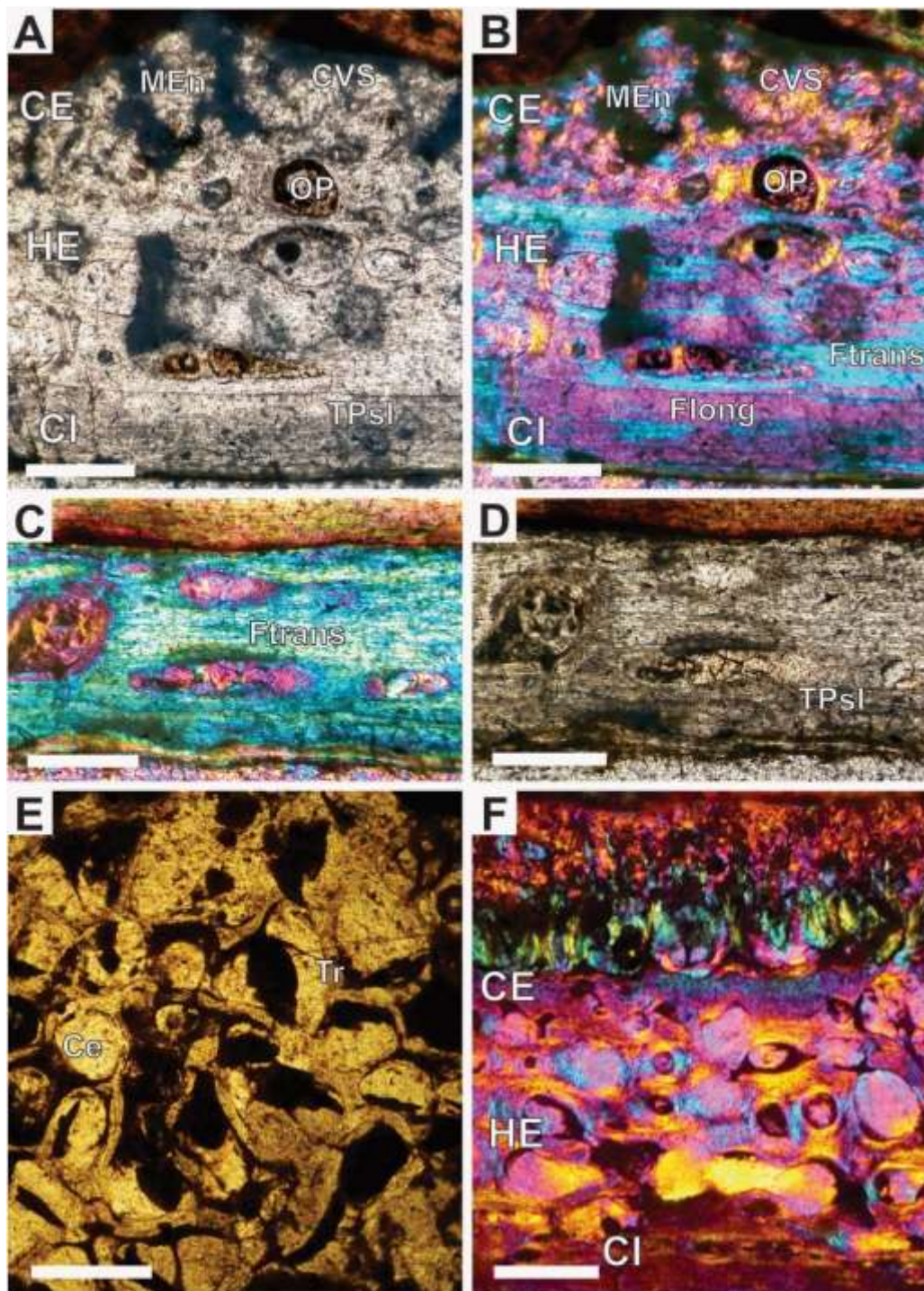



Figura 116 Histología ósea de placas referidas a *Chelonoidis chilensis* de la provincia de Río Negro. **A-E**, placa costal 4^{ta} macho adulto (MHNSR-H-1595). **A-B**, sección completa del corte en la región central de la costilla, en **A** vista con luz normal transmitida, en **B** vista con luz polarizada más filtro lambda. **C-D**, sección completa del corte en la región entre la costilla y la sutura, en **C** vista con luz polarizada más filtro lambda, en **D** vista con luz normal transmitida. **E**, hueso esponjoso visto con luz normal transmitida. **F**, placa neural de la hembra adulta (MHNSR-H-1596) mostrando por encima de la corteza externa el tejido fibroso indeterminado. **Abreviaturas:** Ce, celdilla; CE, corteza externa; CI, corteza interna; CVS, canal vascular simple; Flong, fibra cortada longitudinalmente; Ftrans, fibra cortada transversalmente; HE, hueso esponjoso; MEn, matriz de fibras entretrejidas; OP, osteona primaria; TPsl, tejido pseudolamelar; Tr, trabécula. Barra igual a 200 μ m.

Análisis de Compactación

Los resultados del análisis de compactación se resumen en el siguiente cuadro donde se expresan los especímenes, los valores de **Compactación Observada (C)** y las referencias de los respectivos elementos.

Cuadro 1, valores de compactación

| Taxa | C (%) | Elemento - referencia |
|--------------------------------------|--------------|---|
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 77,5 | costal indeterminada MPEF-PV-10851 |
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 78,9 | costal indeterminada MPEF-PV-10847 |
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 67,1 | costal indeterminada MPEF-PV-10849a |
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 61,8 | costal indeterminada MPEF-PV-10849b |
| <i>Condorchelys antiqua</i> | 54,8 | periférica indeterminada MPEF-PV-10854 |
| <i>Patagoniaemys gasparinae</i> | 78,7 | fragmento del plastrón indeterminado MPEF-PV-10957 |
| <i>Patagoniaemys gasparinae</i> | 61,5 | fragmento costal indeterminado MPEF-PV-10956 |
| Podocnemidina indeterminado 2 | 69,5 | costal 1 ^{ra} MAU-Ph-LI-008 |
| <i>Rionegrochelys caldieroi</i> | 80,6 | costal indeterminada MPCA-AT-258  |
| <i>Mendozachelys wichmanni</i> | 68,5 | costal MACN-PV-12 |
| <i>Prochelidella sp.</i> | 83 | costal indeterminada impar MCPA-PV-438 |
| <i>Prochelidella sp.</i> | 73,1 | costal indeterminada par MCPA-PV-438 |
| <i>Prochelidella sp.</i> | 68,5 | neural MCPA-PV-438 |
| <i>Yaminuechelys gasparinii</i> | 71,7 | costal indeterminada juvenil |
| <i>Yaminuechelys maior</i> | 68 | costal 1 ^{ra} MPEF-PV-10953 |
| <i>Yaminuechelys sp.</i> | 63,2 | costal MPEF-PV-10958 |
| <i>Yaminuechelys sp.</i> | 63,2 | periférica MPEF-PV-10959 |
| <i>Yaminuechelys sp.</i> | 64 | hipoplastron MAU-Ph-N-002 |

| | | |
|-----------------------------------|-------------|---|
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> | 64 | fragmento del plastrón MPEF-PV-10940 |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> | 72 | costal indeterminada MPEF- PV-10944 |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> | 75 | costal indeterminada MPEF- PV-10943 |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> | 81,3 | costal indeterminada MPEF- PV-10938 |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | 80,1 | costal 7 ^{ma} corte a MHNSR-H- 1599 |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | 75 | costal 7 ^{ma} corte b MHNSR-H- 1599 |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | 77,7 | costal 7 ^{ma} corte c MHNSR-H- 1599 |
| <i>Chelonia mydas</i> | 85,8 | costal 1 ^{ra} MHNSR-H-1617 |
| <i>Chelonoidea inserta sedis</i> | 70,6 | costal indeterminada MACN- PV-19-780 |
| <i>Trachemys dorbigni</i> | 63,4 | costal 3 ^{ra} MHNSR-sin catalogar |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> | 69,6 | costal indeterminada MPCA- sin catalogar |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> | 69,5 | costal indeterminada MPCA- sin catalogar |

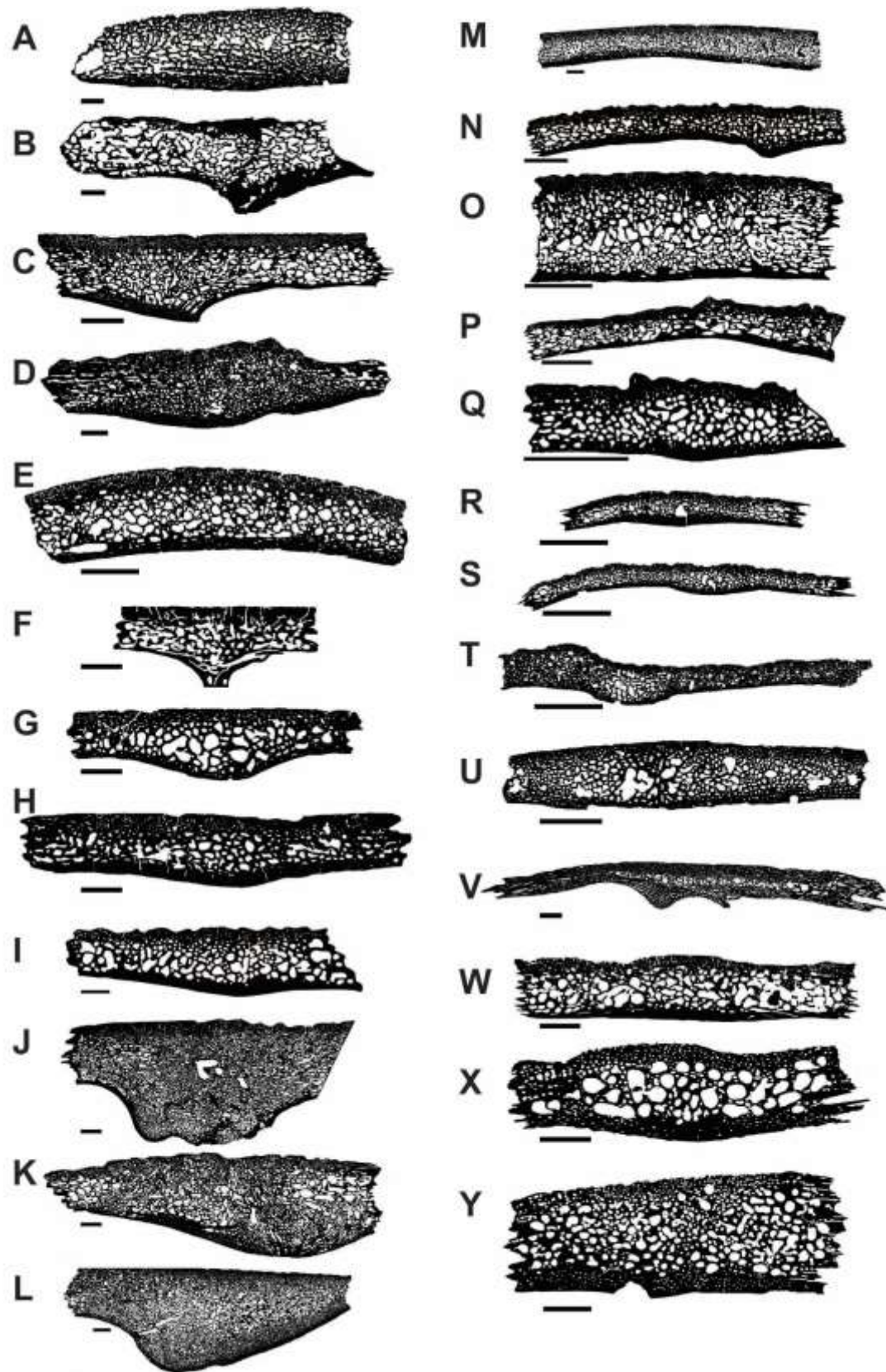


Figura 117 Láminas procesadas para el análisis de compactación con el programa Bone Profiler. **A-B**, *Patagoniaemys gasparinae*. **A**, fragmento del plastrón MPEF-PV-10957. **B**, fragmento costal MPEF-PV-10956. **C**, Podocnemidina indeterminada 2, costal 1^{ra}. **D**, *Rionegrochelys caldieroi*, costal indeterminada MPCA-AT-258. **E**, *Mendozachelys wichmanni* costal indeterminada MACN-PV-12. **F-H**, *Prochelydella* sp. MPCA-PV-438. **F**, costal indeterminada impar. **G**, costal indeterminada par. **H**, neural. **I**, *Yaminuechelys gasparinii* costal indeterminada juvenil MML-PV-1249. **J**, *Yaminuechelys maior* costal 1^{ra} MPEF-PV-10953. **K-M**, *Yaminuechelys* sp. **K**, costal indeterminada MPEF-PV-10958. **L**, periférica indeterminada MPEF-PV-10959. **M**, hipoplastron MAU-Ph-N-002. **N-Q** *Hydromedusa casamayorensis*. **N**, fragmento del plastrón MPEF-PV-10940. **O**, costal indeterminada fragmento del plastrón MPEF-PV-10944. **P**, costal indeterminada fragmento del plastrón MPEF-PV-10943. **Q**, costal indeterminada fragmento del plastrón MPEF-PV-10938. **R-T**, *Hydromedusa tectifera* MHNSR-H-1599. **R**, placa costal 7^{ma} región medial. **S**, placa costal 7^{ma} región media. **T**, placa costal 7^{ma} región lateral. **U**, *Chelonia mydas* costal 1^{ra} MHNSR-H-1617. **V**, *Chelonoidea inserta sedis* costal indeterminada MACN-PV-19-780. **W**, *Trachemys dorbignii* costal 3^{ra} MHNSR-sin catalogar. **X-Y**, *Chelonoidis gringorum* costales indeterminadas MPCA-sin catalogar. Barra en **A, B, C, D, U, W, X** igual a 2,5 mm, en **E, N, O, P, Q** igual a 5 mm, en **I, F, G, H** igual a 1,5 mm, en **J, K, L, M** igual a 3 mm.

DISCUSIÓN

***Toda teoría poderosa del mundo, que abarque ampliamente un fenómeno,
lleva inmanente su propia caricatura (Lewontin y Levins, 2015)***

El presente trabajo de Tesis Doctoral aporta por primera vez la descripción detallada de la microanatomía y osteohistología del caparazón de más de 30 especies de Testudinata, incluyendo taxones tanto actuales como fósiles. La integración de estos datos con aquellos previamente publicados y discutidos al comienzo de esta disertación (Apéndice C: “Cuadro comparativo”) permite profundizar diversos aspectos inherentes a la biología de este clado. El Apéndice C resume y enfatiza el grado de variación histológica que existe entre distintos taxones, individuos e incluso elementos de un mismo individuo. La presente discusión tiene como eje fundamental el origen e implicancia de dicha variación. Tal como ocurre en el resto de las discusiones de tipo paleobiológicas, las inferencias se fundamentan en una base actualista. La inclusión de taxones actuales en el análisis y discusión en esta tesis, tanto de observaciones de primera mano como de datos bibliográficos, tiene como objetivo principal el de efectuar inferencias paleobiológicas en especies extintas. No obstante, cabe recalcar que diversos aspectos que se discuten a continuación han sido prácticamente inexplorados en estudios de especies actuales (e.g., variación histológica inter-elementos en el caparazón).

Considerando los distintos objetivos planteados al comienzo de este trabajo, se discutirán tópicos vinculados a la microestructura ósea del caparazón de los Testudinata y su relación con la biología y sistemática del clado. En primer lugar, se discutirá el grado de variación histológica intra- e inter-elementos en el caparazón, buscando caracterizar histológicamente a los distintos tipos de placas. Posteriormente se evaluarán los cambios histológicos ocurridos en el caparazón a lo largo de la ontogenia, indagando sobre los patrones de desarrollo de las placas. En este marco se indagará acerca de los mecanismos implicados en la histogénesis del caparazón. A continuación, se analizarán los distintos mecanismos implicados en el origen y mantenimiento de la ornamentación que caracteriza la superficie

externa del caparazón de algunas taxa (e.g., *Yaminuechelys*). La siguiente problemática a discutir, una de las más importantes en el marco de esta tesis, tiene como foco la relación entre la microanatomía del caparazón y el hábitat de las distintas especies de Testudinata. En dicha sección, se evaluará de qué forma los parámetros tales como la histología y compactación del tejido óseo pueden estar relacionadas con las adaptaciones a los distintos tipos de hábitats. Por último, se evaluarán las características histológicas que exhiben patrones similares entre diferentes taxa. En otras palabras, se buscará establecer que atributos histológicos son importantes o de relevancia a nivel sistemático y/o taxonómico. Esta sección culmina con las conclusiones principales de la tesis, así como una consideración sobre futuros estudios en el tópico.

Variación histológica dentro del caparazón de los Testudinata

Considerando el gran interés suscitado en los últimos años por los estudios osteohistológicos en tortugas, llama notoriamente la atención la escasa cantidad de contribuciones enfocadas de forma total o parcial en el análisis de la variación histológica intra- e inter-elementos dentro del caparazón. Dicha situación se vuelve aún más llamativa si se tiene en cuenta que los pocos estudios que han abordado esta temática lo han hecho mayormente a partir de muestras fósiles (e.g. Cerda et al., 2016; Skutschas et al., 2017). Si bien algunos estudios han discutido brevemente ciertos aspectos relacionados a la variación inter-elementos (e.g., Scheyer, 2007), no existen trabajos sobre la variación dentro de una misma placa. En este sentido, pese a que el número de muestras donde se pudo estudiar la variación intra-elementos es exiguo, los datos obtenidos cobran crucial importancia a la luz de la escasa información publicada hasta el momento. Asimismo, los patrones de variación intra-elementos son valiosos a la hora de discutir la variación general y su relación con otros factores (e.g., ecología).

Aquellos parámetros histológicos para los cuales se pudieron registrar patrones de variación intra-elementos incluyen: grado de organización de las fibras intrínsecas en la corteza externa y la corteza interna; grado de vascularización de la corteza externa; grosor que ocupa el hueso esponjoso en relación al corte y grado

de compactación.

En cuanto al grado de organización de las fibras de la corteza externa, se observó que éstas disminuyen en organización hacia la región lateral de las placas costal, periférica y nugal de *Hydromedusa tectifera* y *Phrynops hilarii*. El mismo patrón se observó en la corteza interna de las placas costales de estos taxones.

Con respecto al grado de vascularización de la corteza externa, solo se reconocieron cambios en las placas costales de los ejemplares asignados a *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops hilarii*, *Podocnemidina* indeterminado 2 (MAU-PV-LI-552) y *Rionegrochelys* cf. *R. caldieroi*. En estos se observó un mayor grado de vascularización en la región lateral que en la región media. Dicha variación fue acompañada por un cambio en el grosor del tejido esponjoso, el cual se incrementa hacia los extremos laterales en las placas. Este aumento en la proporción de tejido esponjoso provoca una disminución en el grado de compactación en *Hydromedusa tectifera* (80,5% en la región medial, 75% en la región media y 77,7% en la región lateral).

Las variaciones arriba enunciadas pueden responder, al menos para las placas costales, a la forma en la que las placas se desarrollan durante la ontogenia (Bona y Alcalde, 2008; Lima et al., 2011). El crecimiento en placas costales es similar al de las costillas en otros vertebrados, comenzando en la región proximal (medial) y extendiéndose hacia la región distal (lateral) (Burke, 1989, 1991; Gilbert et al., 2001) (Figura 118). Durante los primeros estadios de desarrollo postembrionario hay un crecimiento general de tejido con fibras desordenadas en ambas cortezas (Tiempo 1 o T1, Figura 118). A medida que la placa crece en sentido próximo-distal, las porciones recién formadas poseen fibras más desordenadas que las que se depositan en ese mismo momento en las regiones ya formadas (T2). Esto último se explica en relación a que el grado de organización de las fibras intrínsecas del tejido cortical primario es inversamente proporcional a la velocidad en que estas se forman (Ricqlès et al., 2001). Al mismo tiempo, la placa aumenta de espesor y ocurren procesos de remodelación y expansión del tejido esponjoso de la región medial. Posteriormente los procesos de remodelación en la región medial y media generan una reabsorción de los tejidos formados más tempranamente, los cuales quedan como relictos en el hueso esponjoso, a la vez que se continúa depositando tejido desordenado en la región lateral (T3).

Con respecto a la variación en el grosor del hueso esponjoso en las placas

costales, la misma podría estar vinculada a cuestiones biomecánicas. Recientes estudios (Achrai y Wagner, 2014) enfocados en las propiedades mecánicas de distintos tipos de tejidos han mostrado que el hueso esponjoso es menos rígido que el compacto, y que, frente a un aplastamiento, las placas costales sirven como amortiguador al absorber la gran cantidad de energía liberada por las fuerzas de deformación. Esto se logra principalmente debido a las características estructurales del interior esponjoso (Achrai y Wagner, 2014). De esta forma se puede deducir que la región lateral, al ser más flexible por presentar más hueso esponjoso que la región medial, podría estar funcionando como una especie de elástico o amortiguador en los impactos recibidos por el caparazón.

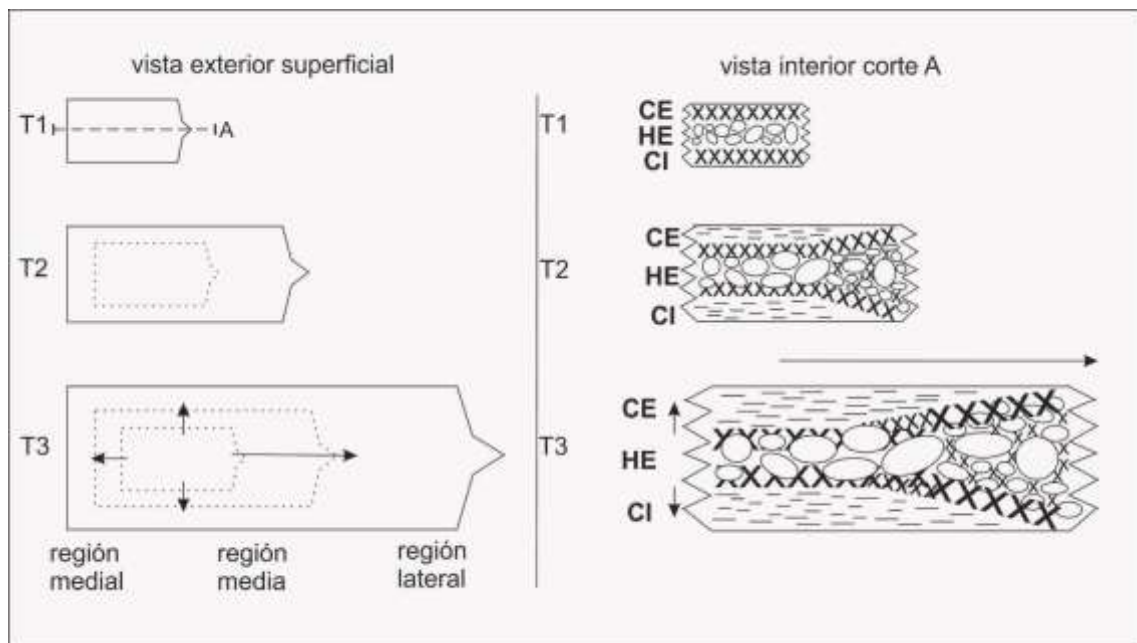


Figura 118 Patrón de crecimiento de una placa costal en vista superficial (izquierda) y en corte longitudinal al eje del elemento (derecha) en tres tiempos diferentes del proceso (**T1**, **T2**, **T3**). Las cruces (x) representan el tejido desordenado, las líneas (---) representan el tejido más ordenado. Las flechas negras indican la dirección de crecimiento. Este modelo intenta explicar parte de la variación histológica reconocida dentro de una placa costal. **Abreviaturas:** **CE**, corteza externa, **CI** corteza interna, **HE**, hueso esponjoso.

Las variaciones inter-elementos fueron más notorias que las intra-elementos. Los parámetros histológicos para los cuales se pudieron registrar patrones de variación inter-elementos incluyen: distribución y largo relativo de las fibras de Sharpey, tipo de matriz en la corteza externa, tamaño y distribución de los espacios inter-trabeculares y orientación de las fibras de la corteza interna. Aunque en algunas placas se observaron otro tipo de variaciones (e.g., cambios en el largo relativo de las fibras extrínsecas en la corteza interna de la placa costal 1^{ra}

de *Yaminuechelys maior*), éstas no representaron un patrón claro de variación, por lo cual no serán tenidas en cuenta para esta parte de la discusión.

Considerando el tipo de matriz de la corteza externa, las fibras estructurales fueron notoriamente más abundantes en las placas periféricas que en el resto.

Con respecto a la orientación y longitud relativa de las fibras extrínsecas en la corteza externa, se reconocieron dos patrones diferentes en placas costales y periféricas. En las placas costales, las fibras de Sharpey son fibras cortas y se orientan perpendiculares a la superficie. En las placas periféricas, por el contrario, las fibras son relativamente más largas que en las placas costales, alcanzando incluso al hueso esponjoso (e.g., *Mendozachelys wichmanni*) y se proyectan de forma oblicua a la superficie. Las fibras de Sharpey están relacionadas con tejido conectivo blando, como ser tendones, músculos, dermis, etc. (Francillon-Vieillot et al., 1990). Estos tejidos resultan integrados a la matriz ósea durante el crecimiento del hueso. En el caso de las placas de las tortugas, las fibras extrínsecas de la corteza externa se asocian con los escudos dérmicos del caparazón. Las diferencias observadas en cuanto a la orientación de las fibras de Sharpey en las placas periféricas podrían estar relacionadas con la anatomía particular de la corteza externa en las placas periféricas. Esta corteza (y el escudo suprayacente) se encuentra “plegada” en una porción dorsal y ventral. Durante el crecimiento de la placa, el escudo es “empujado” hacia el margen lateral del caparazón. Dicho desplazamiento relativo podría estar generando la orientación particular de las fibras de Sharpey en la corteza externa de las placas periféricas. Con respecto a la longitud relativa, se evidencia que las fibras extrínsecas correspondientes a los escudos son incorporadas a la corteza de forma más temprana en las placas periféricas que en el resto. Aunque no es posible determinar el porqué de dicha variación, el reclutamiento temprano de fibras extrínsecas por parte del hueso cortical sugiere un anclaje más fuerte a la placa por parte de los escudos dérmicos durante la ontogenia.

Con respecto a las variaciones detectadas en el tejido esponjoso, se observa que las celdillas de las placas periféricas son amplias y están delimitadas por trabéculas delgadas y alargadas. Las placas costales, por el contrario, presentan celdillas relativamente más chicas y trabéculas más cortas y gruesas (e.g., *Phrynops hilarii*, *Mendozachelys wichmanni*). Modificaciones a este patrón se han reportado únicamente para *Dortoka vasconica* (Pérez-García et al., 2012). Estas

diferencias están en sintonía con la anatomía de los elementos, ya que las placas periféricas suelen ser más gruesas que el resto de los elementos. Por otro lado, no hay que descartar la influencia de factores mecánicos. En este sentido, se ha observado que los osteodermos del cocodrilo *Alligator mississippiensis* Daudin, 1801, presentan adaptaciones mecánicas a las compresiones, dadas en parte, por la estructura más porosa de los tejidos esponjosos (Sun y Chen., 2013; Chen et al., 2014). El mayor grado de porosidad reportado aquí para las placas periféricas podría estar brindando una ventaja biomecánica a las mismas.

Otro de los parámetros que demostró ser variable entre las placas corresponde a la orientación de las fibras intrínsecas de la corteza interna. En este sentido, se percibe que la orientación de dichas fibras sigue un patrón muy peculiar en las placas costales, marcadamente diferente al reportado en otro tipo de placas. Mientras que las fibras de la región de la costilla se orientan de forma paralela al eje del elemento, estas cambian de orientación progresivamente, ubicándose perpendiculares al eje en las regiones de la sutura en las placas costales. Esta observación coincide con el patrón reportado por Cerda et al. (2016).

Otra modificación observada entre las placas costales y el resto del caparazón estriba en la presencia de una cavidad circular en el centro de la medula de las primeras (e.g., *Chelonia mydas*, *Condorchelys antiqua*). Esta estructura tubular ha sido previamente descrita en placas costales de otras tortugas fósiles y actuales, y es interpretada como el lugar donde se encontraba la costilla cartilaginosa original (Lima et al., 2011; Lyson et al., 2013; Scheyer et al 2014a; Cerda et al., 2016). Scheyer et al. (2014a) hacen notar de la misma forma, que el tamaño de esta costilla cartilaginosa puede variar entre las tortugas, lo que estaría más relacionado con el tamaño del espécimen muestreado, o incluso con el máximo tamaño alcanzado de la especie (i.e. tamaño adulto). Cerda et al. (2016) por otro lado, remarcan que la ausencia de una típica línea de Kastchenko, la cual marca el sitio de inicio de la osificación inicial (Francillon-Vieillot et al., 1990), indicaría que el interior de esta cavidad no sería coincidente con el sitio de origen del crecimiento de la costilla cartilaginosa primigenia.

Recapitulando, se registraron patrones de variación histológica tanto a nivel intra- como inter-elementos, muchos de estos desconocidos hasta la actualidad. Aunque la variación intra-elementos fue reducida en comparación a la variación inter-elementos, es posible que esto esté más relacionado con el hecho

que se efectuaron relativamente pocos cortes en diferentes partes de un mismo elemento. Se pondera aquí de esta forma la enorme importancia de incrementar el análisis microestructural dentro de un mismo elemento, principalmente a partir de muestras obtenidas de especies vivientes. Con respecto a la variación inter-elementos, los datos aquí aportados indican que el patrón descrito por Cerda et al. (2016) para la corteza interna de *Condorchelys antiqua* corresponde en realidad un patrón ampliamente distribuido en Testudinata. Como dato novedoso, se pudo establecer una importante variación en cuanto a la microanatomía e osteohistología de las placas periféricas con respecto al resto del caparazón. La caracterización histológica de placas costales y periféricas de Testudinata presenta singular importancia, puesto que brinda una nueva herramienta para la identificación de los diferentes elementos (e.g. costales o periféricas) en restos muy fragmentarios de placas, e incluso para la identificación de fragmentos de hueso de naturaleza dudosa en general.

Histogénesis

El origen y la histogénesis del caparazón de las tortugas ha sido ampliamente discutido en la bibliografía (Scheyer et al., 2008; Lyson et al 2013; Nagashima et al., 2014). Es un hecho establecido que los diferentes elementos del caparazón presentan distintos modos de osificación, los cuales incluso varían durante la ontogenia (Nagashima et al., 2014) En las últimas décadas se ha reavivado la discusión sobre las dos hipótesis para explicar el origen del caparazón dorsal, particularmente en el tipo de osificación de las placas costales. Una hipótesis, basada en evidencias paleontológicas, sostiene un modelo de origen compuesto, donde las placas se originan a partir de la fusión temprana de dos tipos de elementos (costilla y osteodermo). En este modelo interviene tanto una osificación metaplásica de tejido dérmico al caparazón dorsal (formación del osteodermo) y una osificación pericondral (formación de costilla) (Gregory, 1946; Cox, 1969; Gow y Klerk, 1997; Lee, 1997; Hill, 2005; Joyce et al., 2009). La otra hipótesis, basada en evidencias de desarrollo ontogenético en especies actuales, propone un origen donde interviene únicamente una osificación pericondral, sin la

fusión de elementos independientes tales como osteodermos (Scheyer et al., 2008; Lyson et al., 2013; Hirasawa et al., 2013; Nagashima et al., 2014). De estas hipótesis, la más avalada por la evidencia corresponde a la segunda (Cherepanov, 1995; Nagashima, et al., 2007; Hirasawa et al., 2013; Nagashima et al., 2014). Mientras que las placas costales y neurales osifican de forma principalmente pericondral, las placas plastrales, periféricas y suprapigal osifican de forma intramembranosa (Bona y Alcalde, 2008; Lima et al., 2011). Por su parte, los oscículos dérmicos de Trionychidae y Dermochelyidae osifican por vía metaplásica (Scheyer, 2007; Scheyer et al., 2007; Scheyer et al., 2017). Ya sea que el origen de las placas del caparazón sea intramembranosa o pericondral, un gran cúmulo de evidencias soportan la idea que la osificación metaplásica juega un rol importante durante el desarrollo de las mismas (e.g., Scheyer et al., 2007, Cerda et al., 2016). Hasta el momento, no obstante, no se ha indagado si el aporte de tejido metaplásico es igual para todas las placas o si existen diferencias entre distintos taxones.

La mejor forma de establecer cuáles son los mecanismos implicados en el desarrollo del caparazón implica un amplio muestreo de series ontogenéticas de especies tanto actuales como fósiles. No obstante, la disponibilidad de series ontogenéticas para estudios histológicos es muy dificultosa en el primer caso y prácticamente imposible en el segundo. Pese a esto, la preservación de tejidos primarios en la parte profunda de las cortezas y en las regiones intersticiales del tejido esponjoso permite hacer inferencias indirectas sobre la formación de los elementos, incluso en especies fósiles (e.g., Westphal, 1976; Ricqlès et al., 2001; Hill, 2006; Vickaryous y Hall, 2006; Scheyer, 2007; Cerda y Powell, 2010; Delfino et al., 2013). Asimismo, la muestra aquí analizada incluye elementos correspondientes a ejemplares neonatos y juveniles en especies actuales de *Hydromedusa tectifera* y *Chelonoidis chilensis*, junto con algunos juveniles de especies fósiles como *Yaminuechelys gasparinii*, lo cual facilita la indagación sobre los cambios ontogenéticos ocurridos a nivel histológico en el caparazón. Considerando a los distintos tipos de matrices óseas primarias, la presencia de fibras estructurales se utiliza como evidencia de osificación metaplásica (Francillot Vieillot et al., 1990). La ausencia de dichas estructuras se emplea para inferir de forma indirecta una osificación tipo periosteal (Francillot Vieillot et al., 1990). A continuación, se discute el aporte de la osificación metaplásica al

caparazón de los Testudinata aquí estudiados.

La osificación metaplásica representa un aporte significativo al desarrollo del caparazón. Si se compara entre distintas partes del esqueleto, tal cómo se mencionó anteriormente, las fibras estructurales fueron notoriamente más abundantes en las placas periféricas que en el resto. Considerando las distintas regiones internas de las placas, las fibras estructurales ocupan toda la corteza externa en varias especies, incluyendo *Acanthochelys cosquinensis*, *Mendozachelys wichmanni*, *Hydromedusa* sp. e *Hydromedusa casamayorensis*, *Trapalcochelys sulcata* y *Condorchelys antiqua*. Un patrón similar ha sido recientemente reportado para *Mongolemys elegans* (Cadena et al., 2013). Esta distribución particular de fibras estructurales permite inferir que la osificación metaplásica es el mecanismo principal de formación de la corteza externa, al menos durante buena parte de la ontogenia. En el caso particular de *Trapalcochelys sulcata* y *Condorchelys antiqua*, las fibras estructurales no sólo predominan en la corteza externa, sino también en la interna (costal de *T. sulcata* y neural de *C. antiqua*). Este patrón también ha sido reportado para el pleurodiro gigante *Stupendemys geographicus* (Scheyer, 2007; Scheyer y Sanchez-Villagra, 2007), lo cual evidencia que, al menos en estas tres formas, la osificación metaplásica no solo participa de la formación de la corteza externa, sino también de la interna, con variación según la parte del caparazón. Otro patrón, reconocido en *Notoemys laticentralis*, *Prochelandella* sp. *Salamanchelys palaeocenica*, Chelidae nov. gen. et nov. sp., *Rionegrochelys caldieiroi*, se caracteriza por presentar fibras estructurales sólo en la región más profunda de la corteza externa, estando la porción superficial de la misma ocupada por tejido de origen periosteal. Este patrón también ha sido reportado anteriormente en otras especies (e.g., *Solemys vermiculata* y *Solemys* sp., Scheyer et al., 2014c), lo que indica en estos casos es que el reclutamiento de fibras de la dermis vía metaplasia ha sido importante sólo en las etapas más tempranas de desarrollo de la corteza externa. Otra posibilidad es que haya ocurrido remodelación superficial de la corteza externa y posterior depositación de origen periosteal y no metaplásico. Esta hipótesis, sin embargo, sólo se encuentra sustentada para *Rionegrochelys caldieiroi*, donde se observan líneas de reabsorción en la corteza externa. En el caso de *Linderochelys rinconensis* y *Salamanchelys* cf. *S. palaeocenica*, estas muestras exhibieron un patrón claramente diferente de los arriba descritos. Al respecto, se reconoce que existe una mezcla tanto de fibras

estructurales de origen metaplásico, como de tejido pseudolamelar de origen periosteal. Finalmente, la ausencia total de fibras estructurales en formas como: *Yaminuechelys gasparinii*, *Acanthochelys pallidipectoris*, *Hydromedusa tectifera*, Pelomedusoides gen. et sp. indeterminado, Podocnemidinura indeterminado 1 y 2, indica que no hay aporte de origen metaplásico en la formación del caparazón de estos taxones. Otra alternativa es que exista en realidad osificación metaplásica, pero que esta ocurrió durante etapas muy tempranas del desarrollo ontogenético y las fibras estructurales formadas en ese momento fueron destruidas por procesos de remodelación. Esta hipótesis no encuentra sustento en los datos, puesto que no se reportaron fibras estructurales en los restos de tejido primario preservados en los intersticios del tejido esponjoso de los taxones arriba mencionados.

En cuanto a la osificación de los oscículos dérmicos, se observan fibras estructurales en la corteza externa y en los espacios intersticiales del hueso esponjoso de los oscículos de *Dermochelys coriacea* y Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado. Coincidente con datos previos (Delfino et al., 2013), la evidencia soporta un origen íntegramente metaplásico para estos osteodermos.

Considerando ahora el modo de crecimiento general de las placas, es posible establecer un patrón general de desarrollo a partir de la caracterización de los restos de tejido primario presentes en el hueso esponjoso. En este sentido, los restos de tejido primario encontrados en el hueso esponjoso, tanto de las placas costales como del resto, se corresponden en general al tejido propio de la corteza externa (e.g., juvenil y adulto de *Yaminuechelys gasparinii*). Esto indica que el crecimiento (y posterior remodelación) es más activo hacia la región externa del elemento. Este es el modelo de crecimiento clásico reportado comúnmente en la literatura (Scheyer, 2007; Lyson et al., 2013). Este patrón es también congruente con la microestructura de la corteza interna, la cual en general está formada por tejidos con una tasa de formación muy baja (e.g., pseudolamelar). Por el contrario, especies tales como: *Chelonoidis chilensis*, *Chelonoidea inserta sedis*, *Rionegrochelys* cf. *R. caldieroi*, *Portezueloemys patagonica* y *Salamanchelys palaeocena* presentan, en los espacios intertrabeculares de la región profunda del hueso esponjoso, restos de tejido similar al descrito en la corteza interna. Esto sugiere que, al contrario de lo reportado anteriormente, el crecimiento de la placa está direccionado hacia la corteza interna en estas especies. Un tipo similar de patrón de crecimiento se observa para los oscículos epitecales, (e.g.,

Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado, *Dermochelys coriacea*). Este modelo coincide con el reportado para *Psephophorus polygonus* y *Dermochelys coriacea* por Delfino et al. (2013, fig. 7).

En síntesis, si bien se sabe que la osificación metaplásica es un importante mecanismo involucrado en la formación del caparazón de los Testudinata (e.g., Scheyer et al., 2007), los aportes realizados en esta tesis resaltan esta importancia y brindan nueva información con respecto a la variación existente en el clado. Al respecto, es posible inferir que la osificación metaplásica no sólo se da de forma variable entre distintas partes del caparazón, sino también entre distintos partes de un elemento e incluso entre distintos taxones. Como reglas generales, puede decirse que, salvo en muy contadas excepciones, la osificación metaplásica en el caparazón se da sólo en la corteza externa. Asimismo, es posible inferir que la misma nunca ocurre de forma tardía, dado que en ningún caso se reportó tejido metaplásico relegado únicamente a la parte más superficial de la corteza externa. De los distintos patrones de formación de la corteza externa, los datos permiten diferenciar al menos dos patrones: 1-incorporación de tejido metaplásico sólo en las etapas tempranas de desarrollo y, 2- incorporación de tejido metaplásico durante toda la ontogenia. La ausencia total de fibras estructurales no puede, en principio, ser considerada como un tercer patrón, puesto que siempre existe la posibilidad que éstas hayan estado presentes de forma muy temprana durante la ontogenia y luego ser reabsorbidas durante la expansión de la cavidad medular. Los distintos patrones de formación no parecen mostrar una agrupación específica dentro de los taxones, puesto que se reportan patrones claramente distintos incluso dentro de un mismo género (e.g., *Hydromedusa*). Resta por establecer si las variaciones en el patrón de desarrollo aquí inferidas están correlacionadas con otros factores, por ejemplo, la velocidad de formación del caparazón. Por esto mismo, es necesaria la profundización en el estudio de los patrones de osificación del caparazón, principalmente a través del estudio de series ontogenéticas de especies actuales, para descifrar cual es el origen de los tejidos mixtos observados (metaplásico + periosteal). En cuanto a los oscículos, los datos reportados refuerzan los conocimientos previos que se tenían al respecto sobre el origen metaplásico de los mismos (Delfino et al., 2013). Por otro lado, la variación en el tipo de fibras estructurales reportadas aquí (e.g., gruesas y desordenadas en *Trapalcochelys*, delgadas y muy ordenadas en *Mendozachelys*) abre una

interesante línea de investigación a ser explorada en futuras contribuciones. En este sentido, se ha establecido que las fibras estructurales son fibras colágenas mineralizadas que corresponden al estrato compacto de la dermis (Scheyer y Sander, 2004). Dado que su microestructura refleja fielmente esta parte de la dermis, se podría decir que la microestructura de la dermis no es equivalente en todos los taxones, dadas las diferencias arriba mencionadas. Este tipo de información podría emplearse para establecer la estructura blanda de la dermis y su variación dentro de Testudinata. Por último, con respecto al crecimiento general del caparazón, si bien la mayor parte de los datos aquí presentados coinciden con modelos previos de desarrollo (i.e. crecimiento de las placas hacia la región externa), se reporta por primera vez un tipo de crecimiento en donde la placa ósea costal crece direccionado hacia la corteza interna, como en *Chelonoidis chilensis* y *Portezueloemys patagónica* entre otros, dejando abundantes restos de corteza interna en el hueso esponjoso.

Origen y el mantenimiento de la ornamentación superficial

El patrón de origen y mantenimiento de la ornamentación es una temática que ha sido descrita en varios clados de tetrápodos, incluyendo anamniotas (e.g., Witzmann, 2009), diversas especies de arcosaurios fósiles y vivientes (e.g., Buffrénil, 1982, Cerda y Desojo, 2011) e incluso en tortugas (e.g., Buffrénil et al., 2016). Dentro de Testudinata, los mecanismos para la formación y mantenimiento de la ornamentación pueden variar, existiendo hasta el momento tres modelos básicos. El primer modelo involucra la reabsorción parcial de tejidos de la superficie de la corteza externa, con la posterior depositación diferencial de nuevo tejido, de forma que los relieves resultan realzados. Este mecanismo ha sido propuesto para explicar la ornamentación de *Araripemys barretoii* Price, 1973 (Buffrénil et al., 2016). El segundo mecanismo, en donde la superficie ósea local de la corteza externa, se ha vuelto completamente plana por reabsorción completa de parte del tejido dejando un relieve liso; posteriormente este relieve es esculpido como resultado de las ligeras diferencias en las tasas de acreción ósea entre la parte superior de las crestas y la parte profunda de los valles. Este modelo se ha sido

descrito en ejemplares de Trionychidae por Buffrénil et al. (2016). El tercer modelo, es aquel en el cual no hay intervención de los procesos de reabsorción; las diferencias de relieve se dan por diferencias en las tasas locales de depositación. Este modelo ha sido observado, por ejemplo, en Solemyididae (Scheyer et al., 2014c). Por otro lado, se sabe que la ornamentación es una característica que en general no se presenta como un carácter a ser evaluado sistemáticamente. Esto está dado por el hecho de que esta característica aparece en diferentes clados de forma estocástica sin relación alguna con el mismo. Si bien esto es cierto, como se expuso, sólo hace unos pocos años se han comenzado a describir los diferentes tipos de origen y mantenimiento de estas ornamentaciones, lo que ha dado claramente diferentes aspectos que pueden ser evaluados como potenciales caracteres. A continuación se discutirán qué mecanismos se pueden inferir a partir de nuestras muestras y si se puede reconocer algún patrón en la filogenia de los Testudinata

De los mecanismos arriba mencionados, el primero se observó en *Yaminuechelys maior*, *Yaminuechelys gasparinii*, *Yaminuechelys* sp. en *Rionegrochelys caldiero* y *Mendozachelys wichmanni*. En todas estas especies se observan líneas de reabsorción que permiten inferir un patrón común en cuanto a la formación de la ornamentación. Ninguna de las muestras aquí analizadas coincide con el segundo mecanismo arriba mencionado. El tercer mecanismo es reconocido en el resto de las tortugas con ornamentación (e.g., *Hydromedusa casamayorensis*, *Hydromedusa tectifera*, *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado y *Prochelidella* sp.). Dicho mecanismo puede generar crestas/valles, en algunos casos (e.g., *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado) y en otros, como *Prochelidella* sp., pequeñas vermiculaciones imperceptibles a ojo desnudo.

Los datos obtenidos muestran que no existe relación entre el tipo de ornamentación y el mecanismo implicado en su formación y posterior mantenimiento, como ha sido propuesto por algunos autores (Scheyer et al., 2014b). En otras palabras, un tipo particular de ornamentación puede originarse a partir de distintos mecanismos. Esto se evidencia, por ejemplo, en las ornamentaciones observadas entre *Yaminuechelys* e *Hydromedusa*, las cuales son muy similares externamente, aunque su histología sugiere mecanismos de formación diferentes. Además de no reportarse una relación entre el tipo de

ornamentación y el mecanismo implicado en su origen, tampoco parece existir relación entre este último y el grado de ornamentación, tal como ha sido propuesto para otros vertebrados (Scheyer et al., 2014b). Al respecto, Scheyer et al. (2014b) plantea que existe una relación entre el grado de desarrollo de la ornamentación y el patrón de formación en Archosauriformes. De esta forma, mientras que las ornamentaciones más prominentes son formadas por reabsorción y nueva depositación, aquellas menos conspicuas se originan por simples variaciones en la tasa local de formación de tejido óseo. En el análisis realizado se indica que, al menos para Testudinata, esta correlación no se cumple, ya que *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado presenta una ornamentación muy pronunciada pero no exhibe líneas de reabsorción que permitan inferir procesos de destrucción nueva formación de tejido óseo. Tampoco parece existir correlación entre el mecanismo de formación de la ornamentación y el hábitat.

Tal como ocurre con el patrón de ornamentación, no se reconoce en primera instancia ningún tipo de carácter que agrupe a las especies en cuanto a los patrones de formación de la ornamentación del caparazón. Pese a esto, los diferentes mecanismos descritos tienen potencialidad como caracteres descriptivos y podrían ser utilizados, por ejemplo, en la Localidad Punta Peligro (como se dijo anteriormente en la descripción de *Yaminuechelys maior*) para discriminar elementos fragmentarios y aislados de especies de *Yaminuechelys* e *Hydromedusa*.

Los nuevos datos aportados en esta tesis pueden ser evaluados en el contexto de los estudios previos que han abordado esta temática. Buffrénil et al. (2016) plantean que la ornamentación de los Testudinata se origina únicamente mediante mecanismos de reabsorción. Incluso citan, de forma errónea el trabajo de Cerda et al. (2016), señalando que *Condorchelys antiqua* presenta un mecanismo de ornamentación por reabsorción. La muestra de *Condorchelys antiqua* a la cual se hace referencia consiste sólo de una única placa que evidencia reabsorción, la cual fue interpretada por Cerda et al. (2016) como una posible patología. Al margen de esto, los datos aquí presentados no soportan la idea de un único mecanismo de formación de la ornamentación planteado por Buffrénil et al. (2016). Como se expuso anteriormente, existen otros mecanismos presentes en Testudinata en los cuales no está involucrada la reabsorción (e.g., *Hydromedusa* spp., *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado y *Prochelidella* sp.).

En síntesis, con respecto a la ornamentación que caracteriza la superficie

externa del caparazón de diversas formas de Testudinata, los nuevos datos apoyan la existencia de al menos dos mecanismos involucrados en su formación y mantenimiento de dicha ornamentación. Ambos mecanismos, no obstante, no parecen estar vinculados con el grado ni con el tipo de ornamentación externa. Del mismo modo, dada su distribución dentro de Testudinata, los mecanismos inferidos no parecen exhibir ningún tipo de patrón que agrupe a los taxones.

Aspectos paleoecológicos

La aparición de nuevas metodologías, en conjunto con fuentes más tradicionales de información paleobiológica (e.g., datos morfológicos, sedimentológicos o tafonómicos) han permitido ahondar en aspectos vinculados a la determinación del hábitat de especies fósiles (i.e. paleoecología). En este sentido, los estudios de especies actuales toman vital importancia en la determinación de hábitat (Garcés-Restrepo et al., 2013; Rivera, 2014, Foth et al., 2017). En las últimas décadas se han publicado numerosos trabajos enfocados de forma total o parcial en el estudio de la paleoecología de especies fósiles de Testudinata (Joyce y Gauthier, 2004; Scheyer y Sander, 2007; Benson et al., 2011, Scheyer et al., 2014a, b; Cerda et al., 2016; Jannello et al., 2016; de la Fuente et al., 2017a, b; Jannello et al., 2018). Una de las líneas de evidencia empleadas para testear hipótesis paleoecológicas radica en los análisis de tipo morfométrico. Estos se han focalizado en la relación de las proporciones de los miembros anteriores en las tortugas (Joyce y Gauthier, 2004). Se ha propuesto que la relación entre las proporciones relativas del largo del húmero, la ulna, el metatarsal III y el dígito III, están directamente relacionadas con el hábitat de los individuos que las portan. Estos datos fueron en su momento utilizados para inferir un hábitat terrestre para el origen de las tortugas (Joyce y Gauthier, 2004). No obstante, la preservación de los miembros en tortugas fósiles es un hecho bastante fortuito y poco común. Es por esto que surge la necesidad de explorar otros métodos de aproximación. Benson et al. (2011) analizan características del caparazón como la forma y redondez (entre otros) obteniendo correlaciones entre estos parámetros y el ambiente. En tortugas actuales los caparazones más aplanados indican ambientes

acuáticos y los más abovedados ambientes terrestres. Sin embargo, en algunos casos no se puede asignar las distintas especies a determinados ambientes, por ejemplo, *Malacochersus tornieri* (Siebenrock, 1903) es una tortuga terrestre con el caparazón aplanado. Por su parte, Scheyer (2007), estudiando cortes histológicos en taxones fósiles y actuales, reconoce una serie de características histológicas conjuntas, las cuales pueden ser diferenciadas y relacionadas con 4 tipos de adaptaciones al ambiente (terrestre, semi-acuático, principalmente acuático y extremo marino). Estas inferencias, hechas a partir de datos cualitativos, fueron posteriormente contrastadas con datos cuantitativos utilizando el análisis microestructural del programa Bone Profiler (Girondot y Laurin, 2003), el cual estima el grado de compactación de las placas (e.g., Scheyer et al., 2014b). Este método ha sido utilizado en numerosas oportunidades (Scheyer et al., 2014a; Scheyer et al., 2014b; Cerda et al., 2016; Jannello et al., 2016; de la Fuente et al., 2017a; de la Fuente et al., 2017b). No obstante, hay que aclarar que los valores de referencia para la determinación de hábitats en grupos fósiles provienen de datos obtenidos a partir huesos largos de lisanfibios (Laurin et al., 2004) y no han sido nunca sistematizados con placas de tortugas fósiles, mucho menos con representantes actuales. Sólo recientemente se han publicado datos de compactación proveniente de especies vivientes, incluyendo dos placas costales de *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae) y *Carettochelys insculpta* (Carettochelyidae) (Nakajima et al., 2017).

En esta parte de la discusión se considerará el valor de los parámetros tanto cualitativos como cuantitativos como fuentes de información paleoecológica. Para ello, se evaluará si existe o no una correspondencia entre este tipo de datos y los ambientes conocidos (especies actuales) o inferidos con un alto grado de confiabilidad (especies fósiles). En el caso de los fósiles, sólo se considerarán aquellas formas para las cuales el hábitat ha sido inferido a partir de diversas líneas de evidencia (e.g., sedimentológica, tafonómica y morfométrica si las hubiere). Como se expresó anteriormente, Scheyer (2007) propuso originalmente 4 categorías de hábitat en tortugas, sin embargo, en este trabajo se considera que las características que separan estos últimos grupos son más bien ambiguas en su definición, por lo que se unifican las categorías 2 y 3 en una única que denominaremos “acuático continental”. Por lo tanto, la siguiente discusión considera tres ambientes: terrestre, acuático continental y acuático marino.

Aclararemos en este punto que dentro del ambiente continental incluiremos a las tortugas para las cuales se ha inferido un ambiente costero marino (e.g., *Notoemys laticentralis*), ya que consideramos que el ambiente marino corresponde a aquellas tortugas que presentan un hábito de vida acuático extremo marino.

Los tres ambientes aquí considerados (terrestres, acuático continental y acuático marino) son evaluados según dos tipos de datos (cuantitativos y cualitativos). Considerando a los datos cualitativos, se emplea una modificación de las 4 categorías propuestas originalmente por Scheyer (2007). En este sentido, se consideran 3 tipos histológicos.

- Tipo histológico 1, terrestre (TH 1, categoría 1 de Scheyer, 2007): las placas óseas tienen aspecto compacto generalizado en corte delgado; la estructura diploe presenta cortezas gruesas, de espesores equivalentes y pobremente vascularizadas; el hueso esponjoso está dominado por trabéculas cortas, gruesas y con espacios vasculares pequeños. Este tipo histológico se correspondería con tortugas terrestres (e.g., *Chelonoidis chilensis*).
- Tipo histológico 2, acuático continental (TH 2, categorías 2 y 3 de Scheyer, 2007): placas con estructura diploe, cortezas de apariencia compacta aunque más reducidas que en TH 1, siendo la corteza interna en general mucho más delgada que la externa; en ocasiones cuando la corteza interna está completamente reducida la corteza externa está muy desarrollada; vascularización de la corteza es mayor que en el TH 1, con más canales vasculares primarios y osteonas secundarias; la transición entre la cortezas y el hueso esponjoso es clara; el grado de organización de las trabéculas es alto. Este tipo se corresponde al de las tortugas acuáticas continentales (semi-acuáticas, principalmente acuáticas, o completamente acuáticas continentales sensu Scheyer, 2007) (e.g., *Trachemys scripta*).
- Tipo histológico 3 acuático marino (TH 3, categoría 4 de Scheyer, 2007): reducción en grosor de las cortezas combinado con una fuerte vascularización de los tejidos compactos. Las cortezas pierden su naturaleza compacta y el todo el elemento desarrolla una apariencia esponjosa; no se distingue claramente donde comienza el hueso esponjoso y donde termina el compacto. Este tipo se corresponde a las tortugas con

adaptación extrema al ambiente acuático marino (e.g., *Dermochelys coriacea*).

Por otra parte, considerando los datos cuantitativos, el único parámetro tenido en cuenta es el porcentaje de compactación. Tomando en cuenta los valores propuestos por distintos autores (Pérez García et al., 2012; Scheyer et al., 2014a, b), se considera que las tortugas terrestres poseen valores superiores al 86%, las acuáticas continentales varían entre 74 y 80 % y las acuáticas marinas tienen valores inferiores al 60%. Debe destacarse, no obstante, que en un reciente trabajo se ha propuesto que las tortugas acuáticas continentales pueden tener valores muy elevados de compactación (más del 90%) por un proceso no patológico denominado paquiostosis (Nakajima et al., 2017). El solapamiento de este dato con el propuesto para las tortugas terrestres es discutido más abajo.

Las tortugas terrestres muestreadas en esta tesis comprenden a la actual *Chelonoidis chilensis* y a las fósiles *Chelonoidis gringorum* y dos Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminados. Por definición, todos los representantes de la Familia Testudinidae corresponden a tortugas terrestres (Batsch, 1788). La microestructura de *Chelonoidis chilensis* coincide claramente con el TH 1, el cual corresponde con un hábito terrestre. Sin embargo, los ejemplares fósiles presentan una microestructura más acorde al TH 2, con algunas características incluso del TH 3. En el caso de Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 1, la placa periférica muestreada muestra una estructura levemente más compacta que Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 2 y *Chelonoidis gringorum*. En el caso de Testudinidae cf. *Chelonoidis* indeterminado 2, aunque los materiales se encuentran levemente fragmentados y es posible que se haya perdido algo de las cortezas, las evidencias apuntan a que se trata de un elemento bastante poroso y más vascularizado. El análisis de compactación sólo fue efectuado, dentro de estos taxones, para *Chelonoidis gringorum* el cual presentó valores extremadamente bajos (69,5-69,6%) para los definidos en tortugas terrestres e incluso para una acuática continental.

Por su parte, las tortugas acuáticas continentales actuales estudiadas en esta tesis poseen histologías acordes con su hábito si se consideran sus caracteres cualitativos. En otras palabras, su microestructura se corresponde al TH 2. Sólo dos especies presentaron características ambiguas. Las especies *Phrynops*

williamsii y *Hydromedusa tectifera*, presentan una corteza interna bastante gruesa y avascular en la región medial sumado a que *Phrynops williamsii* presenta trabéculas relativamente gruesas y cortas, dos características del TH 1 (i.e. terrestre). Dentro de las taxa fósiles de ambiente acuático continental (inferido, tal como se indicó anteriormente, a partir de distintas líneas de evidencia), aquellas cuya microestructura corresponde efectivamente con el TH 2 son: *Notoemys laticentralis*, *Linderochelys rinconensis*, *Yaminuechelys* spp, *Hydromedusa casamayorensis* y *Mendozachelys wichmanni*. Dentro de la muestra existieron, no obstante, especies acuáticas continentales cuya histología no coincidió con el TH 2, sino con TH 1, mostrando una importante contradicción por parte de las distintas evidencias. Estos taxones incluyen: *Prochelidella cerrobarcinae*, *Prochelidella* nov. sp. *Prochelidella portezuelae* y *Chelidae* nov. gen. et sp. Dichas especies presentan elementos cuyas estructuras son en general compactas, con poca vascularización, una corteza interna muy gruesa, incluso más que la corteza externa, trabéculas cortas y gruesas, con espacios vasculares pequeños.

De los taxa acuáticos continentales aquí estudiados, se realizaron análisis de compactación en dos especies actuales (*Hydromedusa tectifera* y *Trachemys dorbigni*) y 5 fósiles (*Hydromedusa casamayorensis*, *Prochelidella* sp., *Yaminuechelys gasparinii*, *Yaminuechelys maior* y *Yaminuechelys* sp.). De estas, *Hydromedusa tectifera*, *Hydromedusa casamayorensis* y *Prochelidella* sp. mostraron porcentajes de compactación acordes a su hábito acuático continental. Por otro lado, *Trachemys dorbigni* y *Yaminuechelys* sp. mostraron un grado de compactación reducida (63,4 y 63,2%), los cuales caen dentro del rango propuesto en la bibliografía para ambientes acuáticos marinos. Esta inconsistencia entre los datos de compactación y el ambiente también ha sido recientemente reportada en *Pelodiscus sinensis* y *Carettochelys insculpta*, las cuales son especies actuales que presentan valores de 82,5% y 91,2% respectivamente. Al respecto, Nakajima et al. (2014) proponen que el aumento de la masa ósea (paquiostosis *sensu lato*) se encuentra comúnmente en tetrápodos que viven en ambientes de agua someras (Houssaye, 2009; Scheyer et al 2014a). Un esqueleto paquiostótico actuaría como lastre y permitiría el control pasivo (hidrostático) del cuerpo bajo el agua, en lugar del control activo (hidrodinámico) para la natación (de Ricqlès y Buffrénil, 2001). Esta hipótesis *ad hoc* acarrea el problema de la superposición de los valores con tortugas terrestres, haciendo aún menos fiables las inferencias paleoecológicas

efectuadas a partir de los datos de compactación.

Por último, en tortugas marinas actuales, se observó que varias de las descripciones cualitativas no son congruentes con las características TH 3 propuestas en la bibliografía (Scheyer, 2007; Scheyer et al., 2014a). De las tres especies actuales muestreadas (*Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata* y *Dermochelys coriacea*) sólo *Dermochelys coriacea* presentó caracteres propios del TH 3. Tanto *Chelonia mydas* como *Eretmochelys imbricata* presentaron diferencias que se detallan a continuación. Ambos taxones presentaron histologías más cercanas a TH 2, e incluso de TH 1, por ejemplo: aspecto general compacto, corteza interna gruesa, corteza externa moderadamente vascularizada. Asimismo, de las tres tortugas marinas fósiles muestreadas (*Chelonoidea inserta sedis* y *Neusticemys neuquina*, Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado), dos presentaron similitudes con el TH 3 *Chelonoidea inserta sedis* y *Neusticemys neuquina*. Las similitudes fueron, entre otras, la abundante vascularización y reducción de las cortezas. Por otro lado, el oscículo de Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado, no presentó características TH 3, sino más bien TH 1, ya que presenta una estructura compacta generalizada y poca vascularización en general.

El análisis de compactación en tortugas marinas fue realizado en dos ejemplares, una actual (*Chelonia mydas*), y una fósil (*Chelonoidea inserta sedis*). *Chelonia mydas* muestra un valor de 85,8% y *Chelonoidea inserta sedis* presentó 70,6%. Ambos valores sobrepasan ampliamente los valores propuestos para un hábito acuático marino, siendo más acordes a los tabulados para especies terrestres.

Las evidencias aquí presentadas no soportan la hipótesis de una relación directa, entre la microestructura de los huesos del caparazón de los Testudinata y el ambiente en el cual viven estos organismos. Esta situación corresponde tanto a los análisis cuantitativos como a los cualitativos. Retomando los objetivos de esta tesis en los cuales se buscaba deducir el tipo de hábitat de formas fósiles a través de la histología ósea del caparazón, se concluye que toda posible inferencia se encuentra sujeta a un enorme grado de especulación. De esta forma, se considera muy poco prudente efectuar tal tipo de inferencias en las muestras fósiles aquí estudiadas. Se debe agregar también que los estudios previos que abordan inferencias paleoecológicas sólo a partir de la microestructura (e.g., Scheyer, 2007; Scheyer y Sander, 2007; Slater et al., 2011; Pérez García et al., 2012; Scheyer et al., 2014a; Scheyer et al., 2014c; Cerda et al., 2016; Jannello et al., 2016; de la

Fuente et al., 2017a; de la Fuente et al., 2017b; Jannello et al., 2018; Nakajima et al., 2017) deben ser revisados. En consecuencia, es oportuno ser cautelosos en las inferencias realizadas al respecto. Por otro lado, si bien los datos actuales no soportan la existencia de una relación entre la histología ósea y el hábitat, no creemos que se tenga que dejar de indagar en las posibles relaciones de causalidad. De la misma manera que aclaramos anteriormente, existe una variación poco conocida en relación a la microanatomía y osteohistología del caparazón que merece ser evaluada. En este sentido, los datos aquí recabados, sumados a nueva información concerniente al grado de compactación y microanatomía en general, deberían ser analizados en función de otras variables, tales como la ontogenia, el tamaño, alimentación y locomoción, entre otras.

Cuadro 2, valores de compactación de la bibliografía

| Taxa | C (%) | Elemento - referencia | Hábitat inferido – Publicación |
|---|--------------|---|--|
| <i>Dortoka vasconica</i> | 76,7 | neural MCNA 14372 | Acuática continental - Pérez García et al., 2012 |
| | 79,3 | costal MCNA 14366 | Acuática continental - Pérez García et al., 2012 |
| | 74,4 | periférica MCNA 14363 | Acuática continental - Pérez García et al., 2012 |
| <i>Heckerochelys romani</i> | 60,3 | costal 1° PIN4561 corrida con centros automáticos | Marina - Scheyer et al., 2014a, |
| | 60,3 | 2° corrida centro manuales | Marina - Scheyer et al., 2014a, |
| | 56,3 | 3° corrida sección sin áreas laterales | Marina - Scheyer et al., 2014a, |
| <i>Eileanchelys waldmani</i> | 39,5 | periférica NHMUK PV R36719 | Marina - Scheyer et al., 2014a |
| <i>Solemys vermiculata</i> | 88,4 | fragm costal MCNA- 15047 | Terrestre - Scheyer et al., 2014b |
| <i>Solemys vermiculata</i> | 86,4 | fragm caparazón MCNA-15046 | Terrestre - Scheyer et al., 2014b |
| <i>Solemys sp.</i> | 95,3 | fragm costal UPUAM-14001 | Terrestre - Scheyer et al., 2014b |
| cf. Hesperotestudo (osteodermo punteado) | 78,9 | TMM 30967-1010.2 | Terrestre - Scheyer y Sander, 2009 |

| | | | |
|---|-------------|--------------------|--|
| cf. <i>Hesperotestudo</i> (osteodermo liso) | 92,5 | TMM 30967-1010.1 | Terrestre - Scheyer y Sander, 2009 |
| <i>Pelodiscus sinensis</i> (Trionychidae) | 82,5 | costal actual | Acuática continental - Nakajima et al., 2017 |
| <i>Carettochelys insculpta</i> (Carettochelyida) | 91,2 | costal actual | Acuática continental - Nakajima et al., 2017 |
| Trionychidae, gen. et sp. indet., | 89,2 | costal PFPDM-V0127 | Acuática continental - Nakajima et al., 2017 |
| Trionychidae, gen. et sp. indet. | 90,6 | ZIN PH 102 | Acuática continental - Nakajima et al., 2017 |
| Trionychidae, gen. et sp. indet. | 91,2 | ZIN PH 122 | Acuática continental - Nakajima et al., 2017 |

Aspectos sistemáticos

Los aportes realizados desde la paleohistología del caparazón de las tortugas a la sistemática se han dado en diferentes categorías taxonómicas. El grupo más inclusivo, sin lugar a dudas, es el clado Testudinata el cual presenta una serie de rasgos propios que Scheyer y Sander (2007) consideraron como características plesiomórficas (e.g., estructura diploe de las placas). Estos aportes han proporcionado herramientas que ayudan a discriminar otros linajes dudosos, propuestos en el origen de las tortugas (Scheyer, 2008). Un ejemplo de una categoría menos inclusiva, quizás la más conocida y nombrada en la disciplina paleohistológica, es el caso de los Trionychidae (Scheyer et al., 2007; Scheyer et al., 2017). Este clado presenta una organización del tejido extremadamente particular, tanto que ha sido propuesto como una sinapomorfía del clado en varias ocasiones (Scheyer, 2007; Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007; Scheyer y Sander, 2007; Scheyer y Anquetin, 2008; Scheyer et al., 2012, 2017), incluso se ha utilizado para reconocer elementos aislados, atribuidos a partir de datos histológicos, entre otros, a los pantrionychidae (e.g., Vlachos et al., 2015). Por otro lado, también se destacan los conjuntos de características histológicas, que han sido utilizados para diferenciar clados, tal como los Solemyididae, cuya histología ósea muestran potencialidad de aplicación en sistemática (Scheyer et al., 2014c). También se han propuesto potenciales autapomorfías a nivel de especie, en clados

particulares como por ejemplo entre las tortugas marinas quelonioideas, *Rupelchelys breitzkretzi* (Scheyer et al., 2014a). En esta sección evaluaremos las diferentes características osteohistológicas obtenidas en esta tesis junto con los datos relevados de la bibliografía, plasmados en el apéndice C.

A excepción de *Rionegrochelys* cf. *R. caldieroi*, *Prochelidella cerrobarcinae* y Dermochelyidae gen. et sp. indeterminado, la estructura diploe es una característica presente en todas las muestras de tortugas ilustradas en esta tesis y en la bibliografía. En el caso de *Prochelidella cerrobarcinae*, la pérdida de la estructura diploe genera un alto grado de compactación en los tres elementos estudiados (dos costales y una periférica). Ninguno de los tres taxones citados muestra similitudes con algún tipo de patología ósea conocida. Asimismo, no parece haber relación tampoco con variable ontogenéticas ni de dimorfismo sexual (es este último caso, una explicación basada en el dimorfismo sexual implica la muy poco parsimoniosa idea de que hasta ahora todos los estudios paleohistológicas en Testudinata, incluyendo esta tesis, se basaron en muestras de un único sexo). De esta forma, el rasgo histológico mencionado presenta un alto potencial para la sistemática de estos taxones. Su valor como carácter sistemático debe ser, no obstante, testado a partir del estudio histológico de otros individuos correspondientes a estas especies. Por otro lado, si las relaciones sistemáticas no son sustentables, habría que evaluar si ésta es una adquisición convergente a algún tipo de adaptación.

La composición de la matriz de la corteza interna es una característica que en general no varía demasiado en cuanto el tipo de tejido y que muestra poca variación entre los clados. Al respecto, los Testudinata presentan en general una corteza compuesta por tejido pseudolamelar. Sin embargo, en *Podocnemis unifilis* y *Podocnemis vogli* se observa un claro patrón que difiere del que exhiben el resto de los Testudinata. Estas especies presentan en toda la corteza interna una matriz formada por tejido lamelar muy ordenado. En este tejido, cada una de las lamelas, las fibras intrínsecas que las componen cambian de dirección de forma alternada, otorgando una disposición y propiedades ópticas característica. Esta condición sólo ha sido reportada en otras dos especies del mismo género: *Podocnemis eritrocephala* (Scheyer, 2007, fig. 27) y *Podocnemis expansa* (Cadena y Schweitzer, 2012, fig. 3). Aunque este carácter debería ser evaluado en el resto de los representantes de género, el mismo muestra un enorme potencial para estudios

sistemáticos en género y, tal como ocurre para Trionychidae, podría ser empleado para identificar restos de placas muy fragmentarios. Se destaca del mismo modo que puede haber cierta tendencia en los Pelomedusoides a este gran ordenamiento en la corteza interna, como se puede observar en Pelomedusoides gen. et sp. indeterminado. Por otro lado, sólo en *Trapalcochelys sulcata* y *Condorchelys antiqua* se observó que la corteza interna presenta fibras estructurales (placas costales en el primero, placas neurales en segundo). Esta peculiaridad ha sido descrita también para una placa costal en *Stupendemys geographicus* (Scheyer, 2007; Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007). En este último caso, los autores proponen que dicho carácter sea considerado como una autapomorfía de la especie. En *Mendozachelys wichmanni*, la presencia de grandes osteonas secundarias presentes en la corteza externa podría ser un carácter propio del taxón, ya que no parece corresponder a un rasgo patológico u ontogenético (aunque no se descarta un posible dimorfismo sexual). En el Pelomedusoides gen. et sp. indeterminado, se destaca que el tejido pseudolamelar y matriz entretejida de la corteza externa se intercalan en diferentes partes de la corteza profunda y superficial, aunque en general el tejido pseudolamelar aparece más en la región profunda y la matriz de fibras entretejidas en la región superficial. Esta característica no se observa en ningún otro taxón. A diferencia de lo reportado para el género *Podocnemis*, en estos últimos taxones debe ampliarse el número de muestras a otros individuos de la misma especie para así poder corroborar si los patrones observados pueden o no tener un valor en estudios sistemáticos.

Finalmente, con respecto al resto de las particularidades microanatómicas y osteohistológicas reportadas, pese a que no se encontraron caracteres que agrupen taxones de forma claras y concisa, si se pudieron observar algunos patrones con potencialidad en sistemática (e.g. *Podocnemis*). En congruencia con estudios previos (Scheyer, 2007; Scheyer y Sanchez-Villagra, 2007; Scheyer et al., 2007; Scheyer, 2008; Scheyer, 2009; Scheyer et al., 2014; Scheyer et al., 2017; Skutschas et al., 2017), los datos aquí presentados validan a la microanatomía y la osteohistología del caparazón como fuente de información para estudios sistemáticos. Del mismo modo, cabe señalar que los caracteres histológicos se distribuyen en categorías taxonómicas muy poco inclusivas, tales como especies, géneros y, eventualmente familias. Como dato novedoso, se reconoce un carácter singular en la corteza interna de todas las especies de *Podocnemis* estudiadas (4 de

las 6 especies vivientes). Asimismo, se reconocieron rasgos con potencial utilización en sistemática en *Prochelidella cerrobarcinae*, *Trapalcochelys sulcata*, *Mendozachelys wichmanni* y *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado. Aunque, tal como se ha discutido en esta sección, existe variación a nivel histológico y microanatómico, el trazado de la aparición de los cambios observados es altamente dificultoso, puesto que ciertas características particulares son en realidad comunes a clados que no se encuentran cercanamente emparentados. De esta forma, muchos de los cambios importantes observados en el caparazón a nivel histológico parecen mostrar un enorme grado de homoplasia.

CONCLUSIONES

- Existe variación histológica tanto a nivel intra- como inter-elemento.
- Tanto las placas periféricas como las placas costales presentan en general rasgos histológicos particulares que las diferencian del resto de los elementos del caparazón.
- El aporte de osificación metaplásica no solo se observa en forma variable entre los distintos taxones y los distintos elementos del caparazón, sino también entre distintas regiones dentro del elemento.
- La osificación metaplásica ocurre únicamente en la corteza externa, salvo en contadas excepciones donde también se da en la corteza interna.
- Considerando los principales mecanismo de osificación del caparazón en Testudinata (periosteal y metaplásica), el aporte de tejido óseo por metaplasia se produce desde etapas ontogenéticas tempranas, luego este mecanismo puede extenderse durante todo el desarrollo del caparazón, o bien, puede ser reemplazado tardíamente por una osificación periosteal.
- La variación reportada en cuanto al aporte de la osificación metaplásica en el caparazón no muestra en principio ninguna característica que permita efectuar agrupaciones de taxones.
- Si bien el crecimiento en espesor de las placas durante la ontogenia se da hacia la región externa, se reporta, por primera vez y sólo en algunas especies, un patrón de crecimiento inverso (i.e. crecimiento hacia la región interna visto en *Chelonoidis chilensis*).
- La formación y mantenimiento de la ornamentación de los Testudinata se da por dos mecanismos básicos (variación en las tasas locales de depositación y reabsorción y nueva depositación de tejido óseo).
- No existe relación, en principio, entre el tipo o dimensión de la ornamentación y el patrón de formación y mantenimiento de la misma.
- La hipótesis de una relación directa entre la microestructura y osteohistología de los huesos del caparazón de los Testudinata y el

ambiente en el cual viven estos organismos no se encuentra soportada por los datos histológicos, ya sean cuantitativos como cualitativos.

- La microanatomía y osteohistología del caparazón es una fuente de información para estudios sistemáticos.
- Los caracteres histológicos se distribuyen en categorías taxonómicas muy poco inclusivas (i.e. especies, géneros y, eventualmente familias).
- Se reconoce un carácter singular dado por la presencia de tejido lamelar en la corteza interna de todas las especies de *Podocnemis* estudiadas.
- Se reconocieron rasgos con potencial utilización en sistemática como la interesante pérdida de la estructura diploe en *Prochelidella cerrobarcinae*, las fibras estructurales en la corteza interna de *Trapalcochelys sulcata*, las grandes osteonas secundarias en *Mendozachelys wichmanni* y la combinación de matrices pseudolamelar-entretejida en la corteza externa de *Pelomedusoides* gen. et sp. indeterminado.

Perspectivas futuras

Destacaremos algunas opiniones surgidas en la discusión que pretenden dar a las diferentes líneas de investigación una idea de lo que consideramos importante para el desarrollo de futuras investigaciones enfocadas en el estudio de la histología ósea en los Testudinata.

La importante variación encontrada dentro de los elementos y el poco conocimiento que se tiene al respecto, está en relación directa con la enorme importancia de incrementar el análisis microestructural intra-elementos, principalmente en especies vivientes. Del mismo modo, una profundización en el conocimiento de las causas que generan la variación intra- e inter-elementos podría dar luz a la comprensión de la misma. Asimismo, si los patrones de variación encontrados en el desarrollo de los elementos están correlacionados con otros factores, es importante saber cuáles son esos factores y cómo afectan el desarrollo. La profundización de estos estudios debería servir para descifrar el origen de los tejidos con características tanto de osificación metaplásica como periosteal, los cuales fueron reportados aquí en algunas especies. Con respecto a la estructura

propia de las denominadas fibras estructurales, una interesante línea de investigación surge de establecer cuál es el origen de la variación observada en las mismas dentro de Testudinata. Puesto que se considera que las fibras estructurales se corresponden directamente con las fibras colágenas de la dermis, el estudio de su variación podría brindar información novedosa sobre la estructura de este tipo de tejidos blandos en Testudinata.

En cuanto a los resultados en inferencias ecológicas, es de sustantiva importancia el desarrollar nuevos estudios en representantes actuales antes de continuar realizando inferencias en fósiles. Tal como se destacó anteriormente, no sólo factores ambientales están moldeando la histología del caparazón.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdalla, O. 1979. Ossification and mineralization in the tendons of the chicken (*Gallus domesticus*). *Journal of Anatomy*, 129:351-359.
- Achrai, B. y Wagner, H.D. 2014. Micro-structure and mechanical properties of the turtle carapace as a biological composite shield. *Acta Biomaterialia*, 9(4):5890-902. doi: 10.1016/j.actbio.2012.12.023.
- Agassiz, L. 1857. Contributions to the Natural History of the United States of America. Little, Brown, Boston. Vol. 1, Pts. 1 y 2:452.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geologico-paleontologica. Suplemento (adiciones y correcciones). La Plata. 1-13.
- Anquetin, J., Püntener, C., Joyce, W.G. 2017. A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade Thalassochelydia. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 58: 317-369.
- Ascenzi, A. y Bonucci, E. 1968. The compressive properties of single osteons. *Anatomical Record*, 161:377-392.
- Auffenberg, W. 1971. A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American Testudinides. *Copeia*, 1:106-117.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida State Museum: Biological Sciences*, 18:121-246.
- Banks, W.J. 1996. *Histología veterinaria aplicada*. Segunda ed. Editorial Manual Moderno. México D.F.
- Barrio, C., Carlini A.A., Goin, F.J. 1989. Litogénesis y antigüedad de la Formación Chinchinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Mendoza, Argentina, Actas, 4:149.
- Batsch, A.J.G.C. 1788: Versuch einer Anleitung zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Erster Theil. Allgemeine Geschichte der Natur; besondre der Säugthiere, Vögel, Amphibien und Fische. Jena: *Akademischen Buchhandlung*, 528.

- Baur, G. 1887. Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. *Berichte über die Versammlungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines*, 20:17-20.
- Bell, T. 1828. Characters of the order, families, and genera of the Testudinata. *Zoological Journal*, 3:513-516.
- Benson, R.B.J., Domokos, G., Várkonyi, P.L., Reisz, R.R. 2011. Shell geometry and habitat determination in extinct and extant turtles (Reptilia: Testudinata). *Paleobiology*, 37(4):547-562.
- Bona, P. 2006. Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 241:303-323.
- Bona, P. y Alcalde, L. 2008. Chondrocranium and skeletal development of *Phrynops hilarii* (Pleurodira: Chelidae). *Acta Zoologica* (Stockholm), 89:000-000. doi: 10.1111/j.1463-6395.2008.00356.x
- Bona, P. y de La Fuente, M.S. 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:569-582.
- Bona, P., Cladera, G., de la Fuente, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. In: *X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica*, Buenos Aires, Argentina, 269-274.
- Botfalvai G., Prondvai, E. Ösi, A. 2014. Inferred bite marks on a Late Cretaceous (Santonian) bothremydid turtle and a hylaeochampsid crocodylian from Hungary. *Cretaceous Research*, 50:304-317.
- Bour, R. 1973. Contribution à la connaissance de *Phrynops nasutus* (Schweiggcr: 1812) et *Phrynops tuberculatus* (Luederwaldt 1926). Description d'une nouvelle sous-espèce originaire du Paraguay, *Phrynops tuberculatus vanderhaegei*. (Testudinata-Pleurodira-Chelidae). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 98:175-190.
- Bour, R. 1980. Essai sur la taxonomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 4:541-546.

- Bour, R. y Zaher, H. 2005. A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of Northeastern Brazil (Chelonii: Chelidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45:295-311.
- Broin de, F y de la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie*, 79:169-232.
- Broin de, F. 1984. *Proganochelys ruchae* n. sp., Chélonien du Trias supérieur de Thaïlande. *Studia Geologica Salmanticensia*, volumen especial I, *Studia Palaeocheloniologica*, 1:87-94.
- Broin de, F. 1987. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part IV, Chelonia. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Paleontología*, 3:131-139.
- Broin, F. de y de la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie*, 79:169-232.
- Bromage, T.G., Goldman, H.M., McFarlin, S.C., Warshaw, J., Boyde, A., Riggs, C.M. 2003. Circularly polarized light standards for investigations of collagen fiber orientation in bone. *The Anatomical Record*, 274B:157-168.
- Buffrénil, V. de, Clarac, F., Canoville, A., Laurin, M. 2016. Comparative data on the differentiation and growth of bone ornamentation in gnathostomes (Chordata: Vertebrata). *Journal of Morphology*, 277:634-670.
- Buffrénil, V. de. 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology*, 99:155-166.
- Burke, A.C. 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel bauplan. *Journal of Morphology*, 199:363-378.
- Burke, A.C. 1991. The Development and Evolution of the Turtle Body Plan: Inferring Intrinsic Aspects of the Evolutionary Process from Experimental Embryology. *American Zoologist*, 31(4):616-627.
- Buskirk, J.R. 1993. Distribution, status and biology of the tortoise, *Geochelone chilensis*, in Río Negro Province, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 28:233-249.
- Cabrera, M.R. 1998. *Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral*. Talleres gráficos BR Copias, Córdoba, Argentina, 108.
- Cabrera, M.T. 1995. Comparative composition of turtles species in four natural regions of the Chacoan Domain, South America. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 23:41-52.

- Cadena, E.A. y Joyce, W.G. 2015. A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clades Platycheilyidae and Dortokidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 56(1):3-20.
- Cadena, E.A. y Schweitzer, M.H. 2012. Variation in osteocytes morphology vs bone type in turtle shell and their exceptional preservation from the Jurassic to the present. *Bone*, 51:614-620. doi: 610.1016/j.bone.2012.1005.1002
- Cadena, E.A., Ksepka D.T., Norell M.A. 2013. New material of *Mongolemys elegans* Khosatzky and Mlynarski, 1971 (Testudines: Lindholmemydidae), from the Late Cretaceous of Mongolia with comments on bone histology and phylogeny. *American Museum Novities*, 3766:1-27.
- Castanet, J. 2006. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Compe Rendu Palevol*, 5:629-635.
- Castanet, J., Francillon Vieillot. H., Meunier, F.J., de Ricqlès, A. 1993. Bone and individual aging. En: B.K. Hall (ed.), *Bone*, Vol 7, CRC Press, Boca Raton, 245-283.
- Cattoi, N. y Freiberg, M. 1961. Nuevo hallazgo de *Chelonia* extinguidos en la República Argentina. *Physis*, 22:202.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. In: *Museo Regionale di Scienze naturali*, Monograph IV, Torino.
- Cerda, I.A. y Desojo, J.B. 2011. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. *Lethaia*, 44:417-428.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55:389-98.
- Cerda, I.A. y Desojo, J.B. 2011. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. *Lethaia*, 44:417-428.
- Cerda, I.A., Sterli, J., Scheyer, T. 2016. Bone shell microstructure of the *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *Compte Rendu Palevol*, 821:1-14. doi: 10.1016/j.crpv.2015.01.004

- Chen, I.H., Kiang, J.H., Correa, V., Lopez, M.I., Chen, P.Y., McKittricka, J., Meyers, M.A. 2014. Armadillo armor: Mechanical testing and microstructural evaluation. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 4(5):713-722. doi: 10.1016/j.jmbbm.2010.12.013
- Cherepanov, G.O. 1995. Ontogenetic development of the shell in *Trionyx sinensis* (Trionychidae, Testudinata) and some questions on the nomenclature of bony plates. *Russian Journal of Herpetology*, 2(2):129-133.
- Clark, J. 1932. A new anosteirid from the Uinta Eocene. *Annals of the Carnegie Museum*, 21:161-170.
- Cope, E.D. 1865. Third contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 17:185-198.
- Cope, E.D. 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 18:242-300.
- Cope, E.D. 1869. Seventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 11:147-169.
- Cope, E.D. 1870. Seventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 11:147-169.
- Cope, E.D. 1877. Descriptions of extinct vertebrata from the Permian and Triassic formations of the United States. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 17:182-195.
- Cormack, D.H. 1988. *Histología De Ham*. Novena ed. Interamericana, Mc Graw Hill, 892.
- Cox, C.B. 1969. The problematic Permian reptile Eunosaurus. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 18:165-196.
- Chinsamy Turan, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone: Deciphering biology with fine-scale techniques. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 195.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana*, 29:39-44
- Cúneo, N.R. y Bowring, S. 2010. Dataciones geocronológicas preliminares en la Cuenca Cañadón Asfalto, Jurásico de Chubut, Argentina. En: *X ° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*.

- Currey, J. D. 2002. *Bones: Structure and Mechanics*. Princeton University Press. Princeton, 456.
- Danilov, I.G. 2005. Die fossilen Schildkröten Europasin: U. Fritz (ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIIB: Schildkröten (Testudines) II. Aula-Verlag, Wiebelsheim, 329-441.
- Daudin, F.M. 1801. *Histoire Naturelle, Generale et Particuliere des Reptiles*. Dufart, France.
- de Braga, M., y Rieppel, O. 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120:281-354.
- de la Fuente M.S. y Fernández, M.S. 2010. An unusual pattern of limb morphology in the Tithonian marine turtle *Neusticemys neuquina* from the Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Lethaia*, 44(1):15-25. doi 10.1111/j.1502-3931.2010.00217
- de la Fuente, M.S y Cabrera, M. 1988. Comentarios sobre las tortugas fósiles de Sierra Chica (provincia de Córdoba, Argentina). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 4:65-74.
- de la Fuente, M.S. 1986. Un quérido Montehermosense (Plioceno Temprano-Medio) en las proximidades de Cosquín, provincia de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana*, 23 (1-2):65-74.
- de la Fuente, M.S. 1988. [Las tortugas Chelidae (Pleurodira) y Testudinidae (Cryptodira) del Cenozoico argentino. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 270].
- de la Fuente, M.S. 1992. Las tortugas Chelidae del Terciario superior y Cuaternario del territorio argentino. *Ameghiniana*, 29:211-299.
- de la Fuente, M.S. 1993. Un posible Podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en el Cretácico tardío de la Patagonia. Implicaciones paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 30(4):423-433.
- de la Fuente, M.S. 1994. Descripción de nuevos especímenes y relaciones filogenéticas de *Chelonoidis gringorum* (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno temprano de Patagonia central. *Studia Geologica Salmanticensia*, 30:107-131.
- de la Fuente, M.S. 1997. Las tortugas terrestres gigantes (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno tardío – Plioceno del territorio argentino. *Studia Geologica Salmanticensia*, 33:91-120.

- de la Fuente, M.S. 1999. A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: Taxonomic and palaeoenvironmental considerations. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12:109-136.
- de la Fuente, M.S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 77:559-575.
- de la Fuente, M.S. 2007. Testudines. En: Gasparini, Z., Salgado, L., Coria, R.A. (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, 50-86.
- de la Fuente, M.S. e Iturralde-Vinent, M. 2001. A new pleurodiran turtle from Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology*, 75(4):860-869.
- de la Fuente, M.S. y Bona, P. 2002. Una nueva especie del género *Hydromedusa* Wagler (Pleurodira, Chelidae) del Paléogeno de Patagonia. *Ameghiniana*, 39:77-83.
- de la Fuente, M.S. y Casadio, S. 2000. Un nuevo osteopigino (Chelonii: Cryptodira) de la Formación Roca (Paleoceno inferior) de Cerro Bayos, provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 37(2):235-246.
- de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 1989 *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg, 1961, from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the Infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Studia Geologica Salmanticensia Studia Palaeocheloniologica*, 3:25-32.
- de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 2011. An unusual pattern of limb morphology in the Tithonian marine turtle *Neusticemys neuquina* from the Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Lethaia*, 44:15-25.
- de la Fuente, M.S. y Lapparent de Broin, F. 1997. An Araripemys-like decorated pleurodire turtle in the Paleocene of northwestern Argentina. *Geobios*, 30(2):235-242.
- de la Fuente, M.S. y Ledesma, A. 1985. Presencia de *Platemys* sp. en sedimentitas del Neógeno de la provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 2:9.
- de la Fuente, M.S., Barbieri, R., Chafraat, P. 2010. Una tortuga Chelidae (Testudines: Pleurodira) de cuello largo en el Grupo Neuquén, Río Negro,

- Argentina. Significado cronológico y paleobiogeográfico. *Andean Geology*, 37:398-412.
- de la Fuente, M.S., Calvo, J.O., González Riga, B.J. 2007. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin Argentina. *Ameghiniana*, 44(2):485-492.
- de la Fuente, M.S., Fernández, M.S., Parras, A., Herrera, Y. 2009. *Euclastes meridionalis* (de la Fuente & Casadío) (Testudines: Pancheloniidae) from Danian levels of the Jagüel Formation at Cerro Azul, Northern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 253:327-339.
- de la Fuente, M.S., Lapparent de Broin, F., Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* subgroup (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 172:237-244.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I., Jannello J.M., Sterli, J., Garrido, A.C., Garcia, R.A., Salgado, L., Canudo, J.I., Bolatti, R. 2017b. Unusual shell anatomy and osteohistology in a new Late Cretaceous panchelid turtle from northwestern Patagonia, Argentina *Acta Palaeontologia Polonica*, 62(x):xxx-xxx. <https://doi.org/10.4202/app.00340.2017>.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Filippi, L., Cerda, I. 2015. Longneckedchelid turtles from the Campanian of northwestern Patagonia with comments on K/P survivorship of *Yaminuechelys* lineage. *Comptes Rendus Paleoevol*, 14:563-576. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.04.008>.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Sterli, J., González Riga, B., Novas, F. 2015. A new short-necked chelid turtle from the Loncoche Formation (Late Campanian-Early Maastrichtian) Mendoza province, Argentina: Macro, microanatomy, and preliminary phylogenetic relationships. *PeerJ PrePrints*, 3:1104. <https://dx.doi.org/10.7287/peerj.preprints.894v1>
- de la Fuente, M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Sterli, J., González Riga, B., Novas, F. 2017a. A new short-necked chelid turtle from the Loncoche Formation (Late Campanian- Early Maastrichtian) Mendoza province, Argentina: Macro, microanatomy, and preliminary phylogenetic relationships. *Cretaceous Reserch*, 69:147-168.

- de la Fuente, M.S., Noriega, J.I., Piña, C.I. 2002. *Trachemys dorbigni* (Duméril y Bibron, 1835) (Cryptodira: Emydidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 16:65-72.
- de la Fuente, M.S., Santillana, S.N., Marensi, S.A. 1995. En Eocene leatherback turtle (Cryptodira: Dermochelyidae) from Seymoure Island, Antartica. *Stydia Geologica Salmanticensia*, 31:21-34.
- de la Fuente, M.S., Sterli, J., Maniel, I.J. 2014. *Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles*. Springer Earth System Sciences. Dordrecht and Heidelberg, 168.
- de la Fuente, M.S., Umazano, A.M., Sterli, J., Carballido, J.L. 2011. New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino formation (Aptian - Albian?), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 32(4):527-537.
- de la Fuente, M.S., Zacarias, G., Vlachos, E. (en prensa). A review of the fossil record of the South American turtles of the clade Pan-Testudinoidea. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, xx:xxx-xxx.
- Delfino, M., Scheyer, T.M., Chesi, F., Fletcher, T., Gemel, R., Macdonald, S., Rabi, M., Salisbury, S.W. 2013. Gross morphology and microstructure of type locality ossicles of *Psephophorus polygonus* Meyer, 1847 (Testudines, Dermochelyidae). *Geological Magazine*, 1-16. doi: 10.1017/S001675681200091x
- Derr, J.N., Bickham, J.W., Greebaum, I.F., Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A. 1987. Biochemical systematics and evolution in the South American turtle *Platemys* (Pleurodira: Chelidae). *Copeia*, 1987:370-375.
- Dingus, L., Clarke, J., Scott, G.R., Sweisher III, C.C., Coria, R.A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates*, 3290:1-11.
- Duméril, A.M.C. y Bibron, G. 1835. Erpetologie generale ou histoire naturelle complete des reptiles. *Librairie Encyclopedique de Roret*, Paris (2).
- Enlow, D.H. 1963. *Principles of bone remodeling*. Charles C Thomas, Springfield, Ill., 133.
- Enlow, D.H. 1969. The bone of reptiles. En: E.C. Gans (ed.) *Biology in reptilia*, Academic Press, New York, 45-80.

- Enlow, D.H. y Brown, S.O. 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissue. Part I. *Texas Journal of Science*, 8:405-443.
- Ernst, C.H. 1983a. *Platemys pallidipectoris*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 325:1-2.
- Ernst, C.H. 1983b. *Platemys spixii*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 326:1-2.
- Ernst, C.H. 1983c. *Platemys radiolata*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 339:1-2.
- Ernst, C.H. y Barbour, R.W. 1989. *Turtles of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 313.
- Ernst, C.H., Altenburg, R.G.M., Barbour, R.W. 2000. *Turtles of the World*. World Biodiversity Database, CD-ROM Series, Windows, Version 1.2. Biodiversity Center of ETI, Amsterdam.
- Fawcett, D.W. 1995. *Tratado de Histología Bloom-Fawcett*. Doceava ed. Editorial Interamericana McGraw-Hill, Madrid, 1044.
- Fernández, M.F. y de la Fuente, M.S. 1988. Una nueva tortuga (Cryptodira: Thalassemydidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico: Titoniano) de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 25:129-138.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos Argentina. *Ameghiniana*, 30:283-295.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1994. Las tortugas Casiquelidias de las calizas litográficas Titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30(3):283-295.
- Fitzinger, L.J. 1843. *Systema Reptilium. Fasciculus Primus: Amblyglossae*. Vindobonae: Braumuller und Seidel, 106.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G., de la Fuente, M.S., Dieguez, S., Bond, M. 2016. Paleontology and stratigraph of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza. *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, 135-154.
- Foth, C., Rabi, M., Walter, G.J. 2017. Skull shape variation in extant and extinct Testudinata and its relation to habitat and feeding ecology. *Acta Zoologica* (Stockholm), 0:1-16. doi: 10.1111/azo.12181

- Fraas, E. 1913 Proterochersis, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde*, 80:1-30.
- Francillon Vieillot, H., Buffrénil, V. de, Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., De Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (ed.), *Skeletal biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Volume 1. Van Nostr and Reinhold, New York, 471-548.
- Frazier, J.G. 1986. Epizoic barnacles on pleurodiran turtles: Is the relationship rare? *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99:472-477.
- Freiberg, M.A. 1945. Una nueva especie de tortuga del género *Platemys* Wagler. *Physis*, 20:19.
- Freiberg, M.A. 1973. Dos nuevas tortugas terrestres de Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 46:81-93.
- Frits, U., Alcalde, L., Vargas Ramírez, M., Goode, E.V., Fabious-Turoblin, D.U., Prashag, P. 2012. Northern genetic richness and southern purity, but just one species in *Chelonoidis* complex. *Zoologica Scripta*, 41:220-232.
- Gaffney, E.S, Meylan, P.A., Wood, R.C., Simons, E., Campos D.A. 2011. Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 350:1-238.
- Gaffney, E.S. 1977. The side-necked turtle family Chelidae: A theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates*, 2620:1-28.
- Gaffney, E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 194:1-263.
- Gaffney, E.S. 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 229:1-166.
- Gaffney, E.S. y Meylan, P.A. 1988. A phylogeny of Turtles. En: M. J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematic Association, Special Volume, Clarendon Press, Oxford, 35A:157-219.
- Gaffney, E.S., Hutchison, J.H., Jenkins, F.A., Meeker, L.J. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science*, 237:289-292.

- Gaffney, E.S., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Vacca, R., Kool, L. 2007. *Chubutemys* a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates*, 3599:1-35.
- Gaffney, E.S., Scheyer, T.M., Johnson, K.G., Bocquentin Villanueva, J., Aguilera, O.A. 2008. Two new species of the side necked turtle genus, *Bairdemys* (Pleurodira, Podocnemididae), from the Miocene of Venezuela. *Paläontologie zeitschrift*, 82:209-229.
- Gaffney, E.S., Tong, H., Meylan, P.A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 300:1-698.
- Garcés-Restrepo, M.F., Giraldo, A. Carr, J.L. 2013. Ecología poblacional y variación morfológica de la tortuga de río Chocoana (*Rhinoclemmys nasuta*) en dos localidades de la costa pacífica de Colombia. *Boletín científico Centro de museos Museo de Historia Natural*, 17(2):160-171.
- Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12(2):121-177.
- Garrido, A.C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) en la Cuenca Neuquina. *Relatorio del 18° Congreso Geológico Argentino*, 1:231-244.
- Gasparini, Z., Sterli, J., Parras, A., O Gorman, J.P., Salgado, L., Varela, J., Pol, D. 2015. Late Cretaceous reptilian biota of the La Colonia Formation, central Patagonia, Argentina: occurrences, preservation and paleoenvironments. *Cretaceous Research*, 54:154-168.
- Gauthier, J., Klugel, A.G., Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4:105-209.
- Geneser, F. 2003. *Histología*, Tercera ed. Editorial Médica Panamericana, España, 813.
- Georgalis, G.L. y Joyce, W.J. 2017. A Review of the Fossil Record of Old World Turtles of the Clade Pan-Trionychidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58(1):115-208.

- Gilbert, S.F., Loredó, G.A., Brukman, A., Burke, A.C., 2001. Morphogenesis of the turtle shell: The development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evolution & Development*, 3:47-58.
- Girondot, M. y Laurin, M. 2003. Bone Profiler: a tool to quantify, model and statistically compare bone section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23:458-461.
- González Riga, B.J. 1999. Hallazgo de vertebrados fósiles en la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 36:401-410.
- Gow, C.E. y de Klerk, B. 1997. First record of Eunotosaurus (Amniota: Parareptilia) from the Eastern Cape. *Palaeontologia Africana*, 34:27-31.
- Gray, J.E. 1844. Catalogue of the tortoises, crocodiles, and amphisbaenians in the Collection of the British Museum. *British Museum (Natural History)*, 1:1-80.
- Gray, J.E. 1856. On some new species of freshwater tortoises from North America, Ceylon and Australia, in the collection of the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 197-202.
- Gray, J.E. 1863. Notes on American Emydidae, and Professor Agassiz's observations on my catalogue of them. *Annals and Magazing of Natural History London*, 3:176-183.
- Gray, J.E. 1870. Supplement to the catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I. Testudinata (tortoises). Taylor & Francis, London.
- Gray, J.E. 1872. Notes on the mud-tortoises of India (Trionyx, Geoffroy). *Annals and Magazing of Natural History London*, 10:326-340.
- Gray, J.E. 1873. On a new freshwater tortoise from Borneo (*Orlitia borneensis*). *Annals and Magazing of Natural History London*, 11:156-157.
- Gregory, W.K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 86:275-326.
- Groombridge, B. 1982. The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book. Testudines. Crocodylia. Rhynchocephalia Part 1.
- Günter, A. 1884. Contribution to our knowledge of *Hydromedusa*, a genus of South American freshwater turtles. *Annals and Magazing of Natural History London*, 14:421-425.

- Hall, B.K. 2005. Bone and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology. Elsevier Academic Press. London, 792.
- Harrassowitz, H.L.F. 1922. Die Schildkrötengattung *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. *Abhandlungen der Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt*, 6:133-239.
- Hill, R.V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, 54:530-547.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, 267, 1441-60.
- Hirasawa, T., Nagashima, H., Kuratani, S., 2013. The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nature Communications*, 4:2107. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms3107>
- Hirayama, R., Brinkman, D.B., Danilov, I.G. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology*, 7:181-198.
- Hoogmoed, M.S. y Grüber, U. 1983. Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Museum in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). *Spixiana*, 9:319-415.
- Houssaye, A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4:325-340.
- Hugo, C.A. y Leanza, H.A. 2001a. Hoja Geológica 3069- IV General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Minerales*. SEGEMAR. Boletín, 308:1-65.
- Hugo, C.A. y Leanza, H.A. 2001b. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina, Provincia de Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Minerales*. SEGEMAR. Boletín, 309:1-53.
- Iverson, J.B. 1985. Checklist of the turtles of the world with English common names. *SSAR Herpetological Circular*, 14:1-14.
- Iverson, J.B. 1986. A checklist with distribution maps of the turtles of the world. Iverson, Richmond.
- Iverson, J.B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Privately Printed, Richmond.

- Jannello, J.M., Cerda, I.A., de la Fuente, M.S. 2016. Shell bone histology of the long-necked chelid *Yaminuechelys* (Testudines: Pleurodira) from the Late Cretaceous-Early Palaeocene of Patagonia with comments on the histogenesis of bone ornamentation. *Science of Nature (Naturwissenschaften)*, 103:26. doi: 10.1007/s00114-016-1346-3
- Jannello, J.M., Maniel, I., Previtera, E., de la Fuente, M.S. 2018. *Linderochelys rinconensis* (Testudines: Pan-Chelidae) from the Upper Cretaceous of northern Patagonia: New insights from shell bone histology, morphology and diagenetic implications, *Cretaceous Research*, 83:47-61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2017.05.011>
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48:3-102.
- Joyce, W.G. 2014. A review of the fossil record of turtles of the clade Pan-Carettochelys. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 55:3-33.
- Joyce, W.G. 2017. A Review of the Fossil Record of Basal Mesozoic Turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58(1):65-113.
- Joyce, W.G., Lucas, S.G., Scheyer, T.M., Heckert, A.B., y Hunt, A.P. 2009. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276:507-513.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. Lyson, T.R. Warnock, R.C.M, Donoghue, P.C.J. 2013. A divergence dating analysis of turtles using fossil calibrations: an example of best practices. *Journal of Paleontology*, 87:612-634.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., 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*, 78:989-1013.
- Joyce, W.G., Sterli, J., Chapman, S.D. 2014. The skeletal morphology of the solemydid turtle *Naomichelys speciosa* from the Early Cretaceous of Texas. *Journal of Paleontology*, 88:1257-1287.
- Karl, H.V., Lindow, B.E.K., Tütken, T. 2012. Miocene leatherback turtle material of the genus *Psephophorus* (testudines: dermochelyoidea) from the Gram formation (Denmark). *Studia Palaeocheloniologica*, 4:205-216.

- Karl, H.V., Tichy, G. 1999. Zur Taxonomie eines neuen Tribus von Seeschildkröten aus dem Oligozän von Deutschland (Testudines: Chelonioidea). The taxonomy of a new tribe of sea-turtles from the Oligocene of Germany (Testudines: Chelonioidea). *Joannea - Geologie und Paläontologie*, 1:61-77.
- Anquetin, J., Püntener, C., Joyce, W.G. 2017. A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade Thalassocheilydia. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58:317-369.
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48:3-102.
- Sterli, J. y Joyce, W. G. 2007. The cranial anatomy of the Early Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:675-694.
- Klajn, I.T. 1760. *Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere* (translation by F.D. Behn). Jonas Schmidt, Lübeck, 381.
- Khosatzky, L.I. 1996. New turtle from the Early Cretaceous of Central Asia. *Russian Journal of Herpetology*, 3:89-94.
- Khosatzky, L.I. 1997. Big turtle of the Late Cretaceous of Mongolia. *Russian Journal of Herpetology*, 4(2):148-154.
- Khosatzky, L.I., y Młynarski, M. 1971. Chelonians from the upper Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia. *Paleontologica Polonica*, 25:131-144.
- King, F.W. y Burke, R.L. 1989. Crocodylian, tuatara and turtle species on the world. Association of Systematics Collections, Washington, DC.
- Köhler, M. y Moyà Solà, S. 2009. Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:20354-20358.
- Landis, W.J. y Silver, F.H. 2002. The structure and function of normally mineralizing avian tendons. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 133:1135-1157.
- Lapparent de Broin, F. y de la Fuente, M.S. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Académie des Sciences de Paris*, 333:463-470.
- Lapparent de Broin, F., de la Fuente, M.S., Fernandez, M.S. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new

- examination of the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paléobiologie*, 26(1):99-36.
- Lapparent de Broin, F.D. y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris Sciences de la Terre et des Planètes Earth and Planetary Sciences*, Série II a, 323:729-735.
- Laurin, M., Girondot, M., Loth, M.M., 2004. The evolution of long bone microstructure and lifestyle in lissamphibians. *Paleobiology*, 30:589-613.
- Laurin, M., Reisz, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113:165-223.
- Leanza, H.A. 1980. The Lower and Middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, province of Neuquén. Argentina. *Zitteliana*, 5:1-49.
- Leanza, H.A. 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from Southern Neuquén Basin, Argentina. Field Guide. *Instituto Superior de Correlación Geológica*, Serie Miscelánea, 4:1-30.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969- III - Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Naturales*. SEGEMAR. Boletín, 218:1-135.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 2001. Hoja Geológica 3969-I - Zapala, provincia del Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Naturales*. Boletín 275:1-128.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S, Novas, F.E., de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapods assemblages. *Cretaceous Research*, 25:61-87.
- LeConte, J. 1830. Description of the species of North American tortoises. *Annals of the Lyceum of Natural History*, 3:91-131.
- Lee, M.S.Y. 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of "parareptiles". *Biological Reviews*, 70:459-547.
- Lee, M.S.Y. 1997. Reptile relationships turn turtle. *Nature*, 389:245-246.
- Leidy, J. 1856. Notices of the remains of extinct reptiles and fishes discovered by Dr. F.V. Hayden in the bad lands of the Judith River, Nebraska Territory. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 8:72-73.
- Leidy, J. 1889. Description of vertebrate remains from Peace Creek, Florida. *Transactions of the Wagner Free Institute of Science of Philadelphia*, 2:13-31.

- Levrat-Calviac, V. y Zylberberg, L. 1986. The structure of the osteoderms in the vgekkko: *Tarentola mauritanica* Tarentola mauritanica. *The American Journal of Anatomy*, 176:437-466.
- Lewontin, R. y Levins, R. 2015. *El biólogo dialéctico*. Primera ed. RyR., Ciudad Autónoma de Buenos Aires,
- Lima, F.C, Quagliatto Santos, A.L., Vieira, L.G., da Silva-Junior, L.M., Romao, M.F., Salgueiro de Simone, S.B, Hirano, L.Q.L., Magnino Silva, J.M, Montelo, K.M., Malvasio, A. 2011. Ontogeny of the Shell Bones of Embryos of *Podocnemis unifilis* (Troschel, 1848) (Testudines, Podocnemididae). *The Anatomical Record*, 294:621-632.
- Lindholm, W.A., 1929. Revidiertes Verzeichnis der Gattungen der rezenten Schilskröten nebst Notizen zur Nomenklatur einiger Arten. *Zoologischer Anzeiger*, 81:275-272.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio Decima, Reformata, 823.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio Duodecima, Reformata, 832.
- Loveridge A, Williams E (1957) Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 115:163-557.
- Luederwaldt, H. 1926. Os Chelonios brasileiros com a lista das especies do Museu Paulista. *Revista do Museu Paulista*, 14:404-468.
- Lyson, R.T., Bever, G.S., Scheyer, T.M., Hsiang, A.Y., Gauthier, J.A. 2013. Evolutionary Origin of the Turtle Shell. *Current Biology*, 23:12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.05.003>
- Maniel, I. y de la Fuente, M.S. 2016. A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade Pan-Chelidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 57:191-227.
- Maniel, I.J. 2016. [Anatomía, Diversidad y Sistemática de las tortugas Pleurodira del Cretácico de Patagonia. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.]

- Maniel, I.J., de la Fuente, M.S., Sterli, J. 2012. New Material of *Hydromedusa casamayorensis* from the Middle Eocene of Patagonia and its Phylogenetic Implications. *Symposium on turtle evolution*, Tübingen, Germany, Libro de Resúmenes, 29.
- Marmi, J., Vila, B., & Galobart, A. 2009. *Solemys* (Chelonii, Solemydidae) remains from the Maastrichtian of Pyrenees: evidence for a semi-aquatic lifestyle. *Cretaceous Research*, 30(5):1307-1312.
- Marshall, L.G., Drake, R.E., Curtis, G.H. 1986. 40K-40Ar calibration of Late Miocene-Pliocene mammal-bearing Huayquerías and Tunuyán formations, Mendoza province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 60:448-457.
- Matzke, A.T., M.W. Maisch, G. Sun, H.U. Pfretzschner, Stöhr, H. 2005. A new Middle Jurassic xinjiangchelyid turtle (Testudines; Eucryptodira) from China (Xinjiang, Junggar Basin). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:63-70.
- McArthur, J.M., Crame, J.A., Thirlwall, M.F. 2000. Definition of Late Cretaceous stage boundaries in Antarctica using strontium isotope stratigraphy. *Journal of Geology*, 108:623-640.
- McBee, K., Bickham, J.W., Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A. 1985. Karyotypic variation in the genus *Platemys* (Testudines: Pleurodira). *Copeia*, 1985:445-449.
- McCord, W.P., Joseph-Ouni, M., Lamar, W. 2001. Taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical*, 49:715-764.
- Mendía, J., Bayarsky, A. 1981. Estratigrafía del Terciario en el Valle inferior del río Chubut. *Actas 7 Congreso Geología Argentina*, 3:593-606.
- Merrem, B. 1820. *Versuch eines Systems der Amphibien, Tentamen Systematic Amphiborum*. Krieger, Marburg.
- Mikan, J.C. 1820. *Delectus Florae et Faunae Brasiliensis*. Antoinii Strauss, Wien.
- Mittermeier, R.A. y Wilson, R.A. 1974. Redescription of *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824), an Amazonian pelomedusid turtle. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 28:147-162.
- Młynarski, M. 1976. *Teil 7: Testudines*. Handbuch der Paläoherpetologie *Encyclopedia of Paleoherpetology*, 130.

- Moll, E.O. y Legler, J.M. 1971. The life history of a Neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Science Bulletin. Natural History Museum of Los Angeles*, 11:1-102.
- Moss, M.L. 1969. Comparative histology of dermal sclerifications in reptiles. *Acta Anatomica*, 73:510-533.
- Müller, J. 2003. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Naturwissenschaften*, 90:473-476.
- Müller, J. 2004. The relationships among diapsid reptiles and the influence of taxon selection. In: Arratia, G., Wilson, M.V.H., Cloutier, R. (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiations of Vertebrates*. München, 379-408.
- Müller, L. 1935. Über eine neue *Podocnemis*-Art (*Podocnemis vogli*) aus Venezuela nebst ergänzenden Bemerkungen über die systematischen Merkmale der ihr nächstverwandten Arten. *Zool Anzeiger*, 110:97-109.
- Musacchio, E. y Chebli, G.A. 1975. Ostrácodos no marinos y carófitas del Cretácico Inferior de las provincias de Chubut y Neuquén. *Ameghiniana*, 12:70-96.
- Musacchio, E.A. 1972. Charophytas del Cretácico Inferior en sedimentitas chubutenses al este de La Herrería, Chubut. *Ameghiniana*, 9:354-356.
- Musacchio, E.A. 2006. Charophyta del Cretácico Tardío y el Paleoceno del centro oeste de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 9:93-100.
- Musacchio, E.A. y Vallati, P. 2007. Late Cretaceous non marine microfossil of the Plottier Formation (Cretaceous) at Zampal, Argentina. In: E. Diaz Martinez and I. Rabano (eds.), *4° European Meeting on the Paleontology and Stratigraphy of Latin America*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. *Cuadernos del Museo Geominero*, 8:273-278.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., 2007. On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function, and the chelonian body plan. *Development*, 134:2219-2226.
- Nagashima, H., Shibata, M., Taniguchi, M., Ueno, S., Kamezaki, N., Sato, N. 2014. Comparative study of the shell development of hard and soft-shelled turtles. *Journal of Anatomy*, 225(1):60-70. doi:10.1111/joa.12189
- Nakajima, Y., Danilov, I.G., Hirayama, R., Sonoda, T., Scheyer, S.H. 2017. Morphological and histological evidence for the oldest known softshell

- turtles from Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2017.1278606.
- Nessov, L.A., 1977. A new genus of pitted-shelled turtle from the Upper Cretaceous of Karakalpakia. *Paleontological Journal*, 10:96-107.
- Nullo, F. y Proserpio, C. 1975. La Formación Traquetrén en Cañadón del Zaino (Chubut) y sus relaciones estratigráficas en el ámbito de la Patagonia, de acuerdo a la flora, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30:133-150.
- Olivero, E.B., Scasso, R.A., Rinaldi, C.A. 1986. Revision of the Marambio Group, James Ross Island, Antarctica. *Instituto Antártico Argentino, Contribución* 331:1-29.
- Oppel, M. 1811. *Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrum einer Naturgeschichte derselben*. München, 86.
- Organ, C.L. y Adams, J. 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:602-613.
- Oriozabala, C., Sterli, J., González Ruiz, L. (en prensa). Morphology of the mid-sized tortoises (Testudines: Testudinidae) from the Middle Miocene of northwestern Chubut (Argentina). *Ameghiniana*, xxx.
- Pascual, R., Goin, F.J., González, P., Ardolino, A., y Puerta, P.F. 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas*, 22(3):395-414.
- Perea, D., Soto, M., Sterli, J., Mesa, V., Toriño, P., Roland, G., Da Silva, J. 2014. *Tacuarembemys kusteriae*, gen. et sp. nov., a new Late Jurassic–? earliest Cretaceous continental turtle from western Gondwana, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(6):1329-1341. DOI: 10.1080/02724634.2014.859620
- Pereira, A.G., Sterli, J., Moreira, F.R., Schrago, C.G. 2017. Multilocus phylogeny and statistical biogeography clarify the evolutionary history of major lineages of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 113:59-66.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M., Murelaga, X. 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research*, 36:151-161.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M., Murelaga, X. 2013. The turtles from the uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain):

- anatomical, systematic, biostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 44:64-82.
- Ponce, D.A., Cerda, I.A., Desojo, J.B., Nesbitt, S.J. 2017. The osteoderm microstructure in doswelliids and proterochampsids and its implications for palaeobiology of stem archosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(4):819-831.
- Price, L.I. 1953. Os Quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. Serviço Gráfico do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 147:1-34.
- Price, L.I. 1973. Quelônio amphychelydia no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 3:84-96.
- Pritchard, P.C.H. 1979. *Encyclopedia of turtles*. TFH Publications, Jersey City, 895.
- Pritchard, P.C.H. y Trebbau, P. 1984. The Turtles of Venezuela. Contribution to Herpetology, *Society Study Amphibians, Reptiles. Publications*, 2:1-403.
- Rafinesque, C.S. 1815. *Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des Corps Organises*. Privately printed, Palermo.
- Ramsay, E.P. 1886. On a new genus and species of fresh water tortoise from the Fly River, New Guinea. *Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales*, (2)1:158-162.
- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies*, 41:25-72.
- Reisz, R.R. y Laurin, M. 1991. Owenetta and the origin of turtles. *Nature*, 349:324-326.
- Rhodin, A.G. y Mittermeier, R.A. 1983. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex. Advances in herpetology and evolutionary biology. *Museum of Comparative Zoology*, 58-73.
- Rhodin, A.G.J. 1985. Status and taxonomic relationships of South American chelid turtles. *American Philosophical Society Grantee's Reports*, 41:291-293.
- Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., Bour, R., Fritz, U., Georges, A., Shaffer, H.B., van Dijk, P.P. 2017. Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of

- Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (Eighth ed.). In: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Pritchard, P.C.H., and 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*. 7:1-292. doi: 10.3854/crm.
- Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A., McMorris, J.R. 1984. *Platemys macrocephala* a new species of chelid turtle from central Bolivia and the Pantanal region of Brazil. *Herpetologica*, 40:38-46.
- Richard, E. 1999. Tortugas de las regiones áridas de Argentina. Contribución al conocimiento de las tortugas áridas de Argentina (Chelidae y Testudinidae) con especial referencia a los aspectos ecoetológicos, comerciales y antropológicos de las especies de complejo *chilensis* (*Chelonoidis chilensis* y *C. donosobarrosi*) en la provincia de Mendoza. LOLA (Literature of Latin America), Buenos Aires.
- Ricqlès, A. de y Buffrénil, V. de. 2001. Bone Histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En: J-M. Mazin y V. de Buffrénil (eds.), Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 289-310.
- Ricqlès, A. de, Meunier, F.J., Castanet, J., Francillon Viellot, H. 1991. Comparative microstructure of bone. En: B.B.K. Hall (ed.), *Bone*, Volume 3: *Bone matrix and bone specific products*. CRC press, Boca Raton, Florida, 1-78.
- Ricqlès, A. de, Pereda Suberbiola, X., Gasparini, Z. & Olivero, E. 2001. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. *Asociación Paleontológica Argentina (Publicación Especial)*, 7:171-174.
- Ricqlès, A. de. 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. En: A.d'A. Bellairs y C.B. Cox (eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*. Academic Press, London, 123-150.
- Ricqlès, A. de. 1980. Tissue structure of the dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. En: R.D.K. Thomas y E.C.

- Olson (eds.), *A cool look of the warm-blooded dinosaurs*. West view press, Boulder, 103-139.
- Rieppel, O. y de Braga, M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature*, 384:453-455.
- Rieppel, O. y Reisz, R.R. 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 30:1-22.
- Rougier, G.W., de la Fuente, M.S., Arcucci, A.B. 1995. Late Triassic Turtles from South America. *Science*, 268(5212):855-858.
- Ruibal, R. y Shoemaker, V. 1984. Osteoderms in anurans. *Journal of Herpetology* 18:313-328.
- Sadler, M.P. 1988. Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, Northern Antarctic Peninsula. In: Feldman, R.M. y Woodburne, M.O. (Eds). *Geological Society of America, Memoir*, 169:303-320.
- Salgado, L., Canudo, J.I., Garrido, A.C., Ruiz-Omeñaca, J.I., García, R.A., de la Fuente, M.S., Bollati, R. 2009. Upper Cretaceous vertebrates from El Anfiteatro area, Río Negro, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 30(3):767-784.
- Salgado, L., Fernández, M., Talevi, M. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44(3):513-523.
- Sánchez, M.C. y Marquillas, R.A. 2010. Facies y ambientes del grupo Salta (cretácico-paleógeno) en Tumbaya, Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 67(3):383-391.
- Sander, P.M. y Andrassy, P. 2006. Lines of arrested growth and long bone histology in Pleistocene large mammals from Germany: What do they tell us about dinosaur physiology? *Palaeontographica A*, 277:143-159.
- Scheyer, M.T., Werneburg, I., Mitgutsch, C., Delfino, M., Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Three Ways to Tackle the Turtle: Integrating Fossils, Comparative Embryology, and Microanatomy. In: D. B. Brinkman et al. (eds.), *Morphology and Evolution of Turtles*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. doi: 10.1007/978-94-007-4309-0_6. (ed.) Springer Science+Business Media Dordrecht.
- Scheyer, T.M. 2007. [Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology and

- turtle origins. Tesis Doctoral. Universidad de Bonn, Alemania, 353. Inédito].
- Scheyer, T.M. 2008. Aging the oldest turtles: The placodont affinities of *Priscochelys hegnabrunnensis*. *Naturwissenschaften*, 95:803-810.
- Scheyer, T.M. 2009. Conserved bone microstructure in the shells of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). *Fossil Record*, 12:47-57.
- Scheyer, T.M. y Anquetin, J. 2008. Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia*, 41:85-96.
- Scheyer, T.M. y Sánchez-Villagra M.R., 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Paleontologica Polonica*, 52:137-154.
- Scheyer, T.M. y Sander, P.M. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4):874-893.
- Scheyer, T.M. y Sander, P.M. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:1885-1893.
- Scheyer, T.M., Brüllman, B., Sánchez-Villagra, M.R. 2008. The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of the costal and neural bones. *Journal of Morphology*, 269:1008-1021.
- Scheyer, T.M., Danilov, I.G., Sukhanov, V.B., Syromyatnikova, E.V. 2014a. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112:701-718.
- Scheyer, T.M., Desojo, J.B., and Cerda, I.A. 2014b. Bone histology of phytosaur, aetosaur, and other archosauriform osteoderms (Eureptilia, Archosauromorpha). *The Anatomical Record*, 297:240-260.
- Scheyer, T.M., Mors, T., Einarsson, E. 2012. First record of soft shelled turtles (Cryptodira, Tryonychidae) from the Late Cretaceous of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32:1027-1032.
- Scheyer, T.M., Pérez-García, A., Murelaga X. 2014c. Shell bone histology of solemydid turtles (stem Testudines): palaeoecological implications. *Organisms Diversity & Evolution*, 15:199-212.

- Scheyer, T.M., Sander, M.P., Joyce, W.G., Böhme, W., Witzel, U. 2007. A plywood structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications. *Organisms, Diversity & Evolution*, 7:136-144.
- Scheyer, T.M., Syromyatnikova, E.V., Danilov, I.G. 2017. Turtle shell bone and osteoderm histology of Mesozoic and Cenozoic stem-trionychian Adocidae and Nanhsiungchelyidae (Cryptodira: Adocusia) from Central Asia, Mongolia, and North America. *Fossil Record*, 20:69-85.
- Schweigger, A.F. 1812. Prodomus Monographiae Chelooniorum. Königsberg *Arch Naturwiss Math*, 1:171-368.
- Seidel, M.E. 1990. *Trachemys dorbigni*. *Catalogus of American Amphibians and Reptiles*. 486:1-3.
- Sheldon, A. 1997. Ecological implications of Mosasaur bone microstructure. En: J. Callaway y E. Nicholls (eds), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, 333-354.
- Simpson, G. 1943. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal Science*, 241:413-429.
- Skutschas, P.P., Boitsova, E.A., Cherepanov, G.O., Danilov, I.G. 2017. Shell bone histology of the pan-carettochelyid turtle *Kizylkumemys schultzi* from the Upper Cretaceous of Uzbekistan and shell bone morphology transformations in the evolution of pan-trionychian turtles. *Cretaceous Research*, 79:171-181.
- Smith, E.T. 2010. Early Cretaceous chelids from Lightning Ridge, New South Wales. *Alcheringa*, 34:375-384.
- Spix, J.B. von. 1824. *Animalia nova species novae Testudinum et Ranarum quas in itinere per Brasiliam ann is 1817–1820 collegit et descripsit*. Hubschmann, München.
- Staesche, K. 1929. Schildkröten reste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Paläontographica*, 72:103-112.
- Starck, J.M. y Chinsamy, A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology*, 245:232-246.
- Stejneger, L. 1909. Generic name of some Chelyid turtles. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 15:125-128.

- Sterli, J. 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters*, 4(3):286-289.
- Sterli, J. 2010. Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown-group turtles. *Contributions to Zoology*, 79(3):93-106.
- Sterli, J. y de la Fuente, M. S. 2013. New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeo-biogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(7):835-852.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2010. Anatomy of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008 and the origin of the modern jaw closure mechanism in turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30:351-353.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2011a. A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology*, 54:63-78.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2011b. Re-description and evolutionary remarks on the Patagonian horned turtle *Niolamia argentina* Ameghino, 1899 (Testudinata; Meiolaniidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31:1210-1229.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2012. New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeobiogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology*. doi: 10.1080/14772019.2012.708674.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S. Krause, M.L.J. 2015. A new turtle from the Palaeogene of Patagonia (Argentina) sheds new light on the diversity and evolution of the bizarre clade of horned turtles (Meionaniidae, Testudinata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(3):519-548. <https://doi.org/10.1111/zoj.12252>.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S., Rougier, G.W. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A*, 281:1-61.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S., Umazano, A.M. 2015. New remains and new insights on the Gondwanan meiolaniform turtle *Chubutemys copelloi* from the

- Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gondwana Research*, 27:978-994.
- Sterli, J., Pol, D., Laurin, M. 2013. Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based palaeontological dating and the timing of turtle diversification. *Cladistics*, 29:233-246. doi: 10.1111/j.1096-0031.2012.00425.x
- Stipanovic P.N., Rodrigo F., Bauliés O.L., Martínez C.G. 1968. Las formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociacion Geologica Argentina* 23:67-98.
- Storrs, G.W. 1993. Function and phylogeny in sauropterygians (Diapsida) evolution. *American Journal of Sciences*, 293(A):63-90.
- Stuart, B.L. y Parham, J.F. 2004. Molecular phylogeny of the critically endangered Indochinese box turtle (*Cuora galbinifrons*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31:164-177.
- Sukhanov, V.B. 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia; In: M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, and E. N. Kurochkin (eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge, 309-367.
- Sukhanov, V.B. 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia. Fossil Turtle Research, Vol. 1, *Russian Journal of Herpetology*, 13:112-118.
- Sun, C.Y. y Chen, P.Y. 2013. Structural design and mechanical behavior of alligator (*Alligator mississippiensis*) osteoderms. *Acta Biomaterialia*, 9(11): 9049-9064.
- Szczygielski, T. y Sulej, T. 2016. Revision of the Triassic European turtles *Proterochersis* and *Murrhardtia* (Reptilia, Testudinata, Proterochersidae), with the description of new taxa from Poland and Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177: 395-427.
- Tasch P. y Volkheimer W. 1970. Jurassic Conchostracans from Patagonia. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 50:1-23.
- Troschel, F.H. 1848. Amphibien. In: Schomburgk MR (ed.) *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-44. Im Auftrage Majestät des Königs von Preussen ausgeführt. Versuch einer Zusammenstellung der Fauna und Flora von Britisch-Guiana*, Leipzig.

- van Dijk, P.P., Iverson, J.B., Rhodin, A.G.J., Shaffer, H.B., Bour, R. 2014. Turtles of the world, 7th edition annotated checklist of taxonomy, synonymy: distribution with maps, and conservation status In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., and 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(7):329-479.
- Vandelli, D. 1761. *Epistola de holothurio, et testudine coriacea ad celeberrimum Carolum Linnaeum equitem naturae curiosorum dioscoridem* II. 12.
- Vanzolini, P.E. 1995. A new species of turtle genus *Trachemys* from the State of Maranhao, Brazil (Testudines, Emydidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 55:111-125.
- Vargas-Ramírez, M., Michels, J., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arevalo, G., Gallego-García, N., Frits, U. 2012. Weak genetic divergence between the two South American toad-headed turtles *Mesoclemmys dahli* and *M. zuliae* (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Amphibia-Reptilia*, 33:373-385.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2006. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Morphology*, 267:1273-83.
- Vinke, T., Vinke, S., Richard, E., Cabrera, M., Paszko, L., Marano, P., Métrailler, S. 2011. *Acanthochelys pallidipectoris* (Freiberg 1945) Chaco side-Necked Turtle. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlman, K.A., Iverson, J.B., Mittermeier, R.A. (eds.) Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: a compilation project of the IUCN/SSC tortoises and freshwater turtle specialist group, vol 5, *Chelonian research monographs*, 065:1-065.
- Vlachos, E., Cerda, I.A., Tsoukala, E. 2015. The morphology and bone histology of the first soft-shelled turtle from the Pliocene of Greece. *The Science of Nature (Naturwissenschaften)*. doi: 10.1007/s00114-015-1295-2.
- Volkheimer, W., Gallego, O.F., Cabaleri, N.G., Armella, C., Narváez, P.L., Silva Nieto, D.G., Páez, M.A. 2009. Stratigraphy, palynology and conchostracans of a Lower Cretaceous sequence at the Cañadón Calcáreo

- locality, extra-andean central Patagonia: age and paleoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 30:270-282.
- Wagler, J. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit Vorangehender Classification der Säugthiere und Vogel*. J G Cotta'schen Buchhandlung, München.
- Wagner, A. 1853. Beschreibung einer fossilen Schildkröte und etlicher anderer ReptilienÜberreste aus den lithographischen Schieferen und dem grünen Sandstein von Kehlheim. *Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königlich-Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 7:239-264.
- Wermuth, H. y Mertens, R. 1961. *Schildkroten, Krokodile, Brückenechsen*. G. Fischer, Jena.
- Wermuth, H. y Mertens, R. 1977. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. *Das Tierreich*, 100:1-174.
- Westphal, F. 1976. The dermal armour of some Triassic placodont reptiles. In *Morphology and Biology of Reptiles. Linnean Society Symposium*, 3:31-41.
- Wieland, G.R. 1896. *Archelon ischyros*: a new gigantic cryptodire testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. *American Journal of Science*, 2:399-413.
- Wiffen, J., de Buffrénil, V. de, de Ricqlès, A. y Mazin, J.M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous plesiosaurs from New Zealand. *Geobios*, 28:625-640.
- Witzmann, F. 2009. Comparative histology of sculptured dermal bones in basal tetrapods, and the implications for the soft tissue dermis. *Palaeodiversiti*, 2:233-270.
- Witzmann, F. y Soler-Gijon, R. 2008. The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella*. *Acta Zoologica*, 89:1-19.
- Wood, R. 1971. The fossil Pelomedusidae (Testudines, Pleurodira) of Africa. Unpublished PhD dissertation, Harvard University, Cambridge.
- Wood, R. 1976. Two new species of *Chelus* (Testudines: Pleurodira) from the late Tertiary of Northern South America. *Breviora, Museum of Comparative Zoology* 435:1-26.

- Wood, R.C. y Freiberg, M.A. 1977. Redescription of *Notoemys laticentralis*, the oldest fossil turtle from South America. *Acta Geologica Lilloana*, 13:187-204.
- Yrigoyen, M.R. 1994. Revisión estratigráfica del Neógeno de las Huayquerías de Mendoza septentrional, Argentina. *Ameghiniana*, 31:125-138.
- Zangerl, R. 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana Geology Memoirs*, 3:137-277.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell; In: C. Gans, A. d. A. Bellairs, and T. S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 1 Morphology A. Academic Press, London, 311-339.
- Danilov, I. G. 2005. Die fossilen Schildkröten Europas; pp. 329-441 in U. Fritz (ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIIB: Schildkröten (Testudines) II. Aula-Verlag, Wiebelsheim.

Complementos

Apéndice A: Lista de materiales estudiados

| Taxón y asignación | Tipo de placa - plano de corte X transversal / L longitudinal | N° de referencia | Edad estratigráfica - edad relativa y sexo. | Localidad, Provincia y país (si no está en Argentina) |
|-------------------------------------|--|-----------------------|---|---|
| <i>Acantochelys cosquinensis</i> † | fragm. periférica indet.- X, 2 fragm. costales (2 ^{da} y 4 ^{ta} o 6 ^{ta} ?) - L | MLP-77-V-12-1 | SALMA Montehermosense (Plioceno) | Rio Cosquin, Córdoba |
| <i>Acantochelys macrocephala</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MZUSP-3069 | Actual, Adulto | Área del pantanal, Matto Grosso , Brasil |
| <i>Acantochelys pallidipectoris</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, subadulto | Sin localidad, Chaco. |
| <i>Acantochelys radiolata</i> | 4 costales (3 ^{ra} , 4 ^{ta} , fragm. 2 ^{da} y 5 ^{ta}) - L | MZUSP-34 | Actual, subadulto | Sin localidad, Brasil |
| <i>Acantochelys spixii</i> | 4 costales (3 ^{ra} , 4 ^{ta} , fragm. 2 ^{da} y 5 ^{ta}) - L | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, Juvenil | Bella vista, Corrientes |
| Chelidae nov. gen. et nov. sp† | 3 fragm. indet. del plastrón - L? | MML-PV-1247 | Fm. Allen (Cretácico) | Playa Negra, Bajo Santa Rosa, Río Negro |
| <i>Chelonia mydas</i> | costal 1 ^{ra} - L, nugal indet.- L-X, neural indet. - X, periférica indet. - X | MHNSR-H-1617 | Actual, Adulto | Punta Piedra, Buenos Aires |
| Chelonoideo <i>inserta sedis</i> † | periférica 3 ^{ra} - X y 1 fragm. costal indet. - L | MACN-PV-19-780 | Fm. Santa Marta (Cretácico) | Isla James Ross, Antártida |
| <i>Chelonoidis chilensis</i> | caparazón completo - L | MHNSR-H-1593 | Actual, Neonato 1 año | Malargüe, Mendoza |
| <i>Chelonoidis chilensis</i> | costal 3 ^{ra} , 4 ^{ta} y 5 ^{ta} - L, nugal - L, hipo e hyoplastron - X | MHNSR-H-1594 | Actual, Juvenil 2 o 3 años | Tunuyan, Mendoza |

| | | | | |
|------------------------------------|--|--------------------|---|--|
| <i>Chelonoidis chilensis</i> | costal 3 ^{ra} , 4 ^{ta} y 5 ^{ta} - L, neural - X, periférica - X, xifiplastron y epiplastron - X y L | MHNSR-H-1595 | Actual, Adulto Macho | Bajo de Santa Rosa, Río Negro |
| <i>Chelonoidis chilensis</i> | costal 3 ^{ra} , 4 ^{ta} y 5 ^{ta} - L, neural - X, periférica - X, xifiplastron y epiplastron - X y L | MHNSR-H-1596 | Actual, Adulto Hembra | Bajo de Santa Rosa, Río Negro |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> † | epiplastrón - L | MPEF-PV 10931 | Fm. Sarmiento, Miembro Trelew, (Mioceno Inferior) | Bryn Qwyn Barranca sur del Valle Inferior del río Chubut |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> † | neural indet. - X | MPEF-PV 10934 | Fm. Sarmiento, Miembro Trelew, (Mioceno Inferior) | Bryn Qwyn Barranca sur del Valle Inferior del río Chubut |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> † | fragm. costal indet.- L | MPEF-PV 10935 | Fm. Sarmiento, Miembro Trelew, (Mioceno Inferior) | Bryn Qwyn Barranca sur del Valle Inferior del río Chubut |
| <i>Chelonoidis gringorum</i> † | 14 placas, -2 xifiplastron - L, 2 periférica posteriores indet. - X, 4 neurales indet. - X, epiplastron hembra - L, epiplastron macho - L, 5 costales indet. - L | MPCA-sin catalogar | Fm. Chichinales (Oligoceno) | Paso Córdoba, Río Negro |
| <i>Chelonoidis indeterminado</i> † | 2 fragm. costales - L | IANIGLA2015-199 | Fm. Huayqueria | Río seco de la isla grande |
| <i>Chubutemys copelloi</i> † | 2 fragm. costales indet. - L | MPEF-PV 1940 | Fm. cerro Barcino (Cretácico Superior) | “turtle town”, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10857 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10850 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | fragm. costal indet.- L? | MPEF-PV 1783A | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10845 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | porción lateral costal indet. - L | MPEF-PV 10846 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |

| | | | | |
|-------------------------------|--------------------------------------|----------------|--------------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | porción medial costal indet. - L | MPEF-PV 10847 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | porción lateral costal indet. - L | MPEF-PV 10848 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | porción media costal indet. - L | MPEF-PV 10849 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10851A | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10858A | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10856A | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10859 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | neural indet. - X | MPEF-PV 10883 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | neural indet. - X | MPEF-PV 10852 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | neural indet. - X | MPEF-PV 10853 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | periférica indet. - X | MPEF-PV 10854 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | periférica indet. - X | MPEF-PV 10855 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | hio/hipoplastron - L | MPEF-PV 10841 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | hio/hipoplastron - L | MPEF-PV 10842 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | hio/hipoplastron - L | MPEF-PV 10843 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | hio/hipoplastron - L | MPEF-PV 10844 | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |

| | | | | |
|-------------------------------------|---|-----------------------|--|--|
| <i>Condorchelys antiqua</i> † | plastrón? indet. X?L? | MPEF-PV 10851B | Fm. Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) | Queso Rallado, Cerro Cóndor, Chubut |
| Dermochelyidae indeterminado 1 † | oscículo epitecal indet. - X | MLP-13-XI-28-400 | Fm. La Meseta (Eoceno medio) | Isla Marambio, Antártida Argentina |
| <i>Dermochelys coriacea</i> | oscículo epitecal indet. - X | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, Adulto | Costa bonaerense, Buenos Aires |
| <i>Eretmochelys imbricata</i> | costal 3 ^{ra} y 4 ^{ta} - L, periférica 8 ^{va} - X neural 5 ^{ta} - X | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, Adulto | Sin procedencia |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | costal 1 ^{ra} izquierda - L | MPEF-PV 10938 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | hipoplastrón - L | MPEF-PV 10939 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | fragm. indet. plastrón - L | MPEF-PV 10940 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | costal indet.- L | MPEF-PV 10941 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10942 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10943 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa casamayorensis</i> † | costal indet. - L | MPEF-PV 10946 | Fm. Sarmiento, Miembro Cañadón Vaca (Eoceno Medio) | Cañadón Hondo, cantera “Bird Clay”, Chubut |
| <i>Hydromedusa</i> sp.† | fragm. costal indet - L | MPEF-PV 10954 | Fm. Salamanca, niveles Danianos (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, Chubut |
| <i>Hydromedusa</i> sp.† | fragm. costal indet - L | MPEF-PV 10955 | Fm. Salamanca, niveles Danianos (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, Chubut |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | Costal 7 ^{ma} izquierda - L, costal - L, fragm. del caparazón - L, plastrón - X - L | MHNSR-H-1599 | Actual, Adulto, Hembra | Buenos Aires |

| | | | | |
|---|--|---------------------------------|--|--|
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | costal 1 ^{ra} , 2 ^{da} , 3 ^{ra} - L y plastrón - X | MHNSR-H-1597 | Actual, Juvenil | Buenos Aires |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | costal 1 ^{ra} , 2 ^{da} , 3 ^{ra} - L y plastrón - X | MHNSR-H-1598 | Actual, Adulto Hembra | Buenos Aires |
| <i>Linderochelys rinconensis</i> † | costal 1 ^{ra} derecha - L y fragm. costal - L, 2 fragm. del plastrón - X? | MAU-PV-LL-69 | Fm. Plottier (Cretácico Superior) | Loma del Lindero, Rincón de los Sauces, Neuquén |
| <i>Mendozachelys wichmanni</i> † | 1 periférica del puente - X y L, un fragm. costal indet. - L, un fragm. periférico indet. - X | MACN-Pv-M2 | Fm. Loncoche (Cretácico Superior) | Ranquil-Có, Malargüe, Mendoza |
| <i>Mesoclemmys gibba</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MHNSR-H-1551 | Actual, Adulto | Alrededores de Indiana, Amazonía Peruana, Perú |
| <i>Mesoclemmys nasuta</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MACN-11967 | Actual, Adulto | Sin procedencia |
| <i>Neusticemys neuquina</i> † | fragm. costal 1 ^{ra} - L | MHNSR-PV-1195 | Fm. Vaca Muerta | Arroyo el Durazno, Malargüe, Mendoza |
| <i>Notoemys laticentralis</i> † | costal indet. - L | MOZ-PV--085 | Fm Vaca Muerta (Jurásico Superior) | Los catutos, Zapala, Neuquén |
| <i>Patagoniaemys gasparinae</i> † | fragm. costal indet. - L | MPEF-PV-10956 | Fm. La colonia (Cretácico Superior) | Colonia Buitre Chico, Chubut |
| <i>Patagoniaemys gasparinae</i> † | fragm. plastrón indet. - X | MPEF-PV-10957 | Fm. La colonia (Cretácico Superior) | Colonia Buitre Chico, Chubut |
| Pelomedusoidae gen. et sp. indeterminado † | 1 periférica indet. - X, 6 fragm. costales indet. - L | MLP-73-VII-4-1 | Fm. Maíz Gordo (Paleoceno Superior) | alrededores Mina Aguilar, Jujuy |
| <i>Phrynops geoffroanus</i> | 4 costales (3 ^{ra} , 4 ^{ta} , fragm 2 ^{da} y 5 ^{ta}) - L | MZUSP-26350 | Actual, subadulto | sin localidad, Museo de San Pablo, Brasil |
| <i>Phrynops hilarii</i> | hipoplatron y xifiplastron - L | MHNSR-H-sin catalogar (MF19) | Actual, Adulto | sin localidad, Buenos Aires |
| <i>Phrynops hilarii</i> | hipoplastron, epiplastron y entoplastron - L, y medio caparazón | CFA-RE-544 | Actual, Adulto | Arroyo Magdalena, Buenos Aires |
| <i>Phrynops williamsi</i> | 2 costales (4 ^{ta} y 5 ^{ta}) - L | MACN-35395 | Actual, Adulto | sin localidad, Misiones |

| | | | | |
|---|---|-----------------------------|---|--|
| <i>Podocnemidinura</i> indeterminado 1 † | fragm. costal indet. - L, fragm. plastrón indet. - X? | MMCH-PV-73 | Fm. Candeleros (Cretácico Superior) | Villa el Chocón, Neuquén |
| <i>Podocnemidinura</i> indeterminado 2 † | costal 1 ^{ra} - L | MAU-PV-LI-552 MAU-Ph-LI-008 | Fm. Bajo de la Carpa (Cretácico Superior) | La Invernada, Rincón de los Sauces, Neuquén |
| <i>Podocnemis unifilis</i> | 4 costales (3 ^{ra} , 4 ^{ta} , fragm 2 ^{da} y 5 ^{ta}) - L | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, Subadulto | sin localidad, Perú |
| <i>Podocnemis vogli</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MHNSR-H-sin catalogar | Actual, Adulto | Sin localidad Venezuela |
| <i>Portezueloemys patagonicus</i> † | 3 fragm. 1 costal?, 2 indet. | MCF-PVPH-339 | Fm. Portezuelo (Cretácico Superior) | Sierra del Portezuelo, Neuquén |
| <i>Portezueloemys patagonicus</i> † | periférica 3 ^{ra} - X, fragm. del hioplastron - L y fragm. costal indet. - X | MCF-PVPH-338 | Fm. Portezuelo (Cretácico Superior) | Sierra del Portezuelo, Neuquén |
| <i>Prochelandella</i> sp. 1 † | costal impar - L, fragm. costal par - L, fragm. costal 5 ^{ta} ? - L, fragm. medial costal par - L, fragm. costal 1 ^{ro} + periféricas 1 ^{ra} y 2 ^{da} - L, costal 8 ^{va} - L, neural 1 ^{ra} ? - X, periférica 3 ^{ra} o 7 ^{ma} - X, periférica 5 ^{ta} o 6 ^{ta} - X | MCPA-PV-438 | Fm. Candeleros (Cretácico Superior) | La Buitrera, Cipolletti, Río Negro |
| <i>Prochelandella cerrobarcinae</i> † | 2 fragm. costales indet. - L, un fragm. del lóbulo plastral-X | MPEF-PV-3291 | Fm. Cerro Barcino, miembro Puesto La Paloma | Sierra Los Chivos, Chubut |
| <i>Prochelandella nov.</i> sp. † | fragm. costal indet. - L, fragm. periférico indet. - X | MAU-PV-AG-452 | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Aguada Grande, Rincón de los Sauces, Neuquén |
| <i>Prochelandella portezuelae</i> † | 2 fragm. costales- L, fragm. periférica 3 ^{ra} - X | MCF-PVPH-161 | Fm. Portezuelo (Cretácico Superior) | Sierra del Portezuelo, Neuquén |
| <i>Rionegrochelys candieroi</i> † | 3 costales indet. - L, 2 periféricas (7 ^{ma} o 3 ^{ra}) - X | MPCA-AT-258 | Fm. Plottier (Cretácico Superior) | El Anfiteatro, Río Negro |
| <i>Rionegrochelys</i> cf. <i>R. candieroi</i> † | 1 costal 3 ^{re} o 5 ^{ta} - L | MAU-sin catalogar | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Cerro Overo, Rincón de los Sauces, Neuquén |

| | | | | |
|---|--|---------------------|-------------------------------------|---|
| <i>Salamanchelys</i> cf. <i>S. palaeocenica</i> † | fragm. nual -X, fragm. costal indet. - L | MML-PV- 1251 | Fm. Allen (Cretácico Superior) | Dos hermanos, Bajo Santa Rosa, Río Negro |
| <i>Salamanchelys palaeocenica</i> † | hioplastron izquierdo- L | MPL-71-X-6-2A | Fm Salamanca (Paleoceno Inferior) | Punta Peligro, Chubut |
| Testudinidae cf. <i>Chelonoidis</i> indeterminado † | fragm. costal - L | IANIGLA2015-216 | Fm. Tunuyan (Mioceno Superior) | Río Seco de la isla grande, Tunuyan, Mendoza |
| <i>Trachemys dorbigni</i> | 2 costales (3 ^{ra} y 4 ^{ta}) - L | MHNSR-sin catalogar | Actual, Adulto | proximidades de Concordia, Entre Ríos y costa del Uruguay |
| <i>Trapalcochelys sulcata</i> † | Fragm. periférico izquierdo de la región posterior del caparazón y otro en la 4 ^{ta} costal derecha | MLP 86-IV-5-2 | Fm. Allen (Cretácico tardío) | Salinas de Trapalco, Río Negro |
| <i>Yaminuechelys</i> aff. <i>maior</i> † | fragm. costal indet. - L | MAU-PV-PR-455 | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Puesto la rinconada, Rincón de los Sauces, Neuquén |
| <i>Yaminuechelys</i> aff. <i>maior</i> † | fragm. costal indet. - L | MAU-PV-N-475 | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Narambuena, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén |
| <i>Yaminuechelys gasparinii</i> † | fragm. costal indet – L (juvenil), costal indet. – L (juvenil), costal 1 ^{ra} (adulto) | MML-PV-1249 | Fm. Allen(Cretácico) | Dos hermanos, Bajo Santa Rosa, Río Negro |
| <i>Yaminuechelys maior</i> † | xifiplastrón izquierdo - X | MPEF-PV 10948 | Fm. Salamanca, (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys maior</i> † | plastrón indet. – X | MPEF-PV 10949 | Fm. Salamanca, (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys maior</i> † | costal indet. – L | MPEF-PV 10951 | Fm. Salamanca, (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys maior</i> † | costal 1 ^{ra} – L | MPEF-PV 10953 | Fm. Salamanca, (Paleoceno Inferior) | Cerro Castillo, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys</i> sp. † | costal 1 ^{ra} – L | MPEF-PV 10958 | Fm. La colonia (Cretácico Superior) | Cerro Bosta, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys</i> sp. † | periférica posterior indet.- X | MPEF-PV 10959 | Fm. La colonia (Cretácico Superior) | Cerro Bosta, provincia de Chubut |

| | | | | |
|----------------------------|---|---------------|---|---|
| <i>Yaminuechelys</i> sp. † | fragm. neural indet.- X | MPEF-PV 10960 | Fm. La colonia (Cretácico Superior) | Cerro Bosta, provincia de Chubut |
| <i>Yaminuechelys</i> sp? † | costal indet. - L | MAU-Ph-N-007 | Fm. Bajo de la Carpa (Cretácico Superior) | La Invernada, Rincón de los Sauces, Neuquén |
| <i>Yaminuechelys</i> sp? † | costal indet. - L, periférica indet. - xifiplastron - X, hipoplastron - L | MAU-Ph-N-002 | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Narambuena, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén |
| <i>Yaminuechelys</i> sp? † | costal indet.- L | MAU-Ph-CO-003 | Fm. Anacleto (Cretácico Superior) | Cerro Overo, Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén |

Apéndice B: Abreviaturas y definiciones utilizadas

Diploe (diplöe o diplóe): estructura ósea plana desarrollada en el caparazón de las tortugas y otros vertebrados, en donde dos cortezas compactas externa e interna, encierran al hueso esponjoso o hueso medular interior.

Ca: canaliculi o canalículos: pequeños conductillos que conectan lagunas de células óseas (osteocitos) sucesivas, albergando prolongaciones citoplasmáticas filiformes de las células óseas.

CE: corteza externa: en una placa ósea, capa de hueso cortical que flanquea al hueso esponjoso y que se ubica en la porción más periférica del caparazón.

Ce: celdilla o cavidades de erosión: cavidades espaciales de erosión secundaria, a veces forman canales, dentro del hueso compacto.

CI: corteza interna: en una placa ósea, capa de hueso cortical que flanquea al hueso esponjoso y que se ubica hacia la cara visceral del caparazón.

CVS: canal vascular simple: canal vascular sin tejido lamelar depositado en su contorno.

CVSrad: canal vascular simple radial: en una placa ósea, canal simple orientado desde la región medular hacia la superficie (externa o interna) del elemento.

FE: fibras estructurales: fibras colágenas mineralizadas que se agrupan en empaquetamientos de grosor y orientación variable. Representan fibras de la dermis incorporada al elemento vía un proceso de osificación metaplásica.

Flong: fibras seccionadas longitudinales.

Ftrans: fibras seccionadas transversales.

FElong: fibras estructurales seccionadas longitudinalmente: empaquetamiento de fibras estructurales en el cual el plano de corte es paralelo a la orientación de las fibras dentro del paquete.

FEtrans: fibras estructurales seccionadas transversalmente: empaquetamiento de fibras estructurales en el cual el plano de corte es transversal a la orientación de las fibras dentro del paquete.

FSH: fibras de Sharpey: fibras extrínsecas de tejido conectivo (e.g., ligamentos, músculos, tendones, dermis), las cuales son incorporadas al elemento óseo durante el crecimiento.

HE: hueso esponjoso: tejido óseo caracterizado por el desarrollo de gran cantidad de cavidades (celdillas) separadas por tabiques óseos (trabéculas).

LCD: línea de crecimiento detenido: las líneas de crecimiento detenido “*lines of arrested growth*, LAGs, *rest lines*”: se corresponden con una línea temporaria, pero con completa cesación del crecimiento

Lo: laguna ósea celular: pequeñas áreas ocupadas por células óseas en el hueso vivo (en el caso de osteocitos se llama laguna de osteocitos).

LR: línea de reversión o reabsorción: línea que queda luego de un proceso de reabsorción y posterior deposición ósea.

MC: marcas de crecimiento: indican cualquier tipo de variación en la tasa de deposición de tejido duro, por ejemplo, líneas de crecimiento detenido.

ME_n: matriz de fibras entretrejidas: matriz caracterizada por el patrón desorganizado de sus fibras colágenas.

MFE: matriz de bandas de fibras estructurales entretrejidas (sensu Scheyer y Sander, 2004, *ISF “interwoven structural collagenous fibre bundles”*): matriz ósea formada íntegramente por empaquetamientos de fibras estructurales de orientación variable.

OP: osteona primaria: canal vascular revestido internamente por tejido lamelar, cuyo origen no involucra un proceso de reabsorción previo.

OS: osteona secundaria (osteona de Havers, Sistema de Havers): canal vascular revestido internamente por tejido lamelar, cuyo origen involucra necesariamente un proceso de reabsorción previo. Las sucesivas capas de hueso lamelar que conforman la osteona secundaria pueden orientarse en tres patrones principales: 1- transversales (forma-T), donde las fibras de las capas sucesivas son concéntricas al eje del canal vascular; alternante (forma-A), 2-en donde las fibras colágenas de cada capa se orientan de forma alternada entre concéntricas y paralelas al canal vascular, 3- longitudinal (forma-L) donde las fibras de las diferentes capas de hueso lamelar se orientan de forma paralela al eje principal del canal vascular (Martín et al., 2015).

ST: sutura, protrusiones de los márgenes adyacentes de los elementos del caparazón, los cuales se encastran entre sí, creando una unión fuerte. Generalmente por ligamentos.

TL: tejido lamelar, matriz ósea con una organización muy elevada, formada por finas capas de tejido lamelar alternantes, normalmente se observa como líneas claras y oscuras en vista con luz polarizada.

TPsl: tejido pseudolamelar, tejido óseo de organización moderada, donde las

fibras colágenas intrínsecas tienden a orientarse en una misma dirección.

Tr: trabécula, espículas óseas ramificadas que delimitan un sistema laberíntico de espacios intercomunicados.

***TRABAJOS DE RESPALDO, Anexo 1
Cuadro comparativo y Anexo 2 Insumos***

SCIENCE CITATION INDEX EXPANDED JOURNAL LIST

Search terms: 0028-1042

Total journals found: 1

1. SCIENCE OF NATURE

ISSN: 0028-1042

SPRINGER HEIDELBERG, TIERGARTENSTRASSE 17, HEIDELBERG, GERMANY, D-69121

1. [Science Citation Index](#)
2. [Science Citation Index Expanded](#)
3. [Current Contents - Life Sciences](#)
4. [Current Contents - Physical, Chemical & Earth Sciences](#)
5. [Zoological Record](#)
6. [BIOSIS Previews](#)

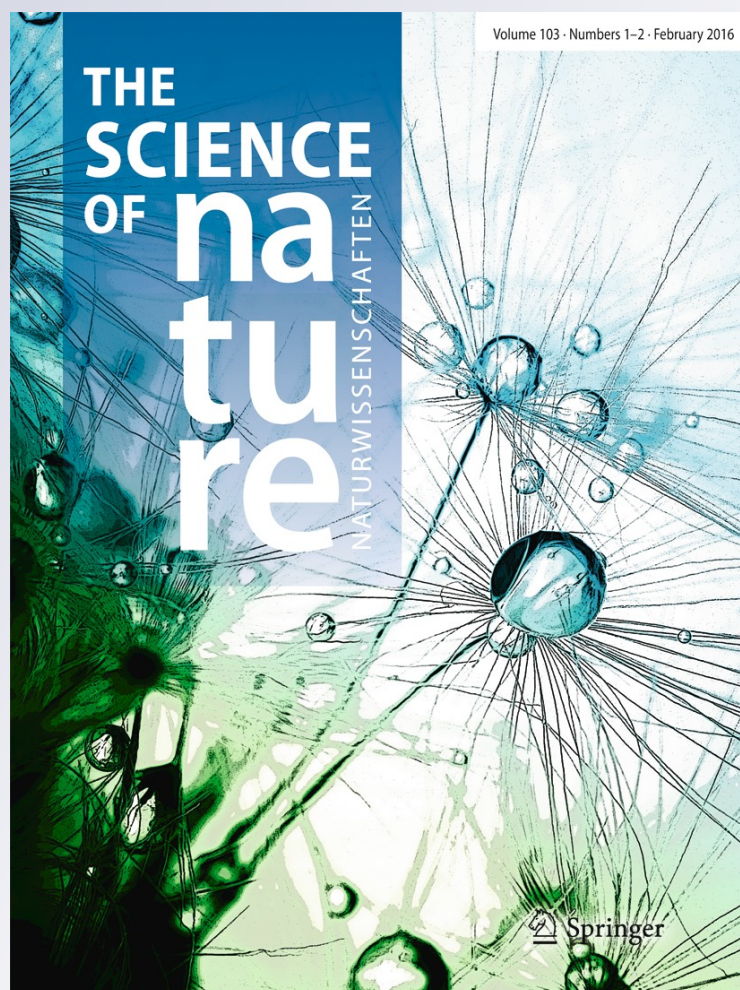
*Shell bone histology of the long-necked
chelid Yaminuechelys (Testudines:
Pleurodira) from the late Cretaceous—early
Palaeocene of Patagonia with comments on
the histogenesis of bone ornamentation*

**Juan Marcos Jannello, Ignacio A. Cerda
& Marcelo S. de la Fuente**

The Science of Nature
Naturwissenschaften

ISSN 0028-1042
Volume 103
Combined 3-4

Sci Nat (2016) 103:1-11
DOI 10.1007/s00114-016-1346-3



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer-Verlag Berlin Heidelberg. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".



Shell bone histology of the long-necked chelid *Yaminuechelys* (Testudines: Pleurodira) from the late Cretaceous—early Palaeocene of Patagonia with comments on the histogenesis of bone ornamentation

Juan Marcos Jannello^{1,2} · Ignacio A. Cerda^{3,4} · Marcelo S. de la Fuente^{1,2}

Received: 19 October 2015 / Revised: 5 February 2016 / Accepted: 9 February 2016
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

Abstract *Yaminuechelys* is a long-necked chelid turtle whose remains have been recovered from outcrops of the Santonian-Maastrichtian and Danian of South America. With the purpose of providing data about shell sculpturing origin and palaeoecology, the bone histology of several shell elements (including neural, costal, peripheral and plastral plates) of *Yaminuechelys* is described herein. Histological analysis reveals that *Yaminuechelys* shares with Chelidae the presence of interwoven structural fibre bundles in the external cortex, and parallel-fibred bone of the internal cortex. The presence of resorption lines in several samples indicates that the particular ornamentation of the external surfaces originated, at least in

part, by focalized resorption and new bone deposition. This mechanism for ornamentation origin and maintenance is here described for the first time in a turtle. Compactness of the shell bones is consistent with an aquatic habitat, which supports previous hypothesis based on palaeoenvironmental and morphological data.

Keywords Microanatomy · Chelidae · Palaeoecology · Morphogenesis of bone ornamentation

Abbreviations

| | |
|-------|---|
| MPEF- | Paleovertebrate collection of the Museo |
| PV | Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Chubut, Argentina |
| MAU- | Paleohistological collection of the |
| Ph | Museo Municipal “Argentino Urquiza”, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina |
| N | Narambuena collection |
| CO | Cerro Overo collection |
| PR | Puesto La Rinconada collection |
| LI | La Invernada collection |

Communicated by: Sven Thatje

✉ Juan Marcos Jannello
jjannello@mendoza-conicet.gob.ar; marcosjannello@hotmail.com

Ignacio A. Cerda
nachocerda6@yahoo.com.ar

Marcelo S. de la Fuente
mdelafuente@mendoza-conicet.gob.ar;
mdelafuente1910@gmail.com

¹ Grupo vinculado al IANIGLA-CONICET, San Rafael, Argentina

² Present address: Museo de Historia Natural de San Rafael, Av. Ballofet s/n, frente al parque Mariano Moreno, CP5600 San Rafael, Mendoza, Argentina

³ CONICET, Instituto de Investigaciones en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Belgrano 1700, Paraje Pichi Ruca (predio Marabunta), CP8300 Cipolletti, Río Negro, Argentina

⁴ Present address: Museo Carlos Ameghino, Belgrano 1700, Paraje Pichi Ruca (predio Marabunta), CP8300 Cipolletti, Río Negro, Argentina

Introduction

Yaminuechelys is the oldest known long-necked chelid (de la Fuente et al. 2015). This taxon is named on the basis of a complete specimen from the Upper Cretaceous of northern Patagonia (de la Fuente et al. 2001, 2015). The chelid turtles are freshwater aquatic to semiaquatic pleurodires, characterized by two main synapomorphies also present in *Yaminuechelys*: i.e. the formula of articulations of the cervical vertebrae, with a second, third and fourth opisthocelous

cervical, fifth and eighth biconvex, sixth procoelous and seventh biconcave cervical vertebrae; and the development of the lateral cheek emargination of the skull nearly up or up to the back of the dorsal face of the skull that preclude the development of a quadratojugal bone (Gaffney 1977). Two basic morphotypes have been recognized in chelid turtles (Boulenger 1889): chelids with a neck shorter than the dorsal vertebrae (i.e. *Pseudemydura*, *Emydura*, *Phrynops*), and chelids with a neck longer than the dorsal vertebrae, according to the lengthening of each vertebra (*Chelus*, *Chelodina* and *Hydromedusa*). *Yaminuechelys* is clearly a member of the long-necked clade of chelids including *Chelus*, *Chelodina* and *Hydromedusa* in accordance with morphological topologies (see Gaffney 1977). This relationship could be expressed in parenthetic notation as follows: (*Chelus fimbriatus* (*Chelodina oblonga* ((*Hydromedusa tectifera* + *Hydromedusa maximiliani*) (*Yaminuechelys maior* + *Yaminuechelys gasparinii*)))) (Bona and de la Fuente 2005). On the other hand, it is noteworthy that different phylogenetic signals are recognized by molecular phylogenies (i.e. Seddon et al. 1997; Georges et al. 1998; Guillon et al. 2012) recovering *Chelodina* species as closely related to Australasian short-necked chelids instead of long-necked South American ones. A possible phylogenetic signal is the strong polygonal decorations shared not only by the three taxa but also by other fossil and extant chelid taxa (e.g. *Pseudemydura umbrina*, *Emydura victoriae*). A homoplastic development from a common moderately decorated ancestor is one of the possible hypotheses to explain the strong decoration in some taxa of both short- and long-necked chelids.

In recent years, the bone microstructure of dermal bones in fossil tetrapods has increasingly attracted the interest of the palaeobiologists, for example, in temnospondyls amphibians (e.g. Witzmann and Soler-Gijon 2008, placodonts (Scheyer 2007), pareiasaurian parareptiles (Scheyer and Sander 2009), turtles (e.g. Scheyer and Sanchez-Villagra 2007; Scheyer 2009), archosaurs (e.g. de Buffrénil et al. 1986; Main et al. 2005; Hayashi et al. 2009), squamates (de Buffrénil et al. 1986) and xenarthran mammals (e.g. Hill 2006). In turtles, most of the current studies are based on groups from the northern hemisphere (e.g. Scheyer 2008; Pérez-García et al. 2013; Cadena et al. 2013; Scheyer et al. 2014a) and a few from the southern hemisphere (e.g. Scheyer 2009; Sterli et al. 2013; Jannello et al. 2014; de la Fuente et al. 2015).

Among the different issues addressed by the turtle shell microstructure, published studies have mostly focused their discussion on the histogenesis of the different types of plates, the relationship between the shell microanatomy and the palaeoecology, and the systematic value of the histology (e.g. Scheyer and Sanchez-Villagra 2007; Pérez-García et al. 2012; Pérez-García et al. 2013; Cadena et al. 2013; Scheyer et al. 2014a, b; Cerda et al. 2015; Vlachos et al. 2015). A less discussed topic is the origin and maintaining of the superficial ornamentation of the shell bones. On this topic, a

recent publication of Scheyer et al. (2014b) has studied the particular ornamentation of the shell bones in Solemydidae, a stem Testudines.

In the present work, we describe the shell bone microstructure of *Yaminuechelys*. The major aims of the present contribution are to characterize the bone shell microstructure of *Yaminuechelys*, to recognize the presence of histological characters with systematic value, to compare the shell histology with other close related chelids and to infer the lifestyle of *Yaminuechelys* from its shell bone microstructure. Since the carapace bones of the different species of *Yaminuechelys* exhibit a characteristic sculpturing which consist of a combination of small and large polygons, we also attempt to establish the origin and maintaining of this ornamentation pattern.

Materials and methods

The shell bones used in this study (Table 1) include materials from *Yaminuechelys maior* (Staesche 1929), *Yaminuechelys* indet., *Yaminuechelys* aff. *Y. maior* and *Yaminuechelys* cf. *Y. maior*. Although most of the studied specimens have been collected from Upper Cretaceous outcrops from different Argentinean localities (Table 1), we also include one specimen from the Paleocene. For the microstructural analysis, 19 thin sections from 14 shell bones have been sampled, including one neural, nine costals, two peripherals, one hypoplastron and one xiphiplastron (Fig. 1). Planes of sectioning varied between the different shell bone elements: Neurals were cut perpendicular to their anteroposterior axis (perpendicular to the vertebrae, Fig. 1b); costals were cut parallel to the anteroposterior axis (perpendicular to the incorporated ribs, Fig. 1f); peripherals were cut perpendicular to the anteroposterior axis of the turtle shell (Fig. 1i); and plastron elements were mainly cut parallel or slightly oblique to the anteroposterior axis of the turtle shell. Two consecutive cuts were made parallel to the anteroposterior axis in two costal plates (MAU-Ph-N-001 and MAU-Ph-PR-005), one cut in the medial region and the other in the marginal region. Last, four cuts were made in the costal plate MAU-Ph-LI-007, three parallel to the anteroposterior axis and one in the marginal region perpendicular to the anteroposterior axis.

Specimens were prepared into thin sections based on the methodology outlined in Chinsamy and Raath (1992). The preparation of the histological sections was carried out in the Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Trelew, Argentina). The slides were studied using petrographic polarizing microscope (Nikon ECLIPSE E200). Nomenclature and definitions of structures used in this study are derived from Francillon-Vieillot et al. (1990). The terms “external” and “internal” are used throughout the text instead of “dorsal” and “ventral” to prevent confusion between dorsal carapacial and ventral plastral bones of the turtle shell (e.g. the dorsal surface of a neural

Table 1 List of specimens sectioned in this study, including collection number, plate element, horizon and locality

| Taxon | Collection number | Plate | Horizon and locality |
|---|-------------------|---------------|--|
| <i>Yaminuechelys maior</i> | MPEF-PV-10953 | Costal | Fm. Salamanca, Lower Paleocene, Cerro Castillo, Chubut. |
| <i>Yaminuechelys</i> indet. | MPEF-PV-10958 | Costal | Fm. La colonia, Campaniano–Maastrichtiano, Upper Cretaceous, Cerro Bosta, Chubut. |
| | MPEF-PV-10959 | Periphtric | |
| | MPEF-PV-10960 | Neural | |
| <i>Yaminuechelys</i> cf. <i>Y. maior</i> | MAU-Ph-N-001 | Costal | Fm. Anacleto, Campaniano, Upper Cretaceous, Nambuenena, Rincón de los Sauces, Neuquén. |
| | | Costal | |
| | | Costal | |
| | | Costal | |
| <i>Yaminuechelys</i> cf. <i>Y. maior</i> | MAU-Ph-N-002 | Costal | Fm. Anacleto, Campaniano, Upper Cretaceous, Nambuenena, Rincón de los Sauces, Neuquén. |
| | | Xiphiplastron | |
| | | Hypoplastron | |
| | | Periphtric | |
| <i>Yaminuechelys</i> cf. <i>Y. maior</i> | MAU-Ph-CO-003 | Costal | Fm. Anacleto, Campaniano, Upper Cretaceous, Cerro Overo, Rincón de los Sauces, Neuquén. |
| <i>Yaminuechelys</i> aff. <i>Y. maior</i> | MAU-Ph-PR-005 | Costal | Fm. Anacleto, Campaniano, Upper Cretaceous, Puesto la Rinconada, Rincón de los Sauces, Neuquén. |
| <i>Yaminuechelys</i> cf. <i>Y. maior</i> | MAU-Ph-LI-007 | Costal | Fm. Bajo de la Carpa, Santoniano, Upper Cretaceous, La Invernada, Rincón de los Sauces, Neuquén. |

plate corresponds to the external surface of the bone, whereas the dorsal surface of a plastral plate corresponds to the visceral surface of the bone). The terms “inner/outer” refer to the relative position within the cortical bone, towards the core or towards the surface of the plate, respectively.

To infer the lifestyle of *Yaminuechelys* specimens based on its shell bone histology, a compactness analysis was carried out. For this, compactness parameters were calculated using the Windows version 4.5.5 of BONE PROFILER Software (Girondot and Laurin 2003). To be used with the program, images of the sectioned bones were transferred into black and white (black for bone and white for vascular spaces, Fig. 2). Since several of the sampled plates are incomplete or crushed, we performed the compactness analysis only in four elements, including two costal bones (Fig. 2a, b), one peripheral bone (Fig. 2c) and one hypoplastral bone (Fig. 2d). The obtained results (Table 2) were compared with those published previously (Pérez-García et al. 2012, 2013; Scheyer et al. 2014a, b; Cerda et al. 2015).

Results

The studied plates of *Yaminuechelys* show some degree of variability with regard to their relative size and thickness, especially in costal plates. All shell bones of *Yaminuechelys* show a diploë structure with external cortex (ECO) and internal cortex (ICO) framing an interior area of cancellous bone (CB). In peripheral plates, the ECO can be divided in dorsal and ventral portions, which merge on the lateral side of the

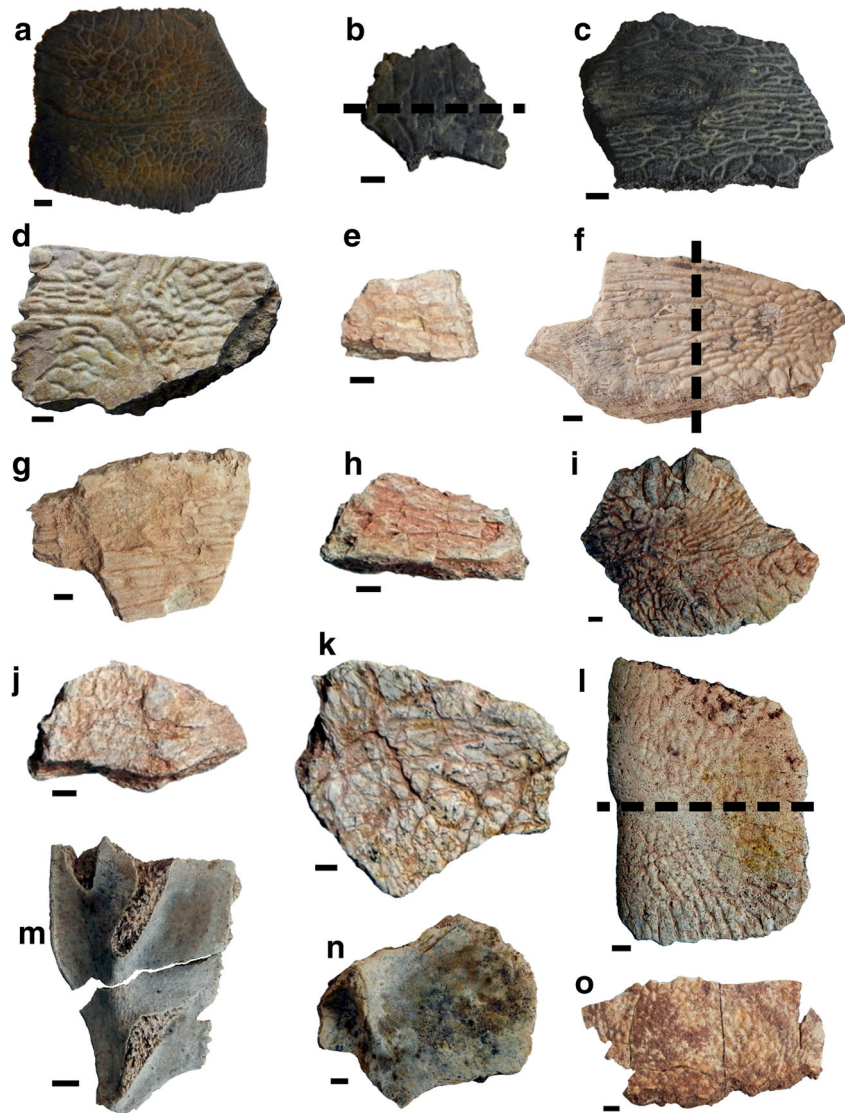
plate. The CB is well developed in most of the samples and commonly occupies the main proportion of the total area in section. Since the sampled shell elements share several histological features, we describe them together. Histological variation among samples is mentioned if applicable.

External cortex

The ECO consists of a compact bone tissue which is thicker in comparison with the ICO. The matrix consists entirely of a compact bone tissue of thick fibres (structural fibre bundles) that extend parallel, sub-parallel and transversely to the outer surface, which commonly exhibits two main arrangements. The first arrangement, observed in the inner portion of the cortex, consists of fibres loosely grouped and oriented principally in two directions, longitudinally and transversely to the element main axis (Fig. 3a). The second type of arrangement is observed in the external portions of the cortex, in which the fibres are principally organized in parallel bundles (Fig. 3b). In the marginal section of costal plate (MAU-Ph-CO-003), the fibres correspond to bundles that are clearly identified when they are transversely sectioned. Some degree of stratification is observed in several costal plates (MAU-Ph-N-001, MAU-Ph-LI-007).

The degree of vascularization of the ECO is variable, even within a single type of plate (MAU-Ph-N-001, MAU-Ph-PR-005). In general terms, all the elements are well vascularized with small simple canals (SC), primary osteons and secondary osteons (Fig. 3c, d). “Vertical” canals opened to the outer surface are abundant in some specimens (MAU-Ph-N-002,

Fig. 1 Selected material used in this study. **a–c** *Yaminuechelys* indet., **a** peripheral (MPEF-PV-10959), **b** neural (MPEF-PV-10960) and **c** costal (MPEF-PV-10958). **d** *Yaminuechelys maior*, costal (MPEF-PV-10953). **e, h, j, k** *Yaminuechelys* cf. *Y. maior*, costals (MAU-Ph-N-001). **f** *Yaminuechelys* cf. *Y. maior*, costal (MAU-Ph-LI-007). **g** *Yaminuechelys* cf. *Y. maior*, costal (MAU-Ph-CO-003). **i, l–n** *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* (MAU-Ph-N-002), **i** costal, **l** peripheral, **m** xiphiplastron and **n** hypoplastron. **o** *Yaminuechelys* aff. *Y. maior*, costal (MAU-Ph-PR-005). The dashed lines in **b, f, l** show the planes of sectioning. Scale bar equals 5 mm



MAU-Ph-CO-003, MAU-Ph-LI-007, MPEF-PV-10953, MPEF-PV-10958, MPEF-PV-10959).

Sharpey's fibres are present in several samples (e.g. MPEF-PV-10953, MAU-Ph-N-001). These extrinsic fibres are short, and they are oriented mostly perpendicularly or slightly oblique to the outer surface (Fig. 3c, d). In some samples, they extend until the inner portion of the cortex (e.g. MPEF-PV-10953). Growth marks are rather common in the ECO of some samples (e.g. MPEF-PV-10953, MAU-Ph-N-001); they resemble typical lines of arrested growth (LAGs). The ornamentation has a regular pattern of valleys and crests formed by lamellar and parallel fibred bone, which contains fusiform bone cell lacunae. Whereas the valleys are always formed of lamellar bone, the crests can have parallel fibred bone. Resorption lines (RL) are present in the ornamentation in some specimens (MAU-Ph-N-001, MAU-Ph-LI-007) (Figs. 3e, f and 4), but in other samples, these lines are not visible (MPEF-PV-10953, MPEF-PV-10958).

Variations on the general histological pattern of the ECO described above are observed in some samples. In this regard, in some specimens (MPEF-PV-10958, MAU-Ph-N-001), the intrinsic fibres exhibit just diffuse variation in their arrangement and they are organized as a typical parallel fibred bone (PFB). This bone appears to be formed during successive episodes of cortical erosion and redeposition, which is evidenced by the presence of resorption lines. In other cases (costal plate MAU-Ph-N-002 and MAU-Ph-CO-003), the cortical tissue varies between lamellar and parallel fibred bone, but resorption lines are not evident. In costal MAU-PV-N-001, the resorption line is followed by the deposition of highly vascularized fibro-lamellar bone (FLB) in the middle region on the cortex (Fig. 4a, b).

Variation of the vascular arrangement was observed among different plates and even within single elements. In this sense, the vascular canal arrangement and the degree of vascularization of the costal plates change if the section is obtained from

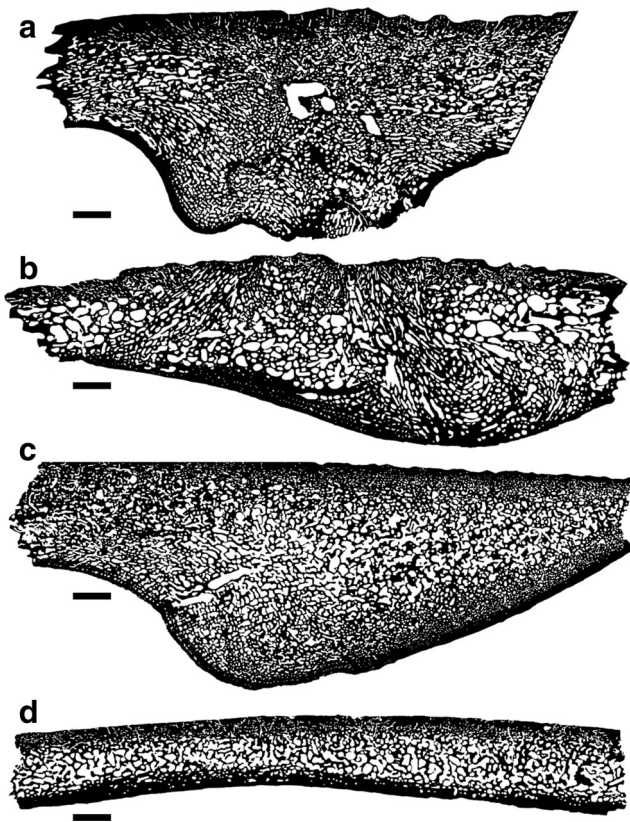


Fig. 2 Resulting binary images of sectioned specimens used for compactness analysis BONE PROFILER. **a** *Yaminuechelys maior* costal (MPEF-PV-10953). **b** *Yaminuechelys* indet. costal (MPEF-PV-10958). **c** *Yaminuechelys* indet. peripheral (MPEF-PV-10959). **d** *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* hypoplastron (MAU-Ph-N-002). Scale bar equals 3 mm

the medial, middle, or marginal (lateral) region. In the medial and middle region, vascular canal density varies from scarce to high and its orientation is predominantly radial and longitudinal (Fig. 5a). Local anastomoses are also common in these areas. Conversely, the vascularization at the marginal region consists predominately of longitudinal canals, which exhibit scarce anastomosis. Regarding inter-elemental variation, peripheral plates exhibit a plexiform or reticular vascular pattern in some areas.

Cancellous bone

The CB is well developed in most of the samples and commonly occupies the main portion of the total area in section. It comprises principally both short and long, slender trabeculae. Inter-trabecular spaces are circular and sub-circular in section. Some of these spaces coalesce to form larger cavities. The trabeculae themselves are composed of centripetally deposited secondary lamellar bone formed over different growth generations (Fig. 5b, c). Flattened bone cell lacunae follow the centripetally deposited lamellar bone linings. There is variation in the fibre orientation between successive lamellae deposited in a single generation. Not all spaces are entirely lined by lamellar bone. Interstitial areas within the trabeculae are both composed of secondary and primary bone. The primary bone resembles that described for the ECO. Histological variation between the sampled specimens is mostly related to the length and width of the bony trabeculae and also with the size of the inter-trabecular spaces. In some region of the first costal (MPEF-PV-10953) and peripheral elements (MAU-Ph-N-002, MPEF-PV-10959), trabeculae and inter-trabecular spaces are oriented parallel and sub-parallel to the internal and external cortex. The specimen MPEF-PV-10958 exhibits a particular orientation in the cancellous bone (Fig. 2b). In this element, there are two regions in which the trabeculae are mostly oriented in parallel to each other and perpendicular to the ECO forming two “column-like” structures that deviate towards the ICO, one at 30° and the other at 50° with regard to the surface.

Internal cortex

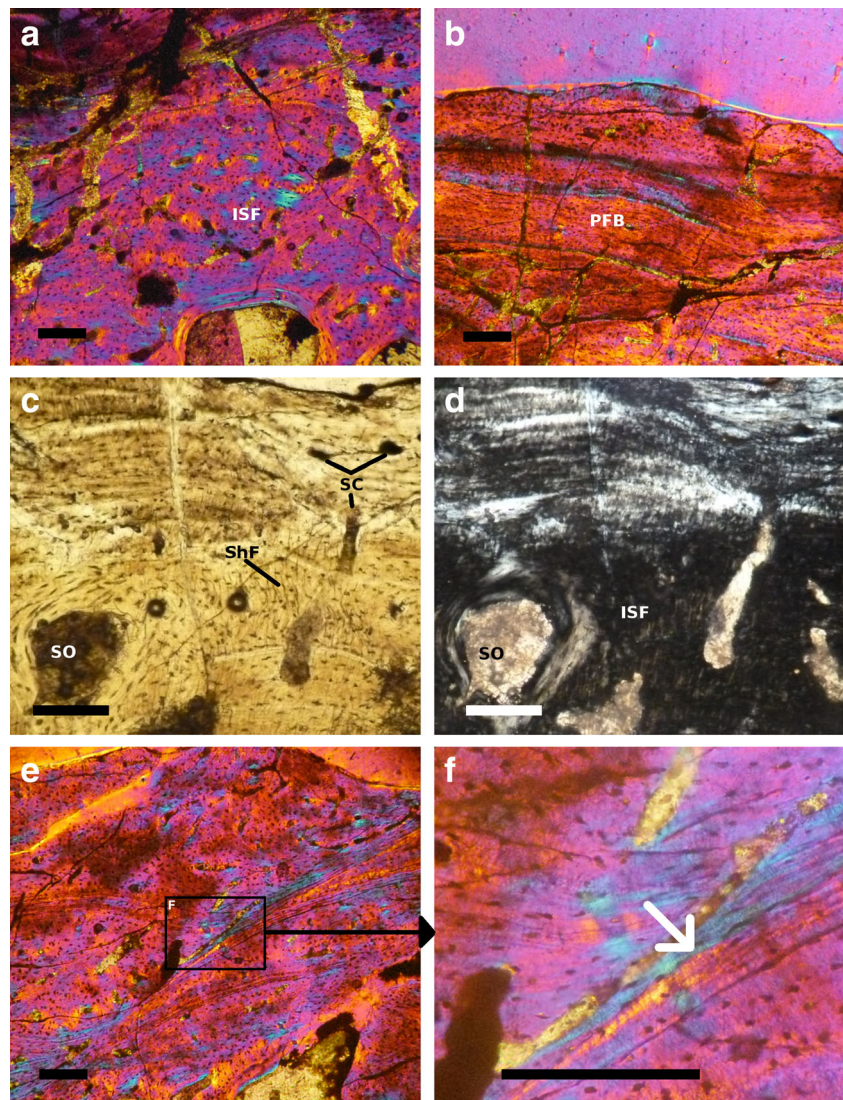
The ICO is reduced in comparison to the ECO. The maximum thickness of the ICO is observed in the plastral elements. In costal plates, the ICO is usually thicker in the portion where the rib is incorporated and thinner towards the sutured margins

Table 2 Mean global values of bone compactness parameters as calculated in Bone Profiler

| Bone specimen | Min (SE) | Max (SE) | s:slope (SE) | p:transition (SE) | Compactness (%) | Compactness at the centre (%) | Compactness at the periphery (%) |
|---------------------------|--------------------------|-----------------|--------------------------|--------------------------|-----------------|-------------------------------|----------------------------------|
| Costal MPEF-PV-10953 | 0.6269529 (0.0003377) | 0.999999 (0) | 0.0394243 (0.000238) | 0.9281332 (0.0002373) | 68 | 62.7 | 94.2 |
| Costal MPEF-PV-10958 | 0.5574728 (0.0004824) | 0.999999 (0) | 0.0614388 (0.0004389) | 0.9215636 (0.0003421) | 63.2 | 55.7 | 89.7 |
| Peripheral MPEF-PV-10959 | 0.5575535 (0.000482) | 0.999999 (0) | 0.0613347 (0.0004387) | 0.9217116 (0.0003417) | 63.2 | 55.8 | 89.7 |
| Hypoplastron MAU-Ph-N-002 | 0.339197 (0.0031223) | 0.999999 (0) | 0.2867314 (0.0022919) | 0.7310307 (0.0031633) | 64 | 38.9 | 81.2 |

SE standard errors

Fig. 3 Histology of external cortex of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* shell bones. **a, b** General view of the cortex in a costal plate (MAU-Ph-LI-007) viewed under cross-polarized light using a lambda compensator. The figures show interwoven structural fibre bundles in the inner portion of the cortex (**a**) and parallel fibred bone tissue in the outer region (**b**). **c, d** External cortex of a peripheral plate (MAU-Ph-N-002) viewed under normal transmitted light (**c**) and cross-polarized light (**d**). **e, f** general view of the external cortex of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* costal plate (MAU-Ph-LI-007) under cross-polarized light using a lambda compensator (**e**) and detail of the same image (**f**) showing a resorption line (arrowhead). *ISF* interwoven structural fibres, *PFB* parallel fibred bone, *SC* small simple canals, *ShF* Sharpey's Fibres, *SO* secondary osteon. Scale bar equals 0.2 mm

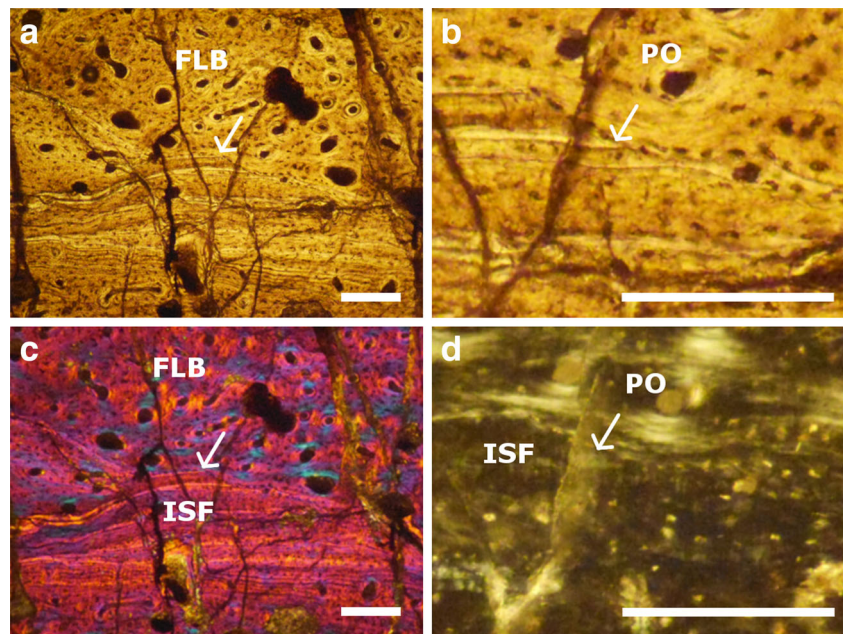


of the bones. The ICO is moderately vascularized (avascular in several instances). The matrix is composed principally of lamellar bone in plastral elements (Fig. 4a), although parallel fibred bone can be present in costals, neurals and peripherals. The intrinsic fibres of costal bones are parallel to the latero-medial axis in the central area (which correspond to the rib) but gradually change their arrangement towards the suture margins, where they become parallel to the antero-posterior axis. This change is evidenced not only by a variation in the optic properties of the bone (monorefringent in the centre, birefringent towards the margins) but also by a change in the shapes of the bone cell lacunae. These lacunae are circular/sub-circular in section in the centre and strongly elongated towards the suture margins. Long canaliculi radiate from each cell lacuna. Sharpey's fibres are present in several samples, whereas in some samples (MPEF-PV-10958, MAU-PV-LI-007), they are short and oriented transversally to the cortex, and in others (MAU-PV-N-001, MPEF-PV-10953), they are

relatively long and embedded in the cancellous bone directly adjacent to the rib of the costal plate. Lines of arrested growth (LAGs) are present in plastral plate MAU-PV-N-002 and costal plates MAU-PV-N-002, MAU-PV-N-001 (Fig. 6).

Other variations of the general histological pattern of the ICO described above are also observed in some samples. Costals MAU-PV-N-001 and MAU-PV-N-002 have a strong stratification, in which three different regions (inner, middle and outer) can be distinguished (Fig. 4d). The inner region is avascular and consists of lamellar tissue. In the middle region, the matrix is composed of parallel fibred bone in which the intrinsic fibres are parallel to the latero-medial axis. Longitudinally oriented primary osteons are present in this area. The outer zone is characterized by a mixture of lamellar and parallel fibred bone with scattered primary osteons longitudinally oriented. Secondary osteons are observed between the inner and middle region of the ICO forming a layer (Fig. 5d).

Fig. 4 General view (**a, c**) and detail (**b, d**) of the external cortex of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* costal plate (MAU-PV-N-001). Note the presence of a distinct resorption line (arrowhead) in the cortex. **a, b** Normal light. **c** Cross-polarized light using lambda compensator. **d** Cross-polarized light. *FLB* fibro lamellar bone, *ISF* interwoven structural fibres, *PO* primary osteon. Scale bar equals 0.2 mm



Sutures

The internal structure of sutural areas could only be studied in some costal plates (MPEF-PV-10953, MAU-Ph-N-001, MAU-Ph-LI-007) and in a plastral plate (MAU-Ph-N-002). The bone tissue adjacent to the sutures is similar to the tissue described for the ECO but shows more signs of remodelling (Fig. 7). The margins show sutures with short protrusions and sockets. Both protrusions and sockets are commonly lined by a thin layer of birefringent tissue. In some instances, growth marks, which are deflected from the cortical bone, can be followed in the bone tissue of the sutures, thus showing an increasing sutural relief during ontogeny. Sharpey's fibres are present in several samples, but not in all. When present, these fibres are commonly oriented parallel to the protrusions.

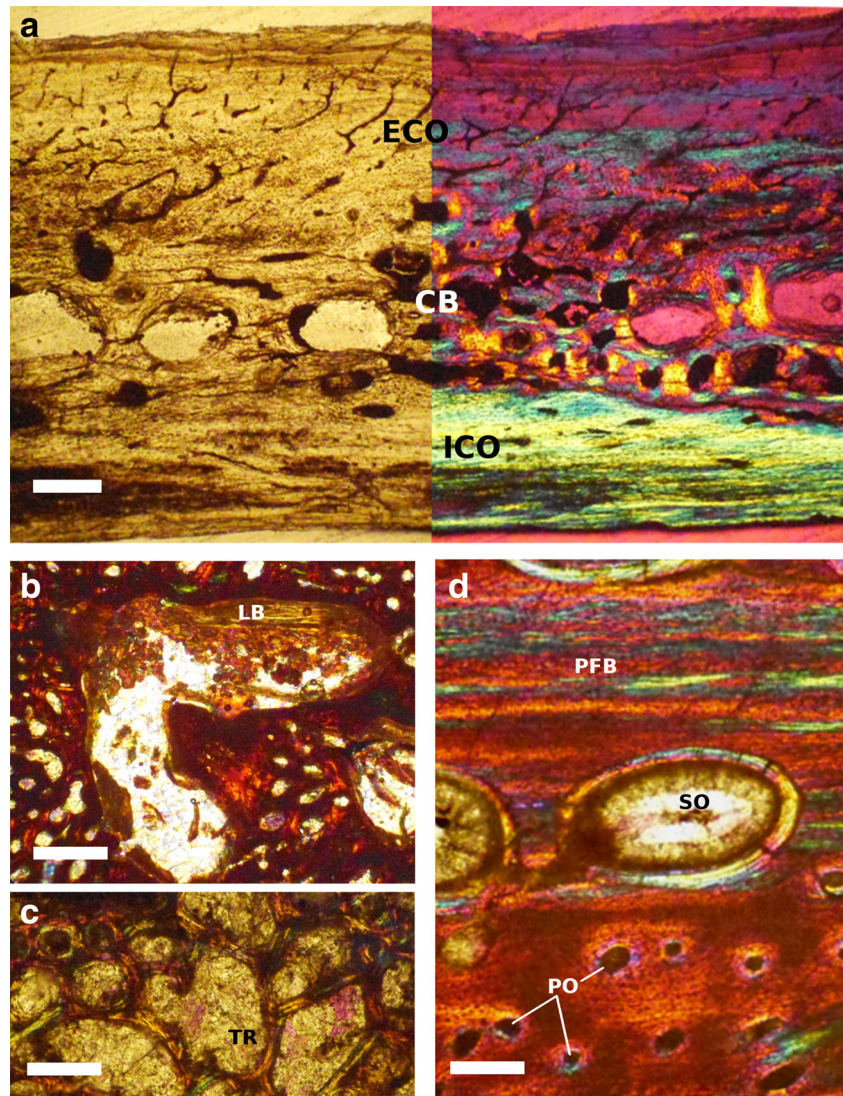
Discussion

Bone ornamentation origin and maintenance

The external surface of the tetrapod dermal bones is mostly ornamented by pits, ridges and/or tubercles. This superficial ornamentation is mainly originated by two different mechanisms. First, local resorption and partial redeposition of the cortical bone have been reported in sculptured dermal skull bones and osteoderms from several archosaurian taxa (e.g. de Buffrénil 1982; Hua and de Buffrénil 1996; Scheyer and Sander 2004; Cerda and Desojo 2011; de Buffrénil et al. 2014). The second mechanism, proposed for osteoderms and dermal bones of basal tetrapods (Witzmann and Soler-Gijon 2008; Witzmann 2009), is preferential deposition of the bony

areas that correspond with ridges or tubercles, without resorptive processes. This last mechanism has been recently proposed for the origin of the particular ornamentation in solemydid turtles (Scheyer et al. 2014b), and also appears to be involved in the formation of soft shelled turtle (Trionychidae) ornamentation (Scheyer et al. 2007). Our sample clearly reveals that the sculptured pattern of *Yaminuechelys* shell bones actually originated from a combination of the main mechanisms mentioned above, whereas in some samples, resorption lines are well marked (Fig. 3 e, d), indicating a resorptive process followed by new bone tissue deposition, and in others, bone resorption is clearly absent. The sculpturing in these last samples is formed by local changes in the rates of bone deposition, which is also evidenced by the differences in the bone tissues (while valleys are mostly formed by a lamellar bone tissue, the ridges are formed by parallel-fibred bone tissue). Resorptive processes are only evident in those samples in which the sculpturing is strongly pronounced. It is interesting to note that in *Hydromedusa tectifera* (a chelid turtle closely related to *Yaminuechelys* in which the ornamentation pattern is similar but less pronounced), previous histological descriptions do not report the presence of resorption lines in the external cortex (Scheyer et al. 2007). The pattern of sculpturing of *Yaminuechelys* differs from that reported in other ornamented turtles as Solemydidae and Trionychidae (Scheyer et al. 2007, 2014b). Furthermore, there are no previous reports of such patterns in extant or fossil Testudines, suggesting a derived feature in *Yaminuechelys*. Although Cerda et al. (2015) reported resorptive processes in few plates of *Condorchelys antiqua*, they interpret that such pattern is originated from a pathological condition.

Fig. 5 Shell histology of *Yaminuechelys*. **a** Thin-section of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* xiphiplastron (MAU-Ph-N-002) showed in normal transmitted light (left half) and cross-polarized light (right half). **b** Detail of a large internal cavity in the cancellous bone of *Yaminuechelys maior* costal plate (MPEF-PV-10953). **c** Cancellous bone of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* costals (MAU-Ph-N-001). **d** Detailed view of the stratified internal cortex in a *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* peripheral plate (MAU-Ph-N-002). *CB* cancellous bone, *ECO* external cortex, *ICO* internal cortex, *LB* lamellar bone, *PFB* parallel-fibred bone, *PO* primary osteon, *SO* secondary osteon, *TR* trabeculae. Scale bar equals **a** 0.5, **b** 0.3 and **c**, **d** 0.2 mm



Comparison with other Chelidae

General histology of *Yaminuechelys* shows some similar characteristics to other studied chelids (Scheyer 2009; de la Fuente et al. 2015). Based on some comparative studies on pelomedusoid taxa, such as *Stupendemys geographicus*, *Podocnemis erythrocephala* (Scheyer and Sanchez-Villagra 2007), the primitive pan-pleurodire *Dortoka vasconica* (Pérez-García et al. 2012), the pan-pleurodiran like *Platycheilus oberndorferi*, and with stem turtles (Scheyer and Sander 2007), several histological features in chelid shells (i.e. the diploë structure of the shell, the metaplastic incorporation of dermal interwoven structural fibre bundles in the external cortex, the parallel-fibred bone of the internal cortex and the presence of Sharpey's fibres) are plesiomorphic for all turtle shell bones (Scheyer et al. 2007). Whereas cortices of the shell bones of *Platemys platycephala*, *Phrynops geoffroanus* and *Hydromedusa tectifera* were of similar thickness, in

Emydura sp., *Chelodina longicollis*, *Chelus fimbriatus* and *Yaminuechelys*, the ICO is reduced in thickness compared to the ECO (Scheyer 2009). Nevertheless, the presence of resorption lines associated with the maintenance of the ornamentation is a particular feature reported only in *Yaminuechelys*. The canals opening up into small foramina on the surface is a character shared only with *P. geoffroanus* (Scheyer 2009).

Palaeoecology

Chelidae is a clade of turtles characterized by living in freshwater aquatic to semiaquatic environment (de la Fuente et al. 2014). However, some specimens of the extant *Hydromedusa tectifera* have been recovered in estuarial environments of Rio de la Plata with barnacles on the carapace (Frazer 1986; de la Fuente 1999), indicating that these turtles could venture large distances into estuarine-marine environments. A similar

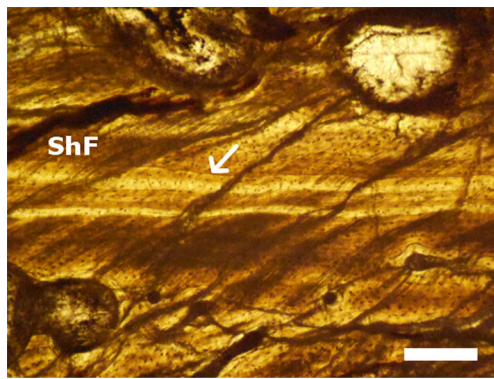


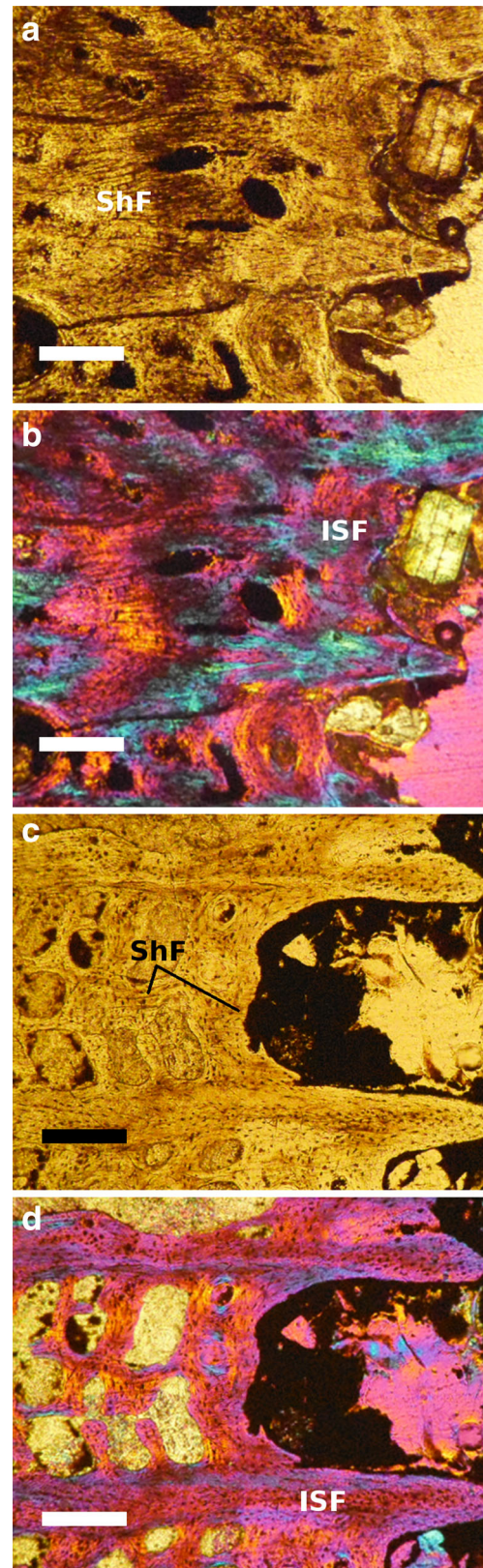
Fig. 6 Line of arrested growth (*arrowhead*) in the internal cortex of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* costal plate MAU-PV-N-001. *ShF* Sharpey's Fibres. Scale bar equals 0.2 mm

estuarine palaeoenvironment has been suggested for the Danian levels of the Salamanca Formation, where the remains of *Yaminuechelys maior* were found (Bona et al. 1998, and references therein). In contrast, fluvial environments have been inferred for the sediments of different outcrops of the Anacleto Formation (Filippi et al. 2011; Filippi and Garrido 2012) that yielded *Yaminuechelys* aff. *Y. maior* (de la Fuente et al. 2015) and *Y. cf. Y. gasparinii* (de la Fuente et al. 2010, and references therein). Nevertheless, as Joyce and Gauthier (2004) pointed out, it is plausible to infer that a turtle discovered in terrestrial sediments is not marine, but it does not follow that a turtle found in fluvial or marine sediments cannot be of terrestrial origins, because rivers can bury terrestrial faunas or transport them to marine environments. For this reason, palaeoenvironmental information does not appear to yield conclusive evidence for the habitat selection of *Yaminuechelys*.

Another method used to infer the habitat preference of extinct turtles is based on the relative proportions of the stylopodium, zeugopodium and autopodium of the forelimb (Joyce and Gauthier 2004). Zangerl (1953) made a disquisition on limbs of the fresh water turtles and sea turtles. In fresh-water chelonians, the forelimbs and humeri are shorter than hind limbs and femora, respectively. This condition can be recognized in extant and extinct chelids such as *Yaminuechelys gasparinii*, *Linderochelys rinconensis* or *Hydromedusa casamayorensis* (de la Fuente et al. 2001, 2007; Maniel et al. 2012). We test this aquatic lifestyle hypothesis for *Yaminuechelys* using shell bone microanatomy.

Fig. 7 Histology of suture margins of *Yaminuechelys* plates. **a, b** Xiphiplastron of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* (MAU-Ph-N-002) viewed under normal transmitted light (**a**) and cross-polarized light using a lambda compensator (**b**). **c, d** Costal plate of *Yaminuechelys* cf. *Y. maior* (MAU-Ph-LI-007) viewed under normal transmitted light (**c**) and cross-polarized light using a lambda compensator (**d**). *ISF* interwoven structural fibres, *ShF* Sharpey's Fibres. Scale bar equals 0.3 mm

The carapace microstructure has been used as a valuable tool in palaeoecological studies of fossil turtles (Pérez-García et al. 2012; Scheyer 2007; Scheyer and



Sander 2007; Scheyer et al. 2014a; Sterli et al. 2013; Cerda et al. 2015). These studies are based on the degree of development of compact and cancellous bone and the degree of cortical vascularization. Scheyer (2007) proposed four categories according to their degree of aquatic adaptation (I: terrestrial; II: semiaquatic to mainly aquatic; III: fully aquatic; and IV: extreme aquatic/marine adaptation). More recently, quantitative approaches using BONE PROFILER Software (Fig 2, Table 2) have been proposed for the determination of palaeoecological traits in extinct turtles (Scheyer et al. 2014a). In this regard, the elements with a low degree of compactness are linked with aquatic habits. Using both approaches, the microstructure of the shell bone of *Yaminuechelys* sample fits with the fully aquatic condition (i.e. reduction of compact bone layers, especially the internal cortex, high degree of vascularization in the cortical bone). Compactness values of *Yaminuechelys* (63.2–68) also fit the range of aquatic turtles (Scheyer et al. 2014a). In this case, both gross anatomical and histological data support an aquatic lifestyle for *Yaminuechelys*. A more precise habitat preference (fluvial or marine) cannot be discerned based on the current data.

Conclusions

Many aspects of *Yaminuechelys* histology are evidenced. The results indicate that the particular ornamentation of the external plate surfaces is originated by differential rates of bone apposition in the bones and, in some cases, also by focalized resorption and new bone deposition. This last feature, which is evidenced by the presence of resorption lines in the cortex, appears to be a characteristic feature of this genus and could serve as a taxonomic signal for *Yaminuechelys*. Compactness of the shell bones is consistent with aquatic habitat, which coincides with palaeoenvironmental/morphological data collected for this genus. It remains to be discovered if these turtles could expand their habitat into marine environments, given its similarity to its sister taxon *Hydromedusa* and sedimentological record in which they find themselves.

Acknowledgments The authors thank M. Caffa (Museo Egidio Feruglio) for the skilful preparation of the histological sections, Leonardo Filippi (Museo Argentino Urquiza) and Juliana Sterli (Museo Egidio Feruglio) for finding the fossils studied here, and John Whitlock for valuable remarks on the English of the manuscript. The authors would also like to thank Editor, Sven Thatje and three anonymous reviewers for their helpful suggestions for the improvement of this manuscript. This paper was partially supported by Proyecto de Investigación Científica y Tecnológica 2013–0095 (Marcelo de la Fuente) and Proyecto de Investigación Científica y Tecnológica 2010–0646 (Juliana Sterli) granted by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

References

- Bona P, de la Fuente MS (2005) Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. *J Vertebr Paleont* 25:569–582
- Bona P, Cladera G, de la Fuente MS (1998) Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. *X Congr Latinoamer Geología VI Congr Naci Geol Económica*, Actas 1:268–273
- Boulenger C (1889) Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). Trustees British Museum (Natural History). pp 311
- Cadena AE, Ksepka DT, Norell MA (2013) New material of *Mongolemys elegans* Khosatzky and Mlynarski, 1971 (Testudines: Lindholmemydidae), from the Late Cretaceous of Mongolia with comments on bone histology and phylogeny. *Am Mus Nov* 3766: 1–27
- Cerda IA, Desojo JB (2011) Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. *Lethaia* 44:417–428
- Cerda IA, Sterli J, Scheyer T (2015) Bone shell microstructure of the *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *C R Palevol* 821:1–14. doi:10.1016/j.crpv.2015.01.004
- Chinsamy A, Raath MA (1992) Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontol Afr* 29:39–44
- de Buffrénil V (1982) Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology* 99:155–166
- de Buffrénil V, Farlow JO, de Ricqlès A (1986) Growth and function of *Stegosaurus* plates: evidence from bone histology. *Paleobiology* 12: 459–473
- de Buffrénil V, Clarac F, Fau M, Martin S, Martin B, Pellé E, Laurin M (2014) Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *J Morphol* 276:425–445
- de la Fuente MS (1999) A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. *Quat South Am Antar Penin* 12:111–138
- de la Fuente MS, Lapparent de Broin F, Manera de Bianco T (2001) The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the Hydromedusa sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bull Soc Géol France* 172:237–244
- de la Fuente MS, Salgado L, Albino A, Báez AM, Bonaparte JF, Calvo JO, Chiappe LM, Codorniu LS, Coria RA, Gasparini Z, González Riga BJ, Novas FE, Pol D (2007) Tetrápodos continentales del Cretácico de la Argentina: una síntesis actualizada. *Asoc Paleontol Arg Publ Esp* 11:137–153
- de la Fuente MS, Barbieri R, Chafraat P (2010) Una tortuga Chelidae (Testudines: Pleurodira) de cuello largo en el Grupo Neuquén, Río Negro, Argentina. Significado cronológico y paleobiogeográfico. *Andean Geol* 37:399–413
- de la Fuente MS, Sterli J, Maniel IJ (2014) Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles. Springer Earth System Sciences, Heidelberg
- de la Fuente MS, Maniel IJ, Jannello JM, Filippi LS, Cerda I (2015) Long-necked chelid turtles from the Campanian of northwestern Patagonia with comments on K/P survivorship of the genus *Yaminuechelys*. *C R Palevol* 14:563–576
- Filippi LS, Garrido AC (2012) Nuevo registro del género *Dinilysia* (Squamata, Serpentes) para la Formación Anacleto (Campaniano Inferior-Medio), Rincón de Los Sauces, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 49:132–136
- Filippi LS, García RA, Garrido AC (2011) A new titanosaur sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontol Pol* 56:505–520

- Francillon-Vieillot H, de Buffrénil V, Castanet J, Géraudie J, Meunier FJ, Sire JY, Zylberberg L, de Ricqlès A (1990) Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter JG (ed) Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. Van Nostrand Reinhold, New York, pp 471–548
- Frazer J (1986) Epizoid barnacles on pleurodiran turtles: is the relation rare? *Proc Biol Soc Washington* 99:472–477
- Gaffney ES (1977) The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationship using shared derived characters. *Amer Mus Nov* 2681: 1–23
- Georges A, Birrell J, Saint KM, McCord W, Donnellan SC (1998) A phylogeny for side-necked turtle (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biol J Linn Soc* 67:213–246
- Girondot M, Laurin M (2003) Bone profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. *J Vertebr Paleont* 23:458–461
- Guillon JM, Guéry L, Hulin V, Girondot M (2012) A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contrib Zool* 81:147–158
- Hayashi S, Carpenter K, Suzuki D (2009) Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *J Vertebr Paleont* 29:123–131
- Hill RV (2006) Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *J Morphol* 267:1441–1460
- Hua S, de Buffrénil V (1996) Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *J Vertebr Paleont* 16:703–717
- Jannello JM, Cerda IA, de la Fuente MS (2014) Estudio histológico comparativo del caparazón óseo de quelidos de cuello largo (Testudines: Pleurodira) del Paleógeno de Patagonia: Datos preliminares. *Ameghiniana* 51:14
- Joyce WG, Gauthier JA (2004) Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proc R Soc London B* 271:1–5
- Main RP, de Ricqlès A, Horner J, Padian K (2005) The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. *Paleobiology* 31:291–314
- Maniel II, de la Fuente MS, Sterli J (2012) New material of *Hydromedusa casamayorensis* from the Middle Eocene of Patagonia and its phylogenetic implications. Symposium on turtle evolution, Tübingen, Germany. Programme and Abstract 29
- Pérez-García A, Scheyer TM, Murelaga X (2012) New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual caparace. *Cret Res* 36:151–161
- Pérez-García A, Scheyer TM, Murelaga X (2013) The turtles from the uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain): anatomical, systematic, biostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Cret Res* 44:64–82
- Scheyer TM (2007) Skeletal histology of the dermal armor of Placodontia: the occurrence of postcranial fibro-cartilaginous bone and its developmental implications. *J Anat* 211:737–753
- Scheyer TM (2008) Aging the oldest turtles: the placodont affinities of *Priscochelys hegnabrunnensis*. *Naturwissenschaften* 95:803–810
- Scheyer TM (2009) Conserved bone microstructure in the shells of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). *Fossil Rec* 12:47–57
- Scheyer TM, Sanchez-Villagra MR (2007) Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Pal Pol* 52:137–154
- Scheyer TM, Sander PM (2004) Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *J Vertebr Paleont* 24: 874–893
- Scheyer TM, Sander PM (2007) Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proc Royal Soc B* 274:1885–1893
- Scheyer TM, Sander PM (2009) Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa. *J Evol Biol* 22:1153–1162
- Scheyer TM, Sander PM, Joyce WG, Bohme W, Witzel U (2007) Unique plywood structure in the shell of fossil and recent soft shelled turtles (Trionychidae) revealed by soft tissue and bone histology: a key adaptation? *Org Divers Evol* 7:136–144
- Scheyer TM, Danilov IG, Sukhanov VB, Syromyatnikova EV (2014a) The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biol J Linn Soc* 112:701–718
- Scheyer TM, Pérez-García A, Murelaga X (2014b) Shell bone histology of solemydid turtles (stem Testudines): palaeoecological implications. *Org Divers Evol* 15:199–212
- Seddon JM, Georges A, Baverstock PR, McCord W (1997) Phylogenetic relationship of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA sequence variation. *Mol Phyl Evol* 7:55–61
- Staesche K (1929) Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Palaeontographica A* 72:103–112
- Sterli J, Pol D, Laurin M (2013) Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based palaeontological dating and the timing of turtle diversification. *Cladistics* 29:233–246
- Vlachos E, Cerda IA, Tsoukala E (2015) The morphology and bone histology of the first soft-shelled turtle from the Pliocene of Greece. *Sci Nat*. doi:10.1007/s00114-015-1295-2
- Witzmann F (2009) Comparative histology of sculptured dermal bones in basal tetrapods, and the implications for the soft tissue dermis. *Palaeodiv* 2:233–270
- Witzmann F, Soler-Gijón R (2008) The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella*. *Acta Zool (Stockholm)* 89:1–19
- Zangerl R (1953) The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae. *Field Geol Mem* 3:137–277

Master Journal List JOURNAL LIST

Search terms: 0195-6671

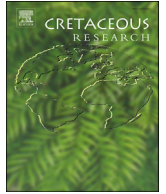
Total journals found: 1

1. CRETACEOUS RESEARCH

Bimonthly ISSN: 0195-6671

ACADEMIC PRESS LTD- ELSEVIER SCIENCE LTD, 24-28 OVAL RD, LONDON, ENGLAND,
NW1 7DX

1. [Science Citation Index](#)
2. [Science Citation Index Expanded](#)
3. [Current Contents - Physical, Chemical & Earth Sciences](#)
4. [Zoological Record](#)
5. [BIOSIS Previews](#)



Linderochelys rinconensis (Testudines: Pan-Chelidae) from the Upper Cretaceous of northern Patagonia: New insights from shell bone histology, morphology and diagenetic implications



J.M. Jannello ^{a,*}, I.J. Maniel ^a, E. Previtera ^b, M.S. de la Fuente ^a

^a Grupo Vinculado al IANIGLA-CCT CONICET Mendoza, Museo de Historia Natural de San Rafael, Av. Ballofet s/n, frente al Parque Mariano Moreno, San Rafael, CP 5600, Mendoza, Argentina

^b IANIGLA-CCT-CONICET Mendoza, Av. Ruiz Leal s/n Parque General San Martín, C.C. 330, CP 5500, Mendoza, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 17 February 2017

Received in revised form

26 April 2017

Accepted in revised form 7 May 2017

Available online 10 May 2017

Keywords:

Osteohistology

Paleoecology

Pan-Pleurodira

Bone diagenesis

Santonian

Neuquén basin

ABSTRACT

The panchelid turtle *Linderochelys rinconensis* de la Fuente, Calvo and González Riga, 2007 was described on the basis of several postcranial elements from the Rio Neuquén Subgroup of Loma del Lindero site, near Rincon de los Sauces (Neuquén, Argentina). New preparation of the type material revealed new parts of the animal, including cervical vertebrae, parts of the carapace and a right tibia. The study of the newly recovered material herein improves our knowledge of the macroanatomy of this taxon. The first costal shows an axillary buttress similar to Australasian chelids and the cervical vertebrae morphology suggests a short-necked chelid condition. The re-examination of the type material of *Linderochelys* and the discovery of new material allowed new studies on microanatomy, osteohistology and diagenesis. Osteohistology suggests some similarities with Patagonian Cretaceous and Palaeocene *Yaminuechelys*, based on the presence of parallel-fibred bone in the external cortex and a much thinner internal cortex. Paleocological studies on the proportions of forelimbs and microanatomy point towards aquatic or semi-aquatic habits, closely related to the condition seen in some extant South American chelids, such as *Phrynops hilarii*, *Phrynops geoffroanus*, and *Mesoclemmys gibba*. The fossil-diagenetic processes inferred substitution, fracturing, plastic deformation and permineralization events. Combined analyses through scanning electron microscopy with energy-dispersive X-ray spectrometry and petrographic studies revealed the substitution of hydroxyapatite by francolite. Permineralization stages include infilling of vascular canals, trabeculae and fractures with iron oxides and carbonate minerals during their burial history.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

During the Cretaceous period, in northwestern Patagonia, the Neuquén Group was the richest reptile bearing unit (Leanza et al., 2004). Those outcrops are mainly exposed in the Rincon de los Sauces area (Neuquén, Argentina) comprising two localities with reptile findings. The first is the Cañadón Arroyo Río Seco locality, 2 km south from Rincón de los Sauces. Among the vertebrate fossils,

reptiles are known from the slender Eutitanosaurian *Rinconsaurus caudamirus* Calvo and Gonzalez Riga, 2003 and the basal sebecosuchian crocodyliform *Pehuenchesuchus enderi* Turner and Calvo, 2005. The second is Loma del Lindero locality, where several titanosaurid sauropod remains were found (Calvo et al., 1997), as well as *Linderochelys rinconensis*, the only turtle occurrence in the area. This taxon was named and described by de la Fuente et al. (2007) on the basis of an almost complete plastron; fragmentary isolated carapace plates and few appendicular and axial bones of the same taxon were also collected from Loma del Lindero locality, Rincón de los Sauces. *Linderochelys rinconensis* is currently diagnosed as a pan-chelid by the combination of the suturing of the pelvis to the shell and an opisthocelous cervical vertebra III or IV (Maniel and de la Fuente, 2016). Additional elements of the postcranial skeleton of the holotype were recently recovered and prepared by a

* Corresponding author. Museo de Historia Natural de San Rafael, Av. Ballofet s/n, frente al Parque Mariano Moreno, 5600, San Rafael, Provincia de Mendoza, Argentina.

E-mail addresses: jjannello@mendoza-conicet.gob.ar (J.M. Jannello), nachomaniel@gmail.com (I.J. Maniel), eprevitera@mendoza-conicet.gob.ar (E. Previtera), mdelafuente1910@gmail.com (M.S. de la Fuente).

technician at the Museo “Argentino Urquiza” in Rincón de Los Sauces. The availability of well-preserved appendicular elements and plate section in this specimen allows testing paleoecological hypotheses and performing diagenetic analyses.

The paleoecology of *L. rinconensis* was inferred using two different approaches. A quantitative analysis based on the relative proportions of the different components of the forelimbs (following Joyce and Gauthier, 2004) allowed a first estimation of the paleoecology among a sample of extant taxa. As shell bone micro-anatomy has been recently employed to infer paleoecological traits in fossil testudinates (e.g., Scheyer and Sander, 2007; Scheyer et al., 2014), we performed a microanatomical study of sectioned shell plates. The shell histology of this taxon was compared with those previously described for other chelid turtles (e.g., Scheyer, 2007, 2009; de la Fuente et al., 2015; Jannello et al., 2016; de la Fuente et al., 2017).

The thin sections were further analysed to document histological features and diagenetic processes affecting *L. rinconensis* bones, in order to interpret the taphonomic alteration degree. It must be emphasized that this is the first diagenetic study on panchelid turtles. Pre-burial processes modifying the integrity of the bones are widely studied and well understood, especially in sub-aerial environments (e.g., Behrensmeyer and Hill, 1980; Cadée, 1991; Lyman, 1994). However, in the post-burial phase, diagenetic processes are not yet completely understood (Pike, 1993; Nielsen-Marsh, 1997). Scanning electron microscopy in combination with energy-dispersive X-ray spectrometry (SEM-EDS) is one of the most versatile and powerful analytical techniques for the determination of major and minor inorganic components of different materials (Goldstein et al., 2007). SEM-EDS has proved useful in the study of the chemistry associated with preservation modes in different fossil remains (e.g., Rogers et al., 2001; Klug et al., 2009; Lin and Briggs, 2010; Guido et al., 2012; Previtera et al., 2013, 2016; Zougrou et al., 2016). In our case, the range of diagenetic changes in bones was estimated by means of mineral and chemical compositions using combined analyses through SEM-EDS and petrographic studies.

Based on the new skeletal parts presented herein we provide an anatomical and systematic revision of *Linderochelys rinconensis*, complemented by osteohistological and diagenetic studies. These objectives contribute to our knowledge of the preservation history and the paleoecology of turtles in Loma del Lindero site.

1.1. Institutional abbreviations

CFA-RE: Colección de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Reptiles; CRI: Chelonian Research Institute, Oviedo, Florida, USA; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MAU: Museo Argentino Urquiza de Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina; MHNSR-H: Colección del Museo de Historia Natural de San Rafael, Herpetología, Mendoza, Argentina; MZUSP: Museum do Zoologia do Universidade do Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil; NHMUK: Natural History Museum, London, UK; SMF: Seckenberg Museum of Frankfurt, Frankfurt, Germany; QM: Queensland Museum, Queensland, Australia; WAM-R: Western Australia Museum, Perth, Australia.

1.2. Anatomical abbreviations

ax. but., axillary buttresses; C, costal bone; c, central carpalia; c. rib, costal rib; c.v., cervical vertebra; cap, capitellum; cond, condyle; dc, distal carpal; diap, diapophyses; ect. f., ectepicondylar foramen; ento, entoplastron; epi, epiplastron; fe, femur; fib, fibula; hu. h., humeral head; hyo, hyoplastron; hypo, hypoplastron; ing. pil., inguinal pillar; int., intermedium; int. fs., intertubercular fossa;

meso, mesoplastron; mtc, metacarpal bones; n, neural; n. sp., neural spine; ph, phalanges; per, peripheral bones; pel. gird., pelvic girdle; postz, postzygapophyses; rad, radius; ol, olecranon; sig, sigmoid notch; st, suture; t. may., tubercle mayor; t. min., tubercle minor; thor. v., thoracic vertebra; ti, tibia; troch, trochlea; ul, ulnare; v. b., vertebral body; v. k., ventral keel; xi, xiphoplastron.

1.3. Osteohistological and diagenetic abbreviations

Al, aluminium; Cal, calcite; Ca, calcium; CB, cancellous bone; C, carbon; Cs, cancellous spaces; ECO, external cortex; Fe, iron; F fluor; ICO, internal cortex; ISF, interwoven structural collagenous fibre bundles; LB, lamellar bone, LAGs, lines of arrested growth; lsFB, longitudinally sectioned fibre bundles; O, oxygen; PFB, parallel-fibred bone; P, phosphorus; PVC, primary vascular canal; RL, resorption line; ShF, Sharpey's fibres; Si, silica; SO, secondary osteon; ST, suture; TR, trabecular bone; trFB, transversely sectioned fibre bundles.

2. Materials and methods

2.1. Morphological analysis

The additional material studied here belongs to the holotype of *L. rinconensis* (MAU-PV-LL-69) as well. This holotype was described previously by de la Fuente et al. (2007) including a plastron, cervical vertebrae and the remains of appendicular skeleton. The additional bones include cervical vertebrae articulated. It is possible to identify a biconvex fifth cervical vertebra; a sixth procoelous cervical vertebra, and inferring a seventh biconcave cervical vertebra; and a fragment of a first right rib articulating with a fragment of third peripheral.

A statistical analysis to evaluate the forelimb proportions of *L. rinconensis* and extant chelids was performed. The measurements made by Joyce and Gauthier (2004) has been used, and some specimens not included by these authors were incorporated (Online Supplementary Information 1). The ternary plot has been made using the program Past 3.01 (Hammer et al., 2001). The index is shown in Table 1 and in the ternary plot. This index was calculated following the protocol of Joyce and Gauthier (2004) (See Online Supplementary Information 1).

2.2. Microscopic analysis

For the osteohistological analysis, four elements of the shell bones from the holotype specimen were used. They consist of two costal plates (costal 1 and 8) and two fragments of the plastron (Online Supplementary Information 2). Five thin sections were

Table 1

Index of the forelimbs of extant and extinct pan-chelid turtles; S/Z, stylopodium over zeugopodium; S/A, stylopodium over autopodium; Z/A, zeugopodium over autopodium.

| Taxon | S/Z index | S/A index | Z/A index |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Linderochelys rinconensis</i> | 1.16 | 1.19 | 0.55 |
| <i>Hydromedusa tectifera</i> | 1.84 | 1.65 | 0.89 |
| <i>Hydromedusa maximiliani</i> | 1.86 | 1.24 | 0.66 |
| <i>Phrynops hilarii</i> | 2.09 | 1.08 | 0.51 |
| <i>Phrynops geoffroanus</i> | 2.01 | 1.09 | 0.54 |
| <i>Platemys platycephala</i> | 1.68 | 1.71 | 1.01 |
| <i>Chelus fimbriatus</i> | 1.88 | 1.51 | 0.80 |
| <i>Mesoclemmys gibba</i> | 2.16 | 1.28 | 0.59 |
| <i>Acanthochelys radiolata</i> | 1.91 | 1.64 | 0.86 |
| <i>Emydura macquarii</i> | 1.49 | 1.51 | 1.02 |
| <i>Chelodina longicollis</i> | 1.69 | 1.10 | 0.65 |

prepared based on the methodology outlined in Chimsamy and Raath (1992).

In addition to the comparison with the bibliography published on the issue, the bone shell histology of two specimens of *Phrynops hilarii* (Duméril and Bibron, 1835) was sampled in order to compare the histology of *L. rinconensis* with other chelid turtles. According to de la Fuente et al. (2007), *L. rinconensis* was related to *Phrynops* group (*sensu* Broin and de la Fuente, 1993). The materials of *P. hilarii* sampled were a sub-adult specimen (MHNSR-H-1616), that includes four articulated plates, two hypoplastra and two xiphiplastra, and an adult specimen (CFA-RE-554) with six articulated plates, three costals, one nuchal and two hyoplastra. Seven thin sections were prepared. Two sections were made from a costal of CFA-RE-554; three sections in the plastral elements, two of them from MHNSR-H-1616, and one from CFA-RE-554; and two sections from the nuchal of CFA-RE-554.

Planes of sectioning varied among the different shell bone elements: neurals and plastral elements were cut perpendicular and transversal to their anteroposterior axis (perpendicular and transversal to the vertebrae), but costals were cut parallel to the anteroposterior axis (perpendicular to the incorporated ribs).

Thin sections were described using petrographic polarizing microscopes (Nikon ECLIPSE E200 and BX 51-P Olympus). General histological nomenclature and definitions of structures were made following Francillon-Vieillot et al. (1990). Specific terminology about the internal portions of the shell bones was made following Scheyer and Sánchez-Villagra (2007). Petrographic analysis allowed determining taphonomic features as fracturing, deformation and permineralization. The criteria used by various authors about diagenetic classification (e.g., Schmidt and McDonald, 1979; Burley et al., 1985; Tucker, 1991; Scasso and Limarino, 1997; Wings, 2004) is followed here.

2.3. SEM-energy dispersive X-ray spectra (EDS)

The elemental composition of the carbon-coated holotype bone sample was obtained using a scanning electron microscope (SEM) JEOL JSM-6610 LV equipped with an energy-dispersive spectrometer (Thermo Scientific Ultra Dry Noran System 7) in MEBYM, IANIGLA-CONICET. For EDS mapping, we used an acquisition live time of 30 s, nominal incident beam energy $E_0 = 15$ keV, with a 35.1° take off angle and 10 mm working distance. Results provided by the standard procedure are qualitative. The Proza Phi-Rho-Z algorithmic correction method (Bastin et al., 1986) to perform the matrix correction was used. In the first instance, map-scans were performed from the bone edge through the cortex towards the medullary matrix, and in a second moment, they were scanned inside a transverse fracture. The weight percentage of main elements -C, O, P, F, Ca, Fe, Na, Mg, Al, Si, S, Cl, K- at each point was determined. These chemical elements selected allow to differentiate the original bone composition (carbonates and phosphates) from the major cations for rock-matrix minerals (e.g., silicate, carbonate) and the major pore fillers and bone substituents (e.g., iron, calcite and fluorine).

3. Geological setting

The Neuquén Basin is one of the most important places in South America for its occurrences of terrestrial and marine fossils. This basin is located at the eastern side of the Andes in west-central Argentina, between 36° and 40° latitude South (Fig. 1). It extends through the active magmatic arch along the Andes to the west, the Sierra Pintada System (=San Rafael Block) to the northeast, and the North Patagonian Massif to the southeast (Legarreta and Gulisano, 1989; Vergani et al., 1995). It covers an area of over 120,000 km²

and comprises a nearly continuous record of up to 6000 m of stratigraphic thickness from the upper Triassic to lower Cenozoic (Schwarz, 2012). This sedimentary record includes continental and marine siliciclastics, carbonates and evaporates accumulated under a variety of basin styles, including syn-rift, post-rift/sag and foreland phases (Legarreta and Uliana, 1991; Howell et al., 2005). At a large scale (100–1000 m), marine and continental deposits alternate, representing transgressive-regressive episodes (Digregorio and Uliana, 1980; Legarreta and Uliana, 1991). The Neuquén Basin sedimentary succession was divided by Groeber (1946) into three large cycles: Jurassic (Pleinsbachian to Oxfordian), “Andico” (Kimmeridgian–Cenomanian), and “Riograndico” (Cenomanian–Palaeocene). “Riograndico” of Groeber’s cycle represents mainly the Upper Cretaceous in this basin and comprises two thick units, the Neuquén and the Malargüe groups.

The Neuquén Group (lower Cenomanian–middle Campanian) constitutes a sequence of continental sediments deposited during the initial stage of foreland of the Neuquén Basin (Franzese et al., 2003). This group was first named by Stipanovic et al. (1968) to refer to the Strata of Dinosaurs (=Dinosaurier Schichten) termed by Keidel (1917). Lithologically, it comprises a succession of sandstones, conglomerates and claystones, which represent alluvial fans; fluvial systems and playa-lake environments stacked in recurrent fining-upward sequences (Leanza and Hugo, 2001). The Neuquén Group is divided -from bottom to top-into the Río Limay (de Ferrarís, 1968); the Río Neuquén (de Ferrarís, 1968; Cazau and Uliana, 1973) and the Río Colorado (Cazau and Uliana, 1973) Subgroups (Ramos, 1981). The Río Neuquén Subgroup comprises the Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa, and Plottier formations (Garrido, 2010).

The holotype of *Linderochelys rinconensis* was recovered in mudstones that crop out at the Loma del Lindero site, 10 km West to Rincón de los Sauces City (Neuquén Province, Patagonia, Argentina) (see, Fig. 1). The host rocks belong to the Río Neuquén Subgroup (Neuquén Group, upper Turonian–Coniacian) (Leanza, 1999; Leanza and Hugo, 2001; Leanza et al., 2004). This locality is a relevant site, which was excavated under the direction of J. Calvo during the years 1998–2001, where the numerous remains of dinosaur bones (mainly titanosaurid and theropods associated with the turtle studied here) have been found. These fossils were recovered from mudstones and fine sandstones of overbank facies related to channel fluvial system (Calvo and Gonzalez Riga, 2003; de la Fuente et al., 2007). Although Calvo and Gonzalez Riga (2003) and Calvo et al. (2007) suggest that this sedimentary sequence outcropping at the Loma de Lindero site might be referred to the Portezuelo Formation, de la Fuente et al. (2007), however, are more cautious and attributed it to the Río Neuquén Subgroup without to appoint a horizon. More recently, Garrido (2010) proposed that this sequence could be assigned to the Plottier Formation.

4. New evidence of the holotype specimen

4.1. Systematic paleontology

Testudines Batsch, 1788

Pleurodira Cope, 1865

Pan-Chelidae Joyce, Parham and Gauthier, 2004

Linderochelys rinconensis de la Fuente, Calvo and González-Riga, 2007

Type Material. MAU-PV-LL-69. A fragment of the suprapygal and the eight right costal bone of the carapace, a partially preserved plastron; one cotyle; one condyle, probably of a second to fourth opisthocelous vertebrae or a seventh biconcave, as well as the fragments of two postzygapophyses of cervical vertebrae; left

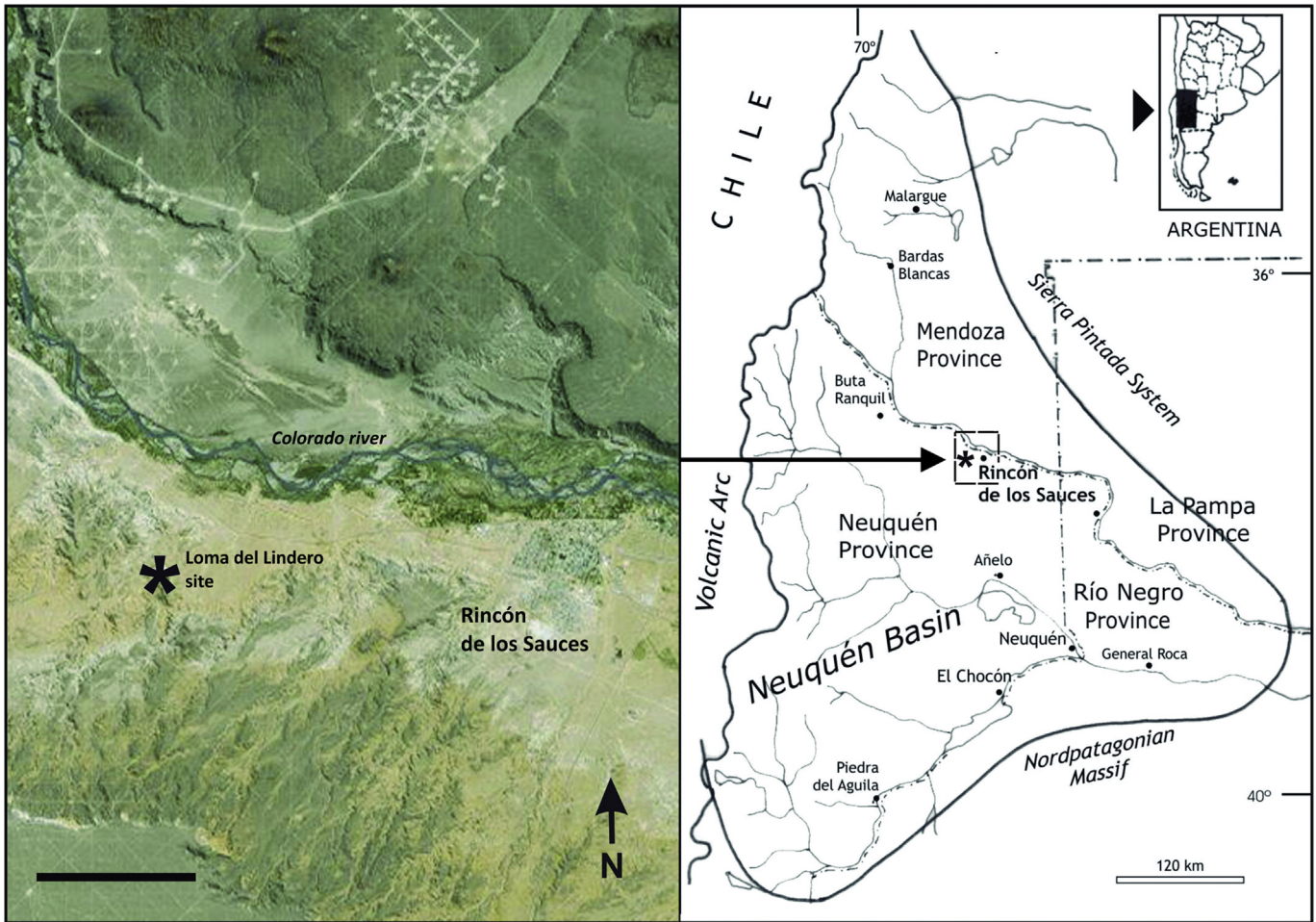


Fig. 1. Location map of the Loma del Lindero locality, Patagonia, Late Cretaceous modified from de la Fuente et al. (2007). The asterisk indicates the locality. Black scale bar 3 km.

humerus; radius; proximal carpal elements; right metacarpals; digits; the pelvic girdle; femora; fibula and right tibia (de la Fuente et al., 2007).

New material. New additional remains belonging also to the holotype of *Linderochelys rinconensis*, MAU-PV-LL-69, were found in the same sediments remains of the holotype after mechanical preparations. These materials consist of the right first costal bone and part of the right third peripheral bone, the sixth and seventh costals, three articulated cervical vertebrae and the right ulna. A remain from holotype mentioned by de la Fuente et al. (2007) and interpreted as the right eighth costal and the anterior part of the suprapygal but is here referred to as the seventh and eighth right peripheral bones, with remains of an inguinal projection of the bridge.

Locality and horizon. MAU-PV-LL-69 was recovered in mudstones and fine sandstones that crop out at Loma del Lindero site, 10 km West to Rincón de los Sauces City, Neuquén Province, Patagonia, Argentina (figure 1). These rocks belong to the Río Neuquén Subgroup, Neuquén Group, Late Cretaceous late Turonian-Coniacian according to Leanza (1999), Leanza and Hugo (2001) and Leanza et al. (2004).

Emended diagnosis. *Linderochelys rinconensis* is currently diagnosed as a pan-chelid by the suturing of the pelvis to the shell and an opisthocelous cervical III or IV, biconvex cervical V and procoelous cervical VI. *L. rinconensis* is differentiated from all extant chelids by the presence of mesoplastra. It differs from *Palaeophrynops patagonicus* in the bell-shaped entoplastron and the more depressed common process of the postzygapophyses; from

Bonapartemys bajobarrealis in the development of a short plastral bridge, the absence of ridges along the bridge of the anterior plastral lobe, and in the arrangement of the plastral scutes; from *Prochelidella portezuelae* in the large and rounded anterior plastral lobe and the length of the interabdominal seam; and from *Prochelidella cerrobarcinae* by a longer and narrower mesoplastron, and a femoral-anal notch.

4.2. Morphological description

Several materials of the holotype of *L. rinconensis* were fully described in de la Fuente et al. (2007), but these bones are only drawn in that paper. Since the description was previously completed, these remains are not included in the current description. However, their photographs are incorporated (Fig. 2).

Carapace. The suture between the first costal and the third peripheral is not recognized. In dorsal view, the first costal does not preserve any sulcus (Fig. 3A). In visceral view, the first costal and the third peripheral preserve the axillary buttress, this structure being recognized as restricted to only these plates (Fig. 3B). An axillary buttress extended over the third peripherals and the first costals are recognized in the majority of Cretaceous chelid turtles (Lapparent de Broin and de la Fuente, 2001; de la Fuente, 2003, 2007; Maniel and de la Fuente, 2016). Following the description made by Thomson et al. (1997), the anterior and posterior edges of the axillary buttress diverge from their point of congruence closest to the vertebral column. The wide extent of the suture is distal to the vertebral column and there is no medial constriction. This

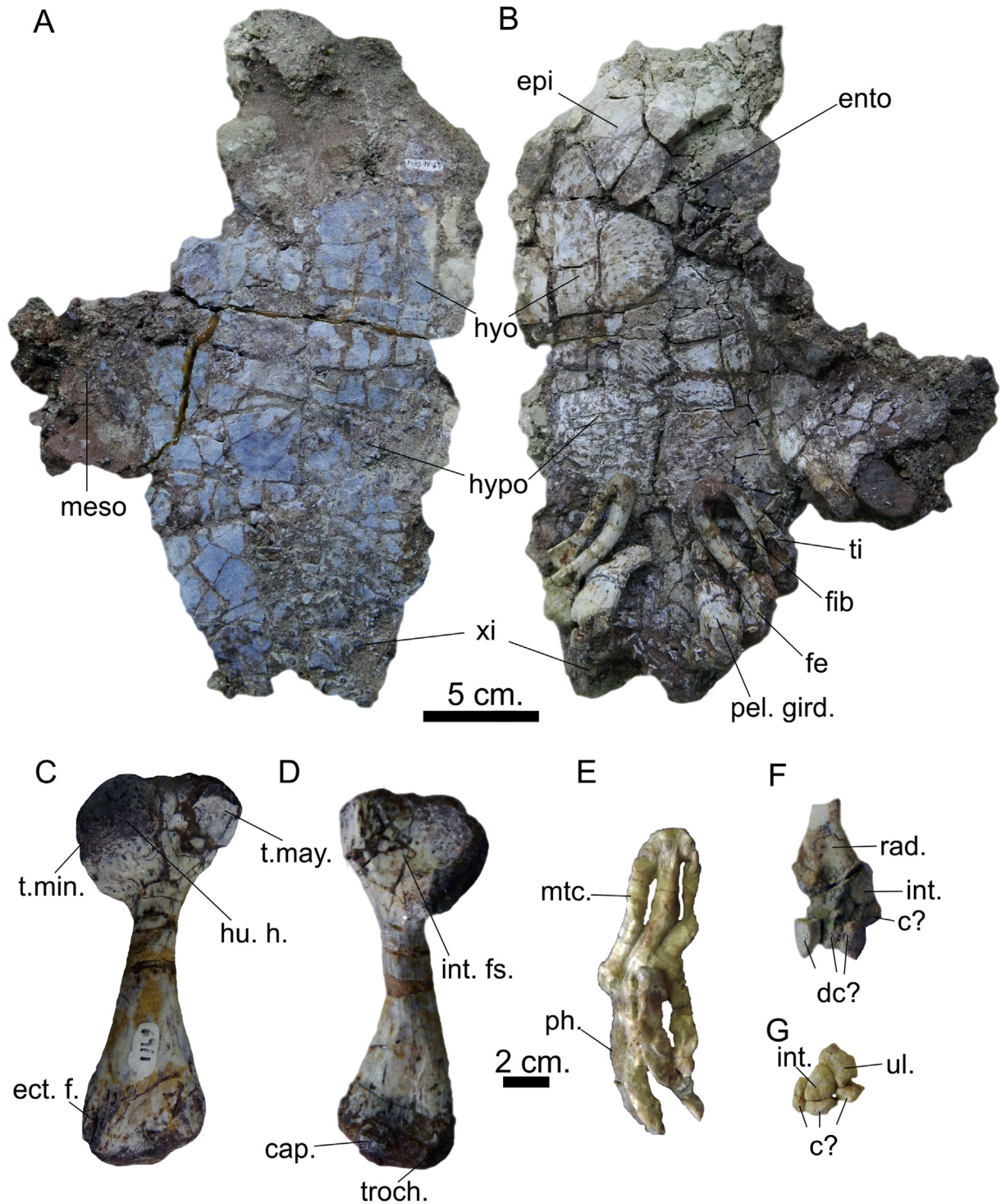


Fig. 2. Unpublished photographs of MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. A, ventral view, and B, visceral view of the plastron; C, dorsal view and D, ventral view of the right humerus; E, metacarpal and digits of the right hand, in dorsal view; F, ventral view of the left radius and carpal; G, dorsal view of the right carpal. Scale bars 5 cm in A, B, and 2 cm in C, D, E, F.

condition is shared with some Australasian chelid turtles such as *Pseudemydura umbrina* (WAM-R-29338), *Myuchelys latisternum* (CRI-6572), *Elusor macrurus* (Thomson et al., 1997), and with some South American taxa such as *Chelus fimbriatus* (MZUSP-2619) or *Hydromedusa tectifera* (MHNSR-H-1621), whereas, *P. hilarii* (MHNSR-H-1550) or *Mesoclemmys nasuta* (MACN-11967) exhibit a slight constriction in the medial region of the axillary buttress.

Although only a fragment of the posterior region of the carapace is preserved, it is possible to recognize the sixth and seventh costals contacting in the midline, with a fragment of a posterior neural (probably the sixth neural). Therefore, the neural series does not reach the seventh or eighth costals, nor the suprapygal (Fig. 3C). This condition is shared by several Cretaceous species, such as *Lomalatochelys neuquina* (Loma de la Lata, Neuquén province,

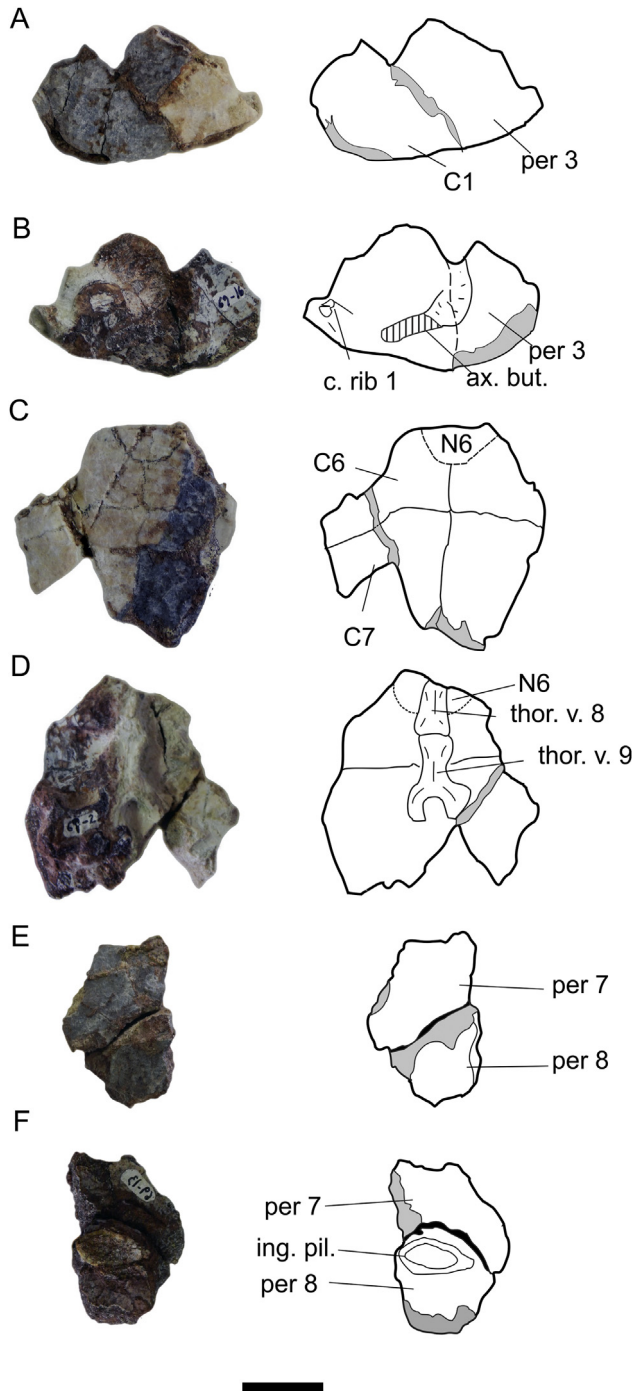


Fig. 3. MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. New additional elements presented in this paper. Photographs and drawings. A, dorsal view of the first right costal and the third right peripheral; B, visceral view of the first right costal and the third right peripheral; C, dorsal view of the medial portion of the sixth and seventh costal and the posterior region of the sixth neural; D, ventral view of the medial portion of sixth and seventh costals and the posterior region of the sixth neural; E, dorsal view of the partial seventh and eighth right peripherals; F, visceral view of the partial seventh and eighth right peripherals. Scale bar 2 cm.

Santonian), *Bonapartemys bajobarrealis* (Sierra de San Bernardo, Chubut province, Late Cretaceous) (Lapparent de Broin and de la Fuente, 2001: figs. 1–2, and 4) or *Yaminuechelys gasparinii* (Yaminue creek, Rio Negro Province, Campanian-Maastrichtian) (de la Fuente et al., 2001, fig 2). This condition is also present in extant

species as *Phrynops Geoffroanus* (MZUSP-26350) or *P. hilarii* (MHNSR-H-1550), but not in *H. tectifera* (MHNSR-H-1621) or *C. fimbriatus* (MZUSP-2619), where the neurals reach the eight costals. The outer surface of the plates is smooth. In ventral view, the ribs contact the thoracic vertebrae (inferred as an eighth and ninth thoracic vertebrae) (Fig. 3D). Finally, de la Fuente et al. (2007) mentioned a shell remain (figure 2.1–2.2 in de la Fuente et al., 2007) as the anterolateral part of the suprapygal and the posterior part of the eight costal. New insights on this material allow reinterpreting these bones as fragments of the right seventh and eighth peripherals, preserving a part of the inguinal buttress in visceral view (Fig. 3E–F). From this observation the inguinal buttress in *L. rinconensis* is observed as only restricted to the peripheral series, being excluded of the costals. This is a peculiar condition, not recognized in *P. hilarii* (MHNSR-H-1550), *P. Geoffroanus* (MZUSP-26350) or *P. williamsi* (MACN-35395) or other South American taxa. This condition it only could be recognized in some Australasian chelids such *P. umbrina* (WAM-R-29338) or *Chelodina colliei* (NHMUK-64.12.22.6). The inguinal buttress extending until the seventh or eighth peripherals is a condition that *L. rinconensis* shares with the extant short-necked chelids turtles, and even with some fossil long-necked chelids such as *Y. gasparinii* or *Y. maior* (de la Fuente et al., 2001, fig. 2; Bona and de la Fuente, 2005, fig. 6).

Cervical vertebrae. Remains of three cervical vertebrae are preserved in the holotype of *L. Rinconensis*. de la Fuente et al. (2007) showed that the remains of neural spines with postzygapophyses are not fused or contacting in the midline. Here, three vertebral bodies articulated with each other and with a preserved neural spine are described (Fig. 4A–C).

The general morphology observed in this new material resemble short necked chelids, with a short vertebral body and neural spine angled between 30 and 40° and a postzygapophyses not fused in the midline. The first preserved cervical is inferred as a fifth biconvex vertebra, with a convex posterior condyle (Fig. 4A). This vertebra possesses an well-developed articulated neural spine forming an angle with the vertebral body not lower than 30° and not upper than 40°, as is seen in the South American short-necked chelids. In Australasian short-necked chelids, the neural spine it is angled above 40° (i.e. *Elseya dentata* (QM-J-59280), *Emydura macquarii* (QM-J-61586) or *Rheodytes leukops* (QM-J-76293)). The postzygapophyses in this vertebra are placed ventral-laterally and have not contact in the midline (Fig. 4A–B). This condition resembles the postzygapophyses of *P. hilarii* (MHNSR-H-1550); meanwhile, in *H. tectifera* (MHNSR-H-1621) or *Y. gasparinii* (de la Fuente et al., 2001, fig. 2F) the postzygapophyses are fused in the midline. The diapophyses are slightly developed and a ventral keel is not preserved (Fig. 4C). The second preserved cervical is recognized as a sixth procoelous vertebra, with an anterior concave cotyle and a posterior convex condyle (Fig. 4A). The neural spine and the postzygapophyses are not well preserved. In ventral view, the well-developed diapophyses are preserved. These diapophyses are shorter than the maximum length of the vertebral body (Fig. 4C). A ventral keel, slightly developed along the entire vertebral body length, is observed. This condition is slightly similar to that in *Phrynops hilarii* (MHNSR-H-1550) or *Mesoclemmys nasuta* (MACN-11967), where a slightly developed ventral keel but not being developed along the entire vertebral body is preserved. The condition seen in *L. rinconensis* differs from that in some Australasian short-necked chelids such as *Myuchelys latisternum* (CRI-6573), *Elseya dentata* (QM-J-59280) or *Rheodytes leukops* (QM-J-76293), the ventral keel being highly developed in these species.

The last cervical vertebra is poorly preserved. It is inferred as the seventh biconcave cervical vertebra due to the position that it has respect to the other two cervicals.

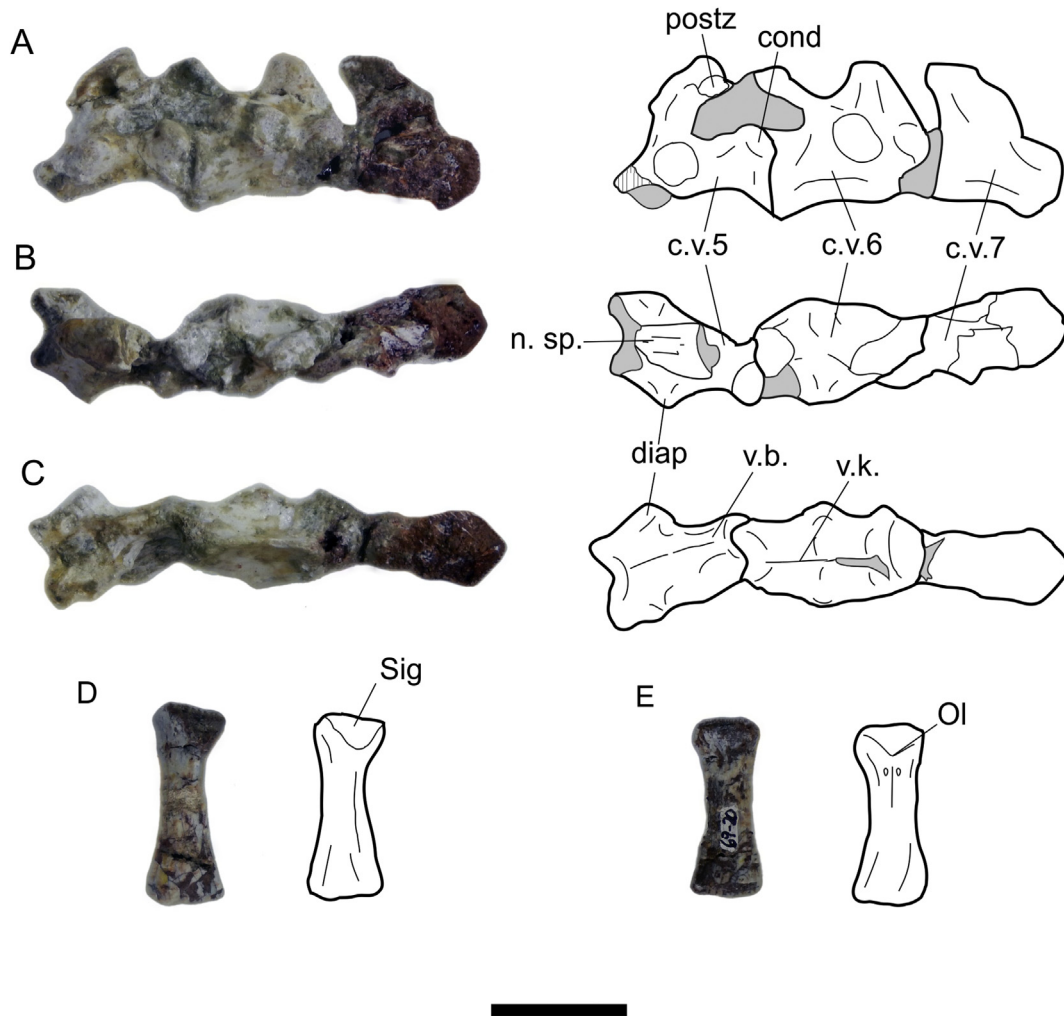


Fig. 4. MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. New additional elements presented in this paper. Photographs and drawing. A, left lateral view, B, dorsal view, and C, ventral view of the fifth, sixth and seventh cervical vertebrae; D, dorsal, and E, ventral view of the right ulna. Scale bar 2 cm.

Ulna. A mostly complete right ulna is preserved in *L. rinconensis*. Only the distal ends are broken. Thus, the articulation surface cannot be recognized (Fig. 4D–E). The ulna in *L. rinconensis* is a slightly slender bone than those of *Phrynosops hilarii* (SMF-8010), *P. Geoffroanus* (SMF-45471) or *Chelus fimbriatus* (MZUSP-2619), being more robust than in *Hydromedusa tectifera* (MHNSR-H-1621), and *Acanthochelys radiolata* (MZUSP-34). The proximal surface is sub rounded in dorsal view. A similar condition is observed in *H. tectifera*, but a more sub triangular shape could be recognized in *P. hilarii* (SMF-8010), *P. Geoffroanus* (SMF-45471) or *C. fimbriatus* (MZUSP-2619). The relation between the proximal ends and the shaft seems to be more similar to that in *P. hilarii*, where the expansion of the proximal ends is as wide as the shaft, than that in *C. fimbriatus* (MZUSP-2619), where this expansion is wider than the shaft. In the medial view of the ulna proximal end of *L. rinconensis* two slightly developed muscle attachment area could be seen (Fig. 4E), probably for the *biceps profundus* on bicipital tubercle (Walker, 1973).

4.3. Histological description

All the turtle shell elements are described in a single section, because they have similar histology. Histological variation among samples is mentioned, if applicable.

The microanatomy of *Linderochelys rinconensis* shows a typical diploë structure, where the external cortex is two times thicker than the internal cortex, their thickness is invariable along the section. The cancellous bone is mostly well developed, occupying an area of approximately 80% (first costal) and 60% (in all other elements) of the total section. Transition between compact and cancellous is distinct in all the sampled bones.

The external cortex is formed mainly by a matrix of fibres oriented parallel and sub-parallel to the external surface, forming a parallel-fibred bone (Fig. 5A–B). The fibres are oriented longitudinally and transversely to the progression of the element. In the inner zone of the external cortex, a small area of more disorganized fibres appears contiguous to the cancellous. Cell lacunae are round when the fibres are sectioned transversely, and fusiform when they are sectioned longitudinally. The cell lacunae are densely grouped in some layers and absent in others. Canaliculi are short and poorly preserved. Sharpey's fibres are thin and short, oriented perpendicular to the external surface in the cortex (Fig. 5B). Vascularization is formed by primary vascular canals (PVC) that are "radially" oriented (i.e. perpendicular to the outer surface), which generally anastomose with obliquely oriented canals (Fig. 5C). Progressively the PVC is replaced by radially and obliquely oriented primary osteons. A reticular pattern of vascularization is observed in some areas. Some secondary osteons occur in the perimedullary region.

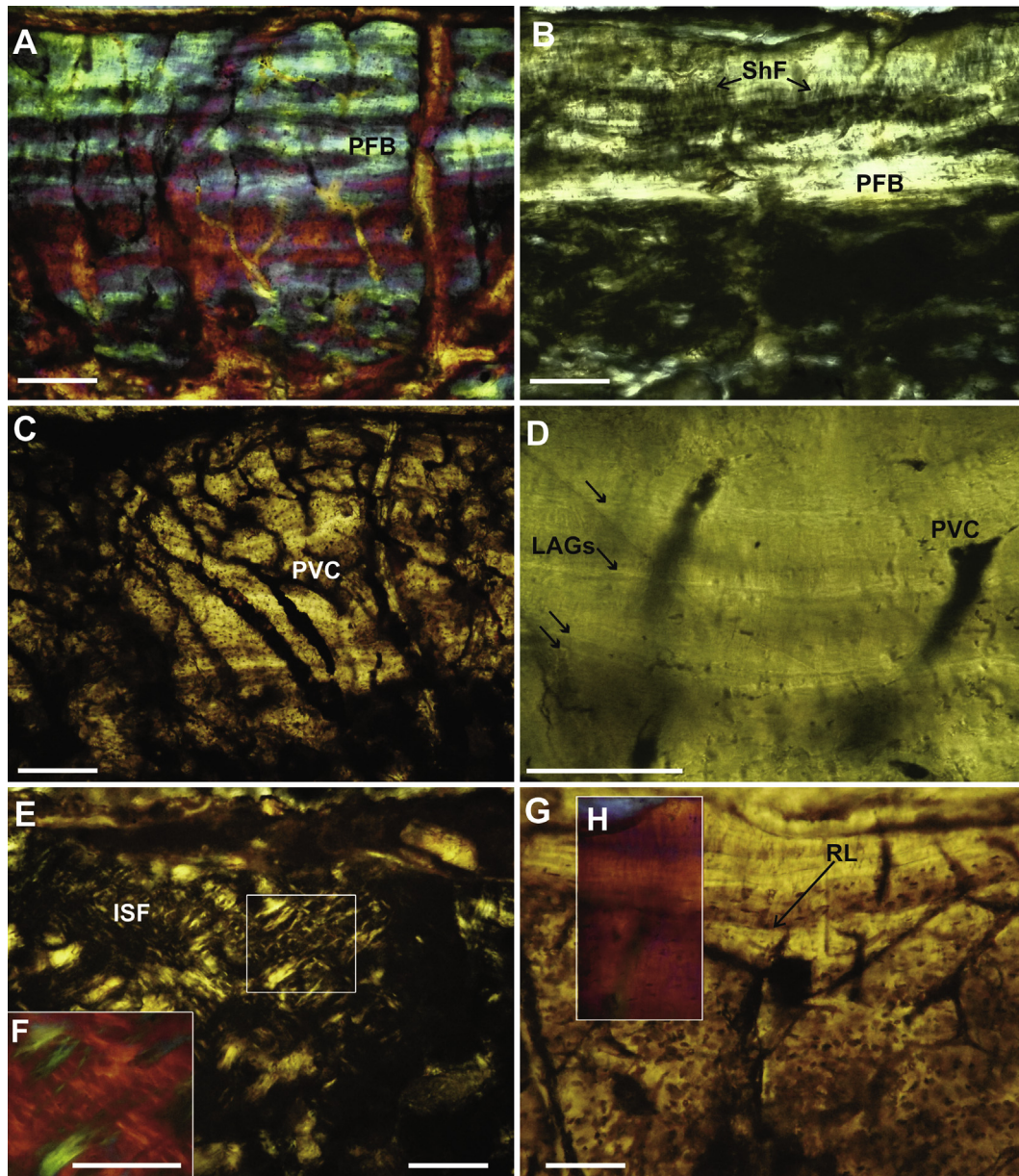


Fig. 5. Osteohistology of the external cortex of MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. A, external portion of the cortex in an indeterminate plastral fragment; B, detail of Sharpey's fibres in the first costal; C, detail of primary vascular canals in an indeterminate costal fragment; D, detail of lines of arrested growth in a first costal; E-F, detail of the external cortex of a first costal; A, F, H, under cross-polarized light using a lambda compensator; B, E, under cross-polarized light; C, D, G, under normal transmitted light. Scale bars A, B, C, E, F, G: 0,25 mm; D: 0,125 mm.

At least four lines of arrested growth are preserved in the cortex (Fig. 5D). Histological variation among the sampled bones is mostly related to the degree of vascularization and the organization of the intrinsic fibres. In this regard, the first costal is less vascularized than the other fragments and the parallel-fibred matrix in the distal part is replaced by the interwoven structural collagenous fibre bundles (ISF). This last is also seen in the costal fragment (Fig. 5E–F). Finally, a reabsorption line is visible only in the more dorsal region on the external cortex of an indeterminate plastral element (Fig. 5G–H) (Online Supplementary Information 2D).

The cancellous is highly remodeled. The trabeculae are mostly thin, composed of secondary lamellar bone centripetally deposited over different generations of remodeling (Fig. 6A). Flattened bone cell lacunae follow the orientation of the lamella in which they are embedded. Whereas most of the intertrabecular spaces are large

and irregular in shape, some of them are smaller and exhibits circular or sub-circular appearance in section. Interstitial areas between the trabeculae are composed of both secondary and primary bone. The primary resembles the one described for the external cortex with short Sharpey's fibres.

The internal cortex is formed by parallel-fibred bone that can grade to lamellar bone in some areas (Fig. 6B–C). The intrinsic fibres are organized in bundles oriented mostly parallel or sub-parallel to the surface. Some layers of fibres are oriented longitudinally with a change in the shape of bone cell lacunae. Bone cell lacunae exhibit abundant branching canaliculi and they are arranged according to the intrinsic fibre orientation. These lacunae exhibit abundant branching canaliculi. Vascularisation is low or even absent. At least three lines of arrested growth are preserved (Fig. 6D). The internal structure of the sutures is conserved only in a

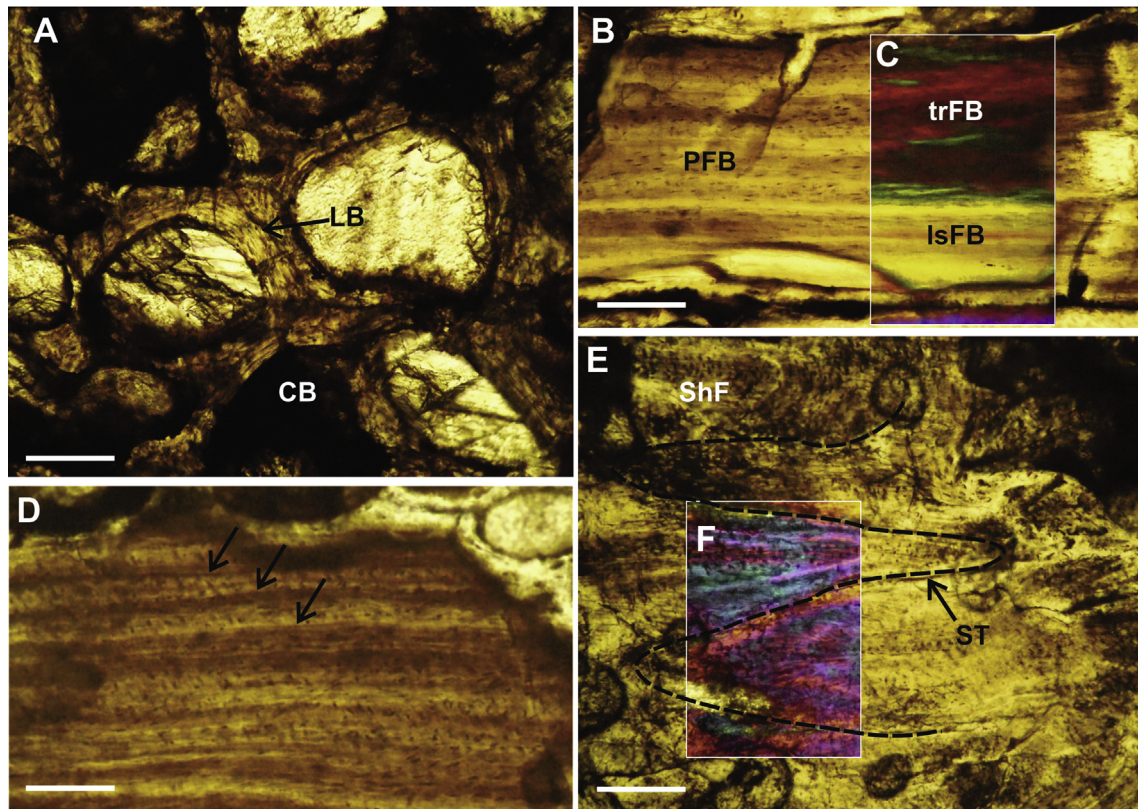


Fig. 6. Osteohistology of the cancellous bone, internal cortex and suture of MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. A, general view of the cancellous bone in an indeterminate costal fragment showing lamellar bone centripetally deposited (LB); B–D, internal cortex of an indeterminate plastral element showing in C longitudinal and transversal fibre bundles, in D black arrow indicate the lines of arrested growth.; E, detail of the suture in an indeterminate plastral element, the discontinued black line show the contact suture between plate. A, B, D, E under normal transmitted light; C, F under cross-polarized light. Scale bars 0,25 mm.

costal fragment and the indeterminate fragment plastron (Fig. 6E–F). The margins show typical *peg and socket* structure (Fig. 6E–F). This structure is commonly lined with a thin layer of lamellar and adjacent ISF tissue described for the external cortex in small quantities. Here bone cell lacunae are circular or sub-circular in section with short canaliculi. Sharpey's fibres are oriented parallel to the protrusions that extend into the cancellous (Fig. 6E).

4.4. Bone diagenesis

Analysis of thin sections show well-preserved bone microstructure composed of colophonane (fluorapatite). The diagenetic processes affecting the bones were substitution, permineralization and compaction. The ionic substitution of hydroxyapatite [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$] by francolite (carbonate fluorapatite [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$]) involves replacing the hydroxyl group (OH) by fluorine (F) (Lucas and Prévôt, 1991). The isotropic fluorapatite -confirmed by EDS- is recognized for being colorless in plane-polarized light, and has a weak birefringence in bone tissue structure in cross-polarized light (Mackenzie and Guilford, 1980).

The external cortex of an indeterminate plastron fragment, in polarized light, shows a network of thin primary vascular canals with iron oxides infillings (Fig. 7A). The lithostatic pressure caused a plastic deformation in both the osteons and the cancellous, as well as some microfractures cutting the vascular canals. The cancellous spaces and fractures are cemented by an initial precipitation of iron oxides followed by calcite cementation (Fig. 7B–C).

The external cortex of a costal fragment shows similar processes of permineralization and compaction as those previously mentioned (Fig. 7D). The cancellous displays trabeculae and

vascular spaces infilled by iron oxides and drusy calcite (Fig. 7E). The bone tissue of the internal cortex exhibits secondary erosion cavities and scattered secondary osteons with a pattern of iron oxide alteration on the rim followed by calcite cementation (Fig. 7F).

4.5. SEM-EDS

Representative images and maps of a costal plate (Fig. 8) were used to determine the chemical composition to monitor trends in elemental distributions. The EDS recognized the following elements: C, O, Ca, P, F, Fe, Si, Al, S, Na, Mg, K and Cl, which were mapped to show their qualitative distribution patterns. The major elements include C, O, Ca, P, F and Fe, whereas the minor Si, Al, S, Na, Mg, K and Cl. Three areas (cortex, cancellous and transverse fracture) were illustrated with the combination of P, Ca, F, Fe, C and O to recognize the original bone composition and the interaction of components fillers and/or substituents. The dominant phase was identified as a calcium phosphate matrix. The P and Ca are concentrated in both cortex and cancellous, although the latter presents a highest concentration and more homogeneous distribution. The Ca conforms the bone original composition as well as the diagenetic mineral infilling the pore spaces. In some areas of less Ca and P intensity, metal-rich Fe inclusions originated from the sedimentary environment are also present. The Fe constitutes a diagenetic mineral infilling the bone voids. The high concentration of F is evident in the overall sample. This confirms ionic substitution of the hydroxyapatite [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$] by francolite [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$] in the bone microstructure. The Si that represents a sedimentary component is more concentrated in the cortical bone. The

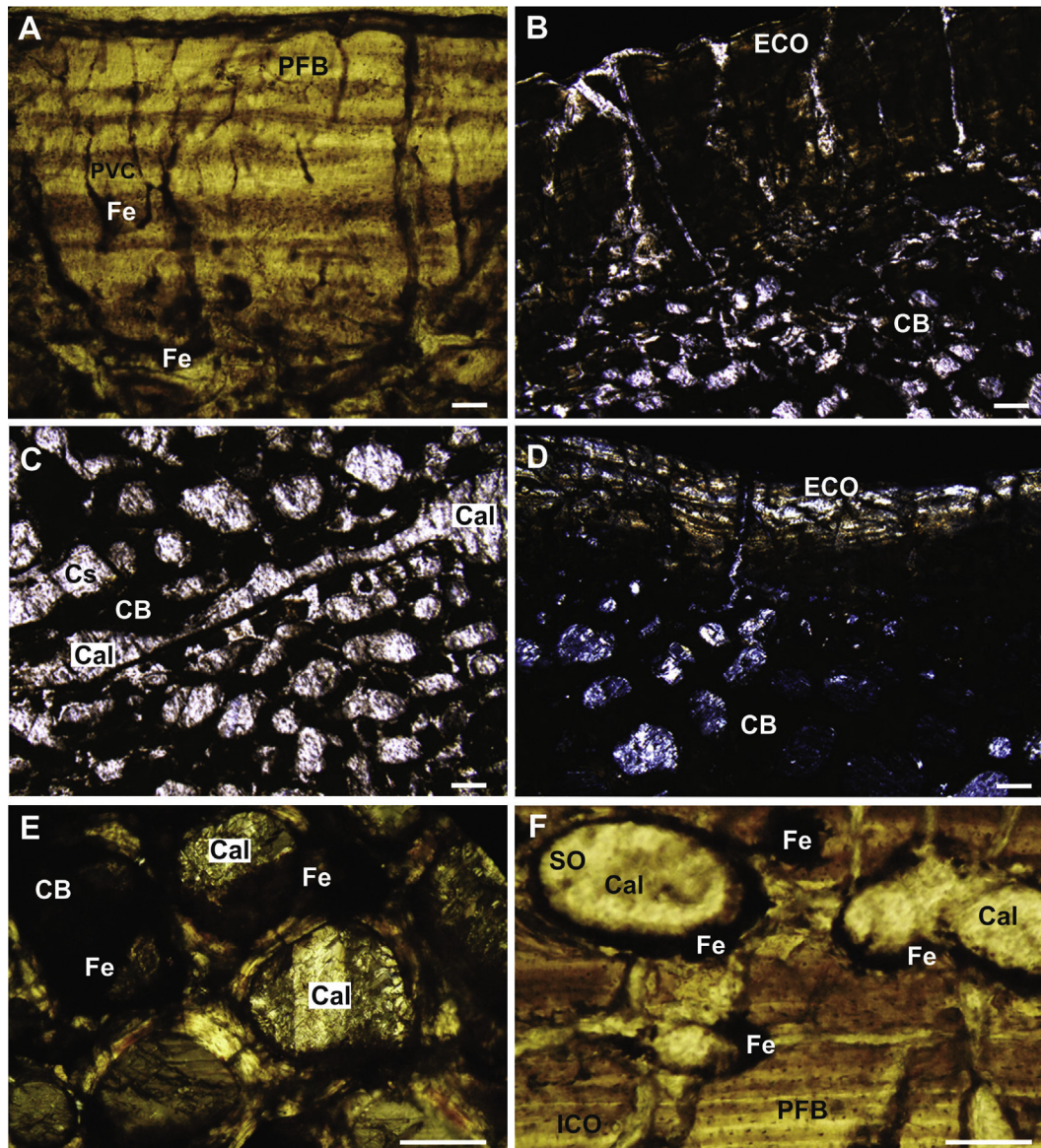


Fig. 7. Bone diagenesis of MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype, from Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous, in thin sections. A–C, indeterminate plastral fragment; D–F, indeterminate costal fragment. Photomicrographs in cross-polarized and plane-polarized light. Scale bar equals 1 mm.

Al shows a similar distribution to the Si supplied by the overbank facies of the host rock. The primary carbonated hydroxyapatite of the bone is found enriched in S, Na, Mg, K and Cl. These chemical elements correspond to minerals introduced from the depositional environment. However, their weight percentage is negligible, for this reason they have not been plotted in Fig. 8.

5. Discussion

5.1. Taxonomic comments

Linderochelys rinconensis was referred by de la Fuente et al. (2007) as a member of the Chelidae clade based on the pelvic girdle sutured with the shell, the presence of a short and wide mesoplastral crossed by a humeropectoral sulci, and the presence of opisthocelous or biconcave cervical vertebrae, and loose carapace-plastron contact. According to the authors the cervical vertebrae morphology resembles the condition observed in *Phrynops* group

(sensu Broin and de la Fuente, 1993) by the presence of ventral keels curved and reduced posteriorly in relation to the central length. The *Phrynops* group includes all the extant genera of South American short-necked chelids. Additional materials here described provide more information on the cervical vertebrae morphology. The development of a neural spine between 30 and 40°, and the ventral keel slightly developed along the entire vertebral body, are characters that allow differentiating this taxon from the condition observed in the Australasian short-necked chelids being shared with mostly of the South America pan-chelids.

Recently, Maniel and de la Fuente (2016) suggest that *L. rinconensis* is a pan-chelid turtle by the add of the following characters: The suturing of the pelvis to the shell and an opisthocelous cervical vertebra III or IV. It differs from all extant chelids in the presence of mesoplastra. These authors point out that the incompleteness of the holotype prevents this taxon to resolve the position on a phylogenetic framework. The identification of a biconvex fifth and a procoelous sixth cervical vertebrae in the new

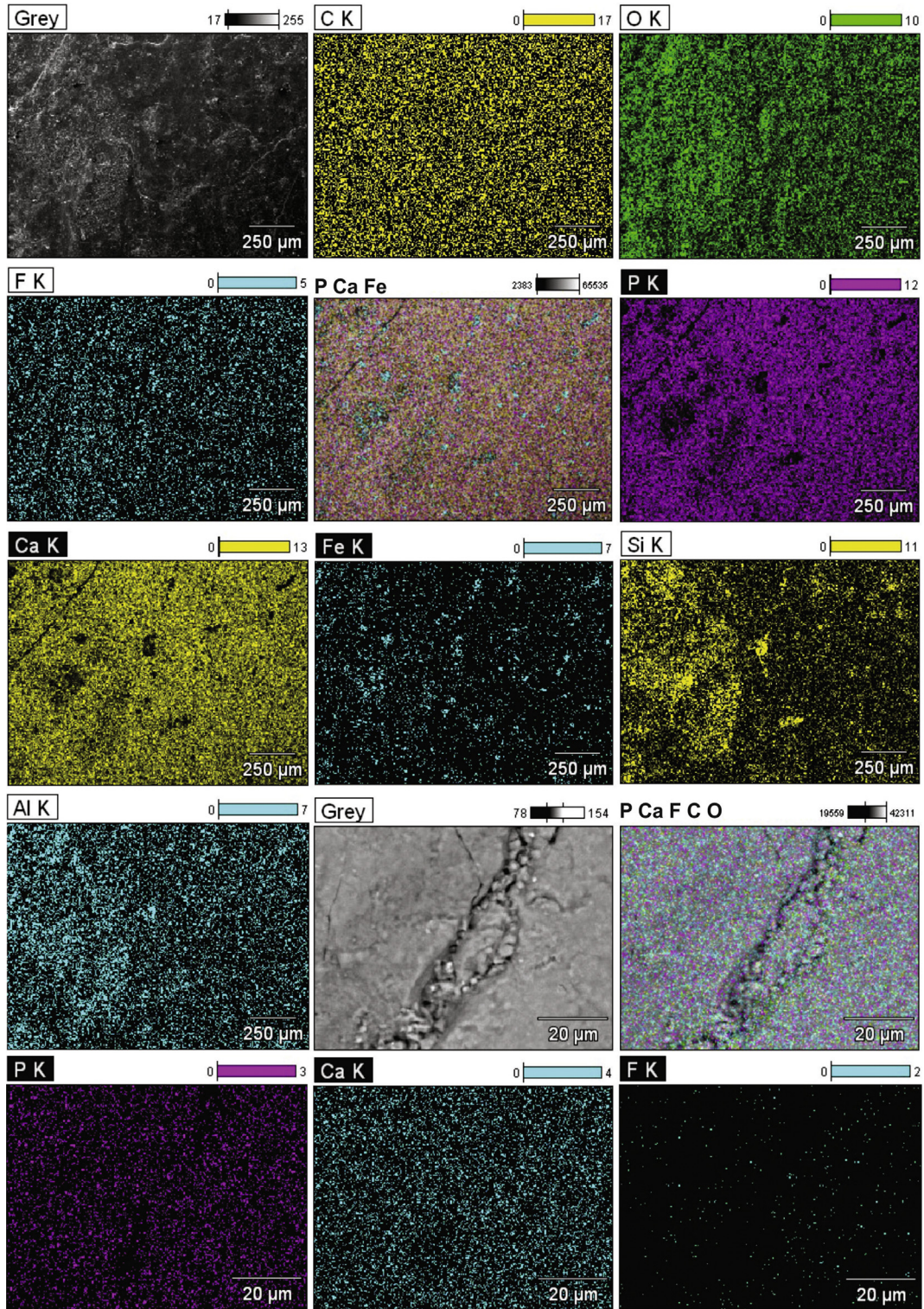


Fig. 8. SEM images and EDS maps of MAU-PV-LL-69, *Linderochelys rinconensis* holotype costal plate. Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous. Grey photos are the SEM image in different points of the sample. The multicolour images are the superimposition of the grey with the P, Ca, F, Fe, C and O mapping. The colour differences in the maps show the distribution of the different elements in the analyzed points. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

remains of the holotype of *L. rinconensis* presented here corroborates the pan-chelid interpretation.

5.2. Palaeoecology

In the last years, numerous publications have referred to characteristic features in paleoecological setting (e.g. Pérez-García et al., 2012; Scheyer et al., 2014; Cerda et al., 2016; Jannello et al., 2016). The general histological features of aquatic habitat proposed by Scheyer (2007) are present in *L. rinconensis*, namely the reduction of shell bone tissue through reduction of cortical; the homogenization of cancellous and compact; the internal cortex reduced compared with the external one. Among the general vascularization seen in chelids, *L. rinconensis* is quite spongy, but with diminute intertrabecular spaces compared to the rest of chelids. These histological features are consistent with aquatic habitat, which coincides with morphological data.

In general, the index on Table 1 shows an aquatic-semiaquatic pattern in the appendicular skeleton of *L. rinconensis*. The stylopodium in this extinct species appears to be the longest element in the forelimb, followed by the autopodium and the zeugopodium as the shortest of the appendicular series. Only *Platemys platycephala* and *Emydura macquarii* exhibit a zeugopodium and autopodium equal in length. Only *P. platycephala* and *C. fimbriatus* possessing a smaller autopodium, deviating from the general pattern observed in chelids. This different proportion of the appendicular bones could be related to the walking habits observed in the last mentioned species: *C. fimbriatus* as a bottom walker and *P. platycephala* as a poor swimmer frequently found on the forest floor (Ernst and Barbour, 1989). The forelimbs proportions of *L. rinconensis* show similarities with the forelimbs of short-necked chelids turtles, mainly with *P. hilarii*, *P. geoffroanus*, and *M. gibba*. Firstly, the S/Z (stylopodium/zeugopodium) index of *L. rinconensis* explains that the humerus of this species is more than twice the

length of the ulna. This value could be seen in *M. gibba* as well and similar values were obtained in *P. hilarii* and *P. geoffroanus*. However, the Z/A (zeugopodium/autopodium) index shows similarities with the same taxa (*P. hilarii*, *P. geoffroanus* and *M. gibba*) with values that ranges between 0.51 and 0.59. On the other hand, the S/A (stylopodium/autopodium) index shows values on *L. rinconensis* more related to *H. maximiliani* (1.24). Still, *P. hilarii* (1.08), *P. geoffroanus* (1.09), and *M. gibba* (1.28) possess values closer to the same observed in *L. rinconensis*. All these indexes show that *L. rinconensis* exhibits a forelimb with the following patterns: A stylopodium and autopodium much longer than zeugopodium. A stylopodium almost as equal in length as the autopodium (Fig. 9). This condition corresponds to the ‘intermediate zone’ according to Joyce and Gauthier (2004). These authors define some patterns of the forelimbs related to the habits that each turtle species exhibits. The humeri of aquatic turtles are shorter than the autopodium, whereas in terrestrial turtles the humerus is longer than the autopodium. *Linderochelys rinconensis* possesses the condition observed among Pleurodira and in other turtles such as different species of Chelydridae or Trionychidae (Joyce and Gauthier, 2004). Chelidae usually inhabits freshwater environments (Pritchard and Trebbau, 1984). The only exception to this condition is corroborated in *H. tectifera* that seems to tolerate brackish conditions (Maniel and de la Fuente, 2016 and references herein). Extant chelids exhibit a broad range of aquatic moving adaptations, ranging from bottom walkers to swimmers (Pritchard, 1984; Ernst and Barbour, 1989). The ecology of *Phrynops* and *Mesoclemmys* species are poorly known, only some comments about their habits could be found in Pritchard (1984); Ernst and Barbour (1989) and Souza (2004). According to these authors, *P. geoffroanus* inhabits rivers, lakes and lagoons with slow current, soft bottoms and abundant aquatic vegetation, also this specie could be displacing up to 250 m/day. The habits of *P. hilarii* are similar to the lifestyles observed in *P. geoffroanus*. *Mesoclemmys nasuta* live in slow moving

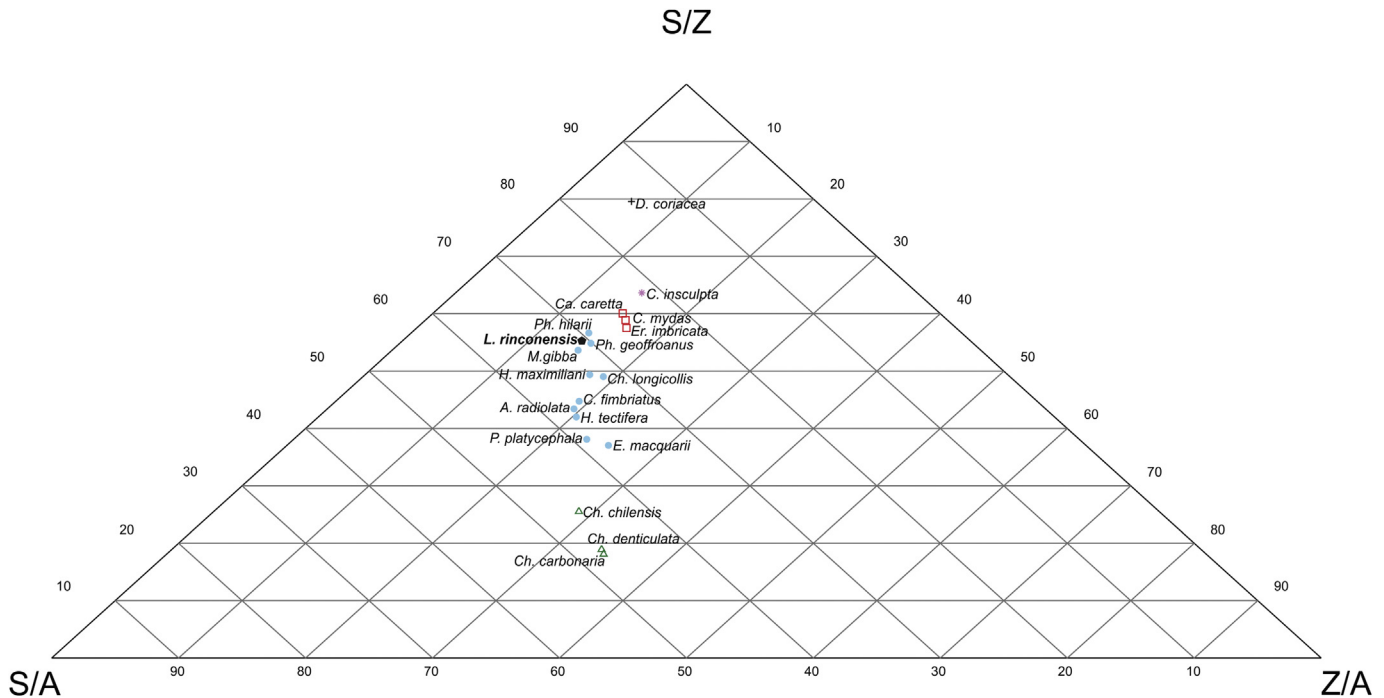


Fig. 9. Ternary plot of forelimbs showing the position of the Loma del Lindero, Patagonia, Late Cretaceous *Linderochelys rinconensis* (black pentagon) among some extant Testudines. Sky blue circles, panchelid turtles; green triangles, testudinid species; red squares, cheloniid turtles; violet stars, carettochelyid turtle; black cross, dermochelyid turtle. S/Z, stylopodium over zeugopodium; S/A, stylopodium over autopodium; Z/A, zeugopodium over autopodium. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

aquatic places, like small forest streams, lakes, marshes, creeks and muddy ditches (Ernst and Barbour, 1989). This information suggests a low range of displacement for these taxa supposing an occasional swimmers condition. Taking into account the values observed in Table 1 and in Fig. 9, it can be concluded that *L. rinconensis* seems to possess this kind of aquatic habits.

5.3. Osteohistology and diagenesis

General microanatomy of *Linerochelys rinconensis* displays an ICO reduced in thickness compared with the ECO, a characteristic shared with *Emydura* sp., *Chelodina longicollis*, *C. fimbriatus* and *Yaminuechelys* spp., but different from *P. platycephala*, *H. tectifera*, *P. geoffroanus* and *P. hilarii* whose cortex presents a similar thickness (Scheyer, 2009; Jannello et al., 2016). Several histological features in chelid shells (i.e., the diploë structure of the shell; the metaplastic incorporation of dermal interwoven structural fibre bundles in the external cortex; the parallel-fibred of the internal cortex and the presence of Sharpey's fibres) are plesiomorphic for all turtle shell bones (Scheyer, 2007). In this sense, the predominance of a parallel-fibred in the external cortex seems to be a distinctive characteristic of *L. rinconensis* shared with *Yaminuechelys* spp. In *L. rinconensis*, fibres exhibit a highly parallel order, a quite rare characteristic in turtles.

Bones represent an intimate composition of mostly protein and mineral, with three main pathways of deterioration: (1) oxidation of the organic fraction; (2) dissolution/recrystallization of bone mineral and (3) biodegradation of both the organic fraction and the mineral phase. However, the most common change affecting bones is the increase in porosity consequent to the dissolution phenomena caused by the diagenetic fluids (Hedges et al., 1995; Nielsen-Marsh and Hedges, 1999). The amount and shape of pores influence the rate of dissolution, increasing in turn the diagenetic alteration degree (Smith et al., 2008). In our case, during the burial history, the turtle bones went through compression processes as a result of lithostatic pressure, permineralization and fracturing. Initially, iron oxide coatings were deposited in vascular canals and cancellous spaces. Later in time, lithostatic pressure caused a series of plastic deformations in bones after losing their collagen fibres. In bone voids and microfractures, a series of permineralization events of carbonate minerals took place. In the -Ca and P- EDS maps, local maxima points related to the bone microstructure elements are observed. In areas of low Ca and P intensity, however, there is metal-rich Fe inclusion originated by depositional environment. The Fe is likely present as hematite in the more superficial part of the soil. Calcite appears to have been precipitated during the later stages of diagenesis, as suggested by Flügel (1982). The bone shows substitution of biogenic apatite by francolite variety in which PO_4^{3-} is substituted by CO_3^{2-} and OH by F (Elorza et al., 1999; Elliott, 2002), as confirmed by EDS analysis. The presence of fluorine is, therefore, an indicator of diagenetic ion exchange through interaction with ground water (Hollocher et al., 2005). There is no clear evidence of dissolution processes, including corrosion and recrystallization. Thus, it is assumed that the bones suffered low diagenetic stress. This is also confirmed by the absence of chemical elements incorporated into the apatite crystals or secondary minerals during post-mortem transformations (Guido et al., 2012). Similar diagenetic features have been described in other vertebrates from overbank facies of the Neuquén Group (González Riga and Astini, 2007; González Riga et al., 2009; Previtera, 2011, 2017).

6. Conclusions

Additional remains of the holotype of *L. rinconensis* enable further studies of the macroanatomy of this panchelid species (the

extension and shape of the axilar buttresses, the morphology of both cervical vertebrae and the ulna). The osteohistology of *L. rinconensis* exhibits a different sort of plesiomorphic character in turtles. Some features are shared with *Yaminuechelys* species (the predominance of a parallel-fibred in the external cortex), but with slight differences (the fibres are principally organized in the parallel direction). According to the osteohistological results and the proportions of the forelimbs, aquatic or semi-aquatic habits are suggested for *L. rinconensis* with predicted similar condition to extant *P. hilarii*, *P. geoffroanus* and *M. nasuta*.

From a taphonomic viewpoint, turtle remains found in overbank facies experienced the following diagenetic processes: substitution, fracturing, plastic deformation and permineralization. During early stages of diagenesis, bone voids and fractures were filled by iron oxides, after which precipitation of calcite took place. In the burial environment, the dominant authigenic mineral was hematite and the main cement of bone voids was calcite. SEM-EDS and petrographic analysis confirmed the substitution of hydroxyapatite by francolite in the bone microstructure. This combined methodology provided qualitative information on the chemical composition of extinct turtle remains strongly affected by the depositional environment. Thus, it constitutes a useful tool for addressing questions of taphonomic interest on bone alterations.

This contribution represents a comprehensive knowledge about pan-chelid turtles in general, an improvement of the paleoecology of this Cretaceous species, and especially it presents the first diagenetic analysis enhancing information about taphonomic preservation of pan-chelid turtles in fluvial environments.

Acknowledgements

The authors wish to thank Ruben Juárez Valieri, Leonardo Filippi, Juan Porfiri, Gabriel Lio and Federico Agnolin for inviting us to write this contribution for the special volume of Cretaceous Research "New views on the Vertebrate Paleontology of the Neuquén Group". To Leonardo Filippi for providing the fossils under study and the technicians Carlos Fuentes and Salvador Palomo for the preparation of fossil turtles (Museo Argentino Urquiza). To the Fundación de Historia Natural Félix de Azara for providing the extant materials for histological study. Mariano Caffa (Museo Egidio Feruglio) for some of the skillful preparation of the histological sections and C. Sancho (IANIGLA-CONICET) by the preparation of the cross-sections for SEM-EDS. The IANIGLA-CCT-Mendoza provided assistance during laboratory work (electron and petrographic microscopes). SEM-EDS analysis was provided by MEBYM (IANIGLA-CONICET). We especially thanks Ignacio A. Cerda for providing assistance in paleohistological studies, Liliana Starkman and Evangelos Vlachos for the critical revision of the English, two reviewers (Adán Pérez-García and anonymous reviewer) for their valuable comments to improve the manuscript and editor Eduardo Koutsoukos for his editorial work. This paper was supported by PICT-2013-0095 ANPCyT (M.S. de la Fuente).

References

- Bastin, G.F., Van Loo, F.J.J., Heijligers, H.J.M., 1986. Evaluation of the use of Gaussian $\phi(\rho z)$ curves in quantitative electron probe microanalysis: A new optimization. *X-Ray Spectrometry* 13, 91–97.
- Behrensmeyer, A.K., Hill, A.P., 1980. *Fossils in the Making, Vertebrate Taphonomy and Paleocology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1–338.
- Bona, P., de la Fuente, M.S., 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 569–582.
- Broin, F., de la Fuente, M.S., 1993. Les tortues fossils d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie* 79, 169–232.

- Burley, S., Kantorowicz, J.Y., Waugh, B., 1985. Clastic diagenesis. In: Brenchley, P., Williams, B. (Eds.), *Sedimentology: recent developments and applied aspects*. Oxford, Blackwell, pp. 189–226.
- Cadee, G.C., 1991. The history of taphonomy. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The processes of fossilization*. Columbia University Press, New York, pp. 3–21.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J., 2003. *Rinconosaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista geológica de Chile* 30, 333–353.
- Calvo, J.O., Coria, R.A., Salgado, L., 1997. Uno de los más completos titanosáuridos (Dinosauria-Sauropoda) registrados en el mundo. *Ameghiniana* 34, 534.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J., Porfiri, J.D., 2007. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65, 485–504.
- Cazau, L.B., Uliana, M.A., 1973. El Cretácico Superior continental de la cuenca Neuquina. V° Congreso Geológico Argentino. Buenos Aires. *Actas* 3 131–163.
- Cerda, I.A., Sterli, J., Scheyer, T., 2016. Bone shell microstructure of the *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol* 15, 133–146.
- Chimsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29, 39–44.
- de Ferraris, C., 1968. El Cretácico del norte de la Patagonia. III Jornadas Geológicas Argentinas. *Actas* 1 121–144.
- de la Fuente, M.S., 2003. Two new pleurodiran turtles from Protezuolo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77, 559–575.
- de la Fuente, M.S., 2007. Testudines. In: Gasparini, Z., Coria, R., Salgado, L. (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, pp. 50–86.
- de la Fuente, M., Lapparent de Broin de, F., Manera de Bianco, T., 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172, 237–244.
- de la Fuente, M.S., Calvo, J.O., González Riga, B.J., 2007. A new Cretaceous chelid turtle from the northern Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 44, 485–492.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Filippi, L.S., Cerda, I.A., 2015. Long-necked chelid turtles from the Campanian of northwestern Patagonia with comments on K/P survivorship of the genus *Yaminuechelys*. *Comptes Rendus Palevol* 14, 563–576.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Sterli, J., González Riga, B., Novas, F., 2017. A new large panchelid turtle (Pleurodira) from the Loncoche Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian) of the Mendoza Province (Argentina): Morphological, osteohistological studies, and a preliminary phylogenetic analysis. *Cretaceous Research* 69, 147–168.
- Digregorio, J.H., Uliana, M.A., 1980. Cuenca Neuquina. In: García Castellanos, T. (Ed.), *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina*, 2. Academia Nacional de Ciencias, pp. 985–1032.
- Duméril, A.M.C., Bibron, G., 1835. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, p. 680.
- Elliott, J.C., 2002. Calcium phosphate biominerals. In: Kohn, M.J., Rakovan, J., Huges, J.M. (Eds.), *Phosphates-Geochemical, Geobiological, and Materials Importance*, 48. Mineralogical Society of America, Reviews in Mineralogy, pp. 427–453.
- Elorza, J., Astibia, H., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., 1999. Francolite as a diagenetic mineral in dinosaur and other Upper Cretaceous reptile bones (Laño, Iberian Peninsula): microstructural, petrological and geochemical features. *Cretaceous Research* 20, 169–187.
- Ernst, C.H., Barbour, R.W., 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., p. 313.
- Flügel, E., 1982. *Microfacies Analysis of Limestones*. Springer, Berlin, p. 633.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., de Ricqlès, A., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter, J.G. (Ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 471–530.
- Franzese, J., Spalletti, L., Gómez Pérez, J., Macdonald, D., 2003. Tectonic and paleoenvironmental evolution of Mesozoic sedimentary basins along Andean foothills of Argentina (32°–54° S). *Journal of South American Earth Sciences* 16, 81–90.
- Garrido, A., 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 12, 121–177.
- Goldstein, J.I., Newbury, D.E., Joy, D.C., Lyman, C.E., Echlin, P., Lifshin, E., Sawyer, L.C., Michael, J.R., 2007. *Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis*, third ed. Springer, New York, p. 586.
- González Riga, B.J., Previtara, E., Pirrone, C.A., 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30, 135–148.
- Groeber, P., 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. Hoja Chos Malal. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina* 1, 117–208.
- Guido, A., Marra, A.C., Mastandrea, A., Tosti, F., Russo, F., 2012. Micromorphological, geochemical, and diagenetic characterization of sirenian ribs preserved in the Late Miocene paleontological site of Cessaniti (southern Calabria, Italy). *Facies* 58, 179–190.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4, 9.
- Hedges, R.E.M., Millard, A.R., Pike, A.W.G., 1995. Measurements and relationships of diagenetic alteration of bone from three archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 22, 201–209.
- Hollocher, K.T., Alcober, R.A., Colombi, C.E., Hollocher, T.C., 2005. Carnivore coprolites from the upper Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Chemistry, mineralogy, and evidence for rapid initial mineralization. *Palaios* 20, 51–63.
- Howell, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A., Veiga, G.D., 2005. The Neuquén Basin: an overview. In: Veiga, G., Spalletti, L., Howell, J., Schwarz, E. (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*, vol. 252. Geological Society of London, Special Publications, pp. 1–14.
- Jannello, J.M., Cerda, A.I., de la Fuente, M.S., 2016. Shell bone histology of the long-necked chelid *Yaminuechelys* (Testudines: Pleurodira) from the late Cretaceous—early Palaeocene of Patagonia with comments on the histogenesis of bone ornamentation. *The Science of Nature* 103, 26.
- Joyce, W.G., Gauthier, J.A., 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 271, 1–5.
- Keidel, J., 1917. Über das patagonische Tafelland das patagonische Geröll und ihre Beziehungen zu den geologischen Erscheinungen im argentinischen Andengebiet und Litoral. *Zeitschrift des Deutschen Wissenschaftlichen Vereins* 3, 219–245.
- Klug, C., Schulz, H., De Baets, K., 2009. Red Devonian trilobites with green eyes from Morocco and the silicification of the trilobite exoskeleton. *Acta Palaeontologica Polonica* 54, 117–123.
- Lapparent de Broin, F., de la Fuente, M.S., 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Académie des Sciences de Paris* 333, 463–470.
- Leanza, H.A., 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from Southern Neuquén Basin, Argentina. *Field Guide. Instituto Superior de Correlación Geológica. INSUGEO. Serie Miscelánea* 4 1–30.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A., 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 7 117–122.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E., de la Fuente, M.S., 2004. Cretaceous terrestrial beds from Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapods assemblages. *Cretaceous Research* 25, 61–87.
- Legarreta, L., Gulisano, C.A., 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico superior – Terciario inferior). In: Chebli, G., Spalletti, L. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas*. 10° Congreso Geológico Argentino, San Miguel de Tucumán. *Serie Correlación Geológica* 6, pp. 221–243.
- Legarreta, L., Uliana, M.A., 1991. Jurassic-Cretaceous marine oscillations and geometry of back-arc basin fill, central Argentine Andes. In: *International Association of Sedimentology, Special Publication* 12, pp. 429–450.
- Lin, J.P., Briggs, D.E.G., 2010. Burgess shale-type preservation: a comparison of naraoiids (Arthropoda) from three Cambrian localities. *Palaios* 25, 463–467.
- Lucas, J., Prévot, L.E., 1991. Phosphates and fossil preservation. In: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 9, pp. 389–409.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge manuals in Archaeology. Cambridge University Press, Cambridge, p. 552.
- Mackenzie, W.S., Guilford, C., 1980. *Atlas of rock-forming minerals in thin section*. John Wiley & Sons, 98 pp.
- Maniel, I.J., de la Fuente, M.S., 2016. A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade Pan-Chelidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 57, 191–227.
- Nielsen-Marsh, C.M., 1997. *Studies in archaeological bone diagenesis* [Ph.D dissertation]. University of Oxford, Oxford.
- Nielsen-Marsh, C.M., Hedges, R.E.M., 1999. Bone porosity and the use of mercury intrusion porosimetry in bone diagenesis studies. *Archaeometry* 41, 165–174.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M., Murelaga, X., 2012. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36, 151–161.
- Pike, A.W.G., 1993. *Bone porosity, water and diagenesis: towards a grand unified theory of bone diagenesis* [Ph. D. dissertation]. University of Bradford, England.
- Previtera, E., 2011. *Tafonomía de Dinosaurios Cretácicos de la Cuenca Neuquina sur mendocina, Patagonia Argentina* [Ph.D. dissertation]. Universidad Nacional de Córdoba, 202 pp.
- Previtera, E., 2017. Bone microstructure and diagenesis of saurischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Neuquén Group), Argentina. *Andean Geology* 44, 39–58.
- Previtera, E., D'angelo, J.A., Mancuso, A.C., 2013. Preliminary chemometric study of bone diagenesis in Early Triassic cynodonts from Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 50, 460–468.
- Previtera, E., Mancuso, A.C., de la Fuente, M.S., Sánchez, E.S., 2016. Diagenetic analysis of tetrapod from the Upper Triassic, Puesto Viejo Group, Argentina. *Andean Geology* 43, 197–214.
- Pritchard, P.C.H., 1984. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. *Symposia of the Zoological Society of London* 52, 87–110.
- Pritchard, P.C.H., Trebbau, P., 1984. The turtles of Venezuela. *Contribución. Herpetológica* 2, 1–403.
- Ramos, V., 1981. Descripción geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 182, 1–103.

- González Riga, B.J., Astini, R.A., 2007. Preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: A case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 23, 290–303.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A., May, C.L., 2001. Palaeoenvironment and Taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: Spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaos* 16, 461–481.
- Scasso, R.A., Limarino, C.O., 1997. Petrología y diagénesis de rocas clásticas. *Asociación Argentina de Sedimentología, Publicación Especial* 1 259.
- Scheyer, T.M., 2007. Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology, and turtle origins [Ph. D. dissertation]. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Universität at Bonn, Bonn, Germany*, 343 pp.
- Scheyer, T.M., 2009. Conserved bone microstructure in the shells of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). *Fossil Record* 12, 47–57.
- Scheyer, T.M., Sánchez-Villagra, M.R., 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Palaeontologica Polonica* 52, 137–154.
- Scheyer, T.M., Sander, P.M., 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceeding of the Royal Society B* 274, 1885–1893.
- Scheyer, T.M., Pérez García, A., Murelaga, X., 2014. Shell bone histology of solemydid turtles (stem Testudines): palaeoecological implications. *Organisms Diversity & Evolution* 15, 199–212.
- Schmidt, V., McDonald, P.A., 1979. The role of secondary porosity in the course of sandstone diagenesis. In: Scholle, P.A., Schluger, P.R. (Eds.), *Aspects of diagenesis*. Special Publication Society for Sedimentary Geology 26, pp. 175–207.
- Schwarz, E., 2012. Sharp-based marine sandstone bodies in the Mulichinco Formation (Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina: remnants of transgressive offshore sand ridges. *Sedimentology* 59, 1478–1508.
- Smith, C.I., Faraldos, M., Fernández-Jalvo, Y., 2008. The precision of porosity measurements: eVects of sample pre-treatment on porosity measurements of modern and archaeological bone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266, 175–182.
- Souza, F.L., 2004. Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). *Phyllomedusa* 3, 15–27.
- Stipančić, P.N., Rodrigo, F., Baulies, O.L., Martínez, C.G., 1968. Las formaciones presenonianas del denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23, 367–388.
- Thomson, S., White, A., Georges, A., 1997. Re-evaluation of *Emydura lavarockorum*: Identification of a living fossil. *Memoirs of the Queensland Museum* 42, 327–336.
- Tucker, M.E., 1991. The diagenesis of fossils. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, pp. 84–104.
- Turner, A.H., Calvo, J.O., 2005. A new sebecosuchian crocodyliiform from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 87–98.
- Vergani, G., Tankard, A.J., Belotti, H.J., Welsnik, H.J., 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin. In: Tankard, A.J., Suárez Sorucro, R., Welsnik, H.J. (Eds.), *Petroleum Basins of South America: AAPG Memoir* 62, pp. 383–402.
- Walker Jr., W., 1973. The locomotor apparatus of Testudines. In: Gans, C. (Ed.), *Biology of the Reptilia* 4 (Morphology D). Academic Press, London and New York, pp. 1–100.
- Wings, O., 2004. Authigenic minerals in fossil bones from the Mesozoic of England: poor correlation with depositional environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 204, 15–32.
- Zougrou, I.M., Katsikini, M., Pinakidou, F., Brzhezinskaya, M., Papadopoulou, L., Vlachos, E., Tsoukala, E., Paloura, E.C., 2016. Characterization of fossil remains using XRF, XPS and XAFS spectroscopies. 16th International Conference on X-ray Absorption Fine Structure (XAFS16) IOP Publishing Journal of Physics: Conference Series 712. <http://dx.doi.org/10.1088/1742-6596/712/1/012090>.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2017.05.011>.

Anexo 1, **cuadro comparativo** de la histología ósea del caparazón de los Testudinata

| taxa en orden filogenético Según Sterli et al., 2012 | <i>Proganochelys quenstendti</i> † | <i>Proterochersis robusta</i> † | <i>Kayentachelys sp.</i> † | <i>Condorchelys antiqua</i> † | <i>Heckerochelys romani</i> † | <i>Eileanchelys waldmani</i> † | <i>Chubutemys copelloi</i> † | <i>Trapalcochelys sulcata</i> † | <i>Patagoniaemys gasparinae</i> † |
|--|------------------------------------|--|--|---|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------|--|--|
| clado | Proganochelyidea | Proterochersidea | Mesochelydia | Mesochelydia | Mesochelydia | Mesochelydia | Meiolaniformes | Meiolaniformes | Meiolaniformes |
| edad | Triásico Superior | Triásico Superior | Jurásico temprano | Jurásico tardío | Jurásico Medio | Jurásico Medio | Cretácico Inferior | Cretácico tardío | Cretácico tardío |
| datos generales | | | | | | | | | |
| Observaciones Particulares | Schayer y Sanders 2007 | Schayer y Sanders 2007 | Scheyer 2007 | tesis. Cerda et al 2016 | Scheyer et al 2014a | Scheyer et al 2014a | tesis | tesis | tesis |
| largo del caparazón | 670 mm | 375 mm | 200 mm | 200 mm estimado | 400 mm | 302 mm | 550 mm estimado | 650 mm estimado | 700 mm estimado |
| relación de grosor entre la CE y la CI | CE = CI | CE = CI | ? | CE=CI caparazón, CE>CI plastrón | CE = CI | CE = CI (en perif CE>CI) | CE? = CI? | CE > CI y CE=CI perif | CE < CI |
| Micro-anatmía | | | | | | | | | |
| porcentaje de ocupación del HE | 65-70%? | ? | ? | 50%neural 60-80%resto | 60-70%? | en periférica 60-75%? | 0,8 | 0,67 | 0,7 |
| transición CE CI HE | clara | clara | ? | clara | difusa | difusa | ? | clara | claro |
| Fibras intrinsecas-Matriz | MFE | MFE perpenf y parall, diagonales menos | MFE perpenf y parall, diagonales menos | MFE en dos regiones una con fibras finas y cortas y otra con fibras largas gueras | MFE predomin transvers y longit | MFE predomin transvers y longit | ? | MEF gruesas long y transv, con fibras mayormente paralelas | MEF gruesas long y transv, con fibras mayormente paralelas |

| | | | | | | | | | | |
|------------------------|------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---|----------------------------|--|---|---|-------------------------|--------------------------------|
| Corteza externa | Vascularización | baja OP y canales simples OS internas | baja OP y canales simples OS internas | canales simples abiertos a la superf, anastomosad, OP | moderada CVS-OP long | moderada a alta por canales simples OP y OS perimed | moderada a alta por canales simples OP y OS perimed | ? | moderada CVS-OP-OS long | moderada a alta CVS-OP-OS long |
| | marcas de crecimiento | si no contables | si no contrables | no | no | no | no | ? | si, indistingibles | no |
| | Lineas de reabsorción | no | no | no | no | no | no | ? | no | no |
| | F. Sharpey | si | si | ? | costales y neurales cortas | no | no | ? | no | no |
| Hueso esponjoso | forma trabeculas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas remodeladas | cortas y largas finas | cortas y anchas, y largas, direcciones estructurales | | ? | finas cortas | finas largas |
| | tejido primario | si | si | si | poco | mucha | mucha | ? | no | no |

Corteza interna

| | | | | | | | | | |
|---|----------------------|------------------------|--|--|--|--------------------|---|-------------------------|---------------------------|
| tamaño de los espacios vasculares mas grandes en micrometros | 200-300 | ? | pequeños en perimedular, grandes (1000μ) en centro | 200 a 600 | 200-1000 | 200-1500 | ? | 200 a 500 | 400 a 600 llegando a 1250 |
| Fibras - Matriz | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | ? | fibras paralelas - TPsl | TPsl |
| vascularizacion | avasc | canales simples en red | princi. Avascular, canales simples dispersos | principalmente avascular muy escasos espacios longitudinales | canales cimples OP | canales cimples OP | ? | muy poca CVS long | poca CVS, OP, OS long. |
| marcas de crecimiento | no | no | no | no | no | no | ? | no | no |
| F. Sharpey | si, en los laterales | si, en los laterales | si oblicuas | si, cortas, perpendiculares | si en angulos moderados en la costilla | no | ? | no | no |
| zócalos de la sutura | ? | ? | ? | largos y cortos | ? | ? | ? | cortas | cortos |

| <i>Glyptops plicatulust</i> | <i>Compsemys sp.†</i> | <i>Pleurosternidae gen. et sp. indet. †</i> | <i>Pleurosternidae indet. †</i> | <i>Neurankylus sp. †</i> | <i>Plesiobaena sp. †</i> | <i>Boremys sp. †</i> | <i>Chisternon sp. †</i> | <i>Plesiochelys sp. †</i> | <i>cf. Plesiochelys sp.</i> | <i>Plesiochelyidae indet.1 †</i> |
|---------------------------------------|---------------------------------------|---|--|--------------------------|--------------------------|----------------------|-------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Pleurosternidae | Pleurosternidae | Pleurosternidae | Pleurosternidae | Baenidae | Baenidae | Baenidae | Baenidae | Plesiochelyidae | Plesiochelyidae | Plesiochelyidae |
| Jurásico tardío | Paleoceno temprano | Jurásico tardío | Cretácico temprano | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Eoceno | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Jurásico tardío |
| Scheyer 2007, Scheyer y Anquetin 2008 | Scheyer 2007, Scheyer y Anquetin 2008 | Scheyer 2007, Scheyer y Anquetin 2008 | Pérez-García et al 2013 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a |
| 350 mm | 280 mm | ? | ? | 560 mm | 300 mm estimado | 210-315 mm | 474 mm | 450 mm | ? | ? |
| CE > CI | CE > CI | CE > CI | CE > CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI | CE >> CI | CE >> CI | CE >> CI |
| ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| clara | clara | clara | clara? | clara | difusa | difusa | clara | clara | clara | ? |
| MEn fina externa MFE interna | MEn fina externa MFE interna | MEn fina externa MFE interna | externas MFE finas, internas MFE gruesas | MFE | MFE | MFE | MFE | MFE finas | MFE finas | MFE finas |

| | | | | | | | | | | |
|--|--|--|---|---|---|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| externa princip. Avascular, interna moderada OP dispersas y canales simples cortos | externa princip. Avascular, interna moderada OP dispersas y canales simples cortos | externa princip. Avascular, interna moderada OP dispersas y canales simples cortos | exyernamente acvascular o solo pocos canales abiertos a la superficie. interna CVS en algunas, OP y OS en otras. | baja OP dispersas y canales simples | baja OP dispersas y canales simples | abundante OP y canales simples | abundante OP y canales simples | canales simples reticulares | canales simples reticulares | canales simples reticulares |
| si, lags | si, lineas birrefringentes | si, lags | si | si en la parte externa | si en la parte externa | si en la parte externa | si en la parte externa | si | si | si |
| no | no | no | no | no | no | no | no | no | no | no |
| si | si | si | no? | si | si | si | si | no? | no? | no? |
| cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | largas y delgadas | largas y delgadas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas |
| si | si | si | mucho | si mucho | si mucho | si | si | si MFE | si MFE | si MFE |

| | | | | | | | | | | |
|--|--|--|-----------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 200-1000 | 200-1000 | 200-1000 | 100-600 | 200-500 | 200-500 | 400-1000 | 400-1000 | 100-200 | ? | ? |
| TPsl | TPsl | TPsl | TPsl-TI | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl |
| avasc | avasc | escasos vanales vascul | canales simples | baja a moderada | baja a moderada | baja a moderada | baja a moderada | canales simples | canales simples | canales simples |
| no | no | no | ? | no | no | no | no | no | no | no |
| si | si | si | ? | si en costilla | si en costilla | si en costilla | si en costilla | no | no | no |
| bien desarrolladas? con marcas de crecimiento | bien desarrolladas? con marcas de crecimiento | bien desarrolladas? con marcas de crecimiento | cortas | cortas? | cortas? | cortas? | cortas? | cortas | cortas | cortas |

| <i>Plesiochelyidae</i> <i>inde.2 †</i> | <i>Tropidemys sp.</i> <i>†</i> | <i>Pleurosternidae</i> <i>gen et sp</i> <i>indet.†</i> | <i>Platychelys</i> <i>oberndorferi †</i> | <i>Notoemys</i> <i>laticentralis †</i> | <i>Solemys</i> <i>vermiculata †</i> | <i>Solemys sp. †</i> | <i>Solemydidae</i> <i>aff.Helochelydra</i> <i>a sp. †</i> | <i>Solemydidae</i> <i>(cf.</i> <i>Helochelydra) †</i> | <i>Solemydidae</i> <i>aff.</i> <i>Naomichelys</i> <i>sp. †</i> | <i>Plastremys lata</i> <i>†</i> |
|---|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|------------------------------------|
| Plesiochelyidae | Plesiochelyidae | Platychelyidae | Platychelyidae | Platychelyidae | Solemididae | Solemididae | Solemididae | Solemididae | Solemididae | Solemididae |
| Jurásico-Cretácico | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Cretácico temprano | Cretácico temprano | Cretácico temprano | Cretácico temprano |
| Pérez-García et al 2013. | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007 | Scheyer 2007, 2009 | tesis | Scheyer et al 2014c | Scheyer et al 2014c | Scheyer et al 2014c | Pérez-García et al 2013. | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014c | Scheyer et al 2014c |
| ? | ? | ? | 250 mm | 274 mm | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| CE > CI | CE >> CI | CE >> CI | CE > CI Hipoplastron CE=CI | CE >= CI | CE = CI, CE>CI | CE = CI, CE>CI | CE = CI, CE>CI? | CE = CI | CE>CI | CE>CI |
| 50%? | ? | ? | ? | 0,6 | 50-60%? | 50-60%? | ? | ? | ? | 50-60%? |
| difusa? | clara | clara | difusa CE-HE | clara | difusa CE-HE, poco clara CI-HE | difusa CE-HE, poco clara CI-HE | difusa | clara | clara | poco clara |
| MFE finas | MFE finas | región externa MFE finas, región interna MFE gruesas | MFE | MFE paralelas | externamente en la ornamentación TPsl. La región interna MFE | externamente en la ornamentación TPsl. La región interna MFE | externamente en la ornamentación TPsl. La región interna MFE | externa TPsl ornamentación, interna MFE Fibras gruesas long y transv. | TPsl externa, MFE gruesas internas (ornamentación externa) | MFE |

| | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|--------------------------------|---|--|---------------------|--|--|---|--|--|------------------------|
| canales simples reticulares | canales simples reticulares | baja, canales simples dorsoventrales y ramificados y pocas OP | moderada canales simples y OP en hileras | moderada OS long | externam. Red de canales simples. Internamente mayor vascul con canales simples y OP | externam. Red de canales simples. Internamente mayor vascul con canales simples y OP | externa avascular interna red de canales simples | extern avascular o algunos canales abiertos, interna CVS reticular | externa avascular, interna canales simples y op | canales simples, OP |
| si | si | si pero no contables en la region externa | no | no | si en la región más externa de la ornamentacion | si en la región más externa de la ornamentacion | no | si | externamente en el TPSI marcas ciclicas | ? |
| no | no | no | no | no | no | no | no | no | no | ? |
| no? | no? | no | no | largas perpend | no? | no? | no? | si perpend en ornamentación | no | ? |
| cortas y gruesas, largas y finas | cortas y gruesas | finas largas y cortas | cortas y gruesas | finas cortas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | finas y largas | cortas y gruesas, largas y finas. | cortas y gruesas |
| mucho | si MFE | si | si poco | poco | moderado | moderado | moderado | si poco | si mucho | moderado |

| | | | | | | | | | | |
|---------|-----------------|------------------------|----------------------|------------|--|--|-------------------------|------------------------------|-------------------------------|----------------------------|
| 100-600 | ? | 150-600 | 200-500 | 600 | 200-500 llegan a 1000 | 200-500 llegan a 1001 | 200-1000 | 100-600 | 100-600 | 200-800 |
| TPsl | TPsl | TPsl long y transv. | TPsl subparalelas | Tpsl | TPsl | TPsl | TPsl-TL | TPsl-TI | TPsl - LB | TPsl |
| OP y OS | canales simples | avasacular | avasacular | avasacular | baja canaes simples, OP y ocasionalmente OS pedimedular | baja canaes simples, OP y ocasionalmente OS pedimedular | baja canales simples | muy pocos canales simples | bajas OS o canales simples | baja canales simples OP |
| si | no | no | no | no | no | no | no | no | no | no |
| no | no | no | ? | no | si | si | no | no | si en la costilla | no |
| cortas | cortas | ? | cortos | cortos | largas | largas | ? | cortas | ? | ? |

| <i>Dortoka vasconica</i> † | <i>Bothremys barberi</i> † | <i>Taphrosphys sulcatus</i> † | <i>Foxemys cf. F. mechinorum</i> † | <i>Pelomduoides gen. et sp. indet.</i> | <i>Pelomedusa subrufa</i> | <i>cf. Bairdemys sp.</i> † | <i>Podocnemis erythrocephala</i> | <i>Stupendemys geographicus</i> † | Podocnemidinu ra indet. 1 | Podocnemidinu ra indet. 2 |
|----------------------------|---|---|---|--|---|---------------------------------|---|---|------------------------------|------------------------------|
| Panpleurodira | Bothremyidae | Bothremyidae | Bothremyidae | Pelomedusoides | Pelomedusidae | Podocnemididae | Podocnemididae | Podocnemididae | Podocnemidinu ra | Podocnemidinu ra |
| Cretácico tardío | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Paleoceno Superior | actual | Cretácico tardío | actual | Mioceno | Cretácico Superior | Cretácico Superior |
| Pérez-García et al 2012 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | tesis | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007, Scheyer 2007 | tesis | tesis |
| 150 mm | 650 mm | 550 mm | 380 mm | 500 mm estimado | 200-330 mm | ? | 173 mm | ? | ? | ? |
| CE < CI | CE > CI | CE > CI | CE > CI | CE >> CI | CE > CI | ? | CE = CI | CE >= < CI | CE >> CI | CE >> CI |
| 70%? | ? | 60-70%? | 40-50%? | 0,5 | 60-70? | ? | 60? | ? | 60 | 60-70% |
| difusa CE-HE | clara | difusa | clara | clara | clara | poco clara | clara | difusas CE-HE-CI | clara | clara |
| MFE | MFE princi diagonaels | MFE princi diagonaels | MFE princi diagonaels | MEn externa TPsl interna | MFE princi diagonaels | MFE perpend, paralela y oblicua | MFE mayor diagonal | MFE | TPsl | MEn mayormente paralelas |

| | | | | | | | | | | |
|--|--|--|--|--|--------------------|--------------------------------|---|--|-----------------------------|---------------------------|
| abundante red de canales simples | baja, canales simples radiales ramificados externamente, OS dispersas internas | baja, canales simples radiales ramificados externamente, OS dispersas internas | baja, canales simples radiales ramificados externamente, OS dispersas internas | escasa canales simples long q pueden anast, pocas ost 1° y más ost 2° long | OP | moderada, canales simples y OP | moderada OP y OS mas cantidad en el interior, la parte mas externa es avascular | moderada, externamente OP, internamente mas OS | mucha CVS plexif OP OS long | baja a moderada |
| no | 9 marcas ciclicas (lags?) | hasta 20 marcas ciclicas (lags?) | 6 marcas ciclicas (lags?) | 14 LCD | si muy poco claras | no | Si muchas | si, marcas ciclicas | 3 marcas de crecimiento | 15 LCD |
| no | no | no | no | no | no | no | si patología | no | no | no |
| no | si, perpend | si, perpend | si, perpend | no | si | no | ? | si perpendi | cortas dispersas perpendicu | cortas y largas perpendic |
| cortas y gruesas, largas y finas en las placas gruesas | cortas | cortas | cortas | finas y largas | cortas | cortas | cortas | gruesas | cortas finas y gruesas | finas y largas |
| poco | si | si | si | no muy poco | abundante | mucho MFE | casi no | moderado | poco | poco |

| | | | | | | | | | | |
|---|------------|------------|------------|---|------------|----------|---|--------------------------|---------------------------|---|
| 200-300? | 200-300 | 200-300 | 200-300 | 250-600 hasta 1000 | ? | 400-1000 | 200-300 | 250 | 750 - 1000 | 400-500 algunos 1000 |
| TPsl - TL | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl-TL | TPsl | ? | TL | MFE paralelas diagonales | TPsl - TL | TPsl transv y long |
| avasacular o puy poca con canales simples | avasacular | avasacular | avasacular | avasacular | avasacular | ? | avasacular | moderada | moderada CVS, OP, OS long | poca osteonas 1° long en costilla, en region distal canal simpl y ost 1° long |
| no | no | no | no | 7 evidenciados por los cambios de dirección de las fibras | no | ? | si, lineas claras y oscuras de tejido lamelar | no | no | no |
| no | si | si | no | no | no | ? | si | si | no | largas region distal diagon |
| muy corta y llano | ? | ? | ? | cortos | ? | ? | ? | ? | cortas | cortos |

| <i>Portezueloemys patagonicus</i> † | <i>Podocnemis unifilis</i> | <i>Podocnemis vogli</i> | <i>Podocnemis expansa</i> | <i>Podocnemis erythrocephala</i> | <i>Rionegrochelys candieroi</i> † | <i>Rionegrochelys cf. R. caldieiroi</i> † | <i>Mendozachelys wichmanni</i> † | <i>Linderochelys rinconensis</i> † | <i>Prochelidella portezuelae</i> † | <i>Prochelidella cerrobarcinae</i> † |
|-------------------------------------|----------------------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|---|---|---|------------------------------------|--------------------------------------|
| Podocnemidinur a | Podocnemidae | Podocnemidae | Podocnemidae | Podocnemidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae |
| Cretácico Superior | actual | actual | actual | actual | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Cretácico Inferior |
| tesis | tesis | tesis | Cadena et al 2012 | Scheyer, 2007 | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis |
| 230 mm | 380 mm | 520 mm | 400-500 | 290-320 | 430 mm | ? | 950 mm | 340 mm estimado | 270 mm | 135-180 mm |
| CE = < CI | CE >>> CI | CE >> CI | ? | CE = CI | CE >> CI | CE = CI | CE >> CI periférica, CE > CI costales | CE > CI | CE? > CI? | CE = CI |
| 0,5 | 60 | 65 | ? | 0,5 | 0,8 | 0,15 | 55% costal, 75% periférica | 80% en la 1 ^{ra} costal 60% resto | 50-65% | 0,4 |
| difusas CE-HE-CI | clara | difusa CE-HE | ? | clara | clara | clara | clara | Clara | claro | clara |
| MEn interior, TPsl exterior | TPsl y Men | TPsl | ? | MFE finas | MFE y TPsl long y transv | MEn | MFE | exterior TPsl long transv interior MFE, | TPsl exterior MEn interior, | TPsl |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|-------------------------------|---|---------------------|------------------------------------|------------------------|---|--|----------|--|
| exterior canales simples long anast y abiertos, interioe osteonas 1°y2° long | mucho CVS red OP OS long, remod haversiana | mucha CVS red OP y OS long | ? | moderado OP y OS | baja - CVS long y perpend OP OS | moderada red plexif | CVS anastom, OP, OS grandes en periferica | CVS radiales anastomosados reticular | moderada | escasa canales simples rad y long anast, pocas osteonas |
|---|---|-------------------------------|---|---------------------|------------------------------------|------------------------|---|--|----------|--|

| | | | | | | | | | | |
|--------|----|----|---|----|--------------------|-------|----|----|-------|--------|
| 15 LCD | no | no | ? | MC | si, indistingibles | 6 LCD | no | no | 7 LCD | 13 LCD |
|--------|----|----|---|----|--------------------|-------|----|----|-------|--------|

| | | | | | | | | | | |
|----|----|----|---|----|----|----|----|--------------|----|----|
| no | no | no | ? | no | Si | si | no | si patología | no | no |
|----|----|----|---|----|----|----|----|--------------|----|----|

| | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|----|----|---|------------------|------------|-------------------------------|--|----------------|-----------------|----------------|
| largas perpen y diag externas | no | no | ? | cortas y gruesas | si, cortas | abundante dispersas cortas | penachos dispersos, Largas marginal paralelas | cortas perpend | largas y cortas | cortas perpend |
|----------------------------------|----|----|---|------------------|------------|-------------------------------|--|----------------|-----------------|----------------|

| | | | | | | | | | | |
|------------------|---------------------------|------------------|---|------------------|---|---------------------|------------------|--------------|---|------------------|
| cortas y gruesas | gruesa cortas y largas | cortas y gruesas | ? | cortas y gruesas | cortas costales, largas perifericas | costas muy pocas | cortas y gruesas | finas largas | gruesas y cortas en costales, ffinas y largas en perifericas | cortas y gruesas |
|------------------|---------------------------|------------------|---|------------------|---|---------------------|------------------|--------------|---|------------------|

| | | | | | | | | | | |
|----------|------|-----------|---|------|------|-----------|----|---------------------------|----------|-----------|
| moderado | poco | abundante | ? | poco | poco | abundante | si | poco con Fsh paralelas | moderado | abundante |
|----------|------|-----------|---|------|------|-----------|----|---------------------------|----------|-----------|

| | | | | | | | | | | |
|---|----------------------------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|--|----------------------------|------------------------------|--|---|
| muchos 100 algunos 500 | 150-300, unos pocos 500 | 150-300, unos pocos 500 | ? | 200-500 | 200 a 800 | 100-150 algunos 600 | 400 a 800 | 100 a 400 | 200 a 800 | 100 a 600 |
| TPsl | TL | TL | TL | TL | TPsl - TL | Estratificada TPsl long costilla transv sutura | TPsl long y transv - TL | TPsl meyormente transv | TPsl long | TPsl - TL longit en costilla y perpend en sutura |
| abundante canales simples osteo 1° long | avascular | avascular | avascular | avascular | poca | canales simples osteonas primarias y secunda long | poca CVS y OP long | princip avascular | principalmente avasc algunos VCS | avascular |
| 8 LCD | no | no | no | MC | no | 6 marcas | no | 3 LCD | no | 9 LCD |
| no | no | no | no | si | no | oblicuas | no | no | solo en neural largas oblicuas | en plastron largas agrupadas en margen diagona 20° |
| cortos | cortos | cortos | ? | cortas | cortas | cortos | ? | cortos | cortas | cortos |

| <i>Prochelidella</i> <i>sp. †</i> | <i>Prochelidella</i> <i>nov. sp. †</i> | <i>Salamanchelys</i> <i>palaeocenica †</i> | <i>Salamanchelys</i> <i>cf. S.</i> <i>palaeocenica †</i> | <i>Chelidae nov.</i> <i>gen. et nov. sp</i> <i>†</i> | <i>Yaminuechelys</i> <i>gasparinii †</i> | <i>Yaminuechelys</i> <i>maior †</i> | <i>Yaminuechelys</i> <i>sp. †</i> | <i>Yaminuechelys</i> <i>aff. Y. maior †</i> | <i>Hydromedusa</i> <i>casamayorensis</i> <i>, Hydromedusa</i> <i>tectifera</i> <i>sp.</i> | <i>Hydromedusa</i> <i>tectifera</i> <i>sp.</i> |
|--|---|---|--|--|---|--|--------------------------------------|--|---|--|
| Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Pan-Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae |
| Cretácico Superior | Cretácico Superior | Paleoceno temprano | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Paleoceno temprano | Cretácico Superior | Cretácico Superior | Eoceno medio | actual |
| tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis |
| ? | 150 mm | 210 mm | ? | 500 mm estimado | 418-445 mm | 600 mm estimado | 600 mm | 580-620 mm | 160-230 | 230 mm |
| CE => CI | CE = CI | CE = < CI | CE >= < CI | CE<<= CI | CE => CI | CE => CI | CE => CI | CE => CI | CE =< CI | CE =< CI |
| 55-65% | 0,4 | 0,75 | 50-60% | 65-85% | 65-80% | 65-80% | 65-80% | 65-80% | 70-80% | 55 |
| clara | clara | poco clara | clara | difusa CE-HE | difusa CE-HE | difusa CE-HE | difusa CE-HE | difusa CE-HE | clara | clara |
| TPsl paralelas externa, MFE finas internas | TPsl externa MEn finas y muy poco | TPsl exterior, MFE interior | TPsl long y perpend | MFE | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl y Men | MFE | MFE |

| | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|---|--|-----------------------------------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------------|-------------------------|
| muy baja, CVS todas direcciones | moderada a baja canales simples long y rad anastom, pocas osteonas 1° y 2° long | moderada canales simples long y rad anast, osteo 1° y 2° long internas | moderada CVS anast red-OP-OS long | OS long | moderada CVS OP OS long | moderada CVS OP OS long | moderada CVS OP OS long | moderada CVS OP OS long | moderada CVS OP OS long | moderada CVS OP OS long |
| 8 LCD | 5 LCD | 4 marcas no dferenciables | 3 MC en redion media | no | si LCD | si LCD | si LCD | si LCD | no | no |
| no | no | no | no | no | si | si | si | si | no | no |
| cortas perpend | escasas cortas perpend | si coras perpend | cortas perpend | no | cortas y largas perpendic | cortas y largas perpendic | cortas y largas perpendic | cortas y largas perpendic | cortas perpend | cortas perpend |
| cortas | cortas y gruesas | cortas gruesas | cortas gruesas | gruesas | cortas | cortas | cortas | cortas | cortas | gruesas |
| abundante | abundante | abundante | abundante | si | si | si | si | si | si | si |

| | | | | | | | | | | |
|-------------------------|---|---------------------------|-----------------------|-----------|--|--|--|--|----------------------------|----------------------------|
| 150 | muchas 100 pocas 500 | 150-200 algunas 600 | 200-300 | 200-400 | 201 a 500 | 200 a 500 | 202 a 500 | 203 a 500 | 150-300, unos pocos 599 | 150-300, unos pocos 600 |
| TPsl | TPsl long en costilla transv sutura | TPsl | TPsl | TPsl-TL | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl long y transv |
| principalmente avasc | avascular | avascular | princip. Avascular | avascular | princip, avasc algunas CVS OP long | princip, avasc algunas CVS OP long | princip, avasc algunas CVS OP long | princip, avasc algunas CVS OP long | avascular | avascular |
| no | 3 LCD | 6 LCD | no | no | si 3 LCD | si 3 LCD | si 3 LCD | si 3 LCD | no | si no distinguibles |
| no | cortas dispersas oblicuas | pocas finas diagonales | no | no | pocas diagon. | pocas diagon. | pocas diagon. | pocas diagon. | no | no |
| cortas | cortos | cortos | cortas | ? | cortas | cortas | cortas | cortas | cortas y largas | cortas y largas |

| <i>Hydromedusa tectifera</i> | <i>Chelus fimbriatus</i> | <i>Emydura subglobosa, Emydura sp.</i> | <i>Chelodina longicollis</i> | <i>Platemys platycephala</i> | <i>Phrynops geoffroanus</i> | <i>Acanthochelys cosquinensis †</i> | <i>Acanthochelys macrocephala</i> | <i>Acanthochelys pallidipectoris</i> | <i>Acanthochelys radiolata</i> | <i>Acanthochelys spixii</i> |
|------------------------------|--------------------------|--|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|--|-----------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae |
| actual | actual | actual | actual | actual | actual | Plioceno | actual | actual | actual | actual |
| Scheyer 2007, 2009 | Schayer y Sanders 2007 | Scheyer 2007, 2009 | Scheyer 2007, 2009 | Scheyer 2007, 2009 | Scheyer 2007, 2009 | tesis | tesis | tesis | tesis | tesis |
| 240 mm | 450 mm | 255 mm | ? | 180 mm | 350 mm | 160 mm estimado | 235 mm | 175 mm | 200 mm | 170 mm |
| CE = CI | CE >> CI | CE > CI | CE > CI | CE = CI | CE = CI | CE > o = CI | CE >> CI | CE > CI | CE <= CI | CE = CI |
| ? | 40-50%? | ? | ? | 60%? | ? | 70-80% | 0,7 | 0,6 | 60 | 0,55 |
| clara | clara | ? | clara? | clara | clara | clara | difusa CE-HE | difusa CE-HE | difusa CE-HE | difusa CE.HE |
| MFE | MFE | MFE | MFE | MFE | MFE | MFE, con fibras lamelares asociadas a la ornamentacion | Men TL ornamentacion | Men | Men | Men |

| | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|--|----------------------------------|----------------------------------|--|---|-------------------------------------|--|-------------------------|-----------------------|------------------------------------|
| moderada canales simples OP y OS | moderada-abundante muchos canales abiertos red | moderada canales simples OP y OS | moderada canales simples OP y OS | moderada principalmente OP | moderada canales simples mayormente horizontales, OP y OS | baja - CVS - OP y OS longitudinales | moderada CVS - anastom red, OP OS long | CVS anast OP OS long | mucha CVS red OP long | abundantes CVS anast, OP y OS long |
| si pero no contables | si pero no contables | si ciclicas | si pero no contables | si pero no contables | si pero no contables | no | no | no | no | no |
| no | no | no | no | no | no | ? | no | no | no | no |
| pocas | solo en crestas | pocas | pocas | pocas | pocas | pocas oblicuas en periférica | no | cortas difusas parpendi | no | no |
| cortas y anchas | finas y largas | cortas y anchas, largas y finas | cortas y anchas | cortas y anchas dorsoventral orientation | cortas y anchas y alargadas lateralmente | cortas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas |
| mucho | si | si, mucho | poco | si | | si | si | si | si | si |

| | | | | | | | | | | |
|-------------------------|--|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-----------------|-------------------------------------|
| ? | 300-1000 | 150-350 | 100-1000 | 400? | 100-400 | 150-200 costal, 300 perif | 250 | 100-250 | 300 | 200 |
| TPsl | TPsl subparalelas | TPsl-TL | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl long y transv | Tpsl long interno transv externo | TPsl long costilla transv sutura | TPsl - TL | Tpsl long interno transv externo |
| avasacular | moderada abundante canales simples dispersos y OP | moderada canales simples dispersos y OP | avasacular | poco CVS long | avasacular | no | poca algunas OP long | avasacular | poco CVS long | CVS dispersos OP long |
| si no distinguibles | no | si no distinguibles | si no distinguibles | si no distinguibles | si no distinguibles | no | no | no | 7 LCD | 3 no distinguibles |
| si, en los laterales | ? | si, en los laterales | si, en los laterales | si, en los laterales | si, en los laterales | no | no | largas oblicuas a la sup extern | no | no |
| ? | ? | ? | ? | ? | cortos | cortos | cortos | largos | cortos y largos | cortos |

| <i>Phrynops geoffroanus</i> | <i>Phrynops hilarii</i> | <i>Phrynops williamsi</i> | <i>Mesoclemmys gibba</i> | <i>Mesoclemmys nasuta</i> | <i>Cryptodira incertae sedis Kirtlington Histomorfo I †</i> | <i>Cryptodira incertae sedis Kirtlington Histomorfo II †</i> | <i>Xinjiangchelyidae indet.</i> | <i>Xinjiangchelys chowi y Xinjiangchelys sp</i> | <i>Wuguia efremovi</i> | <i>Eucryptodira incertae sedis</i> |
|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|---|--|----------------------------------|---|----------------------------------|------------------------------------|
| Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | Chelidae | ? | ? | pancriptodira: Xinjiangchelyidae | pancriptodira: Xinjiangchelyidae | "Sinemydidae" "Macrobaenidae" | Eucryptodira |
| actual | actual | actual | actual | actual | Jurásico Medio | Jurásico Medio | Cretácico temprano | Jurásico medio | Cretácico temprano | Cretácico tardío |
| tesis | tesis | tesis | tesis | tesis | Scheyer 2007, Scheyer y Anquetin 2008 | Scheyer 2007, Scheyer y Anquetin 2008 | Pérez-García et al 2013. | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 |
| 320 mm | 370 mm | 300 mm estimado | 210 mm | 280 mm | ? | ? | ? | 200 mm | 150 mm | ? |
| CE = CI | CE >> CI | CE = CI | CE >>> CI | CE = < CI | CE > CI | CE = CI | CE < CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI, CE > CI |
| 0,5 | 30-40% | 0,55 | 70-75% | 50 | ? | 40-50%? | ?40-50%? | ? | ? | ? |
| clara | clara | clara | clara | clara | ? Difusa en CI y HE | difusa CE-HE | clara | clara | poco clara | poco clara |
| TPsl externa, MEn interna | TPsl externa, MEF interna | Men | Men | Men | MEn fina externa MFE interna | MFE perpendic, paralelas, oblicuas | MFE | MFE | MFE | MFE |

| | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|---|---------------------------------------|----------------------------|---------------------------------------|----------------------|---|---|---|--------------------------------------|---|
| moderada CVSanas, OP y OS long | poco canales simples long y paralelos poco anast, pocas osteonas 1° y 2° long | moderada CVSanadt, OP long, OS tipo T | abundante CVSanas, OP long | escasamoderada CVSanastm OP y OS long | pobrementepobremente | OP y CVSanas abiertos, en la parte profunda cavidades vasculares y OS | CVSanas reticulares, más transver. en la periferica | baja canales simples y op | moderada OP y canales simples | moderada canales dimples anastomosados abiertos a la sup y OP |
| no | si, indistingibles | no | no | no | si lags | si | si | marcas de crecimiento como lineas brillantes y oscuras con luz polarizada | si poer no contables | no |
| no | no | no | no | no | no | no | no | no | no | no |
| no | no | sescasas cortas dispersas | cortas dispersas | variable dispersas oblicuas | si | si | si largas hasta el HE perpend. | no | no | si |
| cortas y gruesas | cortas finas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | finas, largas y cortas | largas y finas | largas y finas como cortas y gruesas | largas y finas como cortas y gruesas | finas, cortas y largas |
| si | abundante | abundante | si | poco | si | si | no | poco | mucho | mucho |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------------|---------------------------|------------|------------|-----------------|--|------------------------------------|--|---|---|---|
| 100 - 500 | muchos 100 algunos 500 | 200-1000 | 300 | 500 | 200-1000 | 200-1000 | 200-1000? | 100-500 | 100-500 | 200-1000 |
| TPsl long y transv | TPsl long | TPsl - TL | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl fibras en angulos oblicuos | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl |
| avasacular | poco CVS long | avasacular | avasacular | avasacular | princip. Avasacular | escasas OP y canales simples | CVS, mOP y algunas OS | baja a moderada, canales cimples y op esparcidas | moderada a alta, canales primarios y OP | moderado OP y cavidades erosion . Avasacular |
| no | no | 2 LCD | no | 5 LCD | no | no | no | no | si | no |
| no | no | no | no | en los margenes | si | si | si menos conspicuas q las de la CE | no | si | no |
| cortos | cortos y largos | cortas | corta | cortos | bien desarrolladas? con marcas de crecimiento | ? | ? | ? | largas | cortas |

| <i>Neusticemys neuquina</i> † | <i>cf. Eurysternum</i> sp. † | <i>"Eurysternum"</i> sp. † | <i>Thalassemys cf. Thalassemys hugii</i> † | <i>Archelon ischyros</i> † | <i>Mongolemys elegans</i> † | <i>Galvechelone lopezmartinezae</i> † | <i>Protostega gigas</i> | <i>Caretta caretta</i> | <i>Eretmochelys imbricata</i> | <i>Chelonia mydas</i> |
|-------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|--|---------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|-----------------------------|---|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Eucryptodira | Euristernidae | Euristernidae | Thalassemydidae | Protostegidae | Criptodira | Criptodira | Chelonioidea: Protostegidae | Cheloniidae s.s.: Carettinae | Cheloniidae s.s.: Carettinae | Cheloniidae s.s. |
| <i>Jurásico-Cretácico</i> | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Jurásico tardío | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Cretácico temprano | Cretácico | actual | actual | actual |
| tesis | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007 | Cadena et al 2013 | Pérez-García et al 2013. | Scheyer et al 2014a | Schayer y Sanders 2007, Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007, Scheyer et al 2014a |
| 282-427 mm | 210-430 mm | 200-430 mm | 690 mm | 2900 mm | 220 mm | ? | 2100 | 80-120 mm | ? | hasta 1530 mm |
| CE >> CI | CE > CI | CE > CI | CE >> CI | CE = > CI | CE = CI | CE = CI | mm | CE > CI | ? | ? |
| 0,8 | ? | ? | ? | ? | HE > grueso CE y CI (60?) | 50-60%? | ? | ? | ? | ? |
| difusa CE- HE | ? | ? | ? | difusas CE-HE-CI | ? | clara | ? | difusas CE-HE-CI | ? | clara |
| MEn | MFE finas | MFE finas | MFE finas | MFE? | MFE | princip. MFE intercalado TPsl | ? | MFE | MFE | MFE |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---|--|----------------------------|---|---|-----------------------------|-----------------------------|
| alta, CVS-OP-OS | canales simples reticulares | canales simples reticulares | canales simples reticulares | ? | baja con osteonas esparcidas en costales, en plastron abundante vasc. mas OP | princip. Avascu | ? | abundante muchos canales abiertos | muchos canales simples | muchos canales simples |
| 8 marcas, 3 LCD | si | si | si | ? | no | si | ? | no | no | no |
| no | no | no | no | ? | no | no | ? | no | no | no |
| si, cortas | no? | no? | no? | ? | abundantes largas perpendiculares | si en la región curvada | ? | no? | ? | ? |
| finas largas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | ? | cortas y gruesas | cortas y gruesas | ? | finas y largas | largas y cortas y anchas | largas y cortas y anchas |
| si | si MFE | si MFE | si MFE | ? | abundante | poco | ? | si | | poco |

| | | | | | | | | | | |
|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|---|--------------------------------------|--|---|--------------------------------|------|---------|
| 500 a 1100 | ? | ? | 150-350 | ? | 100 a 500 | 100-600 | ? | 200? | | 200-800 |
| TPsl transv y long | TPsl | TPsl | TPsl | ? | TL TPsl en adultos TPsl en juveniles | TPsl | ? | TPsl subparalelas | TPsl | TPsl |
| poca OP long. | canales simples | canales simples | canales simples | ? | avascular | principal avascular | ? | abundante canales simples y OP | ? | ? |
| no | no | no | no | ? | no | no | ? | no | ? | ? |
| no | no | no | no | ? | no | si en gneral, muchas más en la curvatura | ? | ? | ? | ? |
| cortos | cortas | cortas | cortas | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |

| <i>Chelonia mydas</i> | <i>Chelonoidea inserta sedis †</i> | <i>Eretmochelys imbricata</i> | <i>Dermochelys coriacea</i> | <i>Dermochelys coriacea</i> | <i>Dermochelyidae gen et sp indet. †</i> | <i>Psephophorus sp. †</i> | <i>Chelydra serpentina, Chelydropsis murchisoni, Chelidra sp.</i> | <i>Allopleuron hofmanni †</i> | <i>Ctenochelys cf. Ctenochelys stenoporus †</i> | <i>Rupelchelys breittkreutzi †</i> |
|-----------------------|--|--------------------------------|-----------------------------|---|--|---------------------------|---|----------------------------------|---|------------------------------------|
| Cheloniidae | Cheloniidae | Cheloniidae s.s.: Caretinae | Dermochelyidae | Dermochelyidae | Dermochelyidae | Dermochelyidae | Chelydridae | Chelonoidea: Cheloniidae s.l. | Chelonoidea: Cheloniidae s.l. | Chelonoidea: Cheloniidae s.l. |
| actual | | actual | actual | actual | Eoceno | Mioceno- Plioceno | actual | Cretácico tardío | Cretácico tardío | Oligoceno temprano |
| tesis | tesis, CE osteonas con marcada línea cementante y tipo A | tesis | tesis | Scheyer 2007 | tesis | Scheyer 2007 | Schayer y Sanders 2007 | Scheyer et al 2014a | Scheyer et al 2014a | Scheyer et al 2014a |
| hasta 1530 mm | ? | 270 mm | 2443 mm | 24403 mm | ? | ? | 2000 mm | 2800 | 800 mm | ? |
| CE = CI | CE => CI | CE > CI | CE >> CI | CE = CI, CE>CI | osciculo CE=CI | ? | CE >> CI | CE = CI, CE>CI | ? | CE = CI, CE>CI |
| 0,35 | 50-70% | 50-60% | 0,7 | 70%? | 0,8 | 50-60? | ? | ? | ? | ? |
| muy difusas | difusos | difusa CE.HE | muy difusas | difusa | algo difusa | difusa? | difusa CE-HE | clara | clara | poco clara |
| MFE | TPsl externa, MFE interna | MFE | MFE | MFE externa mas compacta, e interna más vascuarizada | MFE | MFE | MFE | MFE finas | MFE | MFE gruesas (autapomorfia?) |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|-------------------------------------|--|---|--|---|--|--|-----------------|--|
| <p>mucha CVS anast abiertos super, OP y OS long</p> | <p>moderada canal simples externa osteon1° media, ost 2° interiosm todas long</p> | <p>abundante CVS OP OS long</p> | <p>abundante canales simples , op y os long</p> | <p>externa canales simples reticulares abiertos internamente OP</p> | <p>moderada a alta CVS-OP long</p> | <p>moderado canales simples OP y OS</p> | <p>moderada- abundante muchos canales abiertos red</p> | <p>canales simples reticulares</p> | <p>moderada</p> | <p>canales simples reticulares</p> |
| no | no | no | no | no | no | no | no | ? | ? | ? |
| no | no | no | no | no | no | no | no | ? | ? | ? |
| Si largas diagonales | cortas transv y diag | no | medianas diagonales | si | no | no? | no? | largas y en angulos 45° y 90° | | largas y en angulos 45° y 90° |
| variado | guestas largas o cortas | cortas y gruesas | largas o cortas gruesas con cierta orientación subparalela | largas y finas como cortas y gruesas | finamente esponjoso | cortas y guestas | finas y largas | | delgadas | |
| si | moderado | abundante | moderado | poco | abundante | poco | si | poco | poco | poco |

| | | | | | | | | | | |
|----------------------|---|--|------------------------------|----------|-------------------------|---------|---|---------|----------|---------|
| 200-700 | 200-1000 | 1300 | 300 | 200-1000 | 100 | 100-500 | ? | 300-800 | 100-1000 | 200-600 |
| TPsl | TPsl transv costilla y long margen | TPsl long costilla, perpend margen | TPsl | ? | fibras estructurales | ? | TPsl subparalelas | TPsl | TPsl | TPsl |
| mucha CVS OP long | abundante canales cimples, ost 1 y 2 long | mucha OP OS long | no | ? | mucha | ? | moderada canales simples dispersos y OP | ? | ? | ? |
| no | no | no | no | ? | 5 marccas | ? | no | no | no | no |
| no | no | no | si largas perpendiculares | ? | muchas tgranversales | ? | ? | no | no | no |
| largas | medianos finos | cortos | largas | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |

| <i>Toxochelys latiremis</i> † | <i>Baptemys garmanii</i> y <i>Dermatemys mawii</i> | <i>Hispaniachelys prebetica</i> † | <i>Hesperotestudo (Caudochelys) crassiscutata</i> † | <i>Stigmochelys pardalis</i> | <i>Terrapene carolina triunguis</i> | <i>Cuora picturata</i> | <i>Platysternon megacephalum</i> † | <i>Pseudemys peninsularis</i> | <i>Mauremys</i> sp., <i>Cyclemys dentata</i> | <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> |
|--------------------------------|--|-----------------------------------|---|------------------------------|-------------------------------------|--------------------------|------------------------------------|-------------------------------|--|---------------------------------|
| Chelonioidea: Cheloniidae s.l. | Dermatemydidae | Testudines | Testudinidae Histotipe I | Testudinidae Histotipe I | Testudinidae Histotipe I | Testudinidae Histotipe I | Testudinoidea indet. | Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo II |
| Cretácico tardío | actual | Jurasico tardío | | actual | actual | actual | actual | actual | actual | actual |
| Scheyer et al 2014a | Scheyer 2007 | Slater et al., 2011 | Scheyer y Sanchez-Villagra 2007 | Schayer y Sanders 2007 | Schayer y Sanders 2007 | Schayer y Sanders 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 |
| 730 mm | 600 mm | 405 mm | ? | 800 mm | 280 mm | 190 mm | 160 mm | ? | ? | ? |
| ? | CE = CI ? | ? | CE = CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI, CE>CI | CE = CI ? | CE = CI ? | CE = CI ? |
| ? | ? | 75%? | 90%? | ? | ? | 55%? | 50-60? | ? | ? | ? |
| ? | poco clara? | clara | clara | clara | clara | clara | clara | poco clara | poco clara | poco clara |
| MFE | MFE-TPsl | TPSL? | MFE | MFE | MFE | MFE | MFE | MFE finas | MFE finas | MFE finas |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|--|--|--|------------------|------------------|------------------|--------------------------------------|---|---|---|
| muchas osteonas | moderada a alta red de canales simples OP OS | pocos canales simples osteonas primarias perumedulares | abundante canales ramificados, abiertos a la sup ext, y OP | baja | baja | baja | moderado canales simples abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP |
| ? | no | si, lags? | si, | si | si | si | no | si | si | si |
| ? | no | no | no | ? | ? | ? | no | no | no | no |
| | no | ? | si? | ? | ? | ? | si? | no? | no? | no? |
| delgadas | finas y largas cuadrangulares! ? | ? | largas y delgadas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | largas y delgadas | cortas y gruesas, dominado por OS | cortas y gruesas | cortas y gruesas |
| ? | poco | ? | si moderado | si | si | si | poco | mucho | mucho | mucho |

| | | | | | | | | | | |
|------|---|---------|------------|--|--|--|---------|--|--|--|
| ? | 200-550 | 100-200 | ? | ? | ? | 200-500? | 200-600 | 100-500 | 100-501 | 100-500 |
| TPsl | TPsl | TPsl? | TPsl-TL | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl |
| ? | abundante canales simples, OP, tambien partes avasculares | ? | avasacular | pobrementemente vascular con canales simples | pobrementemente vascular con canales simples | pobrementemente vascular con canales simples | avasc | avasacular en la mayoría con algunos canales simples | avasacular en la mayoría con algunos canales simples | avasacular en la mayoría con algunos canales simples |
| no | no | ? | si | no | no | no | no | si | si | si |
| no | no | ? | si cortas | ? | ? | ? | si | no | no | no |
| ? | largas | ? | | ? | ? | ? | costas | cortas | cortas | cortas |

| <i>Chelonoidis (Geochelone) carbonaria</i> | <i>Emys orbicularis</i> | <i>Ptychogaster sp., Hadrianus sp.†</i> | <i>Kinixys homeana</i> | <i>Trachemys scripta</i> | <i>Clemmydopsis turnauensis</i> | <i>Echmatemys wyomingensis</i> | <i>Trachemys dorbigni</i> | <i>Chelonoidis gringorum</i> | <i>Chelonoidis chilensis</i> | <i>Testudinidae cf. Chelonoidis indeterminado 1 †</i> |
|--|----------------------------|---|----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---|------------------------------|--|---|
| Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo II | Testudinoidea histotipo III | Testudinoidea histotipo III | Testudinoidea histotipo III | Emydidae | Testudinidae | Testudinidae | Testudinidae |
| actual | actual | Eoceno - Oligoceno | actual | actual | actual | actual | actual | Mioceno Inferior | actual | Mioceno tardío |
| Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | tesis | tesis | tesis | tesis |
| 400 mm | 140 mm | ? | 220 mm | 300-400 mm | ? | ? | 320 mm | 350 mm | 200-430 mm | ? |
| CE = CI ? | CE = CI ? | CE = CI ? | CE = CI ? | CE > CI | CE > CI | CE > CI | CE > CI | CE=CI | CE < CI | CE = CI |
| ? | ? | ? | ? | 70%? | 60%? | ? | 55 | 55-65% | 30% costales y plastron, 75% perifericas | 60 |
| poco clara | poco clara | poco clara | poco clara | clara | clara | clara | clara | clara | clara | poco clara |
| MFE finas | MFE gruesas mas paralelas | MFE finas | MFE gruesas mas paralelas | MFE | MFE | MFE | TPsl long en la parte interna y transve en la parte externa | MFE | Men | Men |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|--|--|--|--------------------------------------|--------------------------------|-------------|---|
| moderado canales simples en red abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP | moderado canales simples en red abiertos OP | moderado a alto canales simples red, OP OS | moderado a alto canales simples red, OP OS | moderado a alto canales simples red, OP OS | moderada CVS red, OP OS escasas long | abundante a moderada | OP long CVS | moderada predomin op long anast, tambien hay canales simples |
| si | si | si | si | si | si | si | no | no | no | no |
| no | no | no | no | no | no | no | no | | no | no |
| no? | no? | no? | no? | no? | no? | no? | abundante dispersas cortas | largas | cortas | abundantes cortas perpend en la region externa largas en la region meida diagonal 45° inmersas HE |
| cortas y guesas | cortas y guesas | cortas y guesas | cortas y guesas | gralm. cortas y guesas, tambien finas y largas | gralm. cortas y guesas, tambien finas y largas | gralm. cortas y guesas, tambien finas y largas | cortas gruesas | finas y largas muy remodeladas | variadas | gruesas y cortas perimedulares y largas medula |
| mucho | mucho | mucho | mucho | mucho | mucho | mucho | abundante | poco | si | abundante |

| | | | | | | | | | | |
|--|---|---|--|--|--|---|-------------------------------------|-----------------------------------|----------------------|--|
| 100-500 | 100-500 | 100-500 | 100-500 | 100-500 | 300-1000 | ? | 100 - 700 | 150-400 | 400 | 200 a 2500 |
| TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl | TPsl long costilla transv sutura | TPsl | TPsl | MFE |
| avascular en la mayoría con algunos canales simples | abundante con OP y canales imples | abundante con OP y canales imples | avascular en la mayoría con algunos canales simples | bajo a moderado canale simples y OS | bajo a moderado canale simples y OS | moderado a alta canale simples y OS | avascular | moderado a alta canale simples | poca CVS | moderada predomin op long anast, tambien hay canales simples |
| si | si | si | si | no | no | no | 5 marcas 1 LCD | no | no | no |
| no | no | no | no | no | no | no | no | | cortas diagonales | no |
| cortas | cortas | cortas | cortas | cortas | cortas | cortas | cortas | costas | cortos | no |

| <i>Testudinidae cf. Chelonoidis indeterminado 2 †</i> | <i>Hoplochelys sp. †</i> | <i>Baltemys sp., Kinosternon spp †</i> | <i>Kizylkumemys schultzi †</i> | <i>Anosteira sp. †</i> | <i>Pseudanosteira pulchra †</i> | <i>Allaeochelys cf. A. crassesculpta †</i> | <i>Carettochelys insculpta</i> | <i>Basilemys sp.</i> | <i>Adocus sp., Ferganemys sp., Shachemys sp.</i> | <i>Adocus sp. †</i> |
|---|--------------------------|--|---|--|--|--|--|---------------------------------------|--|---------------------------|
| Testudinidae | Kinosternia | Kinosternidae | pan-carettochelyid | Carettochelyidae | Carettochelyidae | Carettochelyidae | Carettochelyidae | Nanhsiungchelyidae | Adocidae | Adocidae |
| Mioceno Superior | Cretácico tardío | Eoceno - Actual | Cretácico Superior | Eoceno | Eoceno | Eoceno | actual | Cretácico | Cretacico - Ologoceno | Paleoceno inferior |
| tesis | Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Skutschas et al 2017. mucha variacion entre microanatomia de placas | Scheyer et al.2007, Scheyer 2007 | Scheyer et al.2007, Scheyer 2007 | Scheyer et al.2007, Scheyer 2007 | Scheyer et al.2007, Scheyer 2007 | Scheyer 2007 | Scheyer et al 2017. | Scheyer 2007 |
| ? | ? | 150-200 mm | ? | ? | ? | ? | 380 mm | 150 mm | 800 mm | 800 mm |
| CE = CI | CE = CI ? | CE = CI ? | costal CE = CI, neural CE > CI | CE = CI | CE = CI | CE > CI | CE > CI | CE = CI | CE = CI | CE = CI ? |
| 60 (20) | 70-80? | ? | 30-40%? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| clara | poco clara | clara | clara costal, difusa neural | ? | ? | ? | ? | clara? | ? | clara? |
| Men | MFE | MFE | externa TPsl,en neural hay poca interna MFE | two zones ornamentation represents the outerplywood-like patternto the inner | two zones ornamentation represents the outerplywood-like patternto the inner | two zones ornamentation represents the outerplywood-like patternto the inner | two zones ornamentation represents the outerplywood-like patternto the inner | TPsl externa gruesa, MFE interna fina | superficial MFE rinci paralelas profunda MFE finas | TPsl externa MFE internas |

| | | | | | | | | | | |
|--|-------------------------|-------------------------|---|---|----------------------------|----------------------------|---|--|--|---|
| abundante CVS OP anast long, OS long | alta CVS en red y OP | poca canales simples | baja canales simples radiales, OP y OS | baja canales simples aumenta anastomosis y OP | baja canales simples | baja canales simples | baja canales simples aumenta anastomosis y OP | externa avascular, interna canales simples OP | superfic. Avascular, profunda red CVS | baja a moderada canales en la zona interna |
| no | si | no | si | si brillantes y oscuras | si brillantes y oscuras | si brillantes y oscuras | si brillantes y oscuras | si con varioaciones obli cuas? | superficiales lineas polarizadas | si |
| no | no | no | no | no | no | no | no | no | no | si |
| no | no | si | si | perpendiculares | perpendiculares | perpendiculares | perpendiculares | no? | si perpendiculares | si |
| cortas y finas | cortas y largas | cortas y gruesas | costal cortas y gruesas , neural, perif, hypop. finas y largas | corts y gruesas | corts y gruesas | corts y gruesas | corts y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas | cortas y gruesas |
| poco | poco | mucho | si | moderado | moderado | moderado | moderado | POCO | mucho | moderado |

| | | | | | | | | | | |
|--------------|--|---------|---|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|----------------------------|------------------------------------|----------------------------|
| 150 | 200-550 | 100-250 | 200-1000 | 100-250 | 100-251 | 100-252 | 100-253 | 100-1000 | 100-600 | 100-600 |
| TPsl | dos zonas externamente MFE internamente TPsl | TPsl-TL | TPsl | TPsl y TL | TPsl y TL | TPsl y TL | TPsl y TL | TPsl | TPsl-TL zonal | TPsl |
| avascular | canales simples OS y cavidades de reabsorcion | poco | bajo canales radiales o avascular | avascular o baja | avascular o baja | avascular o baja | avascular o baja | poco canales simples OP | escaso | poco canales simples OP |
| no | no | si | no | si lineas birrefringentes | si lineas birrefringentes | si lineas birrefringentes | si lineas birrefringentes | NO | no | no |
| no | no | si | no | si | no | no | no | SI | si, mas cantidad en el plastron | no |
| largas finas | cortas | corta | cortas | costas | costas | costas | costas | cortas | ? | cortas |

100-350

100-300?

?

?

?

?

?

300-800

?

?

TPsl

TL?

TL?

TL?

TL?

TL?

TL?

TL?

TL?

TL?

pocos canales
simples

avascular

avascular

avascular

avascular

avascular

avascular

avascular

avascular

avascular

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

no

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

cortas

Anexo 1: Insumos necesarios para la realización de cortes petrográficos

Insumos no consumibles

- De seguridad:
 - Ropa de trabajo o guardapolvo.
 - Lentes protectores.
 - Tapones para oídos.
 - Barbijos.
 - Guantes para resina o guantes de látex
- Maquinaria de trabajo:
 - Maquina cortadora metalográfica. Prazis COR-01
 - Maquina pulidora metalográfica. Prazis PUL-01
 - Calentador de superficie o plancha de calentamiento.
- Herramientas y accesorios:
 - Mezclador o agitador.
 - Termómetro.
 - Micrómetro.
 - Tarros de plástico para mezclar la resina.
 - Tabla de secado de portaobjetos.
 - Dos goteros para preparar medidas pequeñas (para resina y endurecedor o catalizador).
 - Una pipeta graduada de 10ml (para endurecedor o catalizador).
 - Una pipeta graduada de 20ml (para resina).
 - Vidrios o plancha de hierro de superficies sumamente plana para pulir. En el caso de no tener maquina pulidora.
 - Discos de corte diamantados.
 - Plato de hierro desmontable para desbastadora.
 - Rociador de agua.
 - Aguja grande o similar para manipular burbujas.
 - Pinza de laboratorio.
 - Gillets.
 - Rotulador indeleble o marcador de vidrio.
 - Cepillo de zapatos o similar de cerdas semirrígidas para limpiar los

preparados y portaobjetos.

Insumos consumibles:

- Guantes de látex
- Resina poliéster + endurecedor o catalizador. (Distraltec ep-system: DICAST LY 554 / DICURE HY 554)
- Alcohol.
- Bálsamo de Canadá (opcional).
- Portaobjetos estándar de 26 mm. X 76 mm. y cubreobjetos.
- Desmoldante (opcional). Distraltec ep-system QZ13.
- Papel aluminio extra resistente o moldes para las piezas a embeber en resina.
- Polvos abrasivos (carburo de silicio de diferentes mallas: 80, 180, 400 y 800).
- Servilletas de cocina.
- Agua.
- Detergente común.