

## Una tortuga Chelidae (Testudines: Pleurodira) de cuello largo en el Grupo Neuquén, Río Negro, Argentina. Significado cronológico y paleobiogeográfico

Marcelo S. de la Fuente<sup>1</sup>, Rubén Barbieri<sup>2</sup>, Pablo Chafrat<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CONICET- Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael, Parque Mariano Moreno S/N, (5600) San Rafael, Provincia de Mendoza, Argentina.  
[mdelafu@gmail.com](mailto:mdelafu@gmail.com)

<sup>2</sup> Museo Patagónico de Ciencias Naturales, Avenida Roca 1250, (8332) General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina.  
[barbieri.ruben@gmail.com](mailto:barbieri.ruben@gmail.com); [pablochafrat@hotmail.com](mailto:pablochafrat@hotmail.com)

---

**RESUMEN.** Diferentes restos de una tortuga Chelidae cuellilarga de la Formación Anacleto (Santoniano tardío-Campaniano temprano), aflorante en la localidad de Valle de la Luna Rojo, Provincia de Río Negro, Argentina, son conferidos a la especie *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco, 2001. Ellos representan el registro más antiguo para el género y los Chelidae de cuello largo. Se sugiere que el ancestro común de *Yaminuechelys* e *Hydromedusa* habitó en Gondwana meridional con anterioridad a la separación de Australia. La presencia de este taxón en el Cretácico Tardío en Patagonia y algunos de los resultados de los análisis filogenéticos previos apoyan la hipótesis sobre una temprana diferenciación y diversificación de los quelidos en dicha región de Gondwana.

*Palabras clave:* Testudines, Quelidos cuellilargos, Grupo Neuquén, Paleobiogeografía, Argentina.

**ABSTRACT.** A long-necked Chelidae turtle (Testudines: Pleurodira) from the Neuquén Group, Río Negro, Argentina. **Chronological and paleobiogeographical significance.** A long necked chelid turtle species from the Anacleto Formation (late Santonian-early Campanian) cropping out at Valle de La Luna Rojo, Río Negro Province, Argentina, is assigned to *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin and Manera de Bianco, 2001 and it represents the oldest record of a long-necked chelid. We suggest that the common ancestor of *Yaminuechelys* and *Hydromedusa* lived in Southern Gondwana before the separation of Australia from the remaining Southern Gondwanan landmasses. The presence of this chelid taxon in the Late Cretaceous of Patagonia and some previous phylogenetic analyses support the hypothesis of an early differentiation and diversification of chelids on Southern Gondwana.

*Keywords:* Testudines, Long-necked chelid, Neuquén Group, Paleobiogeography, Argentina.

## 1. Introducción

La Cuenca Neuquina es la mejor conocida de la Patagonia y presenta su mayor desarrollo en la región centroccidental de Argentina y la oriental de Chile entre los 34° y los 41°S. En el territorio argentino, está expuesta en las provincias de Neuquén, Mendoza, Río Negro y La Pampa. Los afloramientos terrestres del Cretácico Superior de esta cuenca están representados por las unidades litoestratigráficas de los grupos Neuquén y Malargüe, cuyas formaciones se caracterizan por su alto contenido de vertebrados fósiles. Leanza *et al.* (2004) han reconocido cuatro asociaciones de tetrápodos para el Cretácico Tardío. Desde la más antigua a la más modernas son: Limayana (tetrápodos de las formaciones Candeleros, Huincul y Cerro Lisandro), Neuqueniana (tetrápodos de las formaciones Portezuelo y Plottier), Coloradoniana (tetrápodos de las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto) y Alleniana (tetrápodos de la Formación Allen).

El objetivo de este trabajo es presentar los nuevos restos de un Chelidae de cuello largo, asignados al género *Yaminuechelys*, procedentes de la Formación Anacleto (Santoniano superior-Campaniano inferior) expuesta en el área de Paso Córdoba, NW de la provincia de Río Negro (Argentina) (Fig. 1). Además,

se discuten las interpretaciones paleobiogeográficas que se desprenden a partir de los diferentes análisis filogenéticos realizados sobre los quelidos cuellilargos sobre la base de datos morfológicos, serológicos y moleculares.

Este hallazgo representa el registro más antiguo para este género, hasta ahora conocido en unidades caracterizadas por tetrápodos allenianos y en formaciones paleocenas de Patagonia (De Broin y De la Fuente, 1993; De la Fuente *et al.*, 2001; Bona y De la Fuente, 2005; De la Fuente, 2007).

Repositorio del material fósil: MPCN-PV (Colección de paleontología de vertebrados del Museo Patagónico de Ciencias Naturales de General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina).

## 2. Contexto Geológico

Sobre la margen sur del río Negro, a 14 km al SW de la ciudad de General Roca, en el paraje denominado Valle de la Luna Rojo (39°07'S; 67°40' W), afloran sedimentitas del Cretácico Superior del Grupo Neuquén (Fig. 1), correspondientes a las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto. Esta última es portadora de la tortuga descrita en este trabajo.

La Formación Anacleto es una unidad que representa la culminación de la sedimentación

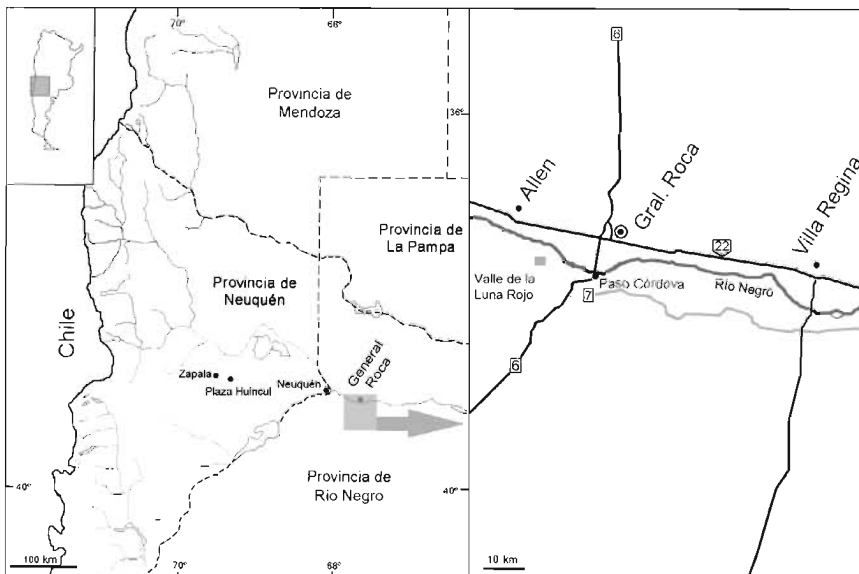


FIG. 1. Mapa de ubicación de la localidad Valle de la Luna Rojo, área protegida Paso Córdoba, Provincia de Río Negro, Argentina.

cretácica de la Cuenca Neuquina, y su nombre fue introducido en la literatura geológica por Herrero Ducloux (1946, 1947). La antigüedad de esta unidad litoestratigráfica ha sido considerada como campaniana temprana (Leanza, 1999; Dingus *et al.*, 2000) o santoniana tardía-campaniana temprana (Hugo y Leanza, 2001a, b; Leanza *et al.*, 2004). Además de la citada formación, en las cercanías del perfil que se describe a continuación, afloran sedimentitas de las formaciones Bajo de la Carpa y Allen. La primera, de edad santoniana (Bonaparte, 1991), está constituida por areniscas cuarzosas muy compactas, de coloración que varía desde el grisáceo hasta el rojizo. La Formación Allen, subdividida en tres miembros por Andreis *et al.* (1974), está representada en el área por areniscas y limolitas muy friables de color amarillento atribuibles a su Miembro inferior. Hugo y Leanza (2001a) le atribuyeron una edad campaniano

tardío-maastrichtiana temprana. Si bien los contactos entre las unidades no están expuestos en la zona de estudio, afloramientos en sectores cercanos estarían indicando que el paso entre las formaciones Anacleto y Bajo de la Carpa sería transicional, en tanto que hacia arriba estaría separada por una discordancia erosiva de la Formación Allen.

En su sección inferior (A), la columna estratigráfica (Fig. 2) permite apreciar una sucesión cíclica de arcilitas, fangolitas y areniscas. Las arcilitas se caracterizan por ser predominantemente macizas y de colores que van desde el castaño al violáceo, mientras que las fangolitas son de color gris claro. Las areniscas son de un color rojo ladrillo con una estratificación muy fina. En su interior aparecen algunas intercalaciones de niveles más consistentes. La sección superior (B) está integrada por una alternancia de areniscas y arcilitas escasamente consolidadas y

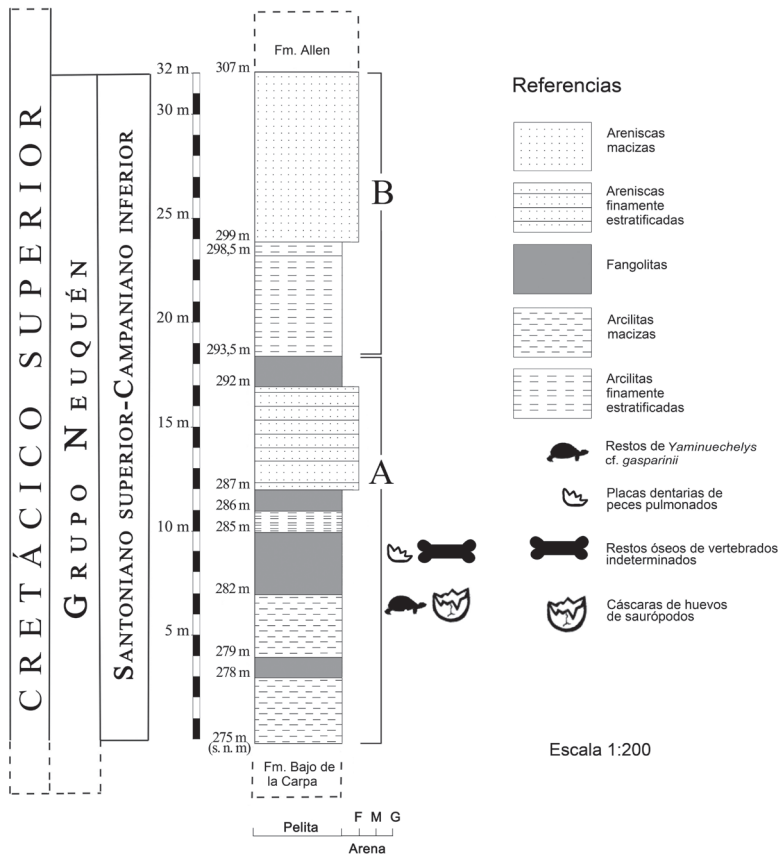


FIG. 2. Columna estratigráfica de la Formación Anacleto.

predominantemente macizas, cuyos colores varían desde el rojo ladrillo al pardo amarillento.

Según Uliana y Dellapé (1981) y Hugo y Leanza (2001a) la Formación Anacleto se habría depositado en un ambiente fluvial predominantemente de baja energía, en condiciones climáticas templadas, sin evidencias de grandes cambios en las mismas, lo que permitió el depósito alternado de sedimentos de grano fino a muy fino.

En las cercanías del Valle de la Luna Rojo, sobre la Ruta 6, en otro afloramiento de la misma unidad, se encuentran bancos que contienen abundantes ostrácodos como *Iliacypris*, *Ovocytheroides* y *Metacytheropteron* (Musachio, 1973) que evidenciarían, además, la presencia de cuerpos lacustres especialmente para la sección alta del perfil.

El paisaje actual del Valle de la Luna Rojo es el típico de las 'Bad Lands'. Allí, terrenos áridos, constituidos fundamentalmente por rocas sedimentarias poco consolidadas de naturaleza arcillosa, desprovistos de vegetación, han sido intensamente erosionados por el agua y el viento, dejando como resultado montículos redondeados, estrechos y tortuosos cañadones ('ravines'), barrancas empinadas y pilares aislados ('Hoodooos') muy elevados. El entorno está matizado por una coloración bandeada de tonos rojos y grises que le confieren al paisaje un aspecto muy pintoresco.

### 3. Descripción Sistemática

**Reptilia Linnaeus, 1758**

**Testudines Batsch, 1788**

**Pleurodira Cope, 1865**

**Chelidae Lindholm, 1929**

***Yaminuechelys* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco, 2001**

**Especie tipo:** *Yaminuechelys gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco, 2001, Provincia de Río Negro, Argentina, Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano.

***Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco, 2001**  
Fig. 3-8

**Material:** MPCN-PV-0047: restos del caparazón dorsal con una vértebra dorsal, 2 vértebras sacras y 7 vértebras

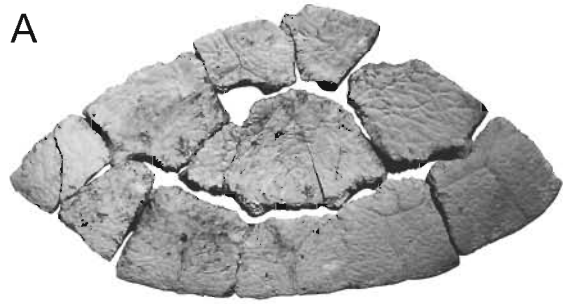
caudales, restos del plastrón, fragmentos de vértebras cervicales, restos de escápulas y fémures.

**Localidad geográfica:** Valle de la Luna Rojo (39°07'S; 67°40'W), Paso Córdoba, Provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1).

**Procedencia estratigráfica y edad:** Formación Anacleto, Santoniano tardío-Campaniano temprano (Fig. 2).

**Descripción comparativa:** La longitud del cuarto posterior del caparazón dorsal (Figs. 3-4: A-B) preservado en MPCN-PV-0047 es de 73 mm (medido en la línea media del caparazón, entre el extremo del contacto del octavo par de placas costales y la suprapigal). La longitud total del caparazón dorsal se estima en 292 mm. La decoración está constituida por surcos dicotómicos que forman una combinación irregular de pequeños polígonos distribuidos sobre la superficie dorsal del caparazón, como el observado en el holotipo de *Yaminuechelys gasparinii* (De la Fuente et al., 2001). El octavo par de placas costales se contactan en la línea media, separando las placas neurales y la placa suprapigal. Las placas costales se unen con la placa suprapigal medialmente y con las placas periféricas décima y undécima distalmente. La débil unión entre las placas costo-periféricas y la estrechez del escudo vertebral 4 respecto al 5 caracterizan a los pleurodiras de la familia Chelidae (De Lapparent de Broin y De la Fuente, 2001). La placa suprapigal es subpentagonal y se contacta con el octavo par de placas costales anterolateralmente, con el undécimo par de placas periféricas posterolateralmente y con la pigal cuadrangular posteriormente. La forma de la placa pigal es similar a la presente en el holotipo de *Y. gasparinii* (Bona y De la Fuente, 2005). Sobre la superficie visceral (Figs. 3-4: B) se observa la décima vértebra dorsal que se incorpora al sacro, condición considerada como una sinapomorfia de los Pleurodira (Gaffney et al., 1991), y dos vértebras sacras. Las costillas sacras articulan con los procesos de la dorsal 10 y la sacra 1. Sobre el extremo lateral de la suprapigal y el extremo posterolateral del octavo par de placas costales se distinguen las cicatrices donde articula por sutura el extremo dorsal del íleon, otra sinapomorfia reconocida para Pleurodira (Gaffney y Meylan, 1988).

Se conserva un fragmento del plastrón (Figs. 5-6: J) constituido por el hio y el hipoplastrón izquierdo, bien decorado en la superficie ventral a la manera del caparazón dorsal. La distancia axilo-inguinal del puente es corta, como se observa en las especies de



5 cm

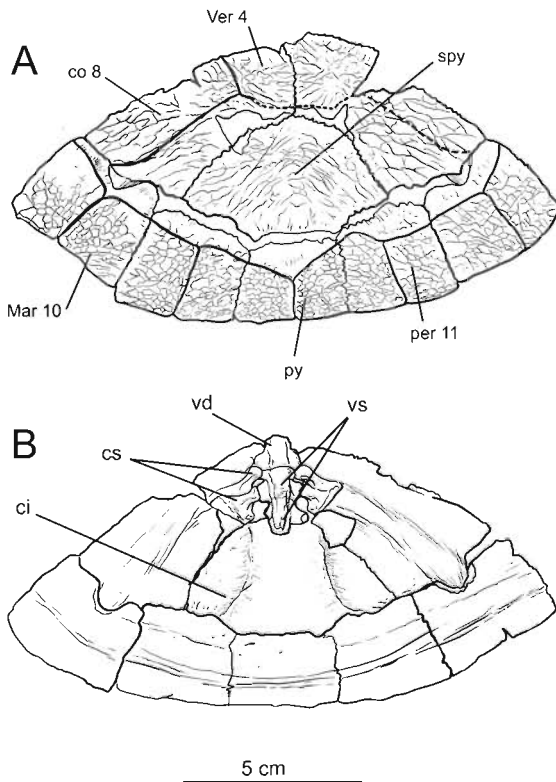


FIG. 4. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. Dibujo del caparazón dorsal, vista dorsal (A) y visceral (B). Abreviaturas: **co 8**: costal octava; **ci**: cicatriz iliaca; **cs**: costillas sacras; **Mar 10**: marginal décima; **per 11**: periférica undécima; **py**: pigal; **spy**: suprapigal; **Ver 4**: vertebral cuarta; **vd**: vértebra dorsal; **vs**: vértebras sacras.

FIG. 3. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. Fotografía del caparazón dorsal: **a**. vista dorsal y **b**. vista visceral.

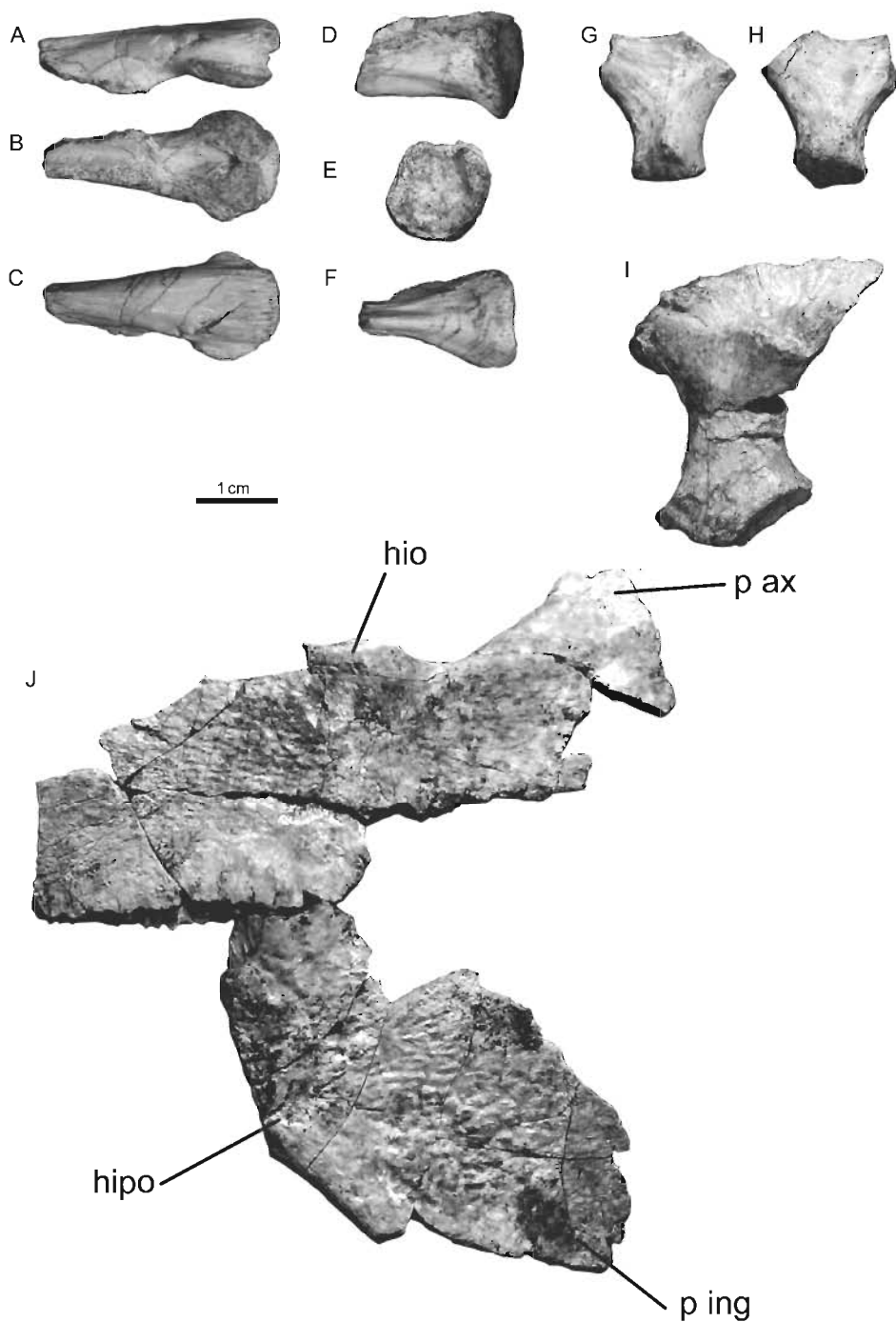


FIG. 5. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. A-C. proceso dorsal de la vértebra cervical que porta las postzigapófisis, vista lateral (A), ventral (B) y dorsal (C); D-F. fragmento posterior de centro vertebral opistocélico o bicóncavo, vista lateral (D), posterior (E) y ventral (F); G-H. fragmento de escápula, vista dorsal (G) y ventral (H); I. ileón izquierdo; J. plastrón, vista ventral. Abreviaturas: **hio**: hioplastrón; **hipo**: hipoplastrón; **p ax**: proceso axilar del hioplastrón; **p ing**: proceso inguinal del hipoplastrón.

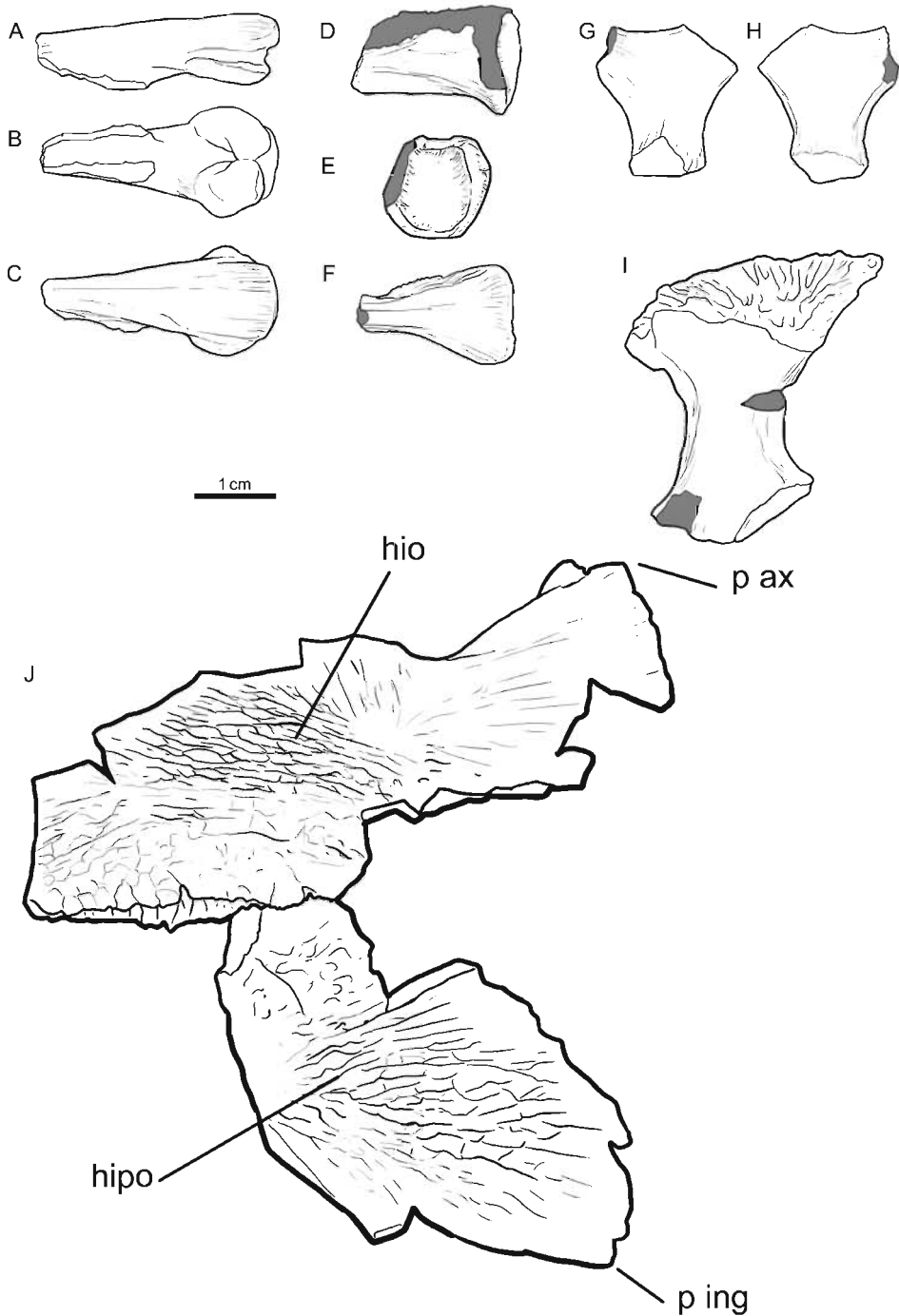


FIG. 6. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. Esquemas de diferentes piezas, en las vistas que se indican. A-C. proceso dorsal de la vértebra cervical que porta las postzigapófisis, vista lateral (A), ventral (B) y dorsal (C); D-F. fragmento posterior de centro vertebral opistocélico o bicóncavo, vista lateral (D), posterior (E) y ventral (F); G-H. fragmento de escápula, vista dorsal (G) y ventral (H); I. fleon izquierdo; J. plastrón, vista ventral. Abreviaturas: **hio**: hioplastrón; **hipo**: hipoplastrón; **p ax**: proceso axilar del hioplastrón; **p ing**: proceso inguinal del hipoplastrón.

*Yaminuechelys* e *Hydromedusa*. Aunque el mesoplastrón no está preservado, un espacio limitado por la rotura de ambas placas representaría el sector donde un corto y ancho mesoplastrón estaría dispuesto como una cuña entre el hio e hipoplastrón, como se observa en *Yaminuechelys gasparinii*.

Se preserva el proceso del arco neural, que porta las postzigapófisis (Figs. 5-6: A-C), correspondiente a una vértebra cervical indeterminada de una especie de cuello largo, caracterizada por la presencia de las postzigapófisis conectadas en la línea media. Esta condición se observa en los Chelidae de cuello largo de Australasia (*Chelodina*) y Sudamérica (*Hydromedusa* y *Yaminuechelys*), así como en el pleurodiro pelomedusoides *Araripemys* (Meylan, 1996). Se preserva el extremo posterior de un centro vertebral cervical que conserva el cótilo posterior (Figs. 5-6: D-F), el que puede corresponder a una vértebra opistocélica (segunda a cuarta) o a una bicóncava (séptima) en la secuencia vertebral cervical de los Chelidae, según la fórmula de centros vertebrales propuesta por Williams (1950) para esta familia de pleurodiros. Dicha fórmula [1(, 2(, 3(, 4(, 5), 6), 7(, 8)] indica la presencia de un atlas bicóncavo, un axis, una tercera y una cuarta vértebra cervical opistocélica, una quinta vértebra cervical biconvexa, una sexta vértebra cervical procélica, una séptima vértebra cervical bicóncava y una octava vértebra cervical biconvexa. Entre los restos del esqueleto apendicular se encuentran fragmentos del extremo articular de 2 escápulas (Figs. 5-6: G-H), un íleon izquierdo (Figs. 5-6: I) y restos proximales de fémures izquierdo y derecho.

Articuladas con la segunda sacra se reconocen 7 vértebras caudales (Figs. 7-8: A-F). Estas vértebras caudales presentan una morfología similar a la observada en el holotipo de *Y. gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco 2001. Sin embargo, se observan algunas diferencias en los centros vertebrales. En MPCN-PV-0047 el centro de la primera caudal es ligeramente procélica, la segunda es cóncava-platicélica (ligeramente procélica en el holotipo de *Y. gasparinii*), la tercera y la cuarta son platicélicas-convexas (anficélicas en el holotipo *Y. gasparinii*), la quinta es platicélica, la sexta es platicélica-convexa (cóncava-platicélica en el holotipo de *Y. gasparinii*) y la séptima es plano-convexa (anficélica en el holotipo de *Y. gasparinii*). A pesar de estas diferencias en los centros vertebrales caudales observadas entre el holotipo de *Yaminuechelys gasparinii* y el MPCN-PV-0047, la

procelia no está aún desarrollada en los dos ejemplares de Chelidae de cuello largo del Cretácico de Patagonia como sí ocurre en las especies vivientes de *Hydromedusa* (*H. tectifera* (Cope, 1870) y *H. maximiliani* (Mikan, 1820)).

En síntesis el MPCN-PV-0047 es un Pleurodira Chelidae asignado a *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* por la decoración observada en el caparazón dorsal y el plastrón, por la forma de la placa pigal y por la vértebras caudales sin un marcado desarrollo de la procelia, diferenciándose del holotipo de *Y. gasparinii* por la fórmula diferente de los centros vertebrales caudales.

#### 4. Discusión

Las tortugas que retraen el cuello lateralmente en el caparazón (Pleurodira) incluyen, entre los representantes vivientes, a dos clados monofiléticos: Pelomedusoides y Chelidae. Estos grupos de pleurodiros han sido diferenciados sobre la base de datos morfológicos y moleculares (Gaffney, 1977; Pritchard, 1979a; Bull y Legler, 1980; Gaffney y Meylan, 1988). Entre los pleurodiros, los Chelidae tienen en la actualidad una distribución disyunta en América del Sur y Australasia (Iverson, 1992). El temprano registro fósil de esta familia, en el Albiano de Patagonia (De Lapparent de Broin y De la Fuente, 2001) y el Paleógeno de Australia (De Lapparent de Broin y Molnar, 2001), así como ciertas peculiaridades en la diversificación de los Chelidae (*i.e.*, los Chelidae constituyen el único grupo de reptiles vivientes que exhibe mayor riqueza específica en regiones subtropicales que en las tropicales) y características eco-fisiológicas (mejor tolerancia a condiciones templado-frías) (Pritchard, 1984a) sugieren que la presente distribución geográfica es el resultado de una antigua historia filogenética y biogeográfica que se desarrolló en Gondwana meridional, constituida por Patagonia, Antártida, Australia (De Broin y De la Fuente, 1993).

Desde finales del siglo XIX zoólogos europeos (*e.g.*, Boulenger, 1889) diferenciaron dos agrupaciones entre las especies vivientes incluidas en la Familia Chelidae, sobre la base de la longitud de las 8 vértebras cervicales del cuello mayor o menor con respecto a la longitud total de las 10 vértebras dorsales articuladas con el caparazón dorsal. En virtud de esta diferencia se han reconocido quelidos de cuello corto y largo tanto



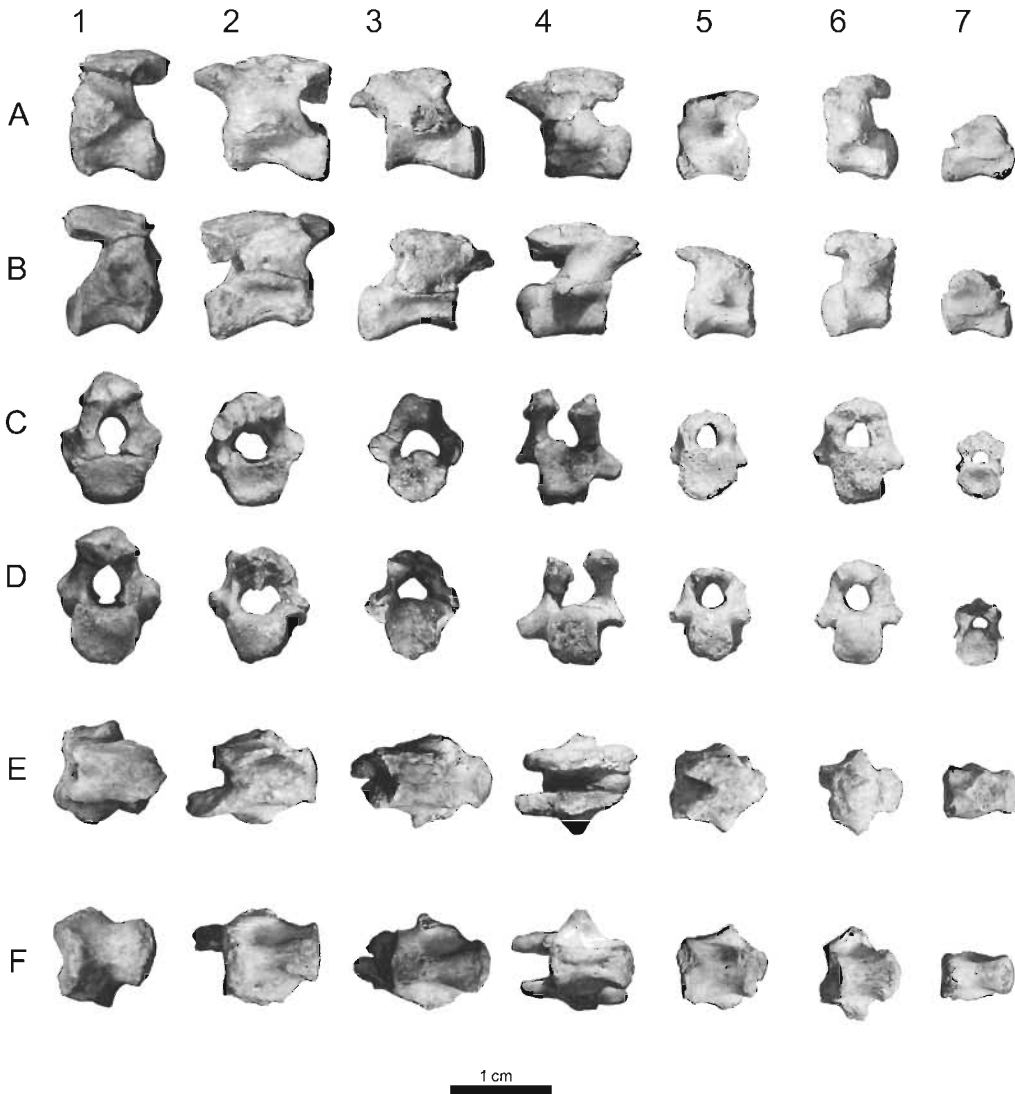


FIG. 7. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. Fotografías de las vértebras caudales desde la primera a la séptima (de izquierda a derecha), vistas lateral izquierda (A), lateral derecha (B), anterior (C), posterior (D), dorsal (E) y ventral (F).

en América del Sur (e.g., *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812), *Hydromedusa maximiliani*; Pritchard, 1979b) como en Australasia (e.g., *Emydura macquarii* (Gray, 1831), *Chelodina longicollis* (Shaw, 1794); Goody, 1967). En relación con la longitud del cuello, hay diferencias marcadas en la morfología entre las cervicales de un quélido cuellilcorto y de un cuellilargo (e.g., además del

acortamiento o alargamiento del centro vertebral existen diferencias en el ángulo formado entre el proceso que soporta las postzigapófisis y el eje del centro vertebral, la existencia de contacto o no entre las postzigapófisis de cada cervical).

La monofilia o polifilia de los Chelidae de cuello largo está en discusión y las distintas hipótesis filogenéticas alternativas propuestas sobre

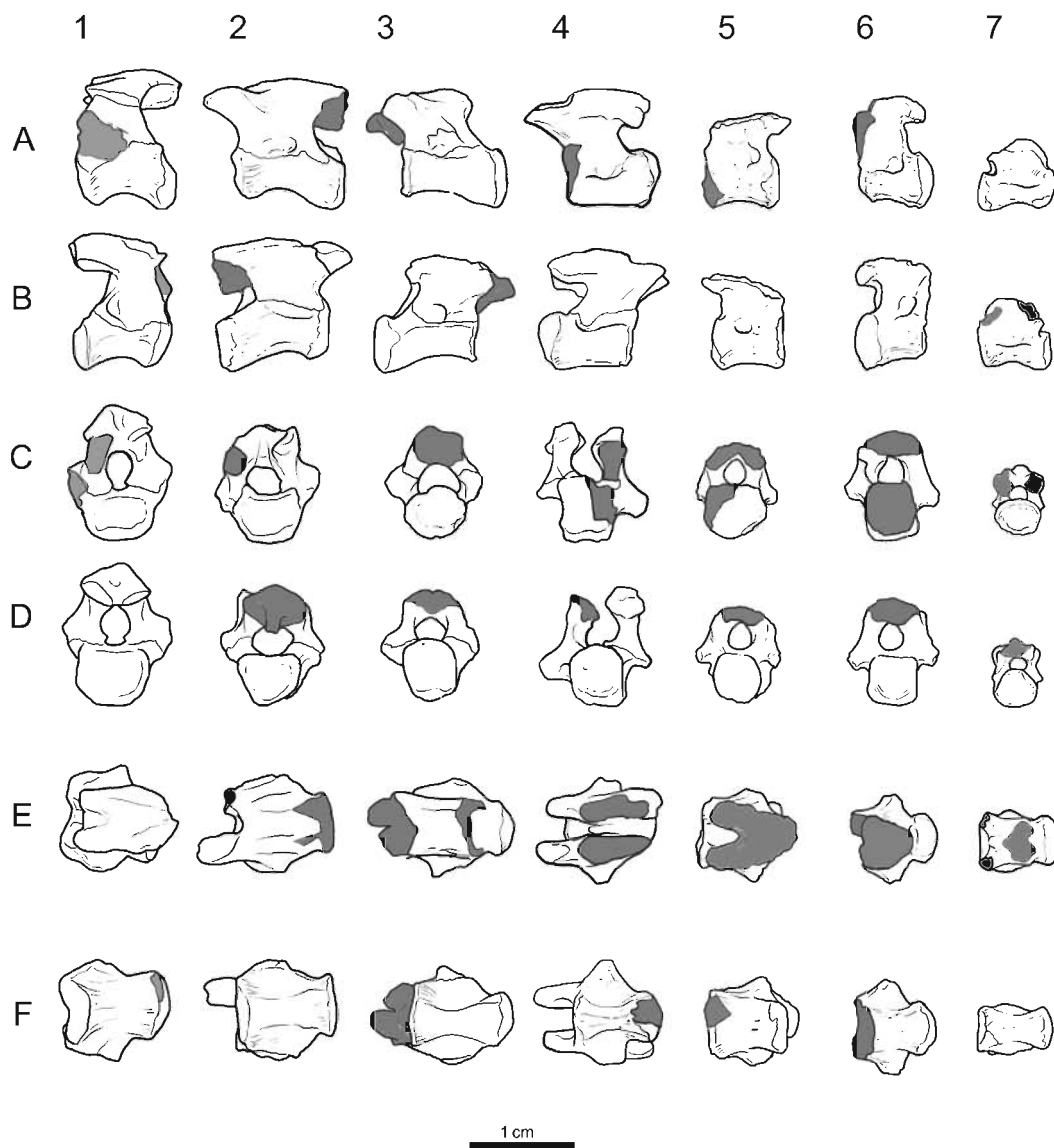


FIG. 8. *Yaminuechelys* cf. *gasparinii* De la Fuente, De Lapparent de Broin y Manera de Bianco. (MPCN-PV-0047), Formación Anacleto, Provincia de Río Negro, Argentina. Esquemas de las vértebras caudales desde la primera a la séptima (de izquierda a derecha), vista lateral izquierda (A), lateral derecha (B), anterior (C), posterior (D), dorsal (E) y ventral (F).

las relaciones filogenéticas de estas tortugas (*e.g.*, Seddon *et al.*, 1997; Bona y De la Fuente, 2005) sugieren indirectamente que el origen y diferenciación de los quelíidos de cuello largo se produjo con anterioridad o con posterioridad a la separación de Australia de las otras masas continentales que conformaban Gondwana meridional.

A pesar de que las relaciones filogenéticas de las tortugas Chelidae han sido inferidas a partir de varias fuentes de datos, como son los morfológicos (Burbidge *et al.*, 1974; Gaffney, 1977, 1991; McDowell, 1983; Gaffney y Meylan, 1988; Bona y De la Fuente, 2005), electroforéticos (Georges y Adams, 1992), serológicos (Frair, 1980; Burbidge *et al.*,

1974) y moleculares (Seddon *et al.*, 1997), hay poco consenso entre los diferentes resultados. Burbidge *et al.* (1974) concluyeron que todas las especies australianas están más estrechamente relacionadas entre sí que con otras especies sudamericanas. Esta idea es apoyada por los análisis de parsimonia efectuados sobre datos moleculares (Seddon *et al.*, 1997). Estos autores emplearon una secuencia de datos del gen mitocondrial 12S para efectuar el análisis de parsimonia. Los resultados obtenidos sugieren que las tortugas cuellilargas de Australasia (*e.g.*, *Chelodina*) están más estrechamente relacionadas con los quelíidos cuelllicortos de Australasia (*e.g.*, *Emydura*, *Elusor*, *Elseya*) que con las especies cuellilargas de América del Sur (*e.g.*, *Hydromedusa*, *Chelus*). El árbol más parsimonioso de las tortugas Chelidae obtenido por Seddon *et al.* (1997) se puede expresar en notación parentética como: ((*Hydromedusa* ((*Batrachemys*, *Mesoclemmys*) ((*Acanthochelys*, *Platemys*)(*Chelus*, *Phrynops*)))) ((*Chelodina rugosa* (*Chelodina oblonga*, *Chelodina longicollis*)) (*Pseudemydura* (*Elusor* (*Elseya latisternum* (*Emydura* (*Elseya dentata*, *Rheodytes*)))))). Este análisis de parsimonia sugiere que la diferenciación de los dos grandes linajes de Chelidae (australasiáticos y sudamericanos) se habría producido con la disgregación de Australia del resto de los continentes de Gondwana meridional. Otro de los resultados obtenidos por Seddon *et al.* (1997: Fig. 4), utilizando el algoritmo 'Neighbor Joining', sitúa al género *Hydromedusa* más estrechamente relacionado con el clado monofilético de quelíidos australianos, expresado en notación parentética como: (*Hydromedusa* ((*Chelodina rugosa* (*Chelodina oblonga*, *Chelodina longicollis*)) (*Pseudemydura* (*Elusor* (*Elseya dentata* (*Rheodytes* (*Elseya latisternum*, *Emydura*)))))). Este último análisis sugiere que el ancestro común más reciente de *Hydromedusa* y *Yaminuechelys* estaría estrechamente relacionado con el origen y diferenciación del linaje de los quelíidos australianos.

Por otra parte, los análisis cladísticos efectuados por otros autores (Gaffney, 1977; Bona y De la Fuente, 2005) realizados sobre la base de caracteres craneanos y poscraneanos indican que las especies australasiáticas de *Chelodina* y las especies sudamericanas de *Hydromedusa* comparten sinapomorfias en común (*e.g.*, proceso posterolateral del parietal ausente, proceso horizontal del parietal extremadamente reducido, contacto cuadrado-basiesfenoidal, cuatro uñas en el autopodio posterior), sugiriendo la existencia de

un ancestro común entre estos taxones, el cual se habría diferenciado en Gondwana meridional con anterioridad a la separación de Australia. En estos análisis los quelíidos australianos y sudamericanos de cuello corto se encuentran en el 'stem' del clado formado por (*Chelus* (*Chelodina* (*Hydromedusa* + *Yaminuechelys*))). Una de estas hipótesis (Gaffney, 1977) se puede expresar en notación parentética como: (*Pseudemydura* (*Emydura*-*Elseya* (*Platemys* (*Phrynops* (*Chelus* (*Chelodina*, *Hydromedusa*)))))).

Otros análisis filogenéticos fueron realizados (Georges *et al.*, 1998) utilizando máxima parsimonia y máxima verosimilitud de secuencias parciales de los genes mitocondriales 12S, 16S y CO1 y con secuencias parciales del oncogén c-mos. El árbol de consenso obtenido en ese estudio (Georges *et al.*, 1998, Fig. 4) sugiere que los quelíidos sudamericanos, *Chelodina* y los quelíidos cuelllicortos de Australasia forman una tricotomía no resuelta.

Ninguna de estas hipótesis, tanto morfológicas como moleculares, ha sido aceptada en términos generales; consecuentemente, otros estudios han tratado de clarificar las relaciones de los Chelidae de cuello largo. En esta situación, Pritchard (1984b) ha destacado que *Chelodina* e *Hydromedusa* se caracterizan por un marcado aplastamiento natural, estrechez y elongación del cráneo, así como por la ubicación anterior de la órbita, como manifestación de los caracteres comunes a todas las especies piscívoras de este grupo de tortugas. La marcada estrechez del parietal ha sido considerada por Pritchard (1984b) como una consecuencia natural de la estrechez del cráneo sin reducción de la musculatura aductora mandibular. Pritchard (1984b) también correlacionó la estrechez del cráneo con la presencia de un contacto cuadrado-basiesfenoides en *Hydromedusa* y *Chelodina*. Sin embargo, como Bona y De la Fuente (2005) han sugerido, el área parietal angosta no parece ser consecuencia de la compresión lateral del cráneo en los quelíidos. Por el contrario, estos autores mencionaron que algunas especies de *Phrynops s.l.* (*e.g.*, *Batrachemys nasuta* (Schweigger, 1812)) exhiben cráneos ensanchados con áreas parietales marcadamente estrechas. En estas especies, los bordes laterales de los parietales del techo craneal están reducidos en la porción media (adquiriendo una forma de reloj de arena), sin agudizarse posteriormente como ocurre en *Hydromedusa* y *Chelodina*. Apoyando las ideas de Pritchard, Georges *et al.* (1998) han afirmado que

el cuello largo en las tortugas atenúa el golpe que realiza este grupo de tortugas piscívoras cuando capturan la presa mediante 'arponeo' (Pritchard, 1984b). Según Pritchard (1984b), el desarrollo de esta 'técnica' involucra cambios correlativos de caracteres. Entre ellos se destaca que la elongación de las vértebras cervicales del cuello está acompañada por modificaciones asociadas a la elongación y sutura del atlas-axis y la expansión anterior del caparazón y el plastrón. Sin embargo, Bona y De la Fuente (2005) han considerado que la fusión de los elementos del atlas en quelíidos cuellilargos ocurre de diferente forma. En este sentido, Bona y De la Fuente (2005) han indicado que los elementos del arco neural del atlas están adheridos dorsalmente por sutura en *Chelus fimbriatus* (Schneider, 1783), y están fusionados en *Chelodina oblonga* Gray, 1841, *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) y en las especies actuales de *Hydromedusa*. También el intercentro está adherido por sutura con el centro del atlas en *Yaminuechelys maior* y en *Chelodina oblonga*, mientras que estos elementos están fusionados en *Hydromedusa*. Asimismo, la elongación del cuello no parece estar correlacionada con la expansión anterior del caparazón en quelíidos, como lo demuestran las especies del cuellilargo *Yaminuechelys* (De la Fuente et al., 2001; Bona y De la Fuente, 2005). Por otra parte, los recientes estudios realizados sobre la microestructura ósea del caparazón (Scheyer, 2009) apoyan las hipótesis basadas en datos morfológicos que sostienen que los quelíidos de cuello largo conforman un grupo natural.

La reconstrucción paleogeográfica presentada por Vizcaíno et al. (1998, Fig. 1), realizada sobre la base de una compilación de datos de distribución contenidos en Zinsmeister (1982), Woodburne y Zinsmeister (1984) y Lawver et al. (1992), muestra que para el Cretácico Tardío, en el extremo sur de América del Sur, el cratón de Antártida, Australia Occidental y Nueva Zelanda eran partes contiguas de Gondwana meridional (Pascual, 1998 y referencias allí citadas). Evidencias geológicas dadas a conocer por Grunow (1992) y Shen (1995) sugieren que todas estas áreas formaban parte de una provincia geológica continua. Para Case (1988), éstas eran parte de una provincia paleobiogeográfica representada por organismos terrestres y marinos, denominada Provincia Weddelliana. Por otra parte, la corteza entre Australia y Antártida comenzó a separarse hace alrededor de 80 Ma (Veevers y Li, 1991). McGowran (1991) registró una serie

de intrusiones marinas en el intervalo comprendido entre 70 a 50 Ma, y ya hace 64 Ma el océano austral estaba más abierto (Lawver et al., 1992).

El hallazgo de una especie cuellilarga (*Yaminuechelys* cf. *gasparinii*) en la Formación Anacleto (Santoniano tardío-Campaniano temprano) es muy significativo, considerando el marco paleogeográfico mencionado para el Cretácico Tardío en Gondwana meridional y que el registro de especies extintas de quelíidos de cuello largo estaba restringido en Patagonia. Más precisamente, en unidades litoestratigráficas caracterizadas por asociaciones de tetrápodos del Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano y del Paleógeno (De Broin y De la Fuente, 1993; Leanza et al., 2004; Bona y De la Fuente, 2005; De la Fuente, 2007) y en Australia a formaciones paleógenas y neógenas (Gaffney, 1991; Megirian y Murray, 1999; De Lapparent de Broin y Molnar, 2001).

La Formación Anacleto es portadora de una asociación de tetrápodos Coloradoniana (Leanza et al., 2004); por lo tanto, el presente hallazgo extiende el biocrón de los quelíidos cuellilargos asignados al género *Yaminuechelys* hasta el Santoniano-Campaniano, constituyéndose éste en el registro más antiguo para este peculiar grupo de quelíidos. Bona y De la Fuente (2005) sostienen que las dos especies reconocidas de *Yaminuechelys*: *Y. gasparinii* (Formación Allen, Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano) y *Y. maior* (Formación Salamanca, Maastrichtiano tardío-Daniano) constituyen el grupo hermano de las especies cuellilargas vivientes asignadas al género *Hydromedusa* (*H. tectifera* Cope, 1870 y *H. maxmilianii*), género con registros tan antiguos como el Daniano de Patagonia (De la Fuente y Bona, 2002; Bona, 2006). De esta forma, el ancestro común de estos taxones habría vivido en un período que antecede a la separación de Australia de las restantes masas continentales de Gondwana meridional (De Broin, 1987, 1988; De Broin y De la Fuente, 1993; De Lapparent de Broin y Molnar, 2001; De Lapparent de Broin y De la Fuente, 2001; De la Fuente, 2003; De la Fuente et al., 2001; Bona y De la Fuente, 2005)

Apoyan esta hipótesis de una temprana diferenciación y diversificación de los Chelidae en Gondwana meridional los resultados de las filogenias realizadas sobre la base de datos morfológicos (Gaffney, 1977; Bona y De la Fuente, 2005), la falta de resolución de las filogenias más completas realizadas con datos moleculares (Georges et al., 1998), el antiguo registro de especies de cuellilargas en el Cretácico

de la Patagonia y la presencia de vértebras cervicales aisladas con morfología similar a las presentes en taxones actuales de quelíidos cuellicortos australianos (e.g., *Emydura*, *Elseya*) en formaciones de la Patagonia con asociaciones de tetrápodos allenianas (De Broin y De la Fuente, 1993, láms. 1, 2-3). Esto es consistente con la información biogeográfica aportada por otros grupos de tetrápodos (Woodburne y Case, 1996, y referencias allí citadas) que sostiene que su presencia en estas masas continentales es resultado de una más amplia y antigua distribución en Gondwana.

### Agradecimientos

Los autores desean agradecer a la Fundación Patagónica de Ciencias Naturales y a la Subsecretaría de Cultura de la Provincia de Río Negro (Argentina) por el apoyo brindado durante la realización del presente trabajo. Al Dr. H. Zaher (Museo de Zoología de la Universidade de São Paulo) y al Sr. C. Salgado (Museo Patagónico de Ciencias Naturales, General Roca) por su permanente colaboración. Al Dr. R. Giacosa (SEGEMAR) por su revisión crítica del contexto geológico. A la empresa Anaeróbicos S.A. por los insumos de laboratorios que provee al Museo Patagónico de Ciencias Naturales, General Roca. Las figuras 1 y 2 fueron realizadas por el Sr. M. Sánchez (Museo Patagónico de Ciencias Naturales). Las figuras 3-5 fueron realizadas por el Sr. J. González (Fundación Félix de Azara). Se agradecen los comentarios constructivos de los Dres. H. Leanza (Buenos Aires), X. Murelaga (Bilbao), J. Sterli (Trelew), de un revisor anónimo a una primera versión del manuscrito, y las observaciones del Dr. M. Suárez (Editor de Andean Geology). El presente trabajo fue parcialmente financiado con el PIP-CONICET 5153/05-06 (F. Novas) y el PIP-CONICET 00795 (M. de la Fuente).

### Referencias

- Andreis, R.R.; Iñiguez Rodríguez, A.M.; Lluch, J.J.; Sabio, D.A. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico superior del área del Lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). Asociación Geológica Argentina, Revista 29 (1): 85-104.
- Batsch, A.J.C.K. 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntnis und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena: 528 p.
- Bona, P. 2006. Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 241 (3): 303-323.
- 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 (3): 569-582.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico superior, Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Revista (Sección Paleontología) 4 (3): 15-123.
- Boulenger, C. 1889. Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). Taylor and Francis: 311 p. London.
- Bull, J.; Legler, J. 1980. Karyotypes of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). Canadian Journal of Zoology 58: 828-841.
- Burbidge, A.A.; Kirsch, J.A.W.; Main, A.R. 1974. Relationships within the Chelidae (Testudines: Pleurodira) of Australia and New Guinea. Copeia 2: 392-409.
- Case, J.A. 1988. Paleogene floras from Seymour Island, Antarctic Peninsula. In Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. (Feldmann, R.M.; Woodburne, M.O.; editors). Geological Society of America Memoirs 169: 523-530.
- Cope, E.D. 1865. Third contribution to the herpetology of tropical America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 1865: 185-198.
- Cope, E.D. 1870. Seventh contribution to the herpetology of tropical America. Proceedings of the American Philosophical Society 11: 147-169.
- De Broin, 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.
- De Broin, F. 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Crétacé. Studia geologica Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica 2: 103-142.
- De Broin, F.; De la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. Annales de Paléontologie 79: 169-232.
- De la Fuente, M.S. 2003. Two new Pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. Journal of Paleontology 77 (3): 559-575.
- De la Fuente, M.S. 2007. Testudines. In Patagonian Mesozoic Reptiles (Gasparini, Z.; Coria, R.; Salgado, L.; editors). Indiana University Press: 50-86. Bloomington.

- De la Fuente, M.; Bona, P. 2002. Una nueva especie de *Hydromedusa* Wagler, 1830 (Pleurodira, Chelidae) del Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana* 39 (1): 77-83.
- De la Fuente, M.; De Lapparent de Broin, 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 (2): 237-244.
- De Lapparent de Broin, F.; De la Fuente, M. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues Academie des Sciences de Paris* 333: 463-470.
- De Lapparent de Broin, F.; Molnar, R. 2001. Eocene chelid turtles from Redbank Plains, Southeast Queensland, Australia. *Geodiversitas* 23 (1): 41-79.
- Dingus, L.; Clarke, J.; Scott, G.R.; Swisher, C.; Chiappe, L.M.; Coria, R.A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropods embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquen Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1-11.
- Frair, W. 1980. Serological Survey of Pleurodiran turtle. *Comparative Biochemistry and Physiology* 65B: 505-511.
- Gaffney, E.S. 1977. The side-necked turtle familia Chelidae: A theory of relationships using sharing characters. *American Museum Novitates* 2620: 1-28.
- Gaffney, E.S. 1991. The Fossil Turtles of Australia. *In* *Vertebrate Paleontology of Australasia* (Vickers-Rich, P.; Monaghan, J.M.; Baird, R.F.; Rich, T.H.; editors). Pioneer Design Studio: 703-716. Melbourne.
- Gaffney, E.S.; Meylan, P. 1988. A phylogeny of turtles. *In* *The phylogeny and Classification of Tetrapods*. (Benton, M.J.; editor). Clarendon: 157-210. Oxford.
- Gaffney, E.S.; Meylan, P.A.; Wyss, A.R. 1991. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics* 7: 313-335.
- Georges, A.; Adams, M. 1992. A phylogeny for Australian chelid turtles based on allozyme electrophoresis. *Australian Journal of Zoology* 40: 453-476.
- Georges, A.; Birrell, J.; Saint, K.M.; McCord, W.; Donnellan, S.C. 1998. A phylogeny for side-necked turtle (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 213-246.
- Goody, J. 1967. Freshwater tortoises of Australia and New Guinea (in the family Chelidae). Lansdowne Press: 154 p. Melbourne.
- Gray, J.E. 1831. A synopsis of the species of Class Reptilia. *In* *The animal Kingdom arranged in conformity with its organization by the Baron Cuvier with additional description of all the species hither named, and of many before noticed*. (Griffith, E.; Pidgeon, E.; editors). Vol. 9 Whittaker, Treacher and Co., London 481 + 110 p.
- Gray, J.E. 1841. A catalogue of the species of reptiles and Amphibia hitherto described as inhabiting Australia, with a description of some new species from Western Australia. Appendix E, 422-449. *In* *Journals of two expeditions of discovery in North-western and Western Australia, during the years 1837, 38, and 39, under the authority of Her Majesty's Government*. Grey G., T. and W. Boone, Vol. 2. London.
- Grunow, A. 1992. Creation and destruction of Wedell Sea floor in the Jurassic. *Geology* 21 (7): 647-650.
- Herrero Ducloux, A. 1946. Contribución al conocimiento geológico del Neuquén extrandino. *Boletín de Informaciones Petroleras* 23: 245-281.
- Herrero Ducloux, A. 1947. Los depósitos terrestres del Cretácico medio y superior del Neuquén y sur de Mendoza. *Boletín de Informaciones Petroleras* 24: 171-178.
- Hugo, C.A.; Leanza, H.A. 2001a. Hoja Geológica 3969-IV. General Roca, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 308: 1-71.
- Hugo, C.A.; Leanza, H.A. 2001b. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina, Provincia de Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 309: 1-53.
- Iverson, J.B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Privately Printed: 363 p. Richmond (Indiana).
- Lawver, L.A.; Gahagan, L.M.; Coffin, F.M. 1992. The development of paleoseaways around Antarctica. *American Geophysical Union Antarctic Research Series* 65: 7-30.
- 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.; Apesteguía, S.; Novas, F.E.; De la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61-87.
- Linnaeus, C. 1758. *Sistema Nature*, Ed. X, vol. 1 (systema naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomo I. Editio decimal reformata.) *Holmie Salvii Nat ed.* 10 i-ii + 1-824.

- Lindholm, W.A. 1929. Revidiertes Verzeichnis der Gattungen der rezenten Schilskröten nebst Notizen zur Nomenklatur einiger Arten. *Zoologischer Anzeiger* 81: 275-272.
- McDowell, S.B. 1983. The genus *Emydura* (Testudines: Chelidae) in New Guinea with notes on the penial morphology of Pleurodira. *In Advance in Herpetology and Evolutionary Biology: essay in Honor of Ernest E. Williams* (Rhodin, A.; Miyata, K.; editors). Harvard University: 167-189. Cambridge.
- McGowran, B. 1991. Maastrichtian and early Cenozoic southern Australia: planktonical foraminiferal biostratigraphy. *In The Cenozoic in Australia: a re-appraisal of the evidence* (Williams, M.A.J.; de Dekker, P.; Kershaw A.P.; editors). Geological Society of Australia Special Publications 18: 79-98. Sidney.
- Meylan, P.A. 1996. Skeletal morphology and relationship of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 20-33.
- Megirian, D.; Murray, P. 1999. Chelid turtles (Pleurodira, Chelidae) from the Miocene Camfield beds, Northern territory of Australia, with a description of a new genus and species. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory* 15: 75-130.
- Mikan, J.C. 1820. *Delectus Florae et Faunae Brasilensis. Antonii Strauss*: 54 p. Wien.
- Musachio, E. 1973. Charophytas y ostrácodos no-marinos del Grupo Neuquén (Cretácico superior) en algunos afloramientos de las provincias de Río Negro y Neuquén, República Argentina. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) Paleontología* 8: 1-32.
- Pascual, R. 1998. The history of South American land mammals: the seminal Cretaceous-Paleocene transition. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial* 6: 9-18.
- Pritchard, P.C.H. 1979a. Taxonomy, Evolution and Zoogeography. *In Turtles: Perspectives and Research* (Harless, M.; Morlock, H.; editors) Wiley: 1-42. New York.
- Pritchard, P.C.H. 1979b. *Encyclopedia of turtles*. T.F.H. Publications: 895 p. Neptune city.
- Pritchard, P.C.H. 1984a. Evolution and zoogeography of South American turtles. *Studia Geológica Salmanticensis Volumen Especial 1. Studia Palaeocheloniologica* 1: 225-233.
- Pritchard, P.C.H. 1984b. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. *Symposia of the Zoological Society of London* 52: 87-110.
- Seddon, J.M.; Georges, A.; Baverstock, P.R.; McCord, W. 1997. Phylogenetic relationship of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA sequence variation. *Molecular Phylogenetic Evolution* 7: 55-61.
- Scheyer, T. 2009. Conserved bone microstructure in the shell of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). *Fossil Record* 12: 47-57.
- Schneider, J.G. 1783. *Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, nebst einem Systematischen Verzeichnisse der einzelnen Arten*. Müller: 364 p. Leipzig.
- Schweigger, A.F. 1812. *Prodomus Monographiae Cheloniorum*. Königsberger Archiv für Naturwissenschaften und Mathematik 1: 271-368.
- Shaw, G. 1794. *The Zoology of New Holland. Illustrated by J. Sowerbey*: 33 p. London.
- Shen, Y. 1995. A paleoisthmus between southern South America and Antarctic Peninsula during Late Cretaceous and early Tertiary. *In International Symposium on Antarctic Earth Sciences, No. 7, Abstracts*: 345. Siena.
- Staesche, K. 1929. Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Palaeontographica* 72: 103-112.
- Uliana, M.A.; Dellapé, D. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maastrichtiana-eoterciaria del engolfamiento neuquino (Patagonia septentrional). *In Congreso Geológico Argentino, No. 8, Actas* 3: 673-711. Buenos Aires.
- Veevers, J.J.; Li, Z.X. 1991. Review of the sea floor spreading around Australia. II. Marine magnetic anomaly modeling. *Australian Journal of Earth Sciences* 38: 391-408.
- Vizcaíno, S.F.; Pascual, R.; Reguero, M.; Goin, F.J. 1998. Antarctica as Background for mammalian evolution. *In Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 199-209.
- Williams, E.E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulation of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94 (9): 505-522.
- Woodburne, M.O.; Zinsmeister, W.J. 1984. The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Paleontology* 58 (4): 913-948.
- Woodburne, M.O.; Case, J.A. 1996. Dispersal, Vicariance, and the Late Cretaceous to Early Tertiary Land Mammal Biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3: 121-161.
- Zinsmeister, W.J. 1982. Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the Southern Circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56 (1): 84-102.