

**Les Tortugues (Testudines) del
Neogen i Quaternari de Catalunya
(NE de la Península Ibèrica)**

Àngel Hernández Luján

Tesi Doctoral

2015

**CAPÍTOL 7. THE MIOCENE TORTOISE *TESTUDO CATALAUNICA* BATALLER, 1926 AND A
REVISED PHYLOGENY OF EXTINCT SPECIES OF GENUS *TESTUDO* (TESTUDINES:
TESTUDINIDAE).**

Reproduït a partir de: Luján, À.H., Delfino, M., Robles, J.M., Alba, D.M. En revisió. The Miocene tortoise *Testudo catalaunica* Bataller, 1926 and a revised phylogeny of extinct species of genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*.

Contribució de l'autor: Disseny de l'estudi juntament amb l'últim autor, execució de la major part de la recerca (mesures, descripcions, comparacions, codificació de la matriu cladista, i confecció de la majoria de figures), i redacció de l'article juntament amb l'últim autor.

**CAPÍTOL 8. REVISION OF THE EXTINCT PLEISTOCENE TORTOISE *TESTUDO LUNELLENSIS*
ALMERA AND BOFILL, 1903 FROM COVA DE GRÀCIA (BARCELONA, SPAIN)**

Reproduït a partir de: Delfino, M., Luján, À.H., Carmona, R., Alba, D.M. 2012. Revision of the extinct Pleistocene tortoise *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). *Amphibia-Reptilia* 33, 215–225.

Contribució de l'autor: Col·laboració en la recerca (mesures, descripcions, comparacions, i confecció de la major part de les figures) i en la redacció de l'article.

Revision of the extinct Pleistocene tortoise *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain)

Massimo Delfino^{1,2,*}, Àngel H. Luján², Raül Carmona^{2,3}, David M. Alba²

Abstract. *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from the Middle Pleistocene of Cova de Gràcia (Park Güell, Barcelona, Spain) is a valid species belonging to the clade of the extant *Testudo hermanni* – a diagnostic feature being the narrowed vertebral scutes. Thanks to still unpublished material, *T. lunellensis* is diagnosed for the first time and its shell morphology described in detail. This species is uniquely characterized, among others, by tall peripheral bones and by a peculiar shape of the anterior lobe of the plastron, somewhat recalling the species referred to *Testudo* s.s. (the clade containing the extant species *Testudo graeca*, *Testudo kleinmanni* and *Testudo marginata*). Given that the purported valid species from Lunel-Viel (Middle Pleistocene, France) is still unnamed and undescribed, *T. lunellensis* from Cova de Gràcia is currently the stratigraphically youngest extinct *Testudo* species. The co-occurrence in *T. lunellensis* of characters typical of both *T. hermanni* and *Testudo* s.s. further testifies the phenotypic plasticity of tortoises and the mosaic distribution of morphological characters, which hinders a clear-cut assessment of the relationships of extant tortoises when based exclusively on morphology. Further analyses of the phylogeny of *Testudo* should consider fossil and extant taxa together, as well as both morphological and genetic characters.

Keywords: *Eurotestudo*, fossil record, phenotypic plasticity, shell morphology, *Testudo hermanni*.

Introduction

The taxonomy and phylogeny of western Palearctic tortoises, *Testudo* s.l., have been recently the object of morphological and molecular scrutiny. According to the morphological analyses of extant and extinct taxa by Lapparent de Broin et al. (2006) and by Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b), the members of *Testudo* s.l. have a paraphyletic arrangement, and therefore the clade of *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 could be referred to a different genus, *Eurotestudo* Lapparent de Broin et al., 2006. Strikingly contrasting are the results of Fritz and Bininda-Emonds (2007), who analyzed approximately two-thirds of all extant testudinid species (including all five *Testudo* species currently recognized) using a five-

gene data set. According to their analysis, all the extant *Testudo* species constitute a monophyletic clade. *T. hermanni* and *Testudo horsfieldii* Gray 1844 are grouped in a subclade of their own, which if any nomenclatural distinction was to be made, could be referred to the subgenus *Chersine* Merrem, 1820 (see also Fritz and Kraus, 2008, and references therein). Moreover, Fritz and Bininda-Emonds (2007) and Fritz and Kraus (2008) demonstrated that the name *Eurotestudo* Lapparent de Broin et al., 2006 cannot be used because it is an objective junior synonym of *Chersine* Merrem, 1820 and *Medaestia* Wussow, 1916 (see also Bour and Ohler, 2008).

In agreement with Fritz and Bininda-Emonds (2007) we did not apply the name *Eurotestudo* to *T. hermanni* and its clade.

These taxonomic, phylogenetic and nomenclatural issues aside, the above-mentioned papers by Lapparent de Broin and co-workers offered the most comprehensive description and discussion of the osteological characters and variability of extant and extinct members of *Testudo* s.l. From a palaeontological perspective,

1 - Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Torino, Via Valperga Caluso 35, 10125 Torino, Italy

2 - Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona. Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

3 - FOSSILIA Serveis Paleontològics i Geològics, S.L. c/ Jaume I núm. 87, 1er 5a, 08470 Sant Celoni, Barcelona, Spain

*Corresponding author; e-mail: massimo.delfino@unito.it

a remarkable result obtained by Lapparent de Broin et al. (2006) and Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b) is that, despite its convoluted nomenclatural history (see Discussion), the extinct *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from the Middle Pleistocene of Cova de Gràcia (Barcelona, Spain) can be considered a valid species, which still needs to be properly diagnosed. The materials on which this species was based were discovered at the end of the nineteenth century, during the construction of Park Güell, the renowned, iconic urban park designed by the Catalan architect Antoni Gaudí, now a UNESCO World Heritage Site. *T. lunellensis* has been reported only from the type locality, Cova de Gràcia, and its remains are currently housed in three different institutions.

Here we focus on the description of still unpublished remains of this taxon, housed in the collections of the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont and the Museu Geològic del Seminari Conciliar de Barcelona, as well as on the revision of the already described material from the Museu de Ciències Naturals de Barcelona (Museu Martorell, former Museu de Geologia de Barcelona; Almera and Bofill, 1903; Bergounioux, 1958; Gómez-Alba Ruiz, 1997). Our goal is to provide a diagnosis of *T. lunellensis*, on which future comprehensive phylogenetic analyses of the *Testudo* clade could be grounded.

Abbreviations

Anatomical abbreviations

ed: epiplastral depression
 ento: entoplastron
 ep: epiplastral pads
 epi: epiplastron
 gp: gular pocket
 hyo: hyoplastron
 hypo: hypoplastron
 xiphi: xiphiplastron

Institutional abbreviations

ICP: Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Spain
 IPS: collections of the ICP (formerly Institut de Paleontologia de Sabadell)
 MGB MGC: Museu Martorell (former Museu de Geologia de Barcelona), Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Spain
 MSCB: Museu Geològic del Seminari Conciliar de Barcelona, Spain
 MTD: Museum für Tierkunde Dresden, Germany
 NHMW: Naturhistorisches Museum Wien, Austria

Systematic account

Testudines Batsch, 1788.

Testudinidae Batsch, 1788.

Testudo Linnaeus, 1758.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903 (figs 1-4).

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903: 454, pl. 1 fig. 3, pl. 2 fig. 2, pl. 3 figs 4, 5 (original description).

Testudo ibera Pallas, 1814: Almera and Bofill, 1903: 456.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903: Depéret, 1906: 12.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903: Bataller, 1956: 22.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903: Bergounioux, 1958: 203, figs 27-28.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903 var. *ibera* Bergounioux, 1958: 208, figs 29, 30, pl. 43, 44.

Testudo lunellensis Almera and Bofill, 1903: Auffenberg, 1974: 203.

Testudo hermanni lunellensis Almera and Bofill, 1903: Jimenéz Fuentes and De Jesús, 1991: 98.

Eurotestudo lunellensis (Almera and Bofill, 1903): Lapparent de Broin et al., 2006: 804 (new combination).

Eurotestudo lunellensis (Almera and Bofill, 1903): Lapparent de Broin et al., 2006a: 274, fig. 9g-i.

Eurotestudo lunellensis (Almera and Bofill, 1903): Lapparent de Broin et al., 2006b: 344.

Lectotype

MGB MGC 6101: partial shell (Jiménez Fuentes and De Jesús, 1991: 98).

Paralectotype

MGB MGC 20642: partial shell, MGB MGC 20838: partial shell (Gómez-Alba Ruiz, 1997: 186).

Referred material

IPS 57549: partial shell; MSCB 25197: partial shell, MSCB 28193: partial shell, MSCB 28194: partial carapace, MSCB 28195: partial shell; MGB MGC 6101: partial shell, MGB MGC 6110: partial carapace, MGB MGC 6202-1/2: femur, MGB MGC 6258-1/4: femur and three long bone fragments, MGB MGC 20839: plastron, MGB MGC 33121: tibia, caudal vertebra, three distal phalanges and six metapodial elements, MGB MGC 33122: fragmentary plastron with femur, MGB MGC 333123: fragmentary carapace, MGB MGC 333124: shell fragment, MGB MGC 333125: partial plastron, MGB MGC 33126: plastron.

Type locality

Cova de Gràcia, Park Güell, Barcelona, Spain (by original designation; Almera and Bofill, 1903). Also known as Can Montané, Font del Carbó, Can Larrà.

Age

Middle Pleistocene, Toringian, biozone *Arvicola* aff. *sapidus* (Agustí and Moyà, 1992).

Diagnosis

Testudo lunellensis differs from all extant and the other extinct species of *Testudo* by the following combination of characters: vertebral scutes narrower than the pleural ones; divided supracaudal scutes (at least externally); peripheral bones very tall; anterior plastral lobe robust and markedly bent dorsally; thick epiplastral pads anteroposteriorly so well developed that their posterior edge is variably convex in dorsal view (reaching the entoplastron but not significantly overhanging it); shallow but evident gular pocket; ventral surface of epiplastra slightly convex in correspondence of the gulars and weakly concave in correspondence of the humerals; xiphoid process present and relatively robust; hypo-xiphiplastral suture (no hinge).

Description of the unpublished materials

The materials of the MGB collection have been listed, figured and at least partly described in several articles (Almera and Bofill, 1903; Bergounioux, 1958; Jiménez Fuentes and De Jesús, 1991; Gómez-Alba Ruiz, 1997; Lapparent de Broin et al., 2006; Lapparent de Broin, Bour and Perälä, 2006a, b) and therefore they will not be commented in this section. The description below is focused on the most informative remains, which are those at the ICP, and the remains in the collections of MSCB are described just for completing the morphological information provided by the former.

IPS collection

Carapace. The carapace of IPS 57549 (fig. 1A) is represented by the anterior portion up to the fourth neural, fourth costal and seventh peripheral element (a little portion of the eight right peripheral is also preserved). The preserved portion of the carapace, 19.5 cm long and 19.0 cm wide, is highly fractured and part of the left costals and one peripheral have been reconstructed with plaster. The anterior edge of the shell is severely damaged, so that the anterior profile does not correspond to the original

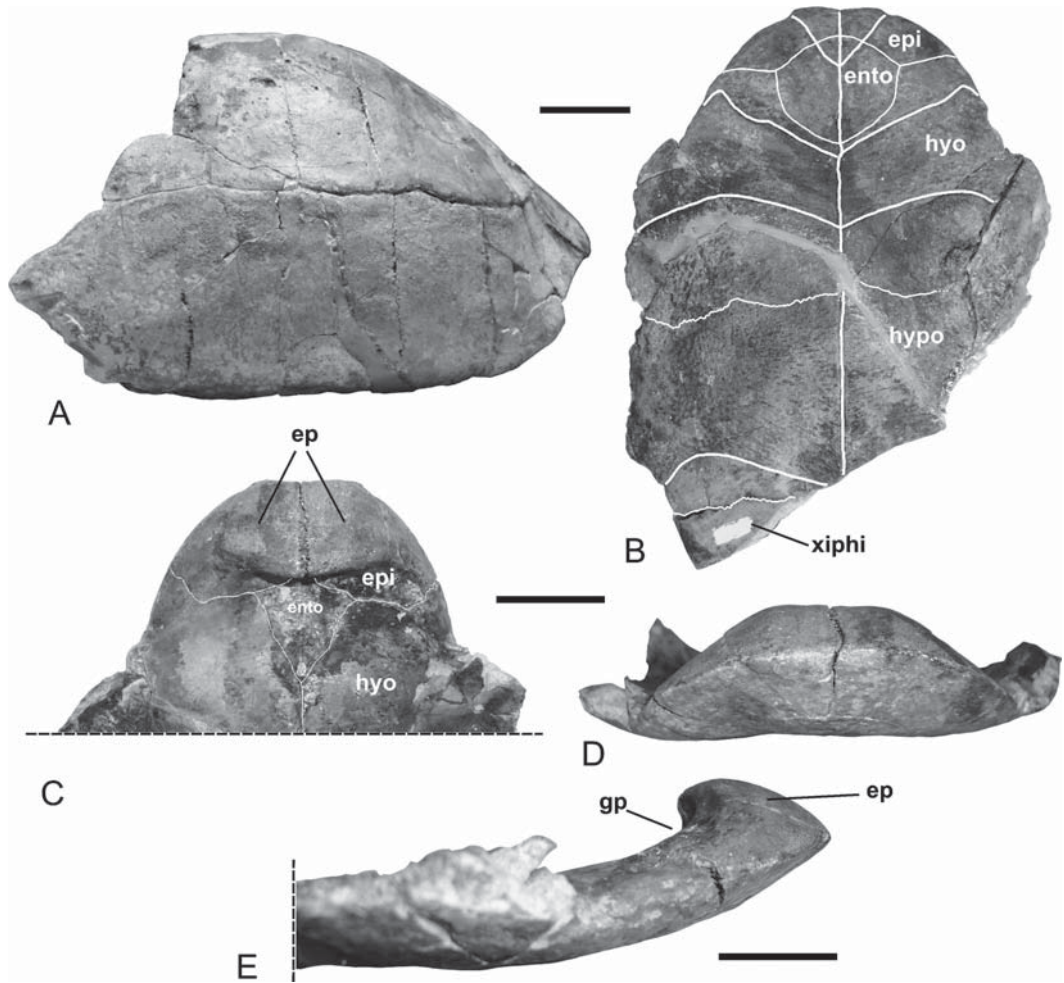


Figure 1. *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). (A) carapace IPS 57549 in right lateral view, showing the high peripherals. (B-E) plastron of the same specimen: (B) ventral, (C) dorsal (detail of the anterior lobe), (D) anterior, (E) right lateral. Note that the anterior lobe is dorsally bent and that the epiplastral pads are well developed, with an overhanging convex posterodorsal edge that forms a moderate gular pocket. Scale bar equals 10 cm.

shape of the shell. Despite the relatively large size of the carapace, none of its constituting elements is particularly thick. The nuchal bone is only slightly wider than the first vertebral scute. Due to preservation conditions, the cervical scute is visible only on the ventral surface of the nuchal. The maximum thickness of the nuchal is of 12.6 mm. The first neural is much longer (33.3 mm) than wide (21.3 mm); it is approximately rectangular, only weakly tapering anteriorly. In the preserved portion, the neural formula seems to be 4-8-4-8 (or 6?) and the typical *Testudo* alternation of approximately trape-

zoidal costal elements (with dorsal and ventral edges alternatively wide and narrow) is only weakly expressed. The costo-peripheral suture corresponds to the pleuro-marginal sulcus. The peripherals are tall (the mediolateral width of the fourth peripheral is 59.1 mm; the one of the corresponding costal is 93.1 mm). The peripherals from 3 to 7 are involved in the bridge. The axillary buttress contacts the third and the second peripherals, whereas the inguinal buttress contacts the seventh peripheral. Both buttresses did not reach the costals. The maximum width of the second vertebral scute does not exceed

the width of the corresponding pleural. A distal fragment of the right acromion is attached to the matrix still adhering to the ventral surface of the first right costal.

Plastron. Despite the fact that the left hyoplastron and right xiphiplastron are incomplete and the left xiphiplastron is missing, the plastron (fig. 1B-E) is relatively well preserved. There are no signs of deformation and the several fractures do not significantly dislocate the bones. The length of the preserved plastral portion is 19.2 cm. The external surface of the plastron is only slightly concave in the region corresponding to the hyo- and hypoplastra, but it is markedly bent dorsally in the area of the epiplastra and the entoplastron. Epiplastra are dorsally bent and very robust as in most specimens of *Testudo graeca* Linnaeus, 1758. They possess a thick dorsal pad (26.5 mm tall) that is considerably developed in anteroposterior direction (29.8 mm long), reaching the entoplastron but not significantly overhanging it. The posterior edge of the epiplastral pads is convex in dorsal view. The area of the pad corresponding to the gular scutes is very weakly concave as is the anterior edge of the epiplastra in dorsal view. A little step is developed at the anterior edge of the epiplastra in correspondence with the gulo-humeral sulcus. On the ventral surface of the epiplastra, the area covered by the gulars occupies about one third of the surface and is very weakly convex; the two thirds not covered by the gulars host a moderate depression. The entoplastron is not entirely located in the anterior lobe of the plastron. It has an approximately triangular outline dorsally and a roundish outline ventrally (40.5 mm wide, 38.2 mm long). The dorsal surface of the entoplastron does not display any marked depression. The remnants of the xiphoid process indicate that it was present and relatively robust. The ventral surface of the anterior half of the entoplastron is curved in dorsal direction; it is crossed by the gular-humeral sulcus (gulars extend to a little more than one fourth of the entoplastron) but not by the humero-pectoral sulcus.

The hyoplastra are characteristically thick and are visibly convex on the dorsal surface (nearly as in most specimens of *T. marginata* Schoepff, 1793). On the ventral surface, the humero-pectoral sulcus medially points in posterior direction, describing a wide curve that is separated by at least 1.5 mm from the suture with the entoplastron; this sulcus reaches the lateral edge of the hyoplastra exactly at the axilla (it turns backward as it approaches the edge of the bone). The pectoro-abdominal sulcus is arched in anterior direction. The interpectoral sulcus is 22.5 mm long. Due to preservation, it is not possible to assess the presence/absence of the axillary scute. The hyo-hyoplastral suture laterally reaches the fifth peripheral. The hypoplastra are much lightly built than the hyoplastra and participate in the posterior lobe. There is no evidence for a hypo-xiphiplastral hinge. On the hypoplastra ventral surface, the abdomino-femoral sulcus is deeply arched laterally, and despite the incompleteness of the hypoplastra it is clear that the sulcus did not reach the hypo-xiphiplastral suture (it was probably separated by about 5 mm). The inguinal scute is clearly present. The fragmentary right xiphiplastron only preserves the thickened anterolateral portion corresponding to the base of the hypoplastral buttress.

MSCB collection

The four tortoise remains from Park Güell housed in the MSCB collections are poorly preserved and therefore very little informative.

MSCB 25197 (fig. 2A) is the best preserved of the specimens, being represented by the anterior portion of the carapace and plastron. However, skeletal elements are partially deformed and their surface altered, so that the sulci are only partly visible. The dorsoventral compression significantly alters the convexity of the carapace. The alternance of the costals is well visible on the right side of the carapace, where the third costal has a ventral edge distinctly narrower than those of the second and fourth. Worth noting is that the entoplastron is not as

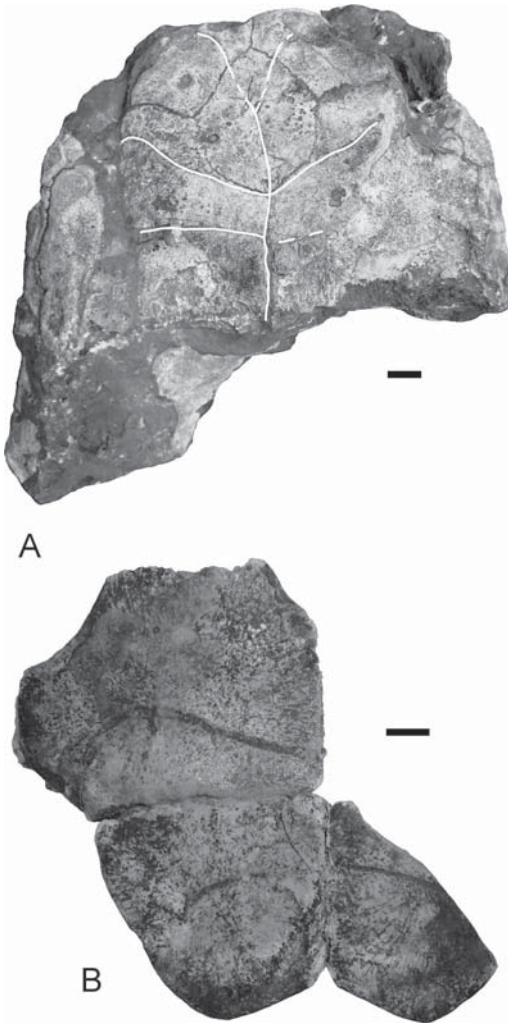


Figure 2. *Testudo lunellensis* Almera and Bofill 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). (A) anterior lobe of the plastron MSCB 25197, showing the relationships between the humero-pectoral sulcus and the entoplastron; (B) posterior lobe of the plastron MGB MGC 33122 in ventral view, showing the female morphology of the xiphiplastra. Scale bar equals 10 mm.

roundish as in IPS 57549 and has a pointed anterior edge. The humero-pectoral sulcus coincides with the posterior edge of the entoplastron. The shell is filled with matrix and therefore the morphology of the visceral surface of the anterior region of the plastron is not visible.

MSCB 28193 preserves only the right part of a shell with the exception of the gular area, where both the epiplastra are present. A variably thick concretion masks most of the exter-

nal and internal surfaces except for that of the anterior part of the plastron, which is markedly bent in dorsal direction. The epiplastral pads are developed in a way similar to that of IPS 57549, although they are less thick and their posterior edge is slightly less convex in dorsal view (fig. 3A). Such difference could be likely related to the smaller size of this specimen (the estimated size of the plastron is of about 16 cm). There is no step corresponding to the gular-humeral sulcus (the epiplastral surface covered by the gulars is not significantly convex relative to the uncovered surface).

MSCB 28194 is a small carapace portion preserving only some neural and costal elements of the posterior and left lateral region. The whole ventral surface is covered by matrix. The formula of the preserved neurals appears to be 8-4-6-6. The last of these neurals could be the seventh. The costals show the typical alternation. The position of the vertebral-pleural sulci indicates that the vertebral scutes were narrower than the pleural ones.

MSCB 28195 is a partially preserved shell, missing the dorsal portion of the carapace and the posterior region of both the carapace and plastron. The alteration of most of the surface hinders the evaluation of the morphology of sutures and scute sulci. The visceral surfaces of what remains of the carapace and of the plastron are not visible due to the matrix filling the shell cavity. The xiphiplastra are missing, but on the basis of the suture of the hypoplastra, it is possible to state that there was no hinge. The pectoro-abdominal sulcus is only a little convex (in anterior direction). The abdomino-femoral sulcus is deeply arched anterolaterally and does not reach the hyo-xiphiplastral suture medially.

Discussion

Nomenclatural remarks

Almera and Bofill (1903) named the new species from Cova de Gràcia *Testudo lunellen-*

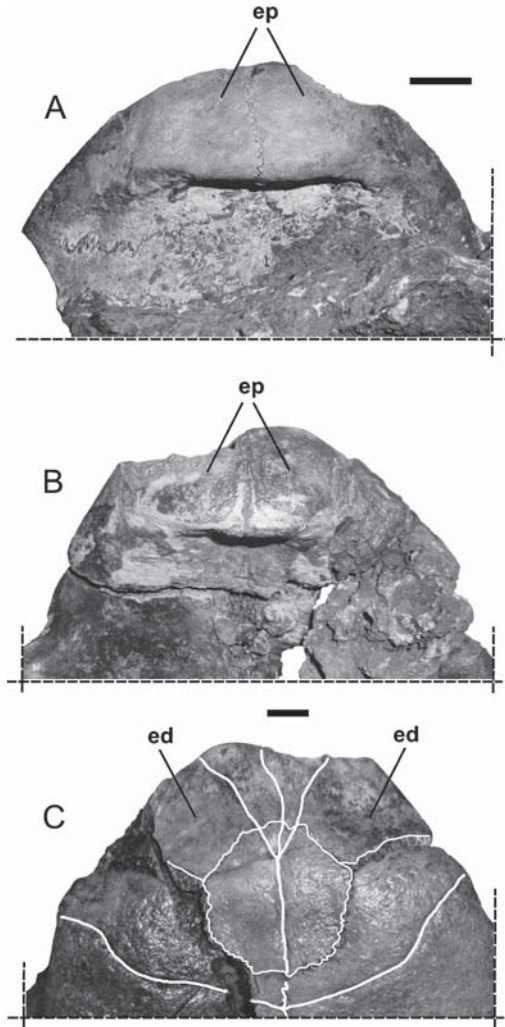


Figure 3. *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). (A-B) anterior lobe of the plastron in dorsal view, showing the thick epiplastral pads variably developed in posterior direction: (A) MSCB 28193; (B) MGB MGC 20839. Note that the anterior profile of the lobe is not truncated as in IPS 57549. (C) ventral view of the anterior lobe of the plastron MGB MGC 20839 with the surface of the epiplastral pads characterized by a depression (a character particularly well-developed in this large size specimen, but also present in others). Scale bars equal 10 mm.

sis in order to underline its striking similarities with an unnamed species from the Middle Pleistocene (0.30 to 0.34 Ma) of Lunel-Viel (Hérault, France) already figured by Gervais (1859: plate 53, fig. 3), who dubiously referred it to *Testudo hermanni* (at that time named *T. graeca*). Actu-

ally, Almera and Bofill (1903) did not see the diagnostic characters of the Cova de Gràcia tortoise (which are present on the dorsal/visceral surface of the plastron) in the plastron from Lunel-Viel depicted in ventral view, and apparently made a connection between the tortoises from Cova de Gràcia and Lunel-Viel only on the basis of the geometric relationships between the entoplastron and the humero-pectoral sulcus (which is quite variable in *T. lunellensis*, compare fig. 2A with fig. 3C). Ironically, the material from Lunel-Viel is now considered as belonging to a new taxon that still has to be named and diagnosed (Lapparent de Broin et al., 2006; Lapparent de Broin, Bour and Perälä, 2006a, b) and therefore the name *T. lunellensis* is currently associated to a form that did not inhabit the Lunel-Viel area. According to the character matrix for the cladistic analysis published by Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006b), the Lunel-Viel *Testudo* differs from *Testudo hermanni* (both *T. h. hermanni* and *T. h. boettgeri*, which were considered in that paper as different species, but whose character coding was identical) for just one character: the neurals were in number of eight in the Lunel-Viel species but are sometimes reduced to seven by fusion of the last two posterior most elements in *T. hermanni*. Worth noting is that such a subtle difference of the Lunel-Viel *Testudo*, if not supported by other, more diagnostic characters, would probably not suffice to solidly diagnose an extinct species different from the extant *T. hermanni*.

Morphological remarks

Contrary to the reports by Almera and Bofill (1903: 455; “el espaldar es notable por su convexidad relativamente poco acentuada y por su anchura”) and by Bergounioux (1958: 207; “carapace relativement peu convexe”) the shell of *Testudo lunellensis* is vaulted and not depressed. The depressed shape of some specimens is clearly due to deformation (particularly MGB MGC 2083, but also MSCB 25197), because the shape of a relatively undeformed carapace (IPS 57549; fig. 1A) is distinctly vaulted

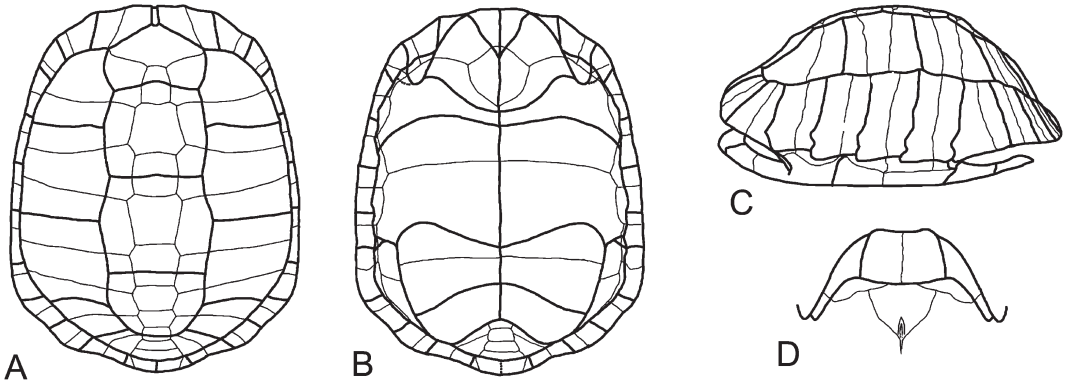


Figure 4. *Testudo lunellensis* Almera and Bofill 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). Reconstruction of the shell based on the information provided by the available material. (A-C) shell in dorsal, ventral, and lateral views; (D) anterior lobe of the plastron in dorsal view. Note that variability is not represented in this drawing (in particular that of the relationships between the humero-pectoral sulcus and the entoplastron, as well as the configuration of the suprapygic area).

thanks to the development of the peripheral elements, a character already noted by Almera and Bofill (1903).

Conversely, it is not clear why Bergounioux (1958) wrote that the neural elements of *T. lunellensis* are hexagonal. *Testudo* species are characterized by the alternation of octagonal and rectangular neurals. Even though some variation occurs in the neural formula – e.g., *T. h. hermanni* NHMW 13246:1 = 4-7-4-6A-6A-6-6A-6; *T. h. hermanni* NHMW 13246:2 = 6P-6P-4-8-4-6A-6A-6; *T. h. boettgeri* NHMW 34392 = 4-8-4-6A-6A-6A-5-6 – and some hexagonal elements can be present mostly in the posterior sector of the carapace (Amiranashvili, 2000, reports 4-8-4-8-4-6-6-6 and 4-8-4-6-6-6-6-6 in *T. h. boettgeri*), the specimens of *T. lunellensis* IPS 57549 and MSCB 25197 clearly have at least one octagonal neural (see fig. 4A).

As in extant *T. hermanni* (see, among others, Cheylan, 1981; Amiranashvili, 2000; Hervet, 2000), sexual dimorphism of *T. lunellensis* is expressed in both the pygal and xiphiplastra. According to Gómez-Alba Ruiz (1997), MGB MGC 6101 and MGB MGC 20642 are males, whereas MGB MGC 20838, MGB MGC 33122, MGB MGC 33123, and MGB MGC 33126 are females. Such distinction has been based on the shape of the pygal, which is more convex in males (MGB MGC 6101) than in females

(MGB MGC 20838, MGB MGC 33123, MGB MGC 33126), as well as on the fact that xiphiplastra are generally shorter in males (both MGB MGC 6101 and MGB MGC 20642) than in females (MGB MGC 33122) (see fig. 4B for the male and fig. 2B for the female morphology).

Taxonomic remarks

Some scholars (Gómez-Alba Ruiz, 1997, and Morales Pérez and Serra, 2009, following Jimenez Fuentes and De Jesus, 1991) referred the Cova de Gràcia tortoise to *Testudo hermanni*, distinguishing it only at subspecies rank, i.e. *Testudo hermanni lunellensis*. Even if *Testudo lunellensis* clearly shows many characters in common with *T. hermanni* (narrowing of the vertebral scutes, supracaudal scutes divided at least externally, triangular entoplastron in ventral view, relatively well-developed xiphoid process, shape and position of the abdomino-femoral sulcus, presence of hypo-xiphiplastral suture) such taxonomic framing is discouraged here, because the referral of the Cova de Gràcia tortoise to a subspecies of *Testudo hermanni* would contrast with the definition of the morphological boundaries between the extant *Testudo* species. In particular, the morphology of the epiplastra (namely the development of the epiplastral pads and their pocket) clearly distin-

guishes extant *T. hermanni* from that of other *Testudo* species (among others, Cheylan, 1981; Amiranashvili, 2000; Hervet, 2000; Delfino, Chesi and Fritz, 2009) and the development of the epiplastra and hyoplastra in *T. lunellensis* definitely exceeds the variability of *T. hermanni*, being close to that of *T. graeca* and *T. marginata* (see Appendix for the list of comparative material analyzed for this study). The inclusion of *T. lunellensis* in *T. hermanni* at subspecific rank would require a general redefinition of the diagnostic characters of all the extant *Testudo* species. Conversely, its full specific status is congruent with the mosaic distribution of morphological characters found among *Testudo* species, as summarized in detail by Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b).

It is worth mentioning that, according to both Almera and Bofill (1903) and Bergounioux (1958), two taxa would be recorded in the Cova de Gràcia assemblage. Beside *Testudo lunellensis*, these authors discussed the presence of a second tortoise taxon somehow related to *Testudo graeca* (at that time named *Testudo iberica* Pallas, 1814; this name is currently applied to the subspecies *Testudo graeca iberica*). The former authors considered it as a variety of *Testudo graeca*, whereas the latter author erected a new variety within *T. lunellensis*: *T. lunellensis* var. *iberica*. According to Almera and Bofill (1903), the form from Cova de Gràcia would be larger than the extant *T. graeca* but similar to it in the following characters: shape of the entoplastron, anal scute, and abdomino-femoral sulcus (only weakly arched laterally). These authors did not mention any catalogue number and did not figure the referred specimens. Bergounioux (1958: 208) stated that the second taxon from Cova de Gràcia was similar to *T. lunellensis*, but agreed with Almera and Bofill (1903) that it also showed some similarities with *T. graeca*, “faisant le passage progressif” with the latter. Hence, Bergounioux (1958) referred two specimens, MGB MGC 20839 (20639 in his paper; see also Gómez-Alba Ruiz, 1997, for corrections to Bergounioux’s numbers) and MGB

MGC 6110, to *Testudo lunellensis* var. *iberica* (as remarked by Auffenberg, 1974, *Testudo lunellensis* var. *iberica* is not a subspecies but just the designation of a morphotype). Regarding its taxonomic validity, according to Bergounioux, who published an interpretative drawing of both specimens (Bergounioux, 1958: figs 29 and 30), the main purported distinguishing characters of this nominal taxon would be the subcircular entoplastron, and the plastron anteriorly truncated and posteriorly only weakly notched. Direct observation of MGB MGC 20839 (fig. 3B, C) indicates that the posterior tip of the plastron is actually missing, and that therefore the morphology of the anal notch cannot be evaluated (the drawing published by Bergounioux is actually based on the shape of the counter slab, which is not present anymore, but it is highly improbable that the original shape was the one depicted). The characters shown by MGB MGC 20839 and 6110 are here considered as comprised in the variability of *T. lunellensis* and therefore just one tortoise taxon is considered present in the Cova de Gràcia fossil assemblage.

Phylogenetic remarks

According to Bergounioux (1935), *T. lunellensis* belongs to the *T. antiqua-graeca* phyletic line (sensu Glaessner, 1933). In fact, as discussed above, he later considered the variety *Testudo lunellensis* var. *iberica* as an intermediate form between *Testudo lunellensis* and *T. graeca* (Bergounioux, 1958).

As clearly shown by Lapparent de Broin et al. (2006) and Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b), *T. lunellensis* is actually closer to *T. hermanni* than to any other living *Testudo* species (and *Testudo antiqua* Bronn, 1831 belongs to the clade of *T. hermanni*): they share the narrowing of the vertebral scutes. It is noteworthy that the pectoral scutes of *T. lunellensis* are medially shorter than the femoral scutes, a proportion typical of the extant western subspecies, *T. h. hermanni*, and not of the eastern one, *T. h. boettgeri*. In the phylogenetic analysis by Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b), the

character coding of *T. lunellensis* differs from that of *T. hermanni* (again, *T. h. hermanni* and *T. h. boettgeri*) for three characters concerning the shape of the suprapyrgals, pygal, and the epiplastra in the area covered by the gulars. As seen above, more characters could be now considered for *T. lunellensis* (see Diagnosis) for the phylogenetic analysis of the whole *Testudo* clade. Given that the purported valid species from Lunel-Viel (Middle Pleistocene, France) is still unnamed and undescribed, *T. lunellensis* from Cova de Gràcia is currently the stratigraphically youngest extinct member of *Testudo* (including all the extant living species: *T. graeca*, *T. hermanni*, *T. horsfieldi*, *T. kleinmanni* Lortet, 1883 and *T. marginata*). Remarkably, the co-occurrence in the youngest extinct *Testudo* species of characters typical of both *T. hermanni* and of the members of the *Testudo* s.s. group (*T. graeca*, *T. kleinmanni* and *T. marginata*) further testifies the phenotypic plasticity of tortoises and the mosaic distribution of morphological characters that hinders a clear-cut evaluation of the relationships of the *Testudo* species when based exclusively on morphology (for extant *T. graeca* see Fritz et al., 2007). A cladistic analysis based on the morphological characters of Lapparent de Broin et al. (2006) and Lapparent de Broin, Bour and Perälä (2006a, b) is not performed here due to the contrasting results of the genetic analyses by Fritz and Bininda-Emonds (2007) that impose a deep renovation of the matrix based on morphological characters. A thorough analysis of the phylogeny of *Testudo* should consider fossil and extant taxa together, as well as both morphological and genetic characters, as already attempted for other reptilian taxa (e.g., Conrad et al., 2010).

Acknowledgements. J. Aurell Garrido and J. Gómez Alba (MGB), S. Calzada Badia (MSCB), U. Fritz (MTD), R. Gemel and H. Grillitsch (NHMW) are thanked for having assisted us while studying the materials under their care. The Editor, S. Ursenbacher (Basel), and three anonymous reviewers improved the manuscript. U. Fritz and B. Kear (Uppsala) reviewed a former version of this manuscript. This work has been supported by the Spanish Ministerio

de Economía y Competitividad (CGL2011-28681 and RYC-2009-04533 to D.M.A.), by the Synthesys Programme (AT-TAF-1281 to M.D.), and by the Generalitat de Catalunya (2009 SGR 754 GRC).

References

- Agustí, J., Moyà-Solà, S. (1992): Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Cour. Forsch. Inst. Senck.* **153**: 69-77.
- Almera, J., Bofill, A. (1903): Consideraciones sobre los restos fósiles cuaternarios del la caverna de Gracia (Barcelona). *Mem. Real Acad. Cienc. Art.* **4** (33): 95-112.
- Amiranashvili, N.G. (2000): Differences in shell morphology of *Testudo graeca* and *Testudo hermanni*, based on material from Bulgaria. *Amphibia-Reptilia* **21**: 67-81.
- Auffenberg, W. (1974): Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bull. Florida State Mus.: Biol. Sci.* **18** (3): 121-251.
- Bataller, J.R. (1956): Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias del Instituto "Lucas Mallada"* **3**: 11-28.
- Batsch, A.J.G.C. (1788): Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien. Jena, Akademische Buchhandlung.
- Bergounioux, F.M. (1935): Contribution à l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mém. Soc. Géol. France* **25**: 1-216.
- Bergounioux, F.M. (1958): Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estud. Geol.* **14**: 129-219.
- Bour, R., Ohler, A. (2008): *Chersine* Merrem, 1820 and *Chersina* Gray, 1831: a nomenclatural survey. *Zootaxa* **1752**: 66-68.
- Bronn, H.G. (1831): *Testudo antiqua*, eine im Süßwasser-Gypse von Hohenhöwen untergegangene Art. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curoriorum* **15**: 203-216.
- Cheylan, M. (1981): Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni* Gmelin 1789). Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. *Mém. Trav. Inst. E. P. H. E. Montpellier* **13**: 1-404.
- Conrad, J.L., Ast, J.C., Montanari, S., Norell, M.A. (2010): A combined evidence phylogenetic analysis of Anguimorpha (Reptilia: Squamata). *Cladistics* **26**: 1-48.
- Delfino, M., Chesi, F., Fritz, U. (2009): Shell morphology of the Egyptian tortoise, *Testudo kleinmanni* Lortet, 1883, the osteologically least-known *Testudo* species. *Zool. Stud.* **48** (6): 850-860.
- Depéret, C. (1906): Los vertebrados del Oligoceno inferior de Tàrrega (Prov. de Lerida). *Mem. Real Acad. Cienc. Art.* **5** (21): 1-31.
- Fritz, U., Bininda-Emonds, O.R.P. (2007): When genes meet nomenclature: tortoise phylogeny and the shifting generic concepts of *Testudo* and *Geochelone*. *Zoology* **110**: 298-307.

- Fritz, U., Kraus, O. (2008): Comments on “*Chersine* Merrem, 1820 and *Chersina* Gray, 1831: a nomenclatural survey by Bour & Ohler, Zootaxa, 1752: 66-68”. Zootaxa **1893**: 65-68.
- Fritz, U., Hundsdoerfer, A.K., Siroky, P., Auer, M., Kami, H., Lehman, J., Mazaneva, L.F., Türkozan, O., Wink, M. (2007): Phenotypic plasticity leads to incongruence between morphology-based taxonomy and genetic differentiation in western Palaearctic tortoises (*Testudo graeca* complex; Testudines, Testudinidae). Amphibia-Reptilia **28**: 97-121.
- Gervais, P. (1859): Zoologie et paléontologie françaises, 2e édition. Paris, Arthus Bertrand.
- Glaessner, M.F. (1933): Die Tertiärschildkröten Niederösterreichs. Neues Jb. Miner. **69**: 353-387.
- Gmelin, J.F. (1789): Regnum animal. In: Caroli a Linne Systema Naturae Per Regna Tri Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, p. 1033-1516. Beer, G.E., Ed., Leipzig.
- Gómez-Alba Ruiz, J. (1997): Catálogo razonado de los vertebrados fósiles de España del Museo de Geología de Barcelona 1882-1982. Treb. Mus. Geol. Barcelona **6**: 1-296.
- Gray, J.E. (1844): Catalogue of the Tortoises, Crocodiles, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum. London, British Museum.
- Hervet, S. (2000): Tortues du Quaternaire de France: critères de détermination, répartition chronologique et géographique. Mésogée **58**: 3-47.
- Jiménez Fuentes, E., Martín De Jesús, S. (1991): Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. Rev. Españ. Paleont. **6** (1): 98-106.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R., Perälä, J. (2006a): Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): first part. Ann. Paléont. **92**: 255-304.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R., Perälä, J. (2006b): Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): second part. Ann. Paléont. **92**: 325-357.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R., Parham, J.F., Perälä, J. (2006): *Eurotestudo*, a new genus for the species *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 (Chelonii, Testudinidae). C. R. Palevol **5**: 803-811.
- Linnaeus, C. (1758): Systema Naturae, 10th Edition. Stockholm, Salvius.
- Lortet, L. (1887): Observations sur les tortues terrestres et paludines du bassin de la Méditerranée. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon **4**: 1-26.
- Merrem, B. (1820): Tentamen Systematis Amphibiorum. Marburg, Krieger, 191 pp.
- Morales Pérez, J.V., Serra, A.S. (2009): The Quaternary fossil record of the genus *Testudo* in the Iberian Peninsula. Archaeological implications and diachronic distribution in the western Mediterranean. J. Archaeol. Sci. **36**: 1152-1162.
- Pallas, P.S. (1814): Zoographia Rosso-Asiatica. Tome III. Animalia Monocardia Seu Frigidi Sanguinis Imperii Rosso-Asiatici. Petropoli, Imperial Academy of Sciences.
- Schoepff, J.D. (1793): Historia Testudinum Iconibus Illustrata. Erlangen, Palm.
- Wussow, W. (1916): Meine Erfahrungen mit *Testudo horsfieldi*. Wochenschrift für Aquarien und Terrarienkunde **13**: 169-172.

Received: December 31, 2011. Accepted: March 8, 2012.

Appendix: Comparative extant specimens examined

- Testudo graeca*: NHMW 1236: 1 + 2, NHMW 28293, NHMW 34354, NHMW 34356, NHMW 37686, NHMW 39096.
- Testudo hermanni*: NHMW 35605, NHMW 13246:1, NHMW 13246:2, NHMW 34392, NHMW 37898, NHMW 37903, NHMW 37967, NHMW 38614, NHMW 37663.
- Testudo horsfieldi*: MTD D 3568, MTD D 7679.
- Testudo kleinmanni*: MTD D 26762, MTD D 32832, MTD D 35692, MTD D 38650, MTD D 39221, MTD D 40289, MTD D 44284, MTD D 44285.
- Testudo marginata*: NHMW 33441, NHMW 33442, NHMW 33443, NHMW 33460, NHMW 33461, NHMW 34244, NHMW 34253, NHMW 34254, NHMW 37154, NHMW 37081, NHMW 38021, NHMW 39095.

**CAPÍTOL 9. TAXONOMY OF SUBGENUS *TEMNOCLEMMYS* BERGOUNIOUX, 1958
(TESTUDINES: GEOEMYDIDAE: PTYCHOGASTERINAE) BASED ON NEW MATERIAL FROM THE
VALLÈS-PENEDÈS BASIN.**

Reproduït a partir de: Luján, À.H., Delfino, M., Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M. 2014a.
Taxonomy of subgenus *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958 (Testudines: Geoemydidae:
Ptychogasterinae) based on new material from the Vallès-Penedès Basin. *Comptes
Rendus Palevol* 13, 277–295

Contribució de l'autor: Disseny de l'estudi juntament amb l'últim autor, execució de la
major part de la recerca (mesures, descripcions, comparacions, i confecció de les
figures), i redacció de l'article juntament amb l'últim autor.



General palaeontology, systematics and evolution (Vertebrate palaeontology)

Taxonomy of subgenus *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958 (Testudines: Geoemydidae: Ptychogasterinae) based on new material from the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula)



Taxonomie du sous-genre Temnoclemmys Bergounioux, 1958 (Testudines : Geoemydidae : Ptychogasterinae) sur la base du nouveau matériel du bassin de Vallès-Penedès (Nord-Est de la péninsule Ibérique)

Àngel H. Luján^a, Massimo Delfino^{a,b}, Isaac Casanovas-Vilar^a, David M. Alba^{a,*,b}

^a Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

^b Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Torino, Via Valperga Caluso 35, 10125 Torino, Italy

ARTICLE INFO

Article history:

Received 9 July 2013

Accepted after revision 27 November 2013

Available online 18 February 2014

Handled by Lars Van den Hoek Ostende

Keywords:

Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri

Ptychogasterines

“Ptychogasterids”

Fossil turtles

Miocene

Spain

Mots clés :

Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri

Ptychogasterines

« Ptychogasteridés »

Tortues fossiles

Miocène

Espagne

ABSTRACT

The taxonomy of the freshwater turtle subgenus *Ptychogaster (Temnoclemmys)* (Testudines, Geoemydidae, Ptychogasterinae) is revised based on new and previously-published material from the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula). Additional remains of subgenus *Ptychogaster*, first reported from this basin, are also described. Although the oldest remains of *Temnoclemmys* are left unassigned, most of the available remains are attributed to its type species, *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri*, originally described from the Late Miocene (MN9 and MN10) of this basin. The new material expands the chronostratigraphic range of *P. batalleri* in the Vallès-Penedès Basin back to the MN7+8 and shows that “*Testudo celonica*” is its junior synonym. Emended diagnoses for *Ptychogaster* and *Temnoclemmys* are also provided.

© 2013 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

RÉSUMÉ

La taxonomie du sous-genre de tortue d'eau douce *Ptychogaster (Temnoclemmys)* (Testudines, Geoemydidae, Ptychogasterinae) est révisée sur la base du matériel nouveau et déjà publié provenant du bassin de Vallès-Penedès (Nord-Est de la péninsule Ibérique). Des restes additionnels du sous-genre *Ptychogaster*, signalé pour la première fois dans ce bassin, sont également décrits. Bien que les restes les plus anciens de *Temnoclemmys* ne soient pas assignés, la plupart des restes disponibles sont attribués à son espèce type, *Ptychogaster*

* Corresponding author.

E-mail address: david.alba@icp.cat (D.M. Alba).

(*Temnoclemmys*) *batalleri*, décrite à l'origine dans le Miocène supérieur (MN9 et MN10) de ce bassin. Le nouveau matériel élargit le cadre chronostratigraphique de *P. batalleri* dans le bassin de Vallès-Penedès à MN7 + 8 et montre que « *Testudo* » *celonica* est son synonyme plus récent. Des diagnoses émendées sont également fournies pour *Ptychogaster* et *Temnoclemmys*.

© 2013 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

The family Geoemydidae (Testudines, Testudinoidea) constitutes a diverse and widely-distributed group of freshwater turtles, with 69 extant species of world-wide distribution except for Australia and Antarctica (Marmi and Luján, 2012; Van Dijk et al., 2012). Fossil geoemydids are frequently recorded from Tertiary deposits of Europe, and among them, an extinct 'ptychogasterid' group—including *Ptychogaster* Pomel, 1847 and closely-allied genera—is recognized by several authors (Claude, 2006; Hervet, 2003, 2004a, 2006; Miklas-Tempfer, 2003). This group originated in the Eocene of Europe (Lapparent de Broin, 2001; Murelaga et al., 2002), and some of its most characteristic features (such as the ptychogasterid spikes) are already present in its basal-most known members, whereas others appear in later taxa and are known to have independently evolved more than once in the “*Palaeochelys* s.l.–*Mauremys* group” (Hervet, 2003, 2004a, 2004b, 2006). The genus *Ptychogaster* is further characterized by plastral kinesis, which is known to have convergently evolved several times within the Testudinoidea (Claude, 2006). The inclusion within 'ptychogasterids' of non-kinetic extinct genera (e.g., Hervet, 2006) has been questioned by Claude (2006). In any case, similarities in plastral morphology indicate that *Ptychogaster* belongs to the Geoemydidae (Claude, 2006).

Although some authors have previously concluded that 'ptychogasterids' constitute a monophyletic clade diagnosable by several synapomorphies (Hervet, 2004a, 2006), more comprehensive phylogenetic analyses than those currently available (Hervet, 2006) would be required in order to adequately test whether 'ptychogasterids' actually constitute a monophyletic group within geoemydids, as well as to further decipher which are their closest extant relatives among the latter. Largely as a result of such phylogenetic uncertainties, the systematic status of 'ptychogasterids' is currently unclear. Various former authors (Lapparent de Broin, 2000, 2001; Murelaga et al., 2002) referred these taxa to the infrafamily Geoemydinei (within the family Testudinidae), which is currently recognized as a distinct family, Geoemydidae, within the Testudinoidea (Fritz and Havas, 2007). Hervet (2003, 2004a), in turn, referred to this group as 'Ptychogasteridae'—the quotation marks indicating that no taxonomic value was implied. Later, the same author (Hervet, 2006) employed for it the name “Ptychogasteridae De Stefano, 1903 (*sensu* Hervet, 2004a)”, but given that phylogenetic nomenclature was employed, no family rank was apparently implied. Here we provisionally distinguish the extinct group including *Ptychogaster* and closely-allied genera as a subfamily, i.e. Ptychogasterinae—as done by some previous authors (Luján et al., 2013a, 2013b; Miklas-Tempfer, 2003)—within

the geoemydids (Claude, 2006). Future cladistic analyses (outside the scope of this paper) would be required in order to investigate the monophyly of ptychogasterines as well as their relationships with other geoemydids.

Two subgenera are currently distinguished within *Ptychogaster* (Lapparent de Broin, 2001), the type genus of this subfamily: *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) and *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) Bergounioux, 1958. The type species of the latter, *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri* (Bergounioux, 1931), has a very complex taxonomic and nomenclatural history (with many junior subjective synonyms, see later). This species was originally described in the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula), but since Bergounioux's (1958) revision of Tertiary reptiles from Catalonia, no detailed revision of the ptychogasterine turtles from this basin has been performed. Here we report new ptychogasterine material from several Vallès-Penedès localities, and further revise its taxonomy on the basis of all available remains, including those already described from the historical collections (see Luján et al., 2013a, 2013b, for preliminary reports in abstract form). Emended diagnoses of the genus *Ptychogaster*, its two included subgenera, and the type species of *Temnoclemmys* are also provided.

2. Materials and methods

2.1. Abbreviations

Institutional abbreviations: ICP: Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont; Universitat Autònoma de Barcelona (Spain); IPS: acronym of the collections of the ICP; MGB: Museu de Geologia (Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Spain); MGSB: Museu de Geologia del Seminari de Barcelona (Spain).

Locality abbreviations: ACM: local stratigraphic series of Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola); BDA: Bassa de Decantació d'Aigües Pluvials (ACM sector); CC: Can Canals (El Papiol); CM: Can Mata unknown location (els Hostalets de Pierola); CR: Can Rabassa (Sant Celoni); EC: El Canyet (Castellbisbal); EDAR: Estació Depuradora d'Aigües Residuals Sabadell Riu-Ripoll (Sabadell); HP: Hostalets de Pierola indeterminate (els Hostalets de Pierola); HPI: Hostalets de Pierola Inferior (els Hostalets de Pierola); HPS: Hostalets de Pierola Superior (els Hostalets de Pierola); LT: La Tarumba (Viladecavalls); SMT: Sant Miquel del Taudell (Viladecavalls); TS: subsoil of Terrassa (Terrassa); VC: Viladecavalls unknown location (Viladecavalls).

2.2. Anatomical terminology

Anatomical terminology is after de Broin (1977).

3. Age and geological background

All the fossil remains reported in this paper come from the Vallès-Penedès Basin (Fig. 1) in NE Iberian Peninsula. This basin is a NNE-SSW-oriented, asymmetric half-graben limited by the Littoral and Pre-littoral Catalan Coastal Ranges, which was generated by the rifting of the NW Mediterranean region during the Neogene (Bartrina et al., 1992; Cabrera et al., 1991, 2004; de Gibert and Casanovas-Vilar, 2011; Roca and Guimerà, 1992). Besides some Early and Middle Miocene shallow marine and transitional sequences, most of the basin infill consists of distal-marginal alluvial fan sediments, with a rich fossil record of late Middle and Late Miocene terrestrial vertebrates (Agustí et al., 1985; Casanovas-Vilar et al., 2011a). On the basis of the previously-available data for this basin (Agustí et al., 1997; Casanovas-Vilar et al., 2011a, 2011b), the following correlations with Mammal Neogene (MN) units are available for the localities that have yielded *Ptychogaster* remains: CC and EC (MN4; Early Aragonian, Early Miocene); HPI (MN7+8; Late Aragonian, Middle to Late Miocene); HP (MN7+8 to MN9; Late Aragonian to Early Vallesian, Middle to Late Miocene); CM (late MN7+8 to MN9; Late Aragonian to Early Vallesian, Middle to Late Miocene); HPS (MN9; Early Vallesian, Late Miocene); EDAR24 (MN9; early Vallesian, late Miocene); CR (MN9–MN10; Early to Late Vallesian, Late Miocene); LT, SMT, VC and TS (MN10; Late Vallesian, Late Miocene). It should be taken into account that HP, HPI, HPS, CM and VC are not paleontological localities in a strict sense, but rather loosely-defined areas that mix material from different stratigraphic horizons that cover a relative long time interval (Alba et al., 2006, 2010, 2011). The exact stratigraphic position of the new material from ACM is not recorded, but its provenance from sector ACM/BDA, on the basis of biostratigraphic and magnetostratigraphic data for the whole ACM series (Alba et al., 2006, 2011; Casanovas-Vilar et al., 2011b; Moyà-Solà et al., 2009), indicates an early MN7+8 (Late Aragonian, Middle Miocene) age.

4. Systematic paleontology

Order: TESTUDINES Linnaeus, 1758
 Infraorder: CRYPTODIRA Cope, 1868
 Superfamily: TESTUDINOIDEA Batsch, 1788
 Family: GEOEMYDIDAE Theobald, 1868
 Subfamily: PTYCHOGASTERINAE De Stefano, 1903
 Genus *Ptychogaster* Pomel, 1847

Type species: *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

Included subgenera: *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) Pomel, 1847; *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) Bergounioux, 1958.

Emended diagnosis: Small to medium-sized geoemydid characterized by the following features: long peripherals; loose coincidence between the pleurals and the peripherals at the posterior part of the shell; posteriorly narrow suprapygal 1; sulci between marginal 12 and vertebral 5 situated on pygal; reduced anal notch; somewhat

elongated internal ventral underlap of cervical; dorsal epiplastral lip long and narrow; entoplastron pyriform to rhomboid, longer than broad, and with rounded posterior margins; humeropectoral sulcus overlapping with the entoplastron, from about its midlength to three-quarters of the latter; wide dorsal overlap of the plastral scutes; narrow anterior edge of the anterior plastral lobe; vertebral 1 not completely covering the nuchal; irregular neural series formed mainly by octagonal and hexagonal plates with short sides in front; and nuchal longer than wide, markedly concave internally, and with a well-developed pair of internal thickenings. Further characterized by the following apomorphies: reduced axillary buttresses (approximately one-third of pleural 1 width); absent inguinal buttresses; completely ligamentous union between hypoplastron and peripherals; presence of a hinge between hypoplastron-hypoplastron; octagonal neural 2; well-developed pair of internal thickenings on the ventral surface of nuchal.

Differential diagnosis: *Ptychogaster* differs from other Geoemydidae by displaying a well-developed pair of internal thickenings on the nuchal plate. It differs from all other ptychogasterines (sensu Hervet, 2006) in the six apomorphic features mentioned above in the diagnosis. It further differs from all other ptychogasterines except “*Geoemyda*” *saxonica* Hummel, 1935 and *Clemmydopsis Boda*, 1927 in the position of sulci between marginal 12 and vertebral 5 on pygal—although this feature cannot be evaluated in *Geiselemys* Khosatzky and Młynarski, 1966. It also differs from other ptychogasterines except *Clemmydopsis* in the longer peripherals (sometimes with marked anterior expansions), the entoplastron longer than broad and with more rounded margins, and the markedly narrower anterior border of the plastral lobe. *Ptychogaster* also differs from *Hummelemys* Hervet, 2004b and *Merovemys* Hervet, 2006 in the loose coincidence between the pleurals and peripherals at the posterior portion of the shell; from *Merovemys* and *Clemmydopsis* in the posteriorly narrow suprapygal 1; from *Hummelemys* in the somewhat narrower and much longer dorsal epiplastral lip, the somewhat longer internal ventral underlap of the cervical, and the wider and more extensive dorsal overlap of the plastral scutes; from *Merovemys* in the larger overlap between the humeropectoral sulcus and the entoplastron, and in the presence of anal notch (albeit reduced); and from *Clemmydopsis*, in the less reduced axillary buttresses, less elongate nuchal (not longer than wide), the lack of fused costal and vertebral scutes, and in the fact that the posterior vertebrae are not wider than the costals.

Subgenus *Ptychogaster* Pomel, 1847

Other included species: *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) *laurae* (Förster and Becker, 1888); *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) *sansaniensis* (De Stefano, 1903); *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) *grepiacensis* (Bergounioux, 1935); *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) *ronheimensis* Groessens-Van Dyck and Schleich, 1985.

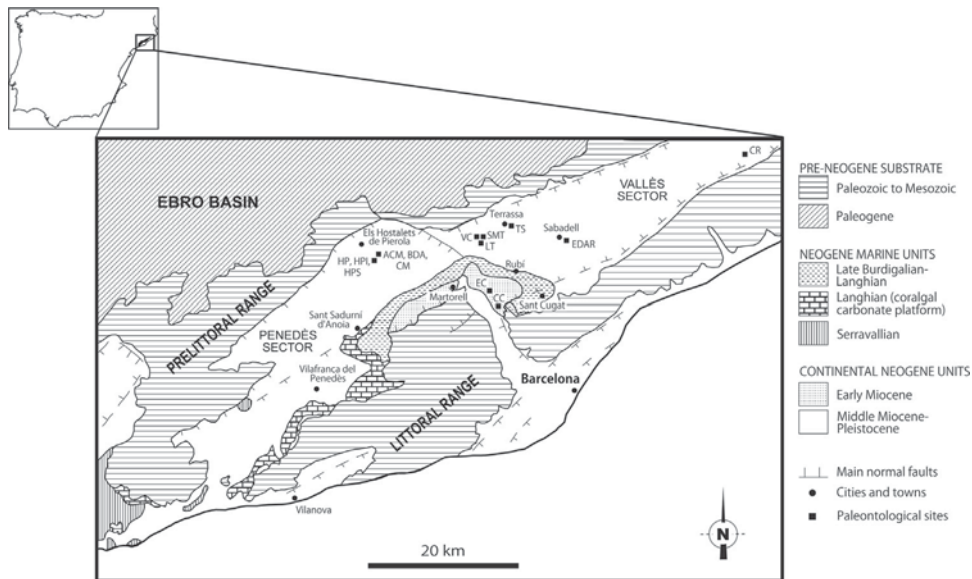


Fig. 1. Schematic geological map of the Vallès-Penedès Basin, showing the sites that have delivered remains of *Ptychogaster*. ACM: Abocador de Can Mata; CC: Can Canals; EC: El Canyet; CR: Can Rabassa; EDAR: Estació Depuradora d'Aigües Residuals Sabadell Riu-Ripoll; LT: La Tarumba; SMT: Sant Miquel del Taudell; TS: subsoil of Terrassa; VC: Viladecavalls.

Fig. 1. Carte géologique schématique du bassin de Vallès-Penedès, montrant les sites qui ont livré des restes de *Ptychogaster*. ACM : Abocador de Can Mata ; CC : Can Canals ; EC : El Canyet ; CR : Can Rabassa ; EDAR : Estació Depuradora d'Aigües Residuals Sabadell Riu-Ripoll ; LT : La Tarumba ; SMT : Sant Miquel del Taudell ; TS : sous-sol de Terrassa ; VC : Viladecavalls.

Diagnosis: As for genus. See below for a differential diagnosis with subgenus *Temnoclemmys*.

Ptychogaster (*Ptychogaster*) sp.
(Figs. 2A–H, 3A–H)

Material: IPS64018 (Figs. 2A–B, 3A–B), partial right and left epiplastron (possibly also a little portion of entoplastron) from EC; IPS64019 (Figs. 2C–D, 3C–D), left partial peripheral 7 from CC; IPS64022 (Fig. 2E–F, 3E–F), right epiplastron from HPI; IPS64023 (Fig. 2G–H, 3G–H), partial nuchal from HP.

Stratigraphic range in the Vallès-Penedès Basin: MN4 (Early Miocene) to MN7 + 8–MN9 (Middle to Late Miocene).

Description of the new material: Based on the dimensions and structure of the peripheral plate and the epiplastron (in the material from EC) and the partial nuchal and right epiplastron (in the material from els Hostalets area), the shell would have been relatively large (> 20 cm). The dermal grooves and bony sutures are visible.

The peripheral 7 of IPS64019 (Figs. 2C–D, 3C–D), which is nearly complete, is approximately rectangular in shape. In internal view, it displays a rough elongated area for the cartilaginous union with the inguinal process. It hosts the sulcus between marginals 7–8 and the costo-marginal sulcus, which is situated close to the pleuro-peripheral suture.

Despite some fractures affecting the anterior edge of the right epiplastron just medial to the right edge of the epiplastral lip, the ptychogasterid spike seems to be present but small in IPS64018 (Figs. 2A–B, 3A–B); it is developed in posterior direction, slightly medially, although close to the gulohumeral sulcus, where it is poorly developed, not

protruding dorsally and weakly defined. The epiplastral dorsal lip is only partially preserved, but its shape was most likely subrectangular. Its dorsal surface is somewhat concave medially, slightly thickened and anteroposteriorly long, imperceptibly shortening in medial direction so that its posterior edge is only slightly concave. The remnants of the anterior edge indicate that it was clearly concave, but for preservational reasons it is not possible to assess the depth of the concavity. On the basis of the small preserved portion of the gular area, it is possible to state that this element was extremely short and triangular, with rounded lateral margins, and probably not covering the anterior portion of the entoplastron.

On the basis of the right epiplastron IPS64022 (Fig. 2E–F, 3E–F), it seems that the anterior plastral lobe was anteriorly truncated and slightly concave. The covering of the scutes on the dorsal surface of the epiplastron is well developed, resulting in an anteroposteriorly long epiplastral lip. The ptychogasterid spike is partially preserved. The area of the epiplastral lip posterior to the spike, and located medially to the gulohumeral sulcus, is roughly triangular and distinctly elongated, but not significantly protruding dorsally. The epiplastral dorsal lip of the isolated epiplastron is slightly wider than long. Its posterior edge is approximately straight and its dorsal surface is moderately concave medially. The gulars are proportionally long (covering the anterior portion of the entoplastron), triangular-shaped, with slightly rounded lateral margins. The dorsal overlap of the humeral scute on the epiplastron is well developed.

IPS64023 (Fig. 2G–H, 3G–H) is hexagonal, probably slightly wider than long and highly concave ventrally. The anterolateral edge is vaguely concave. In lateral view,

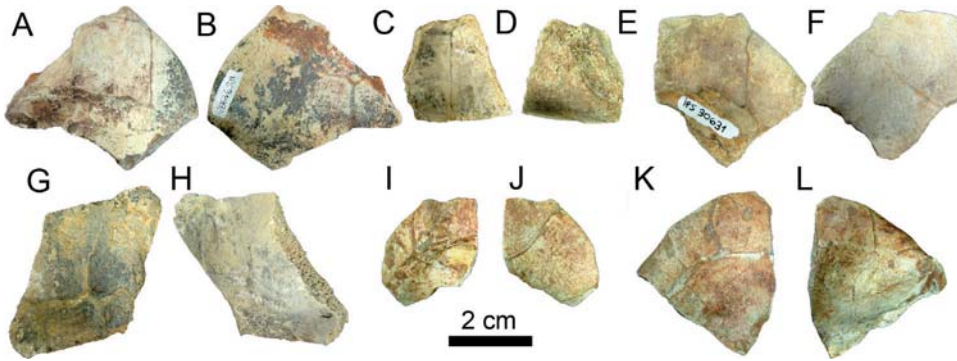


Fig. 2. (Color online). Shell remains of *Ptychogaster* (*P.*) sp. (A–H) and *P. (Temnoclemmys)* sp. (I–L) from the Vallès-Penedès Basin. A–B, IPS64018 from EC, in A, dorsal; B, ventral views. C–D, IPS64019 from CC, in C, dorsal; D, internal views. E–F, IPS64022 from HPI, in E, dorsal; F, ventral views. G–H, IPS64023 from HP, in G, dorsal; H, internal views. I–J, IPS64020 from CC, in I, dorsal; J, ventral views. K–L, IPS64021 from CC, in K, dorsal; L, internal views. **Fig. 2.** (Couleur en ligne). Restes de carapace de *Ptychogaster* (*P.*) sp. (A–H) et *P. (Temnoclemmys)* sp. (I–L) du bassin de Vallès-Penedès. A–B, IPS64018 de EC, en vues A, dorsale; B, ventrale. C–D, IPS64019 de CC, en vues C, dorsale; D, interne. E–F, IPS64022 de HPI, en vues E, dorsale; F, ventrale. G–H, IPS64023 de HP, en vues G, dorsale; H, interne. I–J, IPS64020 de CC, en vues I, dorsale; J, ventrale. K–L, IPS64021 de CC, en vues K, dorsale; L, interne.

the nuchal is faintly concave, and the posterior edge of the cervical corresponds to a change in slope. The cervical is very large, triangular, and posteriorly quite wider, with a concave posterior edge and convex lateral margins. The internal overlap of the cervical is long and well developed. The left marginal 1, which is partially present, was apparently rectangular and slightly longer than wide. The vertebral 1, which is partially preserved, does not completely cover the nuchal because it is fairly narrow anteriorly; the small preserved portion of the left lateral vertebral–costal sulcus is slightly concave, possibly indicating that the vertebral was lyre-shaped.

Subgenus *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958

Type species: *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).

Other included species: *Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis* Lydekker, 1889; *Ptychogaster (?Temnoclemmys) francofurtanus* Reinach, 1900 (nomen dubium); *Ptychogaster (Temnoclemmys) bardenensis* Murelaga et al., 1999.

Emended diagnosis: The subgenus *Temnoclemmys* differs from *Ptychogaster* s.s. in the following features: smaller size (adult shell length around 10–16 cm vs. 20–30 cm); much shorter cervical both dorsally and internally (not preserved in *P. cayluxensis*); trapezoidal (instead of rounded) margin of the anterior lobe and more tapering posterior lobe of the plastron (the latter only preserved in the type species); thicker epiplastral lip (at least medially, close to the gular sulci and the ptychogasterid spikes); shorter peripherals 1–2 without marked anterior expansions (only preserved in the type species); and shorter nuchal (i.e., shorter than wide; only preserved in the type species). The two latter features cannot be ascertained for *P. (T.) bardenensis*.

Ptychogaster (Temnoclemmys) sp.

(Figs. 2I–L, 3I–L)

Material: Two shell fragments of the same individual from CC, including: IPS64020 (Figs. 2I–J, 3I–J), partial left epiplastron (a little portion of entoplastron is possibly

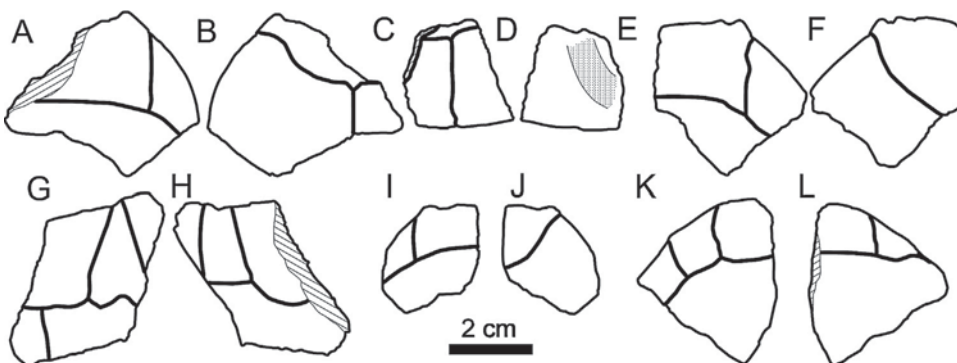


Fig. 3. Schematic drawings corresponding to the fossil remains depicted in Fig. 2. Thick lines correspond to scute sulci, dotted areas indicate ligamentous joints, and oblique lines denote missing portions or sediment.

Fig. 3. Dessins schématiques correspondant à des restes fossiles illustrés sur la Fig. 2. Les lignes épaisses correspondent aux écailles, les zones en pointillés indiquent des articulations ligamentaires, et les lignes obliques indiquent des portions manquantes ou du sédiment.

present); and IPS64021 (Figs. 2K–L, 3K–L), left peripherals 2–3.

Stratigraphic range in the Vallès-Penedès Basin: MN4 (Early Miocene).

Description of the new material: Based on the dimensions of the plates, the shell was small and thin. Most of the dermal grooves are visible, although the sutures are fairly obliterated.

The shape of the peripherals 2–3 IPS64021 (Fig. 2K–L, 3K–L) cannot be assessed with confidence. The sulci delimiting the marginals 2–4 are visible. Marginal 3, the only complete scute, is longer than wide. In internal view, the overlap of the marginals is moderately developed.

The epiplastron of IPS64020 (Fig. 2I–J, 3I–J) is moderately thin and lacks its posterolateral portion. Due to the anteroposterior length of this element and the absence of clearly visible sutures, it is not possible to exclude that a portion of the entoplastron is present. The ptychogasterid spike is preserved and distinctly protruding in anterior direction. The anterior edge of the epiplastron is slightly convex in dorsal view. The overlap of the gular and humeral scutes on the dorsal surface of the epiplastron is relatively well developed. The epiplastral dorsal lip is 2.8 times wider than long. In dorsal view, it is very little concave medially and slightly thickened and longer medially to the gulohumeral sulcus. The posterior edge of the lip is concave, being the anteroposterior width decreasing in medial direction. The gular is triangular, slightly longer than wide. Its relationships with the entoplastron are unclear due to the absence of visible sutures.

Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri (Bergounioux, 1931)
(Figs. 4–8)

1926 *Emys egarensis* Bataller: 159 (nomen nudum).

1926 *Testudo* sp.: Bataller: pl. 3 figs. 1–2.

1931 *Clemmys batalleri* Bergounioux: 72, figs. 1–5 (original description).

1937 *Clemmys batalleri* Bergounioux, 1931: Bergounioux: 793.

1938 *Clemmys batalleri* Bergounioux, 1931: Bergounioux: 283.

1956 *Clemmys batallery* [sic] Bergounioux, 1931: Bataller: 21.

1957a *Temnoclemmys batalleri* (Bergounioux, 1931): Bergounioux: 1237 (new combination with invalid genus designation).

1957a *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux: 1237 (original description).

1957a *Temnoclemmys elongata* Bergounioux: 1237 (original description).

1957b *Temnoclemmys batalleri* (Bergounioux, 1931): Bergounioux: 40.

1957b *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux: 40.

1957b *Temnoclemmys elongata* Bergounioux: 40.

1957c *Temnoclemmys batalleri* (Bergounioux, 1931): Bergounioux: 164.

1957c *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux: 164.

1957c *Temnoclemmys elongata* Bergounioux: 164.

1958 *Temnoclemmys batalleri* (Bergounioux, 1931): Bergounioux: 185, figs. 18–19, pls. 35–36 (new combination with valid genus designation as its type species).

1958 *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux: 191, figs. 22–23, pls. 38–39.

1958 *Temnoclemmys elongata* Bergounioux: 194, fig. 24, pl. 40.

1958 *Testudo celonica* Bergounioux: 171, figs. 13–14, pls. 30–31 (original description).

1974 *Testudo (Testudo) celonica* Bergounioux, 1958: Aufenberg: 198.

1976 “*Mauremys*” *batalleri* (Bergounioux, 1958): Jiménez: 123.

1977 *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931): de Broin: 239, fig. 100, pl. 23 figs. 1–4 (new combination).

1977 *Ptychogaster (Temnoclemmys) cf. batalleri* (Bergounioux, 1931): de Broin: 239, pl. 23 figs. 9–14.

1991 *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931): Jiménez Fuentes and Martín de Jesús: 100.

1991 *Ptychogaster celonica* (Bergounioux, 1958): Jiménez Fuentes and Martín de Jesús: 102 (new combination).

2000 *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931): Lapparent de Broin: 243, fig. 9 (emended diagnosis).

Emended diagnosis: A species of *Temnoclemmys* displaying all the features included in the diagnosis of this subgenus above, and further characterized by a trapezoidal, very thick and medially slightly concave dorsal epiplastral lip. It therefore differs from *P. (T.) bardenensis* by the medially less concave and much thicker dorsal epiplastral lip throughout its width, and from *P. (T.) cayluxensis* by the more trapezoidal and non-protruding contour of the anterior plastral lobe (due to the straight instead of convex gular angles), and the shorter dorsal epiplastral lip without a thickened inverse triangle.

Syntypes: Bergounioux (1931) described this species on the basis of two fossil remains that are currently lost (see below): an anterior portion of plastron (entoplastron and both epiplastra; Bataller, 1926: pl. 3 figs. 1–2; Bergounioux, 1931: figs. 1–2; see also our Figs. 4A–B, 5A–B); and a shell fragment including two peripheral plates (left peripherals 7–8; Bergounioux, 1931: figs. 3–4; see also our Figs. 4C–D, 5C–D). It is uncertain whether these two plates belong to a single individual. Given that Bergounioux (1931) did not designate a holotype, these two specimens must be considered syntypes. In order to clarify the taxonomic identity of this taxon, we think it is necessary to designate the most complete specimen (Figs. 4A–B, 5A–B) as the lectotype, so that the fragment with the marginal plates (Figs. 4C–D, 5C–D) must be considered a paralectotype. The lectotype was referred to as MGSM39663 by Jiménez Fuentes and Martín de Jesús (1991), and included in the catalogue of the MGSM published by Calzada and Urquiola (1992: 107). However, as noted by Jiménez Fuentes in Adserà and Calzada (2009: 22), this was a mistake, since Jiménez Fuentes and Martín de Jesús (1991) were referring to a different specimen from Sant

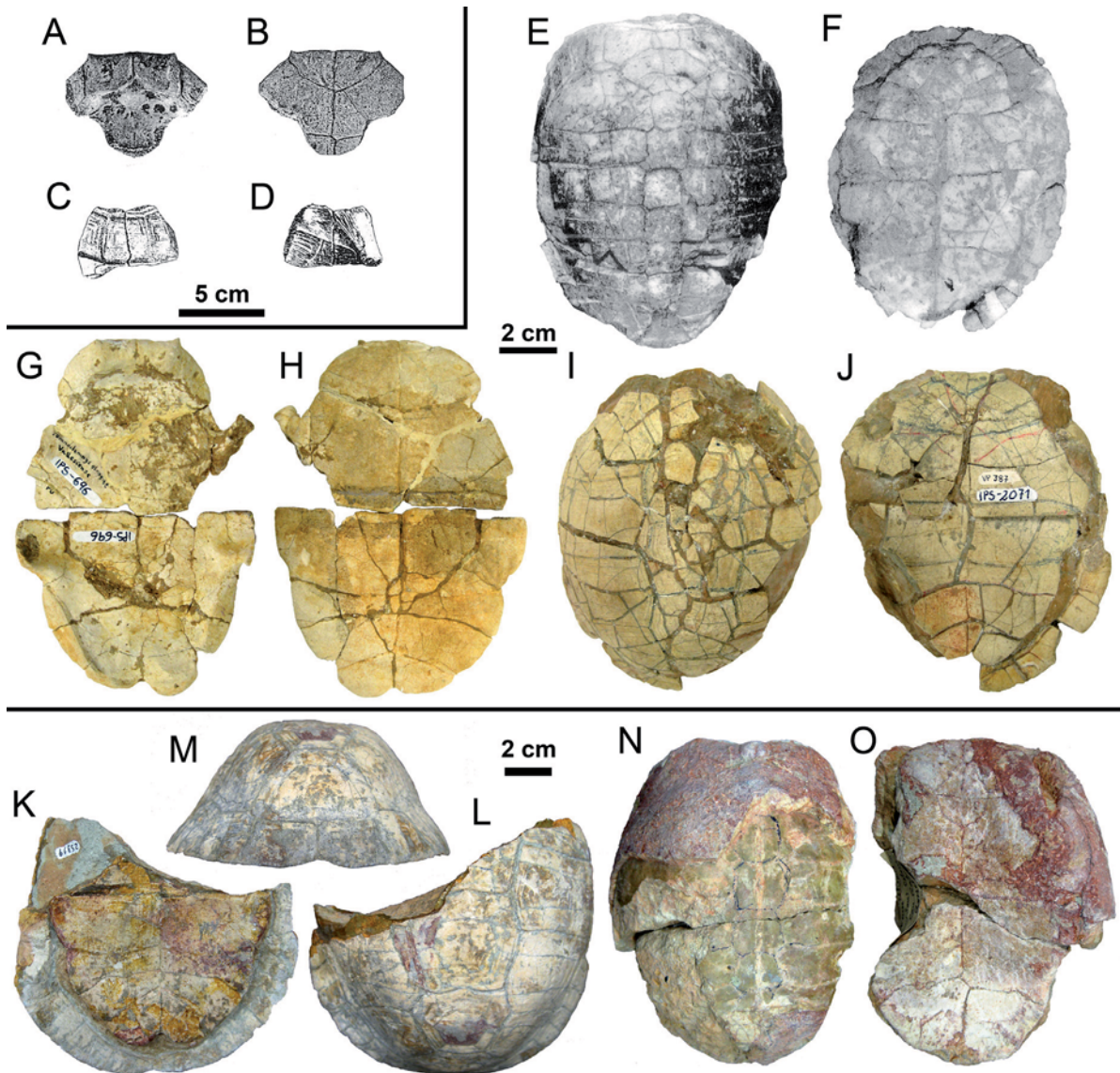


Fig. 4. (Color online). Previously-published shell remains of *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri* from the Vallès-Penedès Basin. **A–B**, Lectotype from TS (currently lost; reproduced from [Bataller, 1926](#)), in **A**, dorsal; **B**, ventral views. **C–D**, Paralectotype from TS (currently lost; reproduced from [Bergounioux, 1931](#)), in **C**, external; **D**, internal views. **E**, “Specimen A” from VC (currently lost; reproduced from [Bergounioux, 1958](#): pl. 35), in dorsal view. **F**, “Specimen B” (MGB V32) from VC (reproduced from [Bergounioux, 1958](#): pl. 36), in ventral view. **G–H**, IPS696 from HPS (holotype of *Temnoclemmys elongata* Bergounioux, 1957; see also [Bergounioux, 1958](#): pl. 40), in **G**, dorsal; **H**, ventral views. **I–J**, IPS2071 from VC (holotype of *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux, 1957; see also [Bergounioux, 1958](#): pl. 38–39), in **I**, dorsal; **J**, ventral views. **K–M**, MGS25319A from CR (holotype of *Testudo celonica* Bergounioux, 1958; see also [Bergounioux, 1958](#): pl. 30–31), in **K**, ventral; **L**, dorsal; **M**, posterior views. **N–O**, MGS25319B (paratype of *Testudo celonica* Bergounioux, 1958), in **N**, dorsal; **O**, ventral views.

Fig. 4. (Couleur en ligne). Restes de carapace déjà publiés de *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri* du bassin de Vallès-Penedès. **A–B**, Lectotype de TS (actuellement perdu, reproduit à partir de [Bataller, 1926](#)), en vues **A**, dorsale ; **B**, ventrale. **C–D**, Paralectotype de TS (actuellement perdu, reproduit à partir de [Bergounioux, 1931](#)), en vues **C**, externe ; **D**, interne. **E**, « Specimen A » de VC (actuellement perdu, reproduit à partir de [Bergounioux, 1958](#), pl. 35), en vue dorsale. **F**, « Specimen B » (MGB V32) de VC (reproduit à partir de [Bergounioux, 1958](#), pl. 36), en vue ventrale. **G–H**, IPS696 de HPS (holotype de *Temnoclemmys elongata* Bergounioux, 1957; voir aussi [Bergounioux, 1958](#), pl. 40), en vues **G**, dorsale ; **H**, ventrale. **I–J**, IPS2071 de VC (holotype de *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux, 1957; voir aussi [Bergounioux, 1958](#), pl. 38–39), en vues **I**, dorsale ; **J**, ventrale. **K–M**, MGS25319A de CR (holotype de *Testudo celonica* Bergounioux, 1958; voir aussi [Bergounioux, 1958](#), pl. 30–31), en vues **K**, ventrale ; **L**, dorsale ; **M**, postérieure. **N–O**, MGS25319B (paratype de *Testudo celonica* Bergounioux, 1958), en vues **N**, dorsale ; **O**, ventrale.

Quirze, whose correct catalogue number is MGSB31663 (B-27). According to [Bergounioux \(1931\)](#), the syntypes were housed at the Institut Catholique de Toulouse. In 1985, the curators of the MSGB were informed by Drs. Bilotte

and Cugny from the Institut catholique de Toulouse that this material was lost ([Adserà and Calzada, 2009](#)). However, given that there is no evidence that the lectotype has been destroyed, and that it was adequately described and

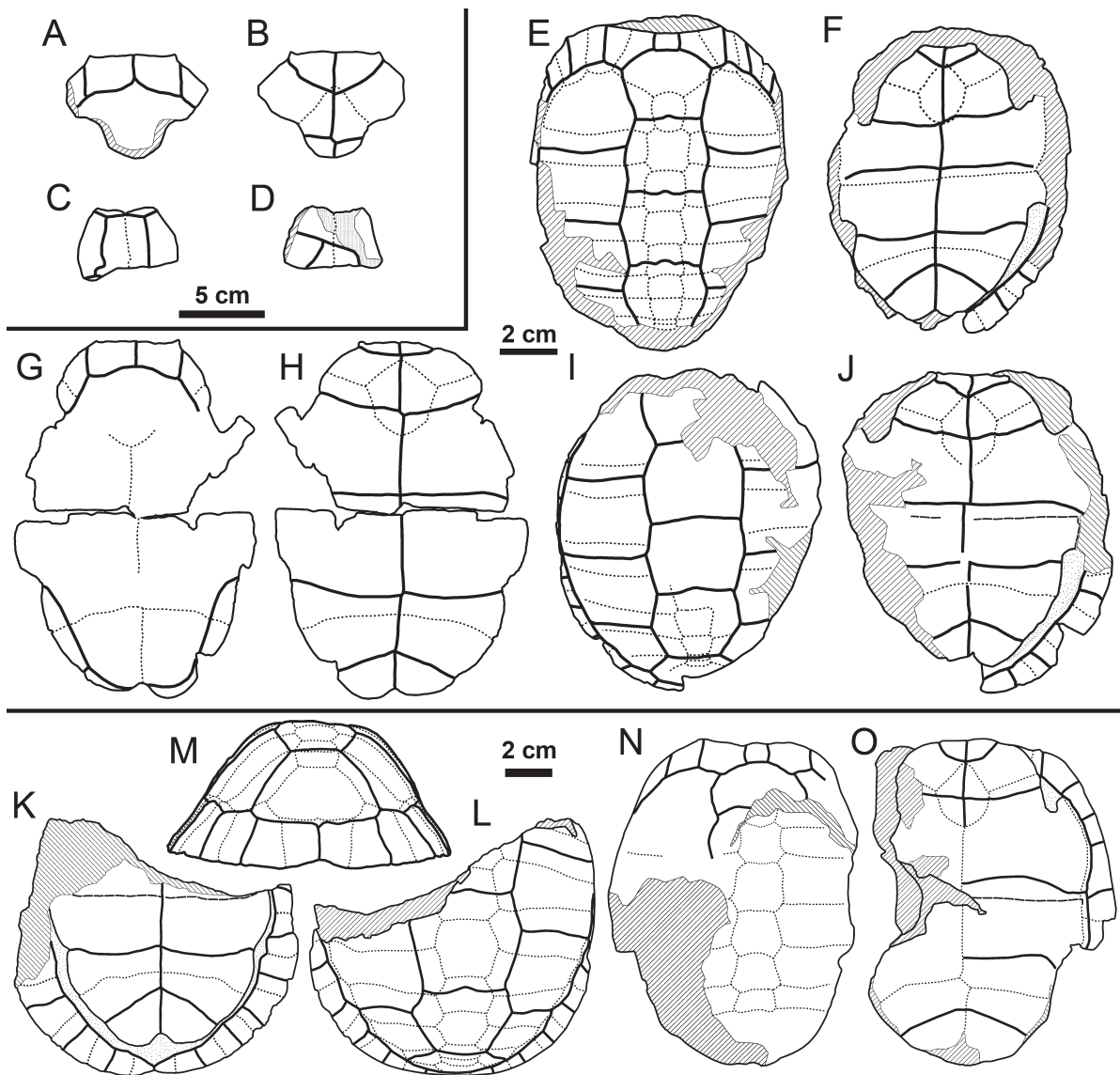


Fig. 5. Schematic drawings corresponding to the fossil remains depicted in Fig. 4. Thick lines correspond to scute sulci, dotted lines denote plate sutures, dashed lines denote completely ligamentous kinesis between hypoplastra and peripherals as well as the hinge between hypoplastron and hypoplastron, dotted areas indicate ligamentous joints, and oblique lines denote missing portions or sediment.

Fig. 5. Dessins schématiques correspondant à des restes fossiles illustrés sur la Fig. 4. Les lignes épaisses correspondent aux sillons des écailles, les lignes pointillées indiquent les sutures de plaques, les lignes pointillées longues indiquent une *kinesis* complètement ligamentaire entre les hypoplastra et les périphériques et aussi la charnière entre l'hypoplastron et l'hypoplastron, les zones en pointillés indiquent des articulations ligamentaires, et les lignes obliques indiquent les portions manquantes ou du sédiment.

figured in the original description of the species, we refrain from designating a neotype.

Type locality: Terrassa (MN10, Late Miocene).

Previously-described material: Partial shell ("specimen A" of Bergounioux, 1958: fig. 18, pl. 35; see also our Figs. 4E, 5E) from VC, which is currently lost; partial shell ("specimen B" of Bergounioux, 1958: fig. 19, pl. 36; see also our Figs. 4F, 5F) from VC, which is currently housed at the MGB (MGB V32); IPS696, partial shell from HPS (Bergounioux, 1958: fig. 24, pl. 40; see also our Figs. 4G–H, 5G–H), which is the holotype of *Temnoclemmys elongata*; IPS2071 (field number VP387), partial

shell from VC (Bergounioux, 1958: figs. 22–23, pls. 38–39; see also our Figs. 4I–J, 5I–J), which is the holotype of *Temnoclemmys vallesensis*; MGSB25319A, partial posterior shell from CR (Bergounioux, 1958: fig. 13–14, pl. 30–31; see also our Figs. 4K–M, 5K–M), which is the holotype of *Testudo celonica*; MGSB25319B, partial shell from CR (Figs. 4N–O, 5N–O; previously not figured by Bergounioux, 1958), which is a paratype of *T. celonica*.

New material: IPS766a–h (Figs. 6A–L, 7A–L), partial shell from EDAR24; IPS64024 (Figs. 6X–Y, 7X–Y), right partial anterior plastral lobe from HP; IPS35267 (Figs. 6V–W, 7V–W), partial anterior plastral lobe

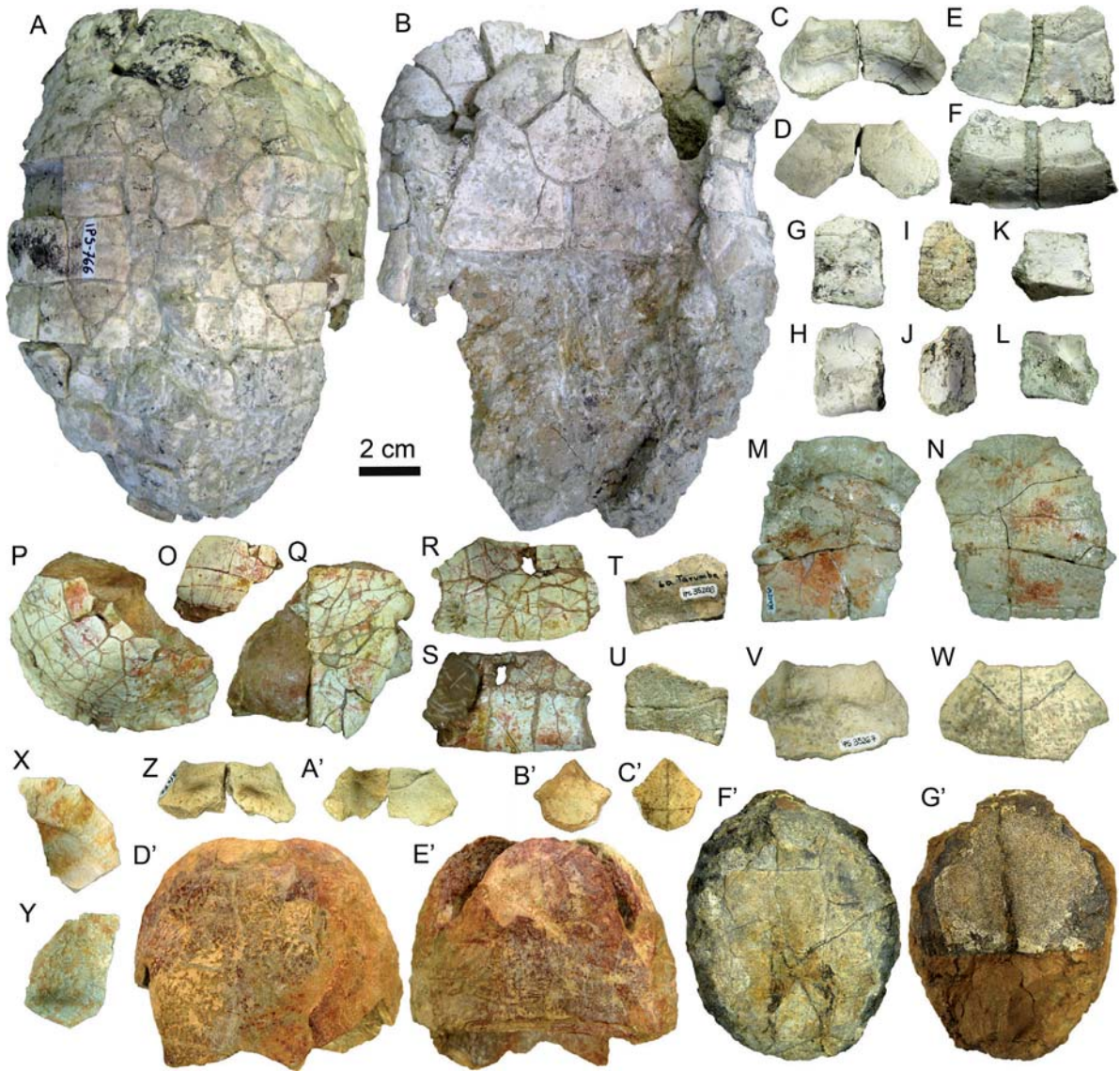


Fig. 6. (Color online.) New shell remains of *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* from various localities of the Vallès-Penedès Basin. **A–L**, IPS766 from EDAR 24; **A–B**, partial shell IPS766a, in **A**, dorsal; **B**, ventral views; **C–D**, Epi IPS766b–c, in **C**, dorsal; **D**, ventral views; **E–F**, left P9–10 IPS766d–e, in **E**, dorsal; **F**, internal views; **G–H**, right P11 IPS766f, in **G**, dorsal; **H**, internal views; **I–J**, right partial P13 IPS766g, in **I**, dorsal; **J**, internal views; **K–L**, left partial P7 IPS766h, in **K**, dorsal; **L**, internal views. **M–N**, anterior plastral lobe IPS20439 from ACM/BDA, in **M**, dorsal; **N**, ventral views; **O–S**, IPS36059 from VC; **O**, partial right P15–6 IPS36059b, in dorsal view; **P–Q**, posterior partial shell IPS36059a,d, in **P**, dorsal; **Q**, ventral view; **R–S**, right peripherals 7–9 and distal portion of pleurals 4–7 IPS36059c, in **R**, dorsal; **S**, internal views. **T–U**, partial left hypoplastron IPS35288 from LT, in **T**, dorsal; **U**, ventral views. **V–W**, partial anterior plastral lobe IPS35267 from VC, in **V**, dorsal; **W**, ventral views. **X–Y**, Partial anterior plastral lobe IPS64024 from HP, in **X**, dorsal; **Y**, ventral views. **Z–A'**, epiplastra MGSB31699 from CM, in **Z**, dorsal; **A'**, ventral views. **B'–C'**, Ento IPS31692 from SMT, in **B'**, ventral; **C'**, dorsal views. **D'–E'**, Partial shell (anterior portion) MGS31662A from CR, in **D'**, dorsal; **E'**, ventral views. **F'–G'**, Partial carapace MGS31662B from CR, in **F'**, dorsal; **G'**, ventral views.

Fig. 6. Restes nouveaux de carapace de *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* de diverses localités du bassin de Vallès-Penedès. **A–L**, IPS766 de EDAR 24; **A–B**, carapace partielle IPS766a, en vues **A**, dorsale; **B**, ventrale; **C–D**, Epi IPS766b–c en vues **C**, dorsale; **D**, ventrale; **E–F**, P9–10 gauches IPS766d–e, en vues **E**, dorsale; **F**, interne; **G–H**, P11 droite IPS766f, en vues **G**, dorsale; **H**, interne; **I–J**, P13 droite partielle IPS766g en vues **I**, dorsale; **J**, interne; **K–L**, P7 partielle gauche IPS766h en vues **K**, dorsale; **L**, interne. **M–N**, lobe plastral antérieur IPS20439 d'ACM/BDA en vues **M**, dorsale; **N**, ventrale; **O–S**, IPS36059 de VC; **O**, P15–6 partielles droites IPS36059b, en vue dorsale; **P–Q**, carapace partielle postérieure IPS36059a,d, en vues **P**, dorsale; **Q**, ventrale; **R–S**, P7–9 et la partie distale des P14–7 droites IPS36059c, en vues **R**, dorsale; **S**, interne. **T–U**, hypoplastron gauche partiel IPS35288 de LT, en vues **T**, dorsale; **U**, ventrale. **V–W**, lobe plastral antérieur partiel IPS35267 de VC, en vues **V**, dorsale; **W**, ventrale. **X–Y**, lobe plastral antérieur partiel IPS64024 de HP, en vues **X**, dorsale; **Y**, ventrale. **Z–A'**, epiplastra MGSB31699 de CM, en vues **Z**, dorsale; **A'**, ventrale. **B'–C'**, entoplastron IPS31692 de SMT, en vues **B'**, ventrale; **C'**, dorsale. **D'–E'**, carapace partielle (portion antérieure) MGS31662A de CR, en vues **D'**, dorsale; **E'**, ventrale. **F'–G'**, carapace dorsale partielle MGS31662B de CR, en vues **F'**, dorsale; **G'**, ventrale.

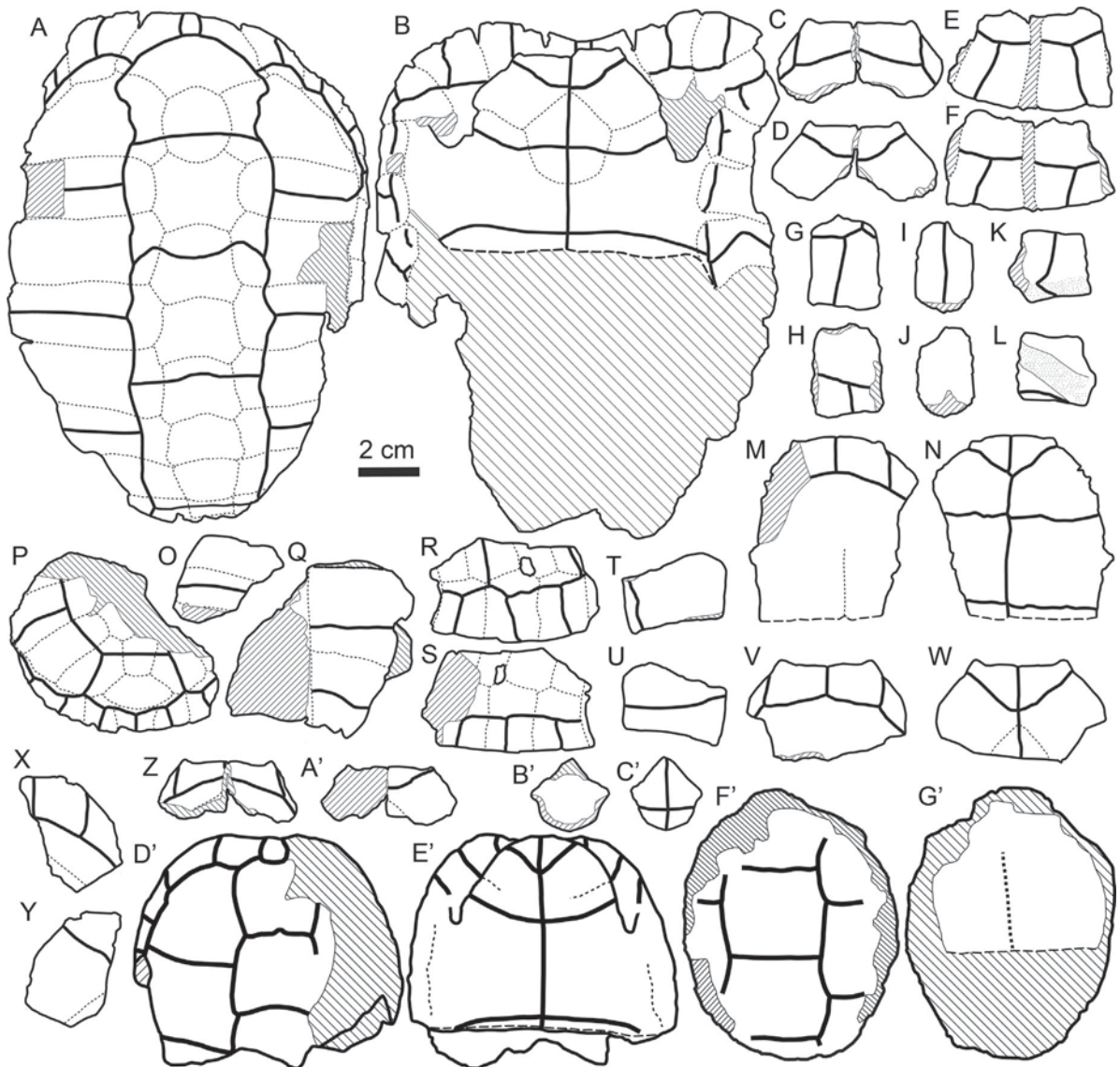


Fig. 7. Schematic drawings corresponding to the fossil remains depicted in Fig. 6. Thick lines correspond to scute sulci, dotted lines denote plate sutures, long dashed lines denote completely ligamentous kinesis between hypoplastra and peripherals as well as the hinge between hypoplastron and hypoplastron, dotted areas indicate ligamentous joints, and oblique lines denote missing portions or sediment.

Fig. 7. Dessins schématiques correspondant à des restes fossiles illustrés sur la Fig. 6. Les lignes épaisses correspondent aux sillons des écailles, les lignes pointillées indiquent les sutures de plaques, les lignes pointillées longues indiquent une *kinesis* complètement ligamentaire entre les hypoplastra et les périphériques, et aussi la charnière entre l'hypoplastron et l'hypoplastron; les zones en pointillés indiquent des articulations ligamentaires, et les lignes obliques indiquent les portions manquantes ou du sédiment.

from VC; IPS20439 (Fig. 6M–N), anterior plastral lobe from ACM/BDA; IPS35288 (Figs. 6T–U, 7T–U), partial left hypoplastron from LT; MGSB31699 (Figs. 6Z–A', 7Z–A'), epiplastron from CM; MGSB31692 (Figs. 6B'–C', 7B'–C'), entoplastron from SMT; IPS36059 (Figs. 6O–S, 7O–S), posterior partial shell from VC; MGSB31662A (Figs. 6D'–E', 7D'–E'), partial anterior shell from CR; MGSB31662B (Figs. 6F'–G', 7F'–G'), partial carapace from CR. The most complete new material corresponds to the three partial shells IPS766, IPS36059 and MGSB31662A.

Stratigraphic range in the Vallès-Penedès Basin: early MN7 + 8 (Middle Miocene) to MN10 (Late Miocene).

Description of the new material from EDAR24: IPS766a (Figs. 6A–B, 7A–B) preserves most of the anterior half of the plastron and most of the carapace, but the posterior area of the latter is in poor condition and not complete; the right xiphoplastron is misplaced and preserved within the matrix filling the carapace, so that only its posterior tip is visible among the right pleural fragments. The two epiplastrons IPS766b–c (Figs. 6C–D, 7C–D), left peripherals 9–10 IPS766d–e (Figs. 6E–F, 7E–F), right

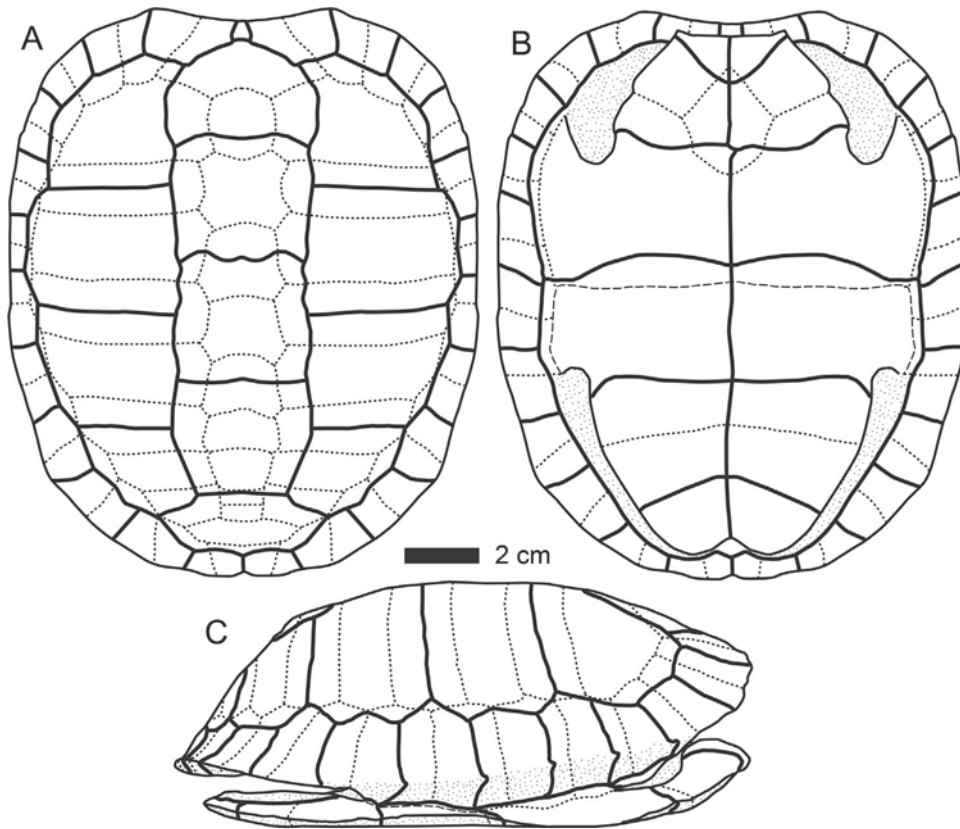


Fig. 8. *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* from Vallès-Penedès Basin. Reconstruction of the shell in: **A**, dorsal; **B**, ventral; **C**, right lateral views. Thick lines correspond to scute sulci, dotted lines denote plate sutures, and dashed lines denote completely ligamentous kinesis between hypoplastra and peripherals as well as the hinge between hypoplastron and hypoplastron.

Fig. 8. *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* du bassin de Vallès-Penedès. Reconstruction de la carapace en vues : **A**, dorsale ; **B**, ventrale ; **C**, latérale droite. Les lignes épaisses correspondent aux sillons des écailles, les lignes pointillées indiquent les sutures de plaques, et les lignes pointillées longues indiquent une kinesis complètement ligamentaire entre les hypoplastra et les périphériques, ainsi que la charnière entre l'hypoplastron et l'hypoplastron.

peripheral 11 IPS766f (Figs. 6G–H, 7G–H), right distal pleural 3 IPS766g (Figs. 6I–J, 7I–J) and left peripheral 7 IPS766h (Figs. 6K–L, 7K–L) were found associated to IPS766a and belong to the same individual.

The shell is relatively small, low and elongated in lateral view. The decoration of the carapace and plastron surfaces is smooth. The carapace is oval and quite slender, approximately 16 cm long and 13.5 cm wide once reconstructed. IPS766 probably represents a male individual due to the concavity of the hypoplastron and entoplastron. All the scute sulci are visible and the sutures are not obliterated. The carapace does not have evident carinae. As shown by the entoplastron and the hypoplastron, the anterior lobe of the plastron is distinctly bent in dorsal direction.

The nuchal is hexagonal, wider than long and not much concave ventrally. This plate is slightly elongated (ca. 21% of shell length), with the anterior part significantly widened and little emarginated. On the internal surface, there is a transversal moderately developed thickening in correspondence of the edge of the marginal overlap. In lateral view, the dorsal profile of the nuchal is straight, and the anterior edge is slightly arched in anterior view. The neural series is irregular: neural 1 quadrangular, neural 2 octagonal, neurals 3–6 hexagonal with short sides behind, neural

7 is hexagonal, with short sides in front, and neural 8 hexagonal with short sides in front. The pleurals are rectangular, with the length of the lateral edge being equal to that of the medial edge. There is no coincidence (alignment) between pleurals and peripherals in the posterior part of the shell. The peripherals 1–2 are longer than wide, slightly trapezoidal, but without clear strong anterior expansions. Peripherals 3–7 are involved in the bridge and develop a lateral ridge. Peripheral 7 is rectangular, and in internal view it displays the rough, elongated area for the cartilaginous union with the inguinal process. Peripheral 11 is rectangular with an oblique and slightly concave anteromedial border (this is reflected in the shape of the suprapygal 2; see below). The anterior and posterior peripherals are fairly equal in size.

The cervical is relatively small (covering 27% to 30% of the nuchal length), trapezoidal in shape, longer than wide, with the posterior border convex, and with straight lateral edges. The overlap of the cervical on the ventral surface of the nuchal is well developed but relatively short anteroposteriorly; the ventral surface of the cervical is wider than the dorsal one. The vertebral series is present, quadrangular, and slightly narrower than the costal series. Vertebral 1 is lyre-shaped, not covering the lateral corners

of the nuchal and slightly narrower (at its widest point) than the nuchal. Vertebrae 2–4 are quite square, although slightly wider anteriorly than posteriorly. Vertebral 5 is fairly wider posteriorly than anteriorly. The costal series are rectangular, wider than long. The margino-costal sulcus is regularly situated on the peripheral, distal to the pleuro-peripheral suture, except at the level of the bridge (marginals 5, 7 and 9), where the sulcus contacts and in some cases crosses the pleuro-peripheral suture. Marginal 1 is dorsally wider than long; its length exceeds more than half of the anterolateral side of the nuchal. Marginals 2–4 are shorter than marginal 1 and rather square; marginal 4, in particular, has a costo-marginal sulcus situated rather close to the costo-peripheral suture. The ventral overlap of the marginals is well developed.

The anterior plastral lobe is relatively widened, slightly rounded and not completely filling the anterior opening of the shells. The anterior edge is truncated, straight and narrowed if compared to the width of the anterior lobe. The dorsal overlap of the humeral scutes is significant.

The epiplastron is vaguely pentagonal and approximately as wide as long. In dorsal view, the anterior edge of the anterior lobe is approximately rectilinear and laterally bordered by projections anteriorly directed, the ptychogasterid spikes, which are located within the gular shield and triangular, well-developed and distinctly protruding from the epiplastral outline. In anterior view, the edge is located close to the ventral border of the element and it is slightly convex medially. The lateral border of the epiplastron is overall straight but slightly curved close to the epi-hyoplastral suture. In dorsal view, the epiplastral dorsal pad is approximately rectangular (with a concave posterior edge), thrice wider than long; it is characterized by being longitudinally thickened in correspondence of the spike (therefore slightly medial to the gulohumeral sulcus) and moderately concave medially where the thickness of the pad equals that of the plate. However, a depression is developed on the dorsal surface of each epiplastron posteromedially to the gular pad, but laterally to the medial symphysis. In dorsal view, the posterior border of the pad is slightly concave medially (the maximum anteroposterior length corresponds to the longitudinal thickening of the spike), but it is, however, far from the anterior edge of the epiplastron. In lateral view, the epiplastral pad distinctly slopes in anteroventral direction. The area of the ventral surface covered by the gular is distinctly depressed compared to the humeral area.

The entoplastron is only partly developed in the anterior lobe. It is roughly pyriform in shape: the epi-entoplastron sutures are straight and form an angle of about 90°. The entoplastron has a roundish posterolateral edge. The humeropectoral sulcus crosses slightly below mid-height the ventral surface.

The hyoplastra are slightly wider than longer. They contact posteriorly the hypoplastron through a hinge and laterally with peripherals 3–6. The epi-hyoplastral suture is oblique and its lateral end is located rather close to humeropectoral sulcus. The hyo-hyoplastral hinge is straight and approximately transversal; it is located approximately at the mid of peripheral 6.

The gulars are approximately triangular-shaped, fairly short medially and narrow, so that they do not overlap the entoplastron.

The humerals are vaguely pentagonal, slightly longer than wide. The medial length of the humeral is much higher than the medial length of the gular. The humeropectoral sulcus is fairly straight medially but laterally concave anteriorly.

The pectorals are approximately rectangular and wider than long. They contact laterally with peripherals 3–6. The pectoro-abdominal sulcus is medially straight but laterally a little concave in posterior direction. It is located close (from 5 to 7 mm far) to the hyo-hyoplastral hinge but does not contact it. The anterior portion of the abdominal is therefore preserved on the hyoplastron.

Description of the new material from the area of Viladecavalls: IPS35267 (Figs. 6V–W, 7V–W) from VC preserves the epiplastron and part of the entoplastron (possibly also a little portion of the left hyoplastron). The sutures are not visible. Taking into consideration the difference in size, the general morphology of this specimen is congruent with the corresponding region of IPS766b and IPS766c, with the exception of the gulars, which are proportionally wider, more developed in posterior direction and with straighter lateral edges. In anterior view, the ventral edge of the epiplastron is approximately straight and not slightly convex medially as in IPS766. The area of the ventral surface covered by the gular is not depressed if compared to that covered by humeral.

IPS36059a–d (Figs. 6O–S, 7O–S) from VC is a partial posterior shell preserving part of the posterior half of the carapace and the left half of the posterior lobe of the plastron (which is fragmented and partially disarticulated). Both the sutures and the scutes sulci are visible. The specimen is highly fractured, but, thanks to the matrix filling of the shell, all the fragments are not significantly displaced. It includes: IPS36059a, left peripherals 8–11, pygal, suprapygal 1–2, neurals 7–8, left pleurals 6–8, right peripherals 10–11 and right pleural 8 (Figs. 6P–Q, 7P–Q); IPS36059b, partial right pleurals 5–6 (Figs. 6O, 7O); IPS36059c, right peripherals 7–9 and distal portion of pleurals 4–7 (Figs. 6R–S, 7R–S); and IPS36059d, left hyoplastron and xiphiplastron (Figs. 6P–Q, 7P–Q).

The shell is small, slightly high and domed in lateral view. The decoration of the carapace and plastron surfaces is smooth. In dorsal view, the preserved portion of the carapace seems to indicate that it was probably oval and quite slender; at least in the posterior sector of the carapace there are no evident carinae. The neural series is incomplete and the general morphology of this specimen is congruent with the corresponding region of IPS766a with the exception of neural 7, which is octagonal. The shape of the suprapygal 1 is quadrangular and slightly narrowed posteriorly. Suprapygal 2 is triangular, wider than long with rounded latero-posterior edges. The pygal is rectangular, slightly wider than long. In IPS36059a the costo-marginal sulcus shortly intersects the pleural-peripheral suture at the level of the marginals 9 and 11. Vertebral 5 is trapezoid, markedly wider posteriorly than anteriorly (only partially preserved in IPS766a) and partially covers the pygal posteriorly. The sulcus between vertebrae 4–5 laterally does

not cross the suture between pleurals 7–8. Costal 4 is trapezoidal, slightly wider distally. The left portion of the posterior lobe of the plastron (IPS36059d) is narrowed with gently rounded borders. The posterior tip of the xiphiplastron is only partially preserved, but the anal notch should have been reduced (less than 15% of xiphiplastron length), and possibly as wide as long. The dorsal overlap of the plastral scutes is moderately developed, mainly in the area of the femoral scute. The inguinal buttresses are partially preserved and were probably reduced because of the presence of the hinge. The left hypoplastron is rectangular, slightly wider than long. It contacts laterally with peripherals 6–7 through a completely ligamentous union in the inguinal process. The left hypoplastron-xiphiplastron suture is medially straight and laterally slightly curved in posterior direction. The left xiphiplastron is trapezoidal, slightly longer than wide.

The portion of the left abdominal developed on the hypoplastron is entirely preserved and rectangular. The abdominofemoral sulcus is straight (IPS36059d) and antero-laterally does not reach the inguinal process, being located slightly below it. The left femoral is rectangular, wider than long, with the dorsal overlap well developed. The femoroanal sulcus is oblique and faintly sinuous and laterally displays a wide notch. The left anal is triangular, fairly wider than long, and with rounded lateral borders.

IPS35288 (Figs. 6T–U, 7T–U) from La Tarumba only preserves a left posterior partial fragment of hypoplastron that is basically congruent with IPS36059d, from which it differs because the abdominofemoral sulcus is weakly concave anteriorly. Given the scarce morphological details preserved, only a tentative taxonomic attribution is possible for this specimen.

MGSB31692 (Figs. 6B'–C', 7B'–C') from San Miquel de Taudell is a complete entoplastron much smaller than IPS766a but morphologically congruent with it. However, the humeropectoral sulcus is placed more posteriorly in the former than in the latter; the ventral surface is only very slightly curved and therefore the anterior lobe of the plastron to which it belonged was less inclined in dorsal direction.

Description of the new material from the area of Hostalets: IPS64024 (Figs. 6X–Y, 7X–Y) from HP preserves the right epiplastron (possibly also a little portion of the left epiplastron) and a fragment of the right hypoplastron. The epi-hyoplastral suture is not visible and the ptychogasterid spike is not preserved. The general morphology of this specimen is congruent with the corresponding region of IPS766c. However, IPS64024 is slightly smaller and less thick than IPS766c; the dorsal projection of the gular pad is less thick; the gulars are a little longer, with straight lateral edges. The preserved portion of the anterior lobe indicates that this was distinctly bent in dorsal direction.

The anterior plastral lobe IPS20439 (Figs. 6M–N, 7M–N) from ACM/BDA preserves the epiplastron, entoplastron and left and partial right hypoplastron. The sutures are not visible because the skeletal elements are heavily fused together. Taking into consideration the difference in size, the general morphology of this specimen is congruent with the corresponding region of IPS766a with some exception: the gulars are proportionally wider and more developed

in posterior direction and with straighter lateral edges; in dorsal view, the anterior edge of the epiplastron is slightly rounded and not straight as in IPS766a; the hyo-hyoplastral hinge is slightly thinner than IPS766 and oblique (not completely straight as in the latter); the humeropectoral sulcus is slightly sinuous and less curved laterally in anterior direction than IPS766a; the pectoro-abdominal sulcus is slightly oblique and sinuous instead of being completely straight as in IPS766a; and finally, IPS20439 shows the anterior lobe distinctly bent in dorsal direction.

MGSB31699 (Figs. 6Z–A', 7Z–A') preserves both epiplastron and a little portion of the left entoplastron of the same specimen. Even if the general morphology of this specimen is similar to the corresponding region of the much larger IPS766b–c, the following features can be outlined: the gulars are proportionally narrower and slightly less developed in posterior direction and with sinuous lateral edges; in dorsal view, the anterior edge of the epiplastron is slightly rounded and not straight as in IPS766b–c; in ventral view, the ventral edge of the epiplastral pad has a slightly convex profile.

Description of the new material from Sant Celoni: MGSB31662A (Figs. 6D'–E', 7D'–E') from CR preserves the anterior half of the shell and most of the posterior lobe of the plastron, which is housed mostly inside the shell and poorly preserved (not visible in the figure). The two hypoplastra are misplaced and preserved within the matrix filling the carapace, and therefore only their posterior tip is visible in posterior view. The right portion of the dorsal shell is partly covered by a hard concretion. All the scute sulci are visible whereas the sutures are obliterated. Except for its different size and the shell shape, which is relatively high and slightly domed, the general morphology of MGSB31662A is congruent with that of IPS766. The shape of the carapace is less oval and slender than in IPS766, being approximately 10 cm wide and approximately 12 cm long once reconstructed. MGSB31662A probably also corresponds to a male individual, given the concavity of the entoplastron and the hypoplastron. The anterior lobe of the plastron is more distinctly bent in dorsal direction than in IPS766. The nuchal is significantly widened in anterior view, more emarginated and much concave ventrally than in IPS766. In lateral view, the dorsal profile of the nuchal is less straight, much arched at the end of the cervical. The sutures and sulcus of the neural and peripheral series are not visible, and therefore differences in the neural pattern cannot be determined. Peripherals 1–2 are less prominent in anterior direction than in IPS766, but morphologically congruent with it. The cervical is relatively smaller than in IPS766 and has a narrower anterior edge narrower; the overlap of the cervical on the ventral surface of the nuchal is significantly longer anteroposteriorly. The vertebral series are somewhat narrower and vertebral 1 is less lyre-shaped. Marginal 1 is square-shaped and rather rectangular as in IPS766. The anterior plastral lobe of MGSB31662A is slightly narrower than in IPS766, somewhat rounded and not completely filling the anterior opening of the shell. In anterior view, the anterior edge of the anterior plastral lobe is located close to the dorsal border of this element and it is medially quite convex. In dorsal

view, the anterior edge of the anterior lobe is slightly round and laterally bordered by ptychogasterid spikes, which are poorly developed and not protruding from the epiplastral outline. The gulars are triangular-shaped, proportionally longer in posterior direction and with straight lateral edges. The area of the ventral surface covered by the gulars is not depressed if compared to IPS766. In dorsal view, the epiplastral dorsal pad is vaguely trapezoidal, slightly longer in posterior direction than in IPS766. In lateral view, the epiplastral pad distinctly slopes anteroventrally, forming an angle slightly over 45°. The pectoro-abdominal sulcus is medially straight and close to, but not overlapping, the hyo-hypoplastral hinge; laterally it is located close to the hyo-hypoplastral hinge, contacting it at least on the left side.

MGSB31662B (Figs. 6F'–G', 7F'–G') only preserves the central part of the carapace and the anterior part of the plastron, which is completely eroded. In the dorsal region, it preserves completely the vertebrae 2–3 and partially the posterior part of the vertebral 1 and the anterior part of vertebral 4. Vertebral series is rectangular, wider than long and not quadrangular as in IPS766. Furthermore, vertebrae 2–4 are less wide anteriorly. On the basis of the small preserved portion of the C1–C3 area, these elements seem rectangular.

5. Discussion

5.1. Taxonomy and nomenclature of subgenus *Temnoclemmys*

Ptychogaster (*Temnoclemmys*) *batalleri*—the type species of subgenus *Temnoclemmys*—has a complex nomenclatural history. The first name applied to this taxon was *Emys egarensis*, erected by *Bataller* (1926) on the basis of material from TS (see above). The author, however, failed to describe the material, so subsequently *Bergounioux* (1931) considered it to be a nomen nudum. Such a contention is further strengthened by the fact that, although *Bataller* (1926) figured the holotype, he did not refer to it within the text, and in the plate he incorrectly labeled it as *Testudo* sp. *Bergounioux* (1931) therefore described a new species, *Clemmys batalleri*, based on the same specimen. This was accepted by *Bataller* (1956), who nevertheless misspelled the species nomen as “*batallery*” and further incorrectly attributed the authorship to *Bergounioux* (1938) instead of *Bergounioux* (1931).

Later on, *Bergounioux* (1957a) erected the genus *Temnoclemmys* to reallocate *Clemmys batalleri* and three newly-described species of the genus: *Temnoclemmys cordiformis* and *Temnoclemmys vallesensis* from Viladecavalls (MN10), and *Temnoclemmys elongata* from Hostalets de Pierola Superior (MN9). *Bergounioux* (1957a, published in February) described the new taxa without figuring the material, designating a holotype, or indicating which of the species must be considered the type species of the new genus. These results were summarized a few months later by *Bergounioux* (1957b, published in August), who cited the three new species as “sp. nov.” (when in fact they had been already described by himself) and moreover reported (presumably incorrectly) the occurrence of *T. elongata* from both HP and VC. A third paper, published by the same

author in the same year (*Bergounioux*, 1957c), is merely a translation into Spanish of his former paper in French (*Bergounioux*, 1957a).

According to the Code (ICZN, 1999, Art. 13.1) the descriptions provided by *Bergounioux* (1957a) suffice the requirements for these species nomina to be valid. In contrast, this publication does not fulfill the requirements of Art. 68 regarding the fixation of a type species, so that the genus-group name *Temnoclemmys* *Bergounioux*, 1957 is not nomenclaturally valid (Art. 13.3). *Bergounioux* (1958) described again (and in greater detail) the genus *Temnoclemmys* as “nov. gen.”, together with the four species that he distinguished among this genus: *T. batalleri* from TS and VC; *T. cordiformis* and *T. vallesensis* from VC; and *T. elongata*, only from HPS. *Bergounioux* (1958) explicitly designated *T. batalleri* as the type species (“genotype”) of *Temnoclemmys*, and further described and figured the remaining three species. Accordingly, the authorship of the genus must be attributed to *Bergounioux* (1958), instead of any of his three preceding publications appeared the year before (contra *Lapparent de Broin*, 2000, who attributed the authorship of *Temnoclemmys* to *Bergounioux*, 1957).

Jiménez (1976) considered that both *Temnoclemmys* and the various species of this genus erected by *Bergounioux* (1958) were not taxonomically valid, and referred to them all as “*Mauremys*” *batalleri*. *de Broin* (1977), in contrast, considered *Temnoclemmys* as a valid subgenus within the genus *Ptychogaster* *Pomel*, 1847, and her proposal was subsequently followed by *Jiménez Fuentes and Martín de Jesús* (1991) as well as by *Lapparent de Broin* (2000). In this regard, it should be noted that the material from Venta del Moro attributed to “*Mauremys*” cf. *batalleri* by *Jiménez* (1976) does belong in fact to *Mauremys* sp. (*Lapparent de Broin*, 2000). *Jiménez Fuentes and Martín de Jesús* (1991) explicitly considered that *T. vallesensis* and *T. elongata* are synonyms of *P. (T.) batalleri*, but concluded that *T. cordiformis* must be considered a nomen nudum. In contrast, *Lapparent de Broin* (2000) (see also *de Broin*, 1977) considered that these three nominal taxa would be junior subjective synonyms of *P. (T.) batalleri* (*Bergounioux*, 1931), for which *Lapparent de Broin* (2000) provided an emended diagnosis.

Currently, three different valid species of the subgenus *Temnoclemmys* are recognized (*Lapparent de Broin*, 2000; *Murelaga et al.*, 1999, 2002): *P. (T.) cayluxensis*, from the Oligocene of France; *P. (T.) bardenensis*, from the Early Miocene of Spain; and *P. (T.) batalleri*, from the Middle to the Late Miocene of Spain and France. The scarce and fragmentary material available for *P. bardenensis* (*Murelaga et al.*, 1999, 2002) and *P. cayluxensis* (*Lapparent de Broin*, 2000, p. 244; *Lydekker*, 1889) precludes evaluating some of the features that we consider diagnostic of subgenus *Temnoclemmys*, namely: the length of the peripherals 1–2; the length of the nuchal and the shape of the posterior lobe of the plastron (in the two above-mentioned species); and the length of the cervical (only not preserved in *P. cayluxensis*). However, other features preserved in these taxa—small size, contour of the anterior lobe of the plastron, shape of the epiplastral lip, and in *P. bardenensis* also the length of the cervical—enable an unambiguous attribution of these species to the subgenus *Temnoclemmys* instead of

Ptychogaster s.s. On the other hand, differences compared to *P. (T.) batalleri* (see our emended diagnosis for the latter species above) confirm the distinct species status of both *P. (T.) cayluxensis* and *P. (T.) bardenensis*. In particular, the morphology of the epiplastral lip enables to distinguish the latter two species (both between one another, and also from the type species of *Temnoclemmys*), whereas the morphology of the anterior lobe of the plastron further enables to distinguish *P. cayluxensis* from the remaining two species of this subgenus. Overall, in spite of the scarcity of the available material for *Temnoclemmys* species other than *P. (T.) batalleri*, their preserved morphology enables an attribution to this subgenus and also confirms their distinct species status—in further agreement with their older age.

A fourth nominal taxon, *Ptychogaster francofurtanus* Reinach, 1900 from the Miocene of Germany, might be also attributable to subgenus *Temnoclemmys*. This binomen is nomenclaturally valid, even though (to our knowledge) it has not been employed by subsequent authors after its original description. This species was erected on the basis of several shell remains—peripherals 5–9 (Reinach, 1900: pl. 20 figs. 1–2), a partial nuchal (Reinach, 1900: pl. 20 fig. 3), the anterior portion of the plastron (Reinach, 1900: pl. 20 figs. 4–6)—most likely attributable to a single individual, and recovered from the MN3 locality of Frankfurt-Nordbassin (Reinach, 1900: 56–58). The ligamentous area in peripheral 7 confirms an attribution to *Ptychogaster* s.l., whereas the short cervical further suggests an attribution to *Temnoclemmys*. Among the species of the latter genus, the material described by Reinach (1900) most closely resembles *P. (T.) batalleri* in the morphology of the anterior portion of the plastron, differing from *P. (T.) bardenensis* by the less concave dorsal epiplastral lip that is also thicker throughout all of its width, and from *P. (T.) cayluxensis* by the straighter and non-protruding anterior margin. However, due to incomplete preservation, the tapering of the posterior lobe of the plastron characteristic of *Temnoclemmys* cannot be ascertained in *P. francofurtanus*. We therefore consider that the morphology preserved by the holotype and only known specimen of this taxon is insufficient to conclude that it belongs to the same species than *P. (T.) batalleri*, and that additional remains would be required to confirm its tentative attribution to subgenus *Temnoclemmys*. We consequently conclude that *P. (?Temnoclemmys) francofurtanus* Reinach, 1900 is currently best considered a nomen dubium—i.e., a nomenclaturally valid name of doubtful taxonomic application. If additional material shows that *P. francofurtanus* is a senior subjective synonym of *P. (T.) batalleri*, Reinach's (1900) name would take precedence. This would go against prevailing usage and might cause confusion, but given that the provision of Article 23.9.1.1 of the Code (“the senior synonym. . . has not been used as a valid name after 1899”) cannot be fulfilled, reversal of precedence would not be possible without referring the case to the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN: article 23.9.3).

Two of the three nominal species of *Temnoclemmys* erected by Bergounioux (1957a)—*T. elongata* and *T. vallesensis*—are attributable to subgenus *Temnoclemmys* because they display the diagnostic features of this subgenus (e.g., very thick dorsal epiplastral lip, short cervical,

trapezoid anterior margin of the plastron and tapering posterior margin of the plastron; see diagnosis above for further details). Moreover, the two above-mentioned nominal taxa are considered here junior synonyms of *P. (T.) batalleri*, because they display the same morphology of the dorsal epiplastral lip and of the anterior margin of the plastron—which enable a distinction of this species from both *P. bardenensis* and *P. cayluxensis*. Therefore, the minor differences originally employed by Bergounioux (1957a, 1958) to distinguish these species (based on the shape of the carapace) are not considered diagnostic, being merely attributable to sexual dimorphism or intraspecific variability. In contrast, we conclude that the nominal taxon *T. cordiformis* Bergounioux, 1957a must be considered a nomen vanum, instead of a junior subjective synonym of *P. batalleri* as suggested by Lapparent de Broin, 2000. *Temnoclemmys batalleri* was originally erected by Bergounioux (1957a: 1237; see also Bergounioux, 1957b: 40, 1957c: 164, 1958: 189, figs. 20–21, pl. 37) on the basis of a partial shell without number from VC from the former Villalta's collection—which, according to Jiménez Fuentes and Martín de Jesús (1991), is currently lost. Jiménez Fuentes and Martín de Jesús (1991) concluded that, given the meager description provided by Bergounioux (1958) and the loss of the holotype, *T. cordiformis* should be considered a nomen nudum. In fact, based on the authors' reasoning (according to which the remains used to erect the species cannot even be identified at the family level), *T. cordiformis* should be considered instead a nomen vanum. The holotype of this nominal taxon is poorly preserved and further displays the neural plates displaced to the left side relative to the vertebral scutes. Bergounioux (1958) attributed the displacement to taphonomic distortion, when in fact this more likely reflects some kind of pathology. In any case, based on the description and figures provided by Bergounioux (1958), this specimen cannot correspond to a ptychogasterine—as indicated by the lack of ptychogasterid spikes, the situation of the humeropectoral sulcus below the entoplastron (without any overlap), and the rounded (instead of markedly elongate) shape of the shell (about 10 cm in length and 9 cm in width). Moreover, the possession of a hexagonal (instead of octagonal) neural 2 further conclusively discounts an attribution to the genus *Ptychogaster*. The specimen might belong to a testudinid or to a non-ptychogasterine geoemydid, and even if it was not lost, it is probably too poorly preserved to be able to discern its taxonomic affinities. Therefore, the nominal taxon *T. cordiformis*, although nomenclaturally valid, is here considered a nomen vanum.

5.2. Taxonomic attribution of the described remains

***Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri*:** Most of the new ptychogasterine material from the Vallès-Penedès described here can be ascribed to *P. (T.) batalleri*. This is the case not only for the material coming from the areas of Viladecavalls and els Hostalets, but also from the partial shell from EDAR in the area of Sabadell. The latter shows a short cervical and a slightly elongated nuchal, together with the same general morphology of the dorsal epiplastral lip, that characterize *P. (T.) batalleri*. Regardless

of the difference in size, IPS766 displays a much wider, shorter and less concave shell compared to *Ptychogaster* s.s., being morphologically similar to the classical material of *P. (T.) batalleri*, such as IPS2071, MGSB25319B, MGSB31662B and specimens A and B from VC. The new material from the area of Viladecavalls, in turn, can be attributed to *P. (T.) batalleri* on the basis of the trapezoidal contour of the anterior plastral lobe as well as the morphology of the dorsal epiplastral lip (in the case of IPS35267), and based on the narrowing of the posterior lobe of the plastron (in the case of IPS36059 and IPS35288). The newly reported material from ACM, CM and HP can be similarly ascribed to *P. (T.) batalleri* based mainly on the morphology of the epiplastral dorsal lip, which resembles that of the lectotype as well as of IPS696 from HPS. The new material from the area of Hostaletes (IPS64024, IPS20439 and MGS31699) shows a trapezoidal dorsal epiplastral lip that is thick throughout its width, little concave and medially narrower, which discounts an alternative attribution to *P. (T.) bardenensis* or *P. (T.) caulexensis*. The new material from ACM, in the area of els Hostaletes, further enables to conclusively show that *P. (T.) batalleri* was already present from the early MN7+8 onwards in the Vallès-Penedès Basin, which was not possible to ascertain on the basis of the previously-available material from this area, due to stratigraphic provenance uncertainties. This agrees with the range of *P. (T.) batalleri* in France (Hervet, 2003; Lapparent de Broin, 2000), where it is already recorded in the Middle Miocene localities of Sansan (MN6) and La Grive-Saint-Alban (MN7+8)—further extending into the Turolian, as recorded in the sites of Aubignas I (MN11) and Aubignas II (MN12).

Most significantly, the new material reported here from Can Rabassa helps to solve a long-lasting taxonomic problem regarding another taxon erected by Bergounioux, namely *Testudo celonica* Bergounioux, 1958. This species was described on the basis of Vallesian material from CR in Sant Celoni (holotype MGSB25319A; see Jiménez Fuentes and Martín de Jesús, 1991), which had been first figured (but not described) as a “new turtle” from Sant Celoni by Bataller (1956: pls. 1–4). Auffenberg (1974) considered that this taxon was likely a junior subjective synonym of *Testudo antiqua* Bronn, 1831, but Jiménez Fuentes and Martín de Jesús (1991) reassigned it to the genus *Ptychogaster*. This attribution was later confirmed by Lapparent de Broin (2000), according to whom the holotype of “*Testudo*” *celonica* would belong to *Ptychogaster* s.s. The new material reported here from the type locality, however, leads us to conclude that this taxon must be assigned instead to the subgenus *Temnoclemmys*, and in particular to *P. (T.) batalleri*. Such a contention is supported by the shorter cervical, slightly elongated nuchal, the absence of the well-developed peripherals 1–3, and the hexagonal neural 4, among other features related to the dorsal epiplastral lip. Accordingly, we conclude that *Testudo celonica* is but another junior subjective synonym of *P. (T.) batalleri*.

Ptychogaster (Temnoclemmys) sp.: Among the newly reported material, a few specimens can be attributed to the subgenus *Temnoclemmys* but must be left unassigned at the species level. These remains display the main

autapomorphy of *Temnoclemmys*—trapezoidal and thick dorsal epiplastral lip (Lapparent de Broin, 2000; Murelaga et al., 2002)—as well as other features of this subgenus, such as the lack of well-developed peripherals 1–2 with strong anterior expansions and reduced axillary buttresses (Hervet, 2003, 2006). The Vallès-Penedès specimens are similar to those of *P. (T.) bardenensis* from the slightly older locality of Las Bardenas (MN3) in Spain (Murelaga et al., 1999, 2002), as shown by the slightly narrow, short and trapezoidal dorsal epiplastral lip, as well as the slightly protruding anterior edge of the anterior plastral lobe. However, IPS64020 differs from *P. (T.) bardenensis* by the medially less concave and much thicker dorsal epiplastral lip throughout its width (Murelaga et al., 1999, 2002). This would in principle discount an attribution to this species, although it should be taken into account that such a feature is quite variable in *P. (T.) batalleri* from the Vallès-Penedès Basin (see above). In turn, the fragmentary new remains from CC may be attributable to either *P. (T.) batalleri* or *P. (T.) bardenensis*, because the peripheral series is unknown for the latter species. Therefore, we refrain from providing a specific attribution for these remains, which in any case constitute the oldest record of the subgenus *Temnoclemmys* in the Vallès-Penedès Basin—its first appearance datum in this basin being as old as that of *Ptychogaster* s.s. (see below).

Ptychogaster (Ptychogaster) sp.: Finally, some of the described specimens are attributable to the genus *Ptychogaster*—as indicated among others by the completely ligamentous union between hypoplastron and peripherals and the presence of a hinge between hyoplastron-hypoplastron (Hervet, 2006; Murelaga et al., 2002) in IPS64019—and more specifically to subgenus *Ptychogaster*—based on the presence of elongated nuchals and very narrow and elongated dorsal epiplastral lip, as well as on the lack of the diagnostic features of *Temnoclemmys*. Moreover, the dimensions of the available fragmentary remains suggest a shell size consistent with species of subgenus *Ptychogaster*, but larger than those of *Temnoclemmys*.

The described specimens from the Early Miocene of Can Canals and El Canyet are very similar to those of *P. (P.) ronheimensis* from the MP22 (Early Oligocene) of Germany (Groessens-Van Dyck and Schleich, 1985) and the MN3 (Early Miocene) of Spain (Murelaga et al., 1999). Similarities include the relatively large size and slenderness of the peripheral 7 of IPS64019—much more robust in *P. sansaniensis*; the narrow and not markedly convex contour of the anterior plastral lobe of IPS64018 (wider and more convex in *P. sansaniensis*); and the slightly narrow and relatively short epiplastral lip of IPS64018 (narrower and more elongated in other species of *Ptychogaster* s.s.). In spite of these similarities with *P. (P.) ronheimensis*, the anterior edge of the anterior plastral lobe of IPS64018 is more concave than in the specimens from the type locality (Ronheim), in which it tends to be transversally or medially protruding, thus more closely resembling the Spanish specimens attributed to the same species and also those of *P. (P.) sansaniensis* from France. The lack of preservation of other diagnostic features of *P. (P.) ronheimensis*—the hexagonal neural 4 (instead of octagonal as in *P. griepiacensis*

and *P. emydoides*), the position of the humeropectoral sulcus coinciding with the entoplastron-hyoplastron suture (instead of being situated in the middle of the entoplastron as in *P. sansaniensis*), and the wide and anteriorly little convex plastron (instead of wider and more convex, filling more extensively the openings of the shell, as in other species of *Ptychogaster* s.s.)—hinders an attribution to the species level for the EC and CC material.

The younger material from els Hostalets de Pierola, in turn, can be attributed to *Ptychogaster* s.s. on the basis of the following features (Hervet, 2006): the narrow anterior edge of the anterior plastral lobe as well as elongated epiplastral lip in IPS64022; and the presence of a pair of pronounced thickenings on ventral face of nuchal in IPS64023. Both specimens are very similar to those of *P. (P.) sansaniensis* from MN6 of Sansan (France). Thus, IPS64022 resembles the latter species in the dorsally-elongated (quadrangular) epiplastral lip, but differs from it regarding the length of the gulars—proportionally longer and covering the anterior portion of the entoplastron in IPS64022, whereas in *P. sansaniensis* they are very elongated (at least twice longer than the humeral; Lapparent de Broin, 2000). IPS64023, in turn, resembles *P. sansaniensis* in the large cervical, the well-developed of the internal ventral overlap of cervical, and the anteriorly narrow vertebral 1. The two former features are synapomorphies shared with *P. emydoides* (so they cannot unequivocally confirm an attribution to *P. sansaniensis*), whereas the shape of the vertebral 1 is a highly variable feature, as shown by the specimens from MN2 of Saint-Gerand-le-Puy in France (de Broin, 1977).

Although the available remains of *Ptychogaster* s.s. from the Vallès-Penedès Basin are too scarce to provide a taxonomic assignment at the species level, they enable for the first time the report of this subgenus from this basin. The material from EC and CC, which shows some resemblances to *P. ronheimensis*, indicates that *Ptychogaster* s.s. was already recorded in the Vallès-Penedès by the late Early Miocene. The material from els Hostalets de Pierola, in contrast, shows some more derived features within this subgenus and is thus closer to *P. sansaniensis* and *P. emydoides*. IPS64022 indicates that this subgenus was recorded in the Vallès-Penedès Basin until at least the Late Aragonian (MN7+8), although an Early Vallesian (MN9) age cannot be excluded for IPS64023.

5.3. The distinctiveness of *Temnoclemmys*

Temnoclemmys has been considered a neotenic form compared to other *Ptychogaster* (Lapparent de Broin, 2000; see also Murelaga et al., 2002), in spite of being distinguishable from juveniles of the latter in several features, such as a short cervical in dorsal and internal view, slightly narrowed and short dorsal epiplastral lip, narrower posterior lobe of the plastron, wider nuchal, and lack of well-developed peripherals 1–2 with strong anterior expansions. Hervet (2006) and Murelaga et al. (2002) considered that *Temnoclemmys* would be neotenic (and, hence, a pedomorphic, or juvenilized, form) compared to *Ptychogaster* s.s. merely based on the reduced adult size (small specimens with

well closed, often obliterated sutures), as well as the short anal notch with straight borders, of the former. The size of the anal notch may be variable among individuals and related to sexual dimorphism, regardless of ontogenetic stage, as shown by some extant geoemydids (Pritchard, 2008). Moreover, the new material from EDAR described here indicates that differences in size between the two subgenera are less marked than previously thought. In fact, size in itself is not a valid criterion for inferring the polarity of heterochronic change (Alba, 2002). The latter must be based instead on whether a particular taxon displays a juvenilized (pedomorphic) or overdeveloped (peramorphic) morphology (irrespective of size) compared to its presumed ancestor (Alba, 2002; Alberch et al., 1979; Gould, 1977). Without a sound phylogenetic hypothesis and ontogenetic data for these taxa, it is not even possible to determine the polarity of heterochronic change, so that the neotenic hypothesis for *Temnoclemmys* remains to be tested.

Taxonomically, the subgenera *Ptychogaster* and *Temnoclemmys* can be distinguished based on several features, as shown by the diagnoses provided in this paper. However, their phylogenetic relationships remain uncertain. Hervet (2006) performed a preliminary cladistic analysis of several western European *ptychogasterines*, but explicitly refrained from including *Temnoclemmys* because of its purported pedomorphic status—which, according to this author, would create problems for the definition and polarization of characters. Hervet (2006) did, however, not explain what problems the purported pedomorphosis (i.e., juvenilization) of *Temnoclemmys* imposed on phylogenetic reconstruction. Recently, a preliminary cladistic analysis based on Hervet's (2006) matrix, but further incorporating *P. (T.) batalleri*, supported a sister-taxon status between *Temnoclemmys* and *Ptychogaster* s.s., although the internal phylogeny of the latter subgenus was not fully resolved (Luján et al., 2013b). This is consistent with the results of this paper, which show that *Temnoclemmys* and *Ptychogaster* can be distinguished from one another on the basis of morphologic shell features.

The use of subgenera is not very frequent in testudinoid systematics. This fact raises the issue of whether *Ptychogaster* and *Temnoclemmys* might be better distinguished at the genus instead of subgenus rank. Here, we maintain the distinction between these taxa at the subgeneric level, in agreement with the usage by previous authors (Hervet, 2003; Lapparent de Broin, 2000, 2001; Murelaga et al., 1999, 2002), because the shell characters that distinguish the two taxa are not very numerous. This fact notwithstanding, a more extensive study, further incorporating cranial and non-shell postcranial features (currently unknown for *Temnoclemmys*) might eventually support elevating the latter taxon at the genus rank. In order to do so, a more comprehensive cladistic analysis—incorporating not only more characters but also a wider representation of both extinct and extant geoemydids than in Hervet (2006)—would be required in order to confirm the sister-taxon relationship between *Temnoclemmys* and *Ptychogaster* s.s., as well as to test the purported monophyly of the *Ptychogasterinae* and their phylogenetic position among the *Geoemydidae*.

6. Summary and conclusions

The following *Ptychogasterinae* are recorded in the Vallès-Penedès Basin: *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) sp. (MN4, MN7 + 8 and MN9?), representing the first record of subgenus *Ptychogaster* from this basin; *P. (Temnoclemmys)* sp. (MN4), indicating that the first appearance datum of subgenus *Temnoclemmys* is at least as old as that of the nominotypical one; and *P. (T.) batalleri* (MN7 + 8 to MN10), including most of the described material, and unequivocally showing the presence of this taxon also in the late Middle Miocene. Although some of the newly reported remains attain a larger size than previously recorded, the morphology of the studied specimens supports that a single species of *Temnoclemmys* is present in the Vallès-Penedès Basin during the Late Aragonian and Vallesian. Previously-unpublished material further indicates that *Testudo celonica* is another junior synonym of *P. (T.) batalleri*, like the nominal taxa *Temnoclemmys elongata* and *Temnoclemmys vallesensis*. In contrast, *Temnoclemmys cordiformis* is considered a nomen vanum of uncertain taxonomic affinities, whereas *Ptychogaster francofurtanus* is tentatively assigned to subgenus *Temnoclemmys* and provisionally considered a nomen dubium.

Acknowledgments

This work has been funded by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2011-28681, CLG2010-21672, RYC-2009-04533 to D.M.A., and JCI-2010-08241 to I.C.-V.), the Generalitat de Catalunya (2009 SGR 754 GRC, and AGAUR's predoctoral grant FI-DGR 2012 to À.H.L.) and the University of Torino (Fondi ex-60% to M.D.). Fieldwork at ACM was funded by CESPÀ Gestió de Residuos, S.A.U. We thank A. Martínez and Q. Soler for the temporary loan of extant specimens for comparison, the staff of the Preparation Division of the ICP for the preparation of the fossil specimens, B. Azanza and M. Rabi for providing several references, the reviewers J. Claude and M. Rabi for helpful comments that improved a previous version of this paper, and the following curators or researchers for permission to study fossil material under their care: F. Lapparent de Broin (MNHN, Paris); E. Jiménez (Sala de las Tortugas de la Universidad de Salamanca); Vicenç Vicedo (MGB, Barcelona); and S. Calzada (MGSB, Barcelona).

References

Adserà, P., Calzada, S., 2009. Holotipos y neotipos depositados en el MGSB (2000–2008) y addenda al Catálogo y a los Suplementos. *Scripta Mus. Geol. Sem. Barcinon. Ser. Palaeontol.* 8, 3–28.

Agustí, J., Cabrera, L., Moyà-Solà, S., 1985. Sinopsis estratigráfica del Neógeno de la fosa del Vallès-Penedès. *Paleontol. Evol.* 18, 57–81.

Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Parés, J.M., 1997. The Vallesian mammal succession in the Vallès-Penedès basin (Northeast Spain): paleomagnetic calibration and correlation with global events. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 133, 149–180.

Alba, D.M., 2002. Shape and stage in heterochronic models. In: Minugh-Purvis, N., McNamara, K.J. (Eds.), *Human Evolution through Developmental Change*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, pp. 28–50.

Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Rotgers, C., Furió, M., Angelone, C., Köhler, M., Garcés, M., Cabrera, L., Almécija, S., Obradó, P., 2006. Los vertebrados fósiles del Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, l'Anoia, Cataluña), una sucesión

de localidades del Aragoniense superior (MN6 y MN7 + 8) de la cuenca del Vallès-Penedès. Campañas 2002–2003, 2004 y 2005. *Estud. Geol.* 62, 295–312.

Alba, D.M., Carmona, R., Bolet, A., Robles, J.M., Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Sanisidro, Ó., Rifà, E., Balaguer, J., Checa, L., Luján, À.H., Tomàs, M., Moyà-Solà, S., 2010. Intervención paleontológica en la Autovía Orbital de Barcelona B-40, tramo Olesa de Montserrat–Viladecavalls: Resultados preliminares. *Cidaris* 30, 51–59.

Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., 2011. Parada 3. El Aragoniense superior y la transición con el Vallesense: Can Mata y la exposición paleontológica de els Hostalets de Pierola. *Paleontol. Evol. Mem. Esp.* 6, 95–109.

Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F., Wake, D.B., 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5, 296–317.

Auffenberg, W., 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bull. Florida. State Mus.* 18, 121–251.

Bartrina, M.T., Cabrera, L., Jurado, M.J., Guimerà, J., Roca, E., 1992. Evolution of the central Catalan margin of the Valencia trough (western Mediterranean). *Tectonophysics* 203, 219–247.

Bataller, J.R., 1926. Estudio de los restos de tortugas recientemente encontrados en Cataluña. *Bol. Inst. Geol. Min. Esp.* 46, 145–162.

Bataller, J.R., 1956. Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Curs. Conf. Inst. Lucas Mallada* 3, 11–28.

Batsch, A.J., 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena.

Bergounioux, F.-M., 1931. Sur une *Clemmys* du Pontien catalan. *Bull. Soc. Hist. Nat Toulouse* 61, 72–78.

Bergounioux, F.-M., 1935. Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mem. Soc. Geol. France* 25, 1–215.

Bergounioux, F.-M., 1937. Relations faunistiques entre les Chéloniens fossiles de l'Espagne et de la France. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. Fr.* 204, 793–795.

Bergounioux, F.-M., 1938. Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 72, 257–288.

Bergounioux, F.-M., 1957a. *Temnoclemmys*, nouveau genre de Chéloniens lacustres du Néogène de Catalogne. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. Fr.* 244, 1236–1238.

Bergounioux, F.M., 1957b. Les Reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Bol. Inf. Inst. Paleontol. Sabadell* 8–9, 39–41.

Bergounioux, F.M., 1957c. *Temnoclemmys*, género nuevo de los Chéloniens lacustres del Neógeno de Cataluña. *Not. Com. Ins. Geol. Min.* 47, 161–166.

Bergounioux, F.M., 1958. Les Reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estud. Geol.* 14, 129–219.

Boda, A., 1927. *Clemmydopsis sopronensis*, n. g. n. sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. *Centralbl. Mineral. Geol. Paläontol.* B 9, 375–383.

Bronn, H.G., 1831. *Testudo antiqna*, eine im Süßwasser-Gypse von Hohenhöven Untergegangene. *Verh. Leop. Carol. Akad. Naturf.* 15, 201–216.

Cabrera, L., Calvet, F., Guimerà, J., Permanyer, A., 1991. El registro sedimentario miocénico en los semigrabens del Vallès-Penedès y de El Camp: organización secuencial y relaciones tectónica-sedimentación, I Congreso Grupo Español del Terciario, Libro-Guía Excursión n°4. Vic.

Cabrera, L., Roca, E., Garcés, M., de Porta, J., 2004. Estratigrafía y evolución tectonosedimentaria oligocena superior-neógena del sector central del margen catalán (Cadena Costero-Catalana). In: Vera, J.A. (Ed.), *Geología de España*. Sociedad Geológica de España/Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 569–573.

Calzada, S., Urquiola, M., 1992. Catálogo de los holotipos conservados en el Museo Geológico del Seminario de Barcelona. *Trab. Mus. Geol. Sem.* 223, 1–127.

Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., 2011a. Registro paleontológico continental del Mioceno de la cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontol. Evol. Mem. Esp.* 6, 55–80.

Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Garcés, M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., 2011b. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. *Proc. Natl Acad. Sci. U S A* 108, 5554–5559.

Claude, J., 2006. Convergence induced by plastral kinesis and phylogenetic constraints in Testudinoidea: a geometric morphometric assessment. *Russ. J. Herpetol.* 13, 34–55.

Cope, E.D., 1868. On the origin of genera. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 20, 242–300.

de Broin, F., 1977. Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat.* 38, 1–366.

- de Gibert, J.M., Casanovas-Vilar, I., 2011. Contexto geológico del Mioceno de la cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontol. Evol. Mem. Esp.* 6, 39–45.
- De Stefano, G., 1903. *Ptychogaster* miocenici della Francia conservati nel Museo di Storia naturale di Parigi. *Palaeontogr. Ital.* 9, 61–94.
- Förster, B., Becker, B., 1888. Über Schildkrötenreste aus dem Oligozän des Sundgaus. *Mitt. Comm. Geol. Land. -Unters. Elsass-Lothr.* 1, 215–228.
- Fritz, U., Havas, P., 2007. Checklist of chelonians of the world. *Vert. Zool.* 57, 149–368.
- Gould, S.J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Groessens-Van Dyck, M.C., Schleich, H.H., 1985. Nouveaux matériels de Reptiles du tertiaire d'Allemagne. 4. Nouveaux matériels des tortues (*Ptychogaster/Ergilemys*) de la localité Oligocène moyen de Ronheim (Sud de l'Allemagne). *Munch. Geowiss. Abh. A* 4, 17–66.
- Hervet, S., 2003. Le groupe «*Paleochelys* sensu lato–*Mauremys*» dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paleobiogéographie. PhD. dissertation. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Hervet, S., 2004a. A new genus of 'Ptychogasteridae' (Chelonii, Testudinoidea) from the Geiseltal (Lutetian of Germany). *C. R. Palevol* 3, 125–132.
- Hervet, S., 2004b. Systématique du groupe «*Palaeochelys* sensu lato–*Mauremys*» (Chelonii, Testudinoidea) du Tertiaire d'Europe occidentale : principaux résultats. *Ann. Paleontol.* 90, 13–78.
- Hervet, S., 2006. The oldest European ptychogasterid turtle (Testudinoidea) from the Lowermost Eocene amber locality of le Quesnoy (France, Ypresian, MP7). *J. Vert. Paleontol.* 26, 839–848.
- Hummel, K., 1935. Schildkröten aus der mitteozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leopold.* (n. ser.) 2, 457–483.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, fourth ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- Jiménez, E., 1976. Quelonios fósiles de Venta del Moro (Valencia). *Trab. Neog. Cuat.* 5, 117–128.
- Jiménez Fuentes, E., Martín de Jesús, S., 1991. Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Rev. Esp. Paleontol.* 6, 98–106.
- Khosatzky, L.I., Młynarski, M., 1966. Fossil tortoises of the genus *Geomyda* Gray, 1834 (s. lat.) of Europe. *Acta Zool. Cracov.* 11, 397–417.
- Lapparent de Broin, F., 2000. Les Chéloniens de Sansan. In: Ginsburg, L. (Ed.). *La Faune miocène de Sansan et son Environment*. *Mem. Mus. Natl Hist. Nat.* 183, 219–261.
- Lapparent de Broin, F., 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4, 155–217.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classis, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Vol. 1. *Regnum Animale*. Editio Decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm.
- Luján, À.H., Delfino, M., Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., 2013a. New remains and taxonomic revision of the genus *Ptychogaster* in the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula) [Abstract]. In: Navas-Parejo, P., Martínez-Pérez, C., Pla-Pueyo, S. (Eds.), *Trending Topics in Palaeontology*. Book of abstracts of the XI Meeting of Young Researchers in Palaeontology. Atarfe, Granada, pp. 64–66.
- Luján, À.H., Delfino, M., Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., 2013b. *Ptychogasterinae* (Testudines: Geoemydidae) in the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula): new remains and taxonomic revision [Abstract]. *J. Vert. Paleontol.* 33 (Suppl. 1), 165.
- Lydekker, R., 1889. *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History)*. Part III. Chelonina. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Marmi, J., Luján, À.H., 2012. An overview of the threatened phylogenetic diversity of living testudines based on a review of the complex evolutionary history of turtles. In: Cosgrove, M.J., Roe, S.A. (Eds.), *Turtles: Anatomy, Ecology and Conservation*. Nova Science Publishers, New York, pp. 117–150.
- Miklas-Tempfer, P.M., 2003. The Miocene herpetofaunas of Grund (Caudata; Chelonii, Sauria, Serpentes) and Mühlbach am Manhartsberg (Chelonii, Sauria, Amphibia, Serpentes), Lower Austria. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 104A, 195–235.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Cabrera, L., Garcés, M., Almécija, S., Beamud, E., 2009. First partial face and upper dentition of the Middle Miocene hominoid *Dryopithecus fontani* from Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, NE Spain): taxonomic and phylogenetic implications. *Am. J. Phys. Anthropol.* 139, 126–145.
- Murelaga, X., Lapparent de Broin, F., Pereda Suberbiola, X., Astibia, H., 1999. Deux nouvelles espèces de chéloniens dans le Miocène inférieur du bassin de l'Èbre (Bardenas Reales de Navarre). *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. IIa* 328, 423–429.
- Murelaga, X., Pereda Suberbiola, X., Lapparent de Broin, F., Rage, J.C., Duffaud, S., Astibia, H., Badiola, A., 2002. Amphibians and reptiles from the Early Miocene of the Bardenas Reales of Navarre (Ebro basin, Iberian Peninsula). *Geobios* 35, 347–365.
- Pomel, A., 1847. Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bull. Soc. geol. France* 4, 378–385.
- Pritchard, P.C.H., 2008. Evolution and structure of the shell. In: Wyneken, J., Godfrey, M.H., Bels, V. (Eds.), *Biology of Turtles*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 45–83.
- Reinach, A.V., 1900. Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. *Abh. Heraus. Senck. Naturforsch. Ges.* 28, 1–244.
- Roca, E., Guimerà, J., 1992. The Neogene structure of the eastern Iberian margin: structural constraints on the crustal evolution of the Valencia Trough (Western Mediterranean). *Tectonophysics* 203, 203–218.
- Theobald, W., 1868. *Catalogue of reptiles in the museum of the Asiatic Society of Bengal*. *J. Asc. Soc.* 1868, 8–88.
- Van Dijk, P.P., Iverson, J.B., Shaffer, H.B., Bour, R., Rhodin, A.G.J., [Turtle Taxonomy Working Group], 2012. *Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, 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., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. *Chel. Res. Monogr.* 5, 000.243–000.328.

CAPÍTOL 10. MIOCENE AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE VALLÈS-PENEDÈS BASIN

Reproduït a partir de: Delfino, M., Luján, À.H., Bolet, A., Alba, D.M. Enviat. Miocene amphibians and reptiles from the Vallès-Penedès Basin: a review. In: Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Almécija, S. (eds.), *Fossil hominoid primates from the Vallès-Penedès Basin, Vol. 1: Taxonomy*. New York: Springer.

Contribució de l'autor: Gestió de totes les restes descrites, i realització de la recerca i la redacció de la part corresponent als testudins.

III.

DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

CAPÍTOL 11. DISCUSSIÓ

Aquesta tesi ofereix una revisió actualitzada dels quelonis fòssils del Miocè i Pliocè i Pleistocè de la conca del Vallès-Penedès i del pla de Barcelona, a partir no només de l'estudi de gran part del material fòssil disponible (més de 1.400 restes, majoritàriament inèdites), sinó també d'una exhaustiva revisió de la literatura publicada prèviament. Alguns tàxons han estat estudiats amb més profunditat (capítols 6–10), sobretot des d'un punt de vista taxonòmic i filogenètic, però també atenent a les implicacions cronostatigràfiques i paleobiogeogràfiques. Atès que cada capítol té la seva pròpia discussió i conclusions, en aquesta Discussió s'ha optat per fer dos gran apartats: en el primer, es discuteixen els principals avenços recents en el coneixement dels quelonis d'aquesta àrea geogràfica (tant pel que fa als testudins terrestres com als d'aigua dolça), a partir de la informació proporcionada en aquesta tesi i altres publicacions recents; en el segon apartat de la Discussió, se sintetitza la informació disponible del registre fòssil dels quelonis a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, seguint un ordre temporal (des del Miocè inferior fins al Plistocè).

11.1. Principals avenços en el coneixement dels quelonis fòssils de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona

Els quelonis fòssils representen una part important del conjunt de rèptils fòssils del Vallès-Penedès, tal i com es pot veure en la revisió de l'herpetofauna miocena d'aquesta conca del capítol 10. Les restes de paleoherpetofauna del Vallès-Penedès s'han estudiat des de fa més de cent anys (Bataller, 1926, 1941, 1956; Bergounioux, 1931, 1937, 1938, 1951, 1957a,b,c, 1958), però la majoria dels treballs publicats durant el segle XX únicament han reportat la presència d'aquests tàxons en llistes faunístiques, sovint sense cap mena de descripció (e.g., Bataller, 1941; Crusafont Pairó & Villalta, 1952; Crusafont et al., 1955; Bergounioux, 1957b; Alba et al., 2006a,b, 2010). Malgrat això, alguns grups com les tortugues van ser estudiats més detalladament, tot i que les descripcions eren, en general, bastant curtes i poc detallades (Bataller, 1926; Bergounioux 1931, 1951). De fet, Bergounioux (1938, 1958) va ser el primer en realitzar una revisió de la fauna de quelonis

de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, proporcionant a més una diagnosi esmenada per a totes les espècies. Malauradament, aquests darrers estudis daten de fa més de 50 anys, durant els quals no s'ha dut a terme cap tipus d'investigació sistemàtica i detallada, ni cap revisió taxonòmica dels diversos grups de quelonis representats en el registre fòssil del Neogen i Quaternari Catalunya. Aquest fou un dels principals motius, juntament amb la recuperació d'abundants noves restes durant els darrers quinze anys, que va propiciar la realització d'aquesta tesi. En aquesta, a més de dur a terme una revisió de tots els quelonis del Miocè de la conca del Vallès-Penedès (capítol 10), s'ha volgut solventar el problema esmentat més amunt mitjançant l'estudi taxonòmic aprofundit d'alguns dels tàxons més àmpliament representats, com és el cas dels geoemídids plicogasterins (tortugues d'aigua dolça) del Vallès-Penedès (i, especialment, de l'espècie *P. batalleri*; capítol 9), o dels testudínids (tortugues terrestres) de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, incloent-hi tant els de mida gran (o tortugues gegants, sobretot *Ti. richardi*; capítol 6) com els de mida més petita (*Testudo* spp.; capítols 7 i 8). A continuació, es discuteixen les principals contribucions d'aquesta tesi pel que fa a tots tres tipus de tortugues (d'aigua dolça, terrestres gegants, i terrestres de mida petita-mitjana), des d'un punt de vista principalment taxonòmic, però també biocronològic i paleobiogeogràfic.

11.1.1. Les tortugues terrestres gegants. Com hem vist en l'apartat anterior, durant el Miocè del Vallès-Penedès hi ha representades com a mínim dues espècies de testudínids gegants, que d'una banda hem atribuït a *Ti. cf. bolivari* (l'MN3–4), i de l'altra a *Ti. richardi* (MN7+8–MN10 i, temptativament, a *Ti. cf. richardi* en determinades localitats de l'MN6 i l'MN11–MN12). La principal aportació d'aquesta tesi, pel que fa a aquest grup de tortugues, es refereix a la validesa taxonòmica de *Ti. richardi*. La taxonomia de les tortugues gegants de la península Ibèrica és un tema que s'ha debatut intensament (Jiménez-Fuentes, 2000). Clàssicament se n'han distingit dues espècies (e.g., Auffenberg, 1974; Jiménez Fuentes & Carbajosa Tamargo, 1982; Jiménez Fuentes, 1984, 1985, 1994; Jiménez Fuentes et al., 1986, 1988, 1989, 1990; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991; Lapparent de Broin, 2002; vegeu també els capítols 6 i 10): *Titanchelon bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917), erigida a partir de material del Miocè mitjà (MN5–MN6)

d'Alcalá de Henares (conca de Madrid); i *Titanchelon richardi* (Bergounioux, 1938), basada en material del Miocè superior (MN9) dels Hostalets de Pierola (conca del Vallès-Penedès). Totes dues espècies es van descriure originalment dins del gènere *Testudo*, però, pocs anys després, Loveridge & Williams (1957) van proposar que totes les tortugues gegants extintes europees s'havien de transferir al gènere actual *Geochelone* Fitzinger, 1835. Durant algun temps, aquesta proposta va ser adoptada per als tàxons ibèrics (e.g., Auffenberg 1974; Mlynarski 1976; Jiménez Fuentes & Carbajosa Tamargo 1982; Jiménez Fuentes, 1984), si més no fins que Bourgat & Bour (1983) van suggerir que ambdues espècies s'havien de transferir al gènere extint *Cheirogaster* Bergounioux, 1935. Aquesta nova atribució genèrica va ser acceptada per la majoria dels autors posteriors (Hans-Volker, 1996; Lapparent de Broin, 2001, 2002; Luján et al., 2010, 2011; Pérez-García et al., 2011; Pérez-García & Murelaga, 2013; Vlachos et al., 2014; vegeu també els capítol 6) fins fa molt poc, quan Pérez-García & Vlachos (2014) van mostrar que totes les tortugues gegants del Neogen europeu constitueixen un clade distint del que inclou l'espècie tipus de *Cheirogaster*, *Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935, de l'Eocè superior i l'Oligocè inferior de França. Per a aquest clade de tortugues neògenes d'Europa, aquests autors varen erigir el gènere *Titanchelon* Pérez-García & Vlachos, 2014, amb *Ti. bolivari* com l'espècie tipus. A les conques ibèriques interiors, aquesta espècie es coneix a partir de closques parcials, material postcranial, i un crani parcial de la Ciudad Universitaria, aquest últim amb la mateixa edat que el material de la localitat tipus, Alcalá de Henares (Royo y Gómez, 1934, 1935a,b; vegeu també el capítol 6). Al Vallès-Penedès, el registre del gènere *Titanchelon* és més restringit, i fins fa poc es limitava a les citacions proporcionades per Bergounioux (1938, 1958; vegeu també Bataller, 1956). La gran majoria de les troballes posteriors d'aquesta conca (e.g., Checa Soler & Rius Font, 2003; Alba et al., 2006, 2009, 2010a,b, 2012a; Rotgers et al., 2006; Blaya Martí, 2007; Badia et al., 2008), amb l'excepció de les descrites al capítol 6 i les reportades preliminarment al capítol 10, segueixen sent majoritàriament inèdites.

Com ja s'ha esmentat més amunt, el principal problema no és l'atribució d'aquestes dues espècies a un gènere o un altre. L'article reproduït al capítol 6 (Luján et al., 2014b) es va publicar abans de la publicació de Pérez-García & Vlachos (2014) i, per tant, encara s'hi atribueixen les espècies ibèriques a *Cheirogaster*. Al capítol 10 (corresponent a un

manuscrit encara inèdit), en canvi, ja s'empra el gènere *Titanchelon* erigit per aquests autors i, de fet, es proposa per primer cop la nova combinació *Ti. richardi* per a l'espècie definida al Vallès-Penedès. La principal controvèrsia taxonòmica al respecte fa referència a la suposada sinonímia entre l'espècie tipus d'aquest gènere (*Ti. bolivari*) i l'espècie definida a partir del material del Vallès-Penedès (*Ti. richardi*). Així, mentre que molts autors han acceptat durant les darreres dècades que es tractava de dues espècies diferents (e.g., Lapparent de Broin, 2002), Jiménez Fuentes et al., (2000) van argumentar que *Cheirogaster richardi* (actualment, *Ti. richardi*) no seria sinó un sinònim subjectiu posterior de *Cheirogaster bolivari* (actualment, *Ti. bolivari*). En particular, Jiménez Fuentes et al. (2000) van argumentar que les suposades diferències en la forma del lòbul anterior del plastró (subtrapezoïdal, amb el marge anterior trilobulat a *Ti. richardi*, i subheptagonal, amb el marge anterior rectilini o lleugerament convex a *Ti. bolivari*) no es podien utilitzar per diferenciar *Ti. bolivari* de l'Aragonià i *Ti. richardi* del Vallesià, ja que aquestes característiques del plastró reflectirien el dimorfisme sexual d'aquests testudínids (vegeu també capítol 10). Això els va dur a considerar que tots dos tàxons nominals corresponien en realitat a una mateixa espècie, per a la qual *Ti. bolivari* seria el nom que té preferència. Un dels problemes per resoldre aquest debat és que l'holotip de *Ti. richardi*, un plastró descrit per Bergounioux (1938) i procedent dels nivells vallesians (MN9) dels Hostalets de Pierola (Bataller 1956; Bergounioux 1958), es va destruir durant la Guerra Civil espanyola. En el capítol 6 es descriuen els dos primers cranis coneguts de *Titanchelon* del Miocè superior del Vallès-Penedès, procedents de l'Ecoparc de Can Mata (ECM). A partir d'aquest material, es proporciona una diagnosi esmenada de *Ti. richardi*, que permet distingir aquesta espècie de *Ti. bolivari*. De fet, en aquest capítol, un dels cranis de l'ECM es designa com a neotip de *Ti. richardi*, i es considera errònia la designació prèvia com a neotip d'un plastró parcial de la localitat d'Arévalo (MN9) per Jiménez Fuentes et al., (1988), ja que no complia tots els requisits del *Codi Internacional de Nomenclatura Zoològica* (ICZN, 1999), segons els quals un neotip ha de provenir, en la mesura que sigui possible, de nivell equivalents a la localitat típica original. Al capítol 6, també es presenta una anàlisi cladística, basada en la morfologia cranial dels testudínids actuals, que dóna suport a un estret parentiu entre el gènere extint *Cheirogaster* (actualment, *Titanchelon*) i el gènere extint *Centrochelys*. En aquest capítol també es

conclou que cal un estudi de la resta de material de *Ti. richardi*, per avaluar-ne les possibles diferències en la closca i la resta del postcranial respecte a *Ti. bolivari*, així com per aclarir si totes dues espècies ibèriques tenen una distribució geogràfica i/o un rang cronostratigràfic diferents. Aquest tema, que es reprèn al capítol 10, es discuteix també a continuació amb relació a la suposada sinonímia entre tots dos tàxons, a la qual Pérez-García & Vlachos (2014) tornaren a donar suport recentment.

En una revisió dels testudínids gegants d'Europa, Pérez-García & Vlachos (2014) van ignorar les diferències cranials assenyalades al capítol 6 (Luján et al., 2014b), i consegüentment donaren suport a la sinonímia entre tots els testudínids gegants del Neogen ibèric, exclusivament sobre la base de la morfologia de la closca. El principal pretès problema segons aquests autors seria l'absència d'una closca associada al crani designat com a neotip per Luján et al. (2014b; capítol 6), de manera que aquest no es podria comparar l'holotip original (un plastró) actualment destruït. Afortunadament, aquest problema és fàcil de resoldre: tot i que el neotip no és associat a restes completes de la closca, hom disposa de nombrosos exemplars inèdits força complets de diverses localitats del Miocè superior la conca del Vallès-Penedès, incloent-hi material procedent, a l'igual de l'holotip, de l'ECM (capítol 10). La revisió d'aquest material, juntament amb les descripcions publicades de l'holotip d'Hostalets Superior (Bergonioux, 1938, 1958), corroboren l'existència de diferències morfològiques (no només pel que fa al crani, sinó també la closca) entre *Ti. richardi* i *Ti. bolivari*, les quals justifiquen a bastament el fet de considerar-les espècies distintes (vegeu el capítol 10). Concretament, els material inèdit del Vallès-Penedès reportat al capítol 10 confirma que els mascles de *Ti. richardi* presenten el lòbul anterior del plastró trilobulat, a diferència dels mascles de *Ti. bolivari*, que el presenten recte o lleugerament còncav anteriorment. Alhora, les femelles de *Ti. bolivari* mostren la mateixa forma heptagonal del lòbul anterior (però menys sobresortint) que els mascles de la mateixa espècie, mentre que, en canvi, les femelles de *Ti. richardi* tenen el lòbul anterior trapezoïdal i sense lòbuls, com els mascles de la mateixa espècie, però anteriorment més estret. Per tant, malgrat que hi ha cert dimorfisme sexual en la morfologia del lòbul anterior del plastró en totes dues espècies, les diferències entre les dues espècies són encara més marcades i permeten distingir tots dos tàxons a partir de la closca (capítol 10; contra Jiménez Fuentes & Carbajosa Tamargo,

1982; Jiménez Fuentes, 1984, 1985, 1994, 2000; Jiménez Fuentes et al., 1986, 1988, 1989, 1990; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991; Pérez-García & Murelaga, 2013; Pérez-García & Vlachos, 2014). A més, els escuts pectorals de *Ti. richardi* són romboïdals, mentre que, en canvi, els de *Ti. bolivari* són rectangulars (és a dir, els solcs humeropectoral i pectoroabdominal són paral·lels entre si; vegeu també el capítol 10). A aquestes diferències de la closca cal afegir-hi les diferències cranials, posades de manifest no només pels dos cranis de l'ECM (capítol 6), sinó també per tres nous cranis inèdits procedents d'altres localitats de la conca amb una edat similar (B40OV/S4F i ROS-D8; capítol 10). En aquest sentit, *Ti. richardi* es distingeix de *Ti. bolivari* per presentar una fossa premaxillar el·líptica (en comptes de circular), una major constricció mediolateral tant del frontal com del prefrontal, i un arc zigomàtic molt més prim i gràcil (capítols 6 i 10). Aquestes diferències es veuen també confirmades per l'estudi preliminar de dos cranis associats a closques de *Ti. bolivari*, procedents de dues localitats del Miocè mitjà (MN5) de la conca de Madrid (Maternidad de O'Donnell i Calle Bolívar; dades inèdites de l'autor).

Totes dues espècies, aparentment, no diferirien en distribució geogràfica, sinó més aviat en rang cronostratigràfic: MN5–MN7+8 per a *Ti. bolivari* a les conques ibèriques internes (dades inèdites de l'autor), i MN7+8–MN10 per *Ti. richardi* (tot i que les restes del Vallès-Penedès atribuïdes a *Ti. cf. richardi* indiquen que aquest tàxon podria tenir un rang més ampli, MN6–MN12; capítol 10). Malgrat això, a les conques ibèriques internes *Ti. richardi* no s'enregistraria fins a l'MN7+8 (superposant-se en rang estratigràfic amb *Ti. bolivari*) i, sobretot, durant tot el Vallesjà, mentre que a la conca del Vallès-Penedès *Ti. richardi* seria l'única espècie present al llarg de l'MN7+8 (capítol 10). Pel que fa a *Ti. bolivari*, malauradament, les restes de testudínids gegants del Miocè inferior (MN3–MN4) del Vallès-Penedès, malgrat que es poden assignar amb confiança al gènere *Titanchelon*, són massa fragmentàries per permetre'n una atribució conclusiva al rang d'espècie (capítol 10). De fet, aquestes restes inèdites, del Ramblà i l'Aragonià inferior de la conca, sí que permeten descartar una atribució a *Ti. richardi* (d'acord amb la morfologia del lòbul anterior del plastró), però, en canvi, no permeten excloure'n l'atribució a altres espècies enregistrades al Miocè inferior d'Europa, a banda de *T. bolivari*, com *Titanchelon eury sternum* (Gervais, 1848), *Titanchelon ginsburgi* (de Broin, 1977) o *Titanchelon*

vitodurana (Bierdermann, 1863). Atesa la proximitat geogràfica amb les conques ibèriques internes, i les similituds morfològiques del lòbul anterior del plastró, al capítol 10 les restes del Miocè inferior del Vallès-Penedès s'atribueixen temptativament a *Ti.* cf. *bolivari*. Tanmateix, caldria disposar d'un plastró prou complet (que permetés avaluar la morfologia dels escuts pectorals) per tal de confirmar l'atribució d'aquest material a *Ti. bolivari*.

Pel que fa a les tortugues gegants, resta només discutir la validesa de l'espècie nominal *Cheirogaster arrahonensis*, descrita per Bergounioux (1958) a partir d'un fragment posterior d'una closca de Subsòl de Sabadell (vegeu els capítols 6 i 10). Diversos autors havien assenyalat que l'holotip d'aquesta espècie era massa fragmentari com per poder proporcionar una diagnosi adequada de l'espècie (Auffenberg, 1974; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991). A més, diversos autors assenyalaren que la morfologia preservada, tot i ser insuficient per permetre una atribució específica, permetia descartar una atribució al gènere de testudínids gegants *Cheirogaster* (o, actualment, *Titanchelon*). Així, Lapparent de Broin et al. (2006a) encertadament atribuïren aquest espècimen a *Testudo* s.l., principalment sobre la base de la morfologia còncava del solc femoroabdominal, tot i que no descartaren una atribució alternativa al gènere *Paleotestudo*. Més recentment, Pérez-García & Murelaga (2013) també afavoriren una atribució a *Paleotestudo*, malgrat que l'espècimen no presenta, de fet, cap de les característiques diagnòstiques de *Paleotestudo* (pigal corbada anteriorment i perifèriques posteriors dirigides ventralment). En els capítols 7 i 10, d'acord amb les proporcions de la sèrie neural i la morfologia dels escuts vertebrals, s'atribueix l'holotip de *Cheirogaster arrahonensis* al subgènere *Testudo* (*Chersine*) (vegeu més avall). Alhora, es confirmen les conclusions de Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991), segons les quals els caràcters morfològics preservats en aquest espècimen són massa escassos per proporcionar un diagnosi adequada de l'espècie, que és considerada per tant un nomen vanum.

11.1.2. Les tortugues terrestres de mida mitjana-petita. Prèviament als estudis que s'emmarquen en aquesta tesi doctoral, a la conca del Vallès-Penedès només es distingien dues espècies extintes (e.g., Bataller, 1926; Bergounioux, 1938, 1958; Jiménez Fuentes et al., 1988; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991; Lapparent de Broin et al., 2006b,c): *T.*

catalaunica, classificada al gènere *Testudo* i erigida inicialment per Bataller (1926) a partir de material de l'Aragonià superior (MN7+8) de Sant Quirze; una varietat o subespècie diferent de l'anterior (*T. catalaunica irregularis*), erigida per Bergounioux (1958) com a varietat sobre la base de material de la localitat típica; i *Paralichelys catalaunicus*, erigida i inclosa en un gènere diferent per Bergounioux (1951), a partir de material del Miocè inferior (MN3–MN4) de Can Mas. Al seu torn, al pla de Barcelona es distingia un únic tàxon (*T. hermanni lunellensis*), considerat una subespècie de l'actual *T. hermanni* per Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991). La revisió, en el marc d'aquesta tesi, dels testudínids de mida mitjana-petita del Miocè i el Plistocè de la conca del Vallès-Penedès, i del Plistocè del pla de Barcelona, permet distingir quatre espècies vàlides diferents, totes elles incloses al gènere *Testudo* i, més concretament, al subgènere actual *Testudo* (*Chersine*). Tres d'aquestes espècies ("*Paralichelys*" *catalaunicus*, *T. catalaunica* i *T. aff. burgenlandica*) només es troben enregistrades al Miocè de la conca Vallès-Penedès, mentre que l'espècie restant correspon a *T. lunellensis*, que ja no es considera una subespècie de *T. hermanni*, sinó una espècie diferent de (tot i que propera a) l'anterior, i que es troba al Plistocè tant del Vallès-Penedès com del pla de Barcelona. Les principals aportacions d'aquesta tesi, pel que fa a aquest grup de tortugues, es refereixen a la descripció de material inèdit, tant de *T. catalaunica* (capítol 7) com de *T. lunellensis* (capítol 8), el qual ha permès fer sengles diagnosis esmenades, a més de dur a terme una revisió filogenètica i sistemàtica de les espècies actuals i extintes d'aquest gènere (capítol 7). Al capítol 10, tanmateix, també es reporta el material corresponent a la resta d'espècies, de manera que a continuació es discuteixen amb més detall les diverses aportacions realitzades per a les quatre espècies extintes de *Testudo* identificades a l'àrea d'estudi.

Pel que fa a *T. catalaunica*, alguns autors han acceptat la presència de dos testudínids de mida petita-mitjana a Sant Quirze, ja sigui distingint-los com a subespècie (Jiménez Fuentes, 1981) o com a varietat (Lapparent de Broin et al., 2006b). Altres autors (Auffenberg, 1974; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1981; Pérez-García & Murelaga, 2014; Luján et al., 2014c), en canvi, han argumentat que *T. catalaunica irregularis*, tot i ser un nom de (sub)espècie nomenclaturalment vàlid, no seria sinó un sinònim subjectiu posterior de *T. catalaunica* s.s. Aquesta última opinió és confirmada als capítols 7 i 10, a

partir de l'estudi de tot el material actualment disponible de la conca del Vallès-Penedès (incloent-hi material inèdit de la localitat de Sant Quirze). La revisió de *T. catalaunica* duta a terme al capítol 7, en qualsevol cas, va força més enllà de la taxonomia, ja que també n'investiga la posició filogenètica, a partir d'un estudi cladístic que inclou totes les espècies actuals, i la majoria de les extintes, de *Testudo*. Aquest gènere constitueix un clade de tortugues terrestres que inclou cinc espècies actuals i moltes més d'extintes (Lapparent de Broin et al., 2006a,b), però l'ús d'un únic gènere per totes aquestes espècies no està universalment acceptat. Així, d'altres autors donen suport a un esquema sistemàtic alternatiu, que distingeix tres gèneres actuals diferents (e.g., Lapparent de Broin et al., 2006b,c). Al capítol 7, es proposa distingir els diversos subclades de *Testudo* s.l. només a nivell de subgènere, i també es clarifica l'atribució subgenèrica de les espècies extintes més ben representades, a partir de l'estudi de material fòssil i una revisió de la bibliografia disponible. Es conclou que la majoria d'espècies extintes analitzades (incloent-hi totes les enregistrades al Vallès-Penedès; vegeu els capítols 7, 8 i 10) pertanyen al subgènere *Chersine*, que té *Testudo hermanni* Lortet, 1883 com espècie tipus, i del qual *Eurotestudo* Lapparent de Broin et al., 2006c n'és un sinònim objectiu posterior. Algunes espècies extintes no representades al Vallès-Penedès, en canvi, són incloses en algun dels altres dos subgèneres actuals (*Testudo* s.s., representat per l'espècie tipus *Testudo graeca* Linnaeus, 1758; i *Agrionemys* Khosatzky & Młynarski, 1966, que té *Testudo horsfieldii* Gray, 1844 com espècie tipus), o bé al subgènere extint *Paleotestudo* Lapparent de Broin, 2000, representat per l'espècie tipus *Paleotestudo canetoniana* Lartet, 1851.

En el capítol 7 es discuteix amb particular atenció la posició filogenètica de *Paleotestudo*, atès que alguns autors previs (Lapparent de Broin et al., 2006a,b; Pérez-García & Murelaga, 2013) han inclòs dins d'aquest pretès gènere alguns dels testudínids del Vallès-Penedès. En particular, Pérez-García & Murelaga (2013) van incloure *T. catalaunica* al gènere *Paleotestudo* d'acord amb suposades característiques de la closca (pigal corbada anteriorment i perifèriques posteriors dirigides ventralment). En canvi, Luján et al. (2014c) van argumentar, preliminarment, que tant el material tipus de *T. catalaunica*, com el material inèdit d'aquesta espècie procedent de la conca del Vallès-Penedès (incloent-hi diverses closques senceres), no mostrava cap de les característiques

diagnòstiques del gènere *Paleotestudo*. Això s'explica més detalladament en el capítol 7, en què es descriu el material tipus i el material inèdit de *T. catalaunica*, tot proporcionant-ne una diagnosi esmenada. Segons aquest estudi, *T. catalaunica* es caracteritza per un lòbul anterior del plastró trapezoïdal i per una neural 1 hexagonal i allargada (amb una marcada constricció posterior). També es corrobora que aquesta espècie presenta invariablement les plaques perifèriques dirigides posteroventralment, com d'altra banda és habitual en la majoria d'espècies de *Testudo* spp. (llevat de *Testudo marginata* Schoepff, 1793 i *Testudo marmorum* Gaudry, 1862), i que cap dels espècies presenta una pigal corbada anteriorment. Aquests caràcters permeten descartar la inclusió de *T. catalaunica* al (sub)gènere *Paleotestudo* (vegeu capítol 7 i 10). Això es veu confirmat també per l'anàlisi filogenètica duta a terme al capítol 7, ja que *T. catalaunica* és més derivada que no pas l'espècie tipus de *Paleotestudo*. De fet, els resultats de l'anàlisi cladística indiquen que *T. catalaunica* pertany al clade de *Chersine* i que, més concretament, està estretament emparentada amb *Testudo steinheimensis* Staesche, 1931 (MN6–MN7+8 d'Alemanya), mentre que, en canvi, *Paleotestudo* ocuparia una posició més basal en qualitat de grup germà de *Chersine*.

L'estudi del nou material de *T. catalaunica* dut a terme al capítol 7 també permet expandir el rang cronostatigràfic d'aquesta espècie, que abastaria del Miocè mitjà (MN6) fins al Miocè superior primerenc (MN9). Al capítol 10 es mostra també que el rang de *T. catalaunica* no se superposa amb l'espècie de *Testudo* present durant el Miocè inferior ("*Paralichelys*" *catalaunicus*, vegeu a continuació), mentre que en canvi sí que se superposa lleugerament amb l'espècie característica del Miocè superior, *T. aff. burgenlandica*, que s'enregistra al Vallès-Penedès des del Vallesjà inferior (MN9) fins al Turoljà inferior (MN11). Com és obvi pel fet d'emprar el nom genèric de l'espècie del Miocè inferior entre cometes ("*Paralichelys*"), aquest tàxon presenta diversos problemes nomenclaturals i taxonòmics que, a l'espera d'un estudi més detallat del material, hom ha decidit no solventar completament en la revisió proporcionada al capítol 10. L'espècie nominal *Paralichelys catalaunicus* va ser erigida per Bergounioux (1951) a partir d'una closca parcial (força aixafada) de la localitat de Can Mas (MN3–MN4; vegeu també Bataller, 1956; Bergounioux, 1958; i el capítol 10). Bergounioux (1951), justificadament, va erigir aquesta espècie, però en comptes d'incloure-la a *Testudo* la va incloure a la

família Pelomedusidae Cope, 1868a i, més específicament, al gènere *Paralichelys* Bergounioux, 1935, degut a la interpretació errònia de les plaques del plastró (en particular, degut a la pretesa presència de mesoplastrons; Bergounioux, 1951; 1958). Posteriorment, diversos autors s'adonaren que, en realitat, aquest tàxon pertany al gènere *Testudo*, com denoten diversos caràcters: el patró alternatiu de les plaques costals (Jiménez Fuentes, 1977; Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991); la morfologia còncava del solc abdominofemoral (Lapparent de Broin et al., 2006c; Pérez-García & Murelaga, 2013); l'absència de xarnera entre l'hipoplastró i el xifiplastró (Lapparent de Broin, 2006b: vegeu també el capítol 10); i la morfologia dels escuts vertebrals preservats, que són aproximadament tan amples com llargs, i que permeten, a més, incloure aquesta espècie al subgènere *Chersine* (vegeu el capítol 10). Alguns autors recents, com Lapparent de Broin et al. (2006b) i Pérez-García & Murelaga (2013), s'han aventurat a incloure aquesta espècie al gènere *Paleotestudo*, però no hi ha arguments vàlids per donar suport a aquesta assignació, ja que ni la placa pigal ni les perifèriques posteriors estan preservades en l'holotip. De fet, el material inèdit de la localitat tipus, juntament amb el d'altres localitats d'edat similar de la conca del Vallès-Penedès (reportat al capítol 10), confirma la inclusió d'aquesta espècie al gènere *Testudo*, i més concretament al subgènere *Chersine*, en comptes de *Paleotestudo* (capítol 10). Tanmateix, diversos caràcters permeten descartar una possible sinonímia amb *T. catalaunica*. En particular, segons la morfologia dels escuts pectorals, "*Paralichelys*" *catalaunicus* s'ha de considerar una espècie propera a *Testudo promarginata* Reinach, 1900 (MN2 d'Alemanya), tot i que distinta, ja que se'n diferencia pel major desenvolupament del llavi epiplastral (vegeu el capítol 10). En el futur, caldrà dur a terme un estudi més detallat del material actualment disponible (reportat al capítol 10), el qual permetrà realitzar una diagnosi esmenada de l'espècie, així com una avaluació de les seves relacions filogenètiques. Al capítol 10 no es transfereix formalment "*Paralichelys*" *catalaunicus* al gènere *Testudo*, ja que, en tal cas, aquest tàxon nominal esdevindria un homònim posterior de *Testudo catalaunica* Bataller, 1926. Quan es dugui a terme la diagnosi esmenada de l'espècie, doncs, farà falta proporcionar també un epítet específic de reemplaçament. Mentrestant, com al capítol 10, s'opta per mantenir el nom del gènere original entre cometes, per tal de distingir nomenclaturalment aquestes dues espècies, incloses al subgènere *Testudo* (*Chersine*).

Respecte a *Testudo (Chersine) aff. burgenlandica*, la primera closca atribuïda a aquesta espècie va ser reportada per Gómez-Alba (1988) com a *Testudo* sp. de la localitat de Can Missert (MN9). La revisió de totes les restes de quelonis de la conca del Vallès-Penedès (capítol 10) no només ha permès identificar restes addicionals de Can Missert, sinó també restes de diverses localitats vallesianes (MN9–MN10, com per exemple Can Llobateres, Can Perellada, Viladecavalls, EDAR24, Parc Vallès, Trinxera Nord Autopista, B400V/S3D) i, fins i tot, tal vegada del Turolí inferior (MN10 o MN11; Can Baiona). El nou material de *Testudo aff. burgenlandica* permet adscriure aquest tàxon al subgènere *Chersine*, alhora que també en descarta l'atribució a *T. catalaunica*, atesa l'absència d'escut cervical i d'un contacte extens entre la perifèrica 6 i l'hipoplastró, així com la manca de diversos caràcters diagnòstics de *T. catalaunica* (lòbul anterior del plastró trapezoïdal, i neural 1 allargada i constreta posteriorment). De fet, el material assignat a *Testudo aff. burgenlandica* és molt similar a *Testudo pyrenaica* Depéret, 1885 de l'MN15 de França i *T. burgenlandica* de l'MN11 d'Àustria, sobretot degut a l'absència d'escut vertebral tant dorsalment com ventralment. Tanmateix, segons la morfologia i el desenvolupament del llavi epiplastral, el material del Vallès-Penedès s'ha de considerar més proper a *T. burgenlandica* que no pas a *T. pyrenaica* (capítol 10). Tot i que el material de *Testudo aff. burgenlandica* del Vallès-Penedès presenta algunes diferències clares respecte a totes dues espècies, al capítol 10 s'ha optat per no erigir una nova espècie fins que no s'hagi dut a terme un estudi taxonòmic més detallat. Sembla força probable que l'extinció de *T. catalaunica* estigui relacionada amb l'aparició de *Testudo aff. burgenlandica* durant el Vallesí inferior. De fet, *T. catalaunica* durant el Vallesí inferior només està present en les localitats més antigues, tot coincidint a Can Missert amb *Testudo aff. burgenlandica*, que és l'única espècie que s'enregistra durant la resta del Vallesí.

Finalment, resta per discutir l'espècie *Testudo lunellensis* Almera & Bofill, 1903, del Plistocè mitjà de la Cova de Gràcia (Pla de Barcelona). Aquesta espècie clàssicament s'havia considerat un tàxon vàlid, però sovint distingint-la només a nivell de subespècie (Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991), i mai no s'havia diagnosticat adequadament (Bergounioux, 1938, 1958; Lapparent de Broin et al., 2006b,c). La revisió del material ja descrit, dipositat al Museu de Ciències Naturals de Barcelona i al Museu de Geologia del

Seminari de Barcelona, juntament amb la descripció de les noves restes inèdites d'aquest tàxon, procedents de la localitat típica i dipositades a les col·leccions de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, han permès proporcionar una diagnosi esmenada per a *T. lunellensis* (capítol 8). Alhora, els resultats de l'anàlisi cladística de les espècies actuals i extintes de *Testudo* (capítol 7) no només corroboren que *T. lunellensis* pertany al subgènere *Chersine*, sinó també que és l'espècie extinta més propera a (tot i que diferent de) l'actual *T. hermanni*. Un estudi preliminar de les restes inèdites de quelonis del Vallparadís (dades inèdites de l'autor) ha permès constatar la presència de *T. lunellensis* també a la conca del Vallès-Penedès, així com estendre'n el rang cronostatigràfic del Plistocè mitjà fins al Plistocè inferior terminal.

11.1.3. Les tortugues d'aigua dolça. Al Miocè del Vallès-Penedès hi ha representades cinc espècies de quelonis d'aigua dolça, que s'han atribuït als següents tàxons (capítols 9 i 10): *Ptychogaster (Ptychogaster)* sp. (MN4–MN9); *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp. (MN3–MN4); *P. (Temnoclemmys) batalleri* (MN6 o MN7+8–MN10); *Clemmydopsis* sp. (MN6–MN12); i *Trionyx* sp. (MN3–MN10). La principal aportació d'aquesta tesi, pel que fa a les tortugues dulciaqüícoles, correspon als ptychogasterins, considerats en el capítol 9 una subfamília extinta de geoemídids, caracteritzada per la presència d'una xarnera a la meita del plastró (entre l'hio- i l'hipoplastró), d'un lligament entre les perifèriques 6-7 i l'hipoplastró, i d'un parell de protuberàncies (o 'espines ptychogasterides') que sobresurten de la part anterior del plastró (Hervet, 2003, 2006; vegeu també el capítol 10). En el capítol 9 es revisa el material del gènere tipus d'aquesta subfamília, *Ptychogaster*, procedent de la conca del Vallès-Penedès, i a partir d'aquestes restes es proporciona una diagnosi esmenada de l'espècie tipus del subgènere *Ptychogaster (Temnoclemmys)*. Cal remarcar que la història nomenclatural i taxonòmica d'aquest subgènere és força complexa (e.g., Jiménez-Fuentes, 1985; capítols 9 i 10), en bona mesura perquè Bergounioux, en diverses publicacions, va descriure'n fins a quatre espècies: *Temnoclemmys batalleri* (Bergounioux, 1931), l'espècie tipus, del Subsòl de Terrassa (MN10); *Temnoclemmys cordiformis* Bergounioux, 1957a, de Viladecavalls (MN10); *Temnoclemmys elongata* Bergounioux, 1957a, d'Hostalets Superior (MN9); i *Temnoclemmys vallesensis* Bergounioux, 1957a, també de Viladecavalls (MN10).

Tanmateix, el primer nom que es va aplicar a *P. batalleri* fou en realitat *Emys egarensis*, erigit (però no descrit) per Bataller (1926), i que, posteriorment, Bergounioux (1931) va considerar (encertadament) un nomen nudum. Consegüentment, Bergounioux (1931) va erigir una nova espècie, *Clemmys batalleri*, per al mateix material. Anys després, Bergounioux (1957a) va establir el gènere *Temnoclemmys* per incloure-hi no només *Clemmys batalleri*, sinó també les tres noves espècies esmentades més amunt (*Te. cordiformis*, *Te. elongata* i *Te. vallesensis*), però sense designar ni l'espècie tipus del gènere ni figurar cap dels espècimens inclosos en les diverses espècies (vegeu també Bergounioux, 1957c). Uns mesos després, Bergounioux (1957b) tornà a publicar els mateixos resultats però citant les noves espècies com "sp. nov.", malgrat que ja les havia descrit ell mateix, aquell mateix any, en una publicació anterior. No fou fins a l'any següent que Bergounioux (1958) va designar *Te. batalleri* com a espècie tipus del gènere *Temnoclemmys*, alhora que en va figurar totes les espècies, per a les quals també proporcionà descripcions més detallades. Per tant, com s'explica al capítol 9, l'autoria del gènere correspon en realitat a Bergounioux (1958), ja que fins aquest article no se'n designà l'espècie tipus, i no pas a Bergounioux (1957a), com havien assumit erròniament altres autors (e.g., Lapparent de Broin, 2000), malgrat que és aquesta la publicació on es descriuen per primer vegada les diverses espècies. En qualsevol cas, mentre que *Temnoclemmys* ha estat considerat un tàxon vàlid, ja sigui a nivell de gènere (e.g., Jiménez, 1976) o com un subgènere de *Ptychogaster* (e.g., de Broin, 1977; Schäfer, 2013), s'ha considerat unànimement per tots els autors que les tres espècies erigides per Bergounioux (1957a) són sinònims subjectius posteriors de *Te. batalleri* (Lapparent de Broin, 2000; Schäfer, 2013). De fet, Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991) fins i tot van considerar *Te. cordiformis* com un nomen nudum. Tot això s'ha confirmat als capítols 9 i 10, a partir de l'estudi de totes les restes de *Ptychogaster* de la conca del Vallès-Penedès. Es conclou, en concret, que *Te. elongata* i *Te. vallesensis* són sinònims de *Te. batalleri*, mentre que *Te. cordiformis*, malgrat ser nomenclaturalment vàlida, és en realitat un nomen vanum, ja que l'holotip no pertany a cap geoemídid (ni ptychogasterí ni clemidopsí) ni a cap tàxon diagnosticable, sinó a un testudinoïdeu indeterminat.

Pel que fa a l'espècie tipus de *Temnoclemmys*, al capítol 9 es revisa el material clàssic publicat anteriorment (inclouent-hi els holotips de les diverses espècies nominals

discutides més amunt) junt amb material inèdit adicional procedent de diverses localitats de la conca del Vallès-Penedès (EDAR24, la Tarumba, Can Mata, Can Rabassa i Sant Miquel de Toudell). Això ha permès proporcionar una diagnosi esmenada de l'espècie tipus de *Temnoclemmys*, i concloure que aquest tàxon no s'ha de considerar un gènere diferent, sinó un subgènere de *Ptychogaster* (capítol 9). El gènere *Ptychogaster* es caracteritza per presentar un llavi epiplastral poc còncau, però molt allargat (Hervet, 2006), mentre que *Temnoclemmys* es distingeix de *Ptychogaster* s.s. per presentar un lòbul anterior del plastró trapezoïdal i un llavi epiplastral curt i gruixut (capítol 9). A més de proporcionar diagnosis esmenades per als subgèneres *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) i *Ptychogaster* s.s., en el capítol 9 també es revisa l'holotip de l'espècie nominal *Testudo celonica* Bergounioux, 1958, procedent de la localitat de Can Rabassa (MN9–MN10), i s'arriba a la conclusió que també és un sinònim posterior de *P. batalleri* (vegeu també el capítol 10). Al seu torn, al capítol 10 es descriuen noves restes adscrites a *P. batalleri*, procedents no només de la localitat tipus, sinó també de Can Llobateres i Hostalets Inferior. Tots aquests espècimens prèviament inèdits mostren la mateixa morfologia trapezoïdal del lòbul anterior del plastró, així com un llavi epiplastral gruixut i medialment còncau, entre d'altres caràcters diagnòstics de l'espècie (vegeu també el capítol 9). Com es discuteix en el capítol 10, la presència d'aquesta espècie en el sector ACM/BDA, que abasta l'MN6 terminal i l'MN7+8 més inicial, podria implicar que *P. batalleri* ja era present a la conca durant l'MN6.

Als capítols 9 i 10 també es descriu material inèdit de *Ptychogaster* que no es pot atribuir a *P. batalleri*, i se'n constata la presència, tant de *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) com del subgènere nominotípic, des del Miocè inferior. Així, al capítol 9 es descriuen escasses restes de Can Canals (MN4) atribuïdes a *P. (Temnoclemmys) sp.*, mentre que al capítol 10 es reporta material inèdit d'una localitat més antiga (Molí Calopa, MN3) atribuïble al mateix tàxon. Tots aquests exemplars es poden adscriure al gènere *Temnoclemmys* d'acord amb la morfologia del lòbul anterior del plastró, el llavi epiplastral, i la manca de perifèriques anteriors molt marcades (Lapparent de Broin 2000; Murelaga et al., 2002; Hervet 2003, 2006; vegeu també el capítol 9). Aquestes restes, però, són massa fragmentàries per assignar-les a *Ptychogaster (Temnoclemmys) bardenensis* Murelaga et al., 1999, descrita a partir de restes de la localitat espanyola de les Bardenas (MN3;

Murelaga et al., 1999, 2002), o a *Ptychogaster (Temnoclemmys) grundensis* Bachmayer & Schaffer, 1959, de la localitat austríaca de Grund (MN3; Bachmayer & Schaffer, 1959). Tot i que la validesa taxonòmica de *P. bardenensis* ha estat recentment qüestionada per Schäfer (2013), que ha proposat sinonimitzar-la amb *P. batalleri*, aquesta possibilitat és descartada en el capítol 10, ja que el llavi epiplastral de *P. bardenensis* és molt còncau en comparació al de *P. batalleri*. Més aviat, caldria estudiar en detall *P. grundensis* per proporcionar-ne una diagnosi esmenada, ja que sembla més probable que *P. bardenensis* sigui un sinònim subjectiu posterior de *T. grundensis*, atesa la manca de diferències significatives entre ambdues espècies nominals (observacions personals de l'autor). Al capítol 9 també es descriuen les poques restes disponibles del Vallès-Penedès atribuïbles al subgènere *Ptychogaster*, que consisteixen en unes quantes plaques aïllades de les localitats de Can Canals, el Canyet, Hostalets Inferior i Hostalets Superior. El material de l'MN3–MN4 s'assembla força al de *Ptychogaster (P.) ronheimensis* Groessens-Van Dyck & Schleich, 1985, una espècie descrita a partir de material de l'Oligocè inferior de la localitat alemanya de Ronheim (MP22; Groessens-Van Dyck & Schleich, 1985), però identificada també a l'MN3 de las Bardenas (Murelaga et al., 1999). El material del Miocè inferior del Vallès-Penedès, però, no preserva suficients caràcters per confirmar una atribució a aquesta espècie (capítols 9 i 10). El mateix es pot dir de les restes més tardanes (MN7+8–MN9) de *Ptychogaster (P.)* sp. de l'àrea dels Hostalets de Pierola, les quals són morfològicament més properes a les espècies franceses d'aquest subgènere, *Ptychogaster (P.) sansaniensis* (De Stefano, 1902) de Sansan (MN6; Lapparent de Broin, 2000), i *Ptychogaster (P.) emydoides* Pomel, 1847 de Saint-Gérand-le-Puy (MN2; de Broin, 1977). Malgrat que l'escassetat i el caràcter fragmentari del material disponible no permet confirmar conclusivament que hi ha dues espècies diferents de *Ptychogaster* s.s. a la conca del Vallès-Penedès, si més no es constata que aquest subgènere hi és present des de l'Aragonià inferior fins al Vallesià inferior (MN4–MN9; vegeu els capítols 9 i 10).

Al capítol 10 també es reporta per primera vegada al Vallès-Penedès el gènere *Clemmydopsis*, un geoemídid que, a diferència de *Ptychogaster*, no s'inclou en la subfamília dels Ptychogasterinae, sinó en la dels Clemmydopsinae, caracteritzats per l'expansió dels escuts vertebrals (Hervet, 2003). Dins d'aquesta subfamília, el gènere *Clemmydopsis* es caracteritza per la manca dels dos primers escuts pleurals, mentre que

altres gèneres, com *Sakia* (Khosatzky, 1946) o *Sarmatemys* Chkhikvadze, 1983, encara els presenten, tot i que considerablement reduïts (Danilov, 2005). Les restes de *Clemmydopsis* reportades al capítol 10 no només constitueixen la primera citació d'aquest gènere per a la conca del Vallès-Penedès, sinó també per a tota la península Ibèrica. Malauradament, les restes de *Clemmydopsis* del Vallès-Penedès consisteixen bàsicament en plaques aïllades (de les localitats de Trinxera del Ferrocarril i Sant Quirze, Creu Conill 20, Can Sant Feliu i Piera), les quals permeten constatar la presència d'aquest gènere des de l'Aragonià superior fins al Turolà mitjà (MN7+8–MN12), però no dur a terme una atribució a rang d'espècie. De fet, la presència d'una quilla central en la part posterior de la closca i de dos engruiximents a la cara visceral de la placa nugal, juntament amb la morfologia còncava i prima del llavi epiplastral, encaixen perfectament amb l'espècie *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1847), de la localitat austríaca de Turnau (MN5). Tanmateix, l'absència de plaques costals i perifèriques impedeix avaluar altres caràcters diagnòstics, com la fusió dels dos primers escuts pleurals amb els tres primers escuts vertebrals, o la presència d'un escut vertebral 4 molt més ample en comparació amb l'escut vertebral 5 (Hervet 2006). Per aquest motiu, al capítol 10 es considera més adequat deixar els espècimens Vallès-Penedès sense assignació específica.

Finalment, al capítol 10 es confirma la presència de trioníquids a la conca del Vallès-Penedès. Aquest grup de tortugues aquàtiques es caracteritza per un patró ornamental característic de la superfície exterior de la closca, les plaques dorsals amb un marge lateral sinuós, i la manca de plaques perifèriques i d'escuts (de Broin 1977; Lapparent de Broin 2001; Hutchison & Holroyd 2003; Vitek, 2012). Clàssicament, al gènere *Trionyx* Geoffroy Saint-Hilaire, 1809 només s'hi havia inclòs una única espècie actual, *Trionyx triunguis* Forskål, 1775, però actualment se'l considera un grup monofilètic que inclou també diverses espècies extintes (pendents de revisió) i que s'enregistra des de l'Eocè (De Broin, 1977; Danilov, 2005; vegeu també el capítol 10). Bergounioux (1958) ja va assenyalar la presència d'aquest grup de tortugues a la conca del Vallès-Penedès, mitjançant la citació de *Trionyx* sp. a partir d'un espècimen de mida gran (25 cm de llarg) de Can Cerdà (MN4), el qual es troba perdut i, desafortunadament, no va ser figurat. La revisió de les restes disponibles duta a terme al capítol 10, en qualsevol cas, indica que les restes de *Trionyx* són força abundants a la conca, particularment al Miocè inferior. Tot i

que la gran majoria de restes són fragmentàries, en moltes plaques (aïllades o associades) s'ha pogut identificar l'ornamentació típica d'aquest grup, que consisteix en crestes irregulars formades per la unió de tubercles, juntament amb solcs arrodonits i relativament grans (de Broin, 1977). De la mateixa manera, en cap de les plaques s'han identificat escuts queratinosos, que només són absents en aquest grup de quelonis (Lapparent de Broin, 2001). El nou material de Can Canals, el Canyet, Can Cerdà i Costablanca, reportat al capítol 10, permet identificar aquest gènere durant el Ramblia superior i l'Aragonià inferior (MN3–MN4), mentre que el material de Can Llobateres i Can Casablanca n'indica la presència durant el Vallesià inferior i superior (MN9–MN10). Malauradament, la manca de restes més completes no permet una assignació específica per a aquest material, que s'atribueix per tant a *Trionyx* sp. (capítol 10).

11.2. El registre fòssil dels quelonis a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona

La revisió actualitzada del registre fòssil dels quelonis del Vallès-Penedès i Barcelona que es presenta a continuació constitueix un avenç notable respecte al que es coneixia fins ara. Això és particularment notori en el cas de la conca del Vallès-Penedès, per a la qual la darrera síntesi disponible data de fa més de mig segle (Bergounioux, 1958), mentre que, en canvi, per al pla de Barcelona hi havia una revisió més recent (Fèlix et al., 2006). Certament, la presència de determinades espècies en noves localitats s'havia reportat mitjançant la publicació de llistes faunístiques provisionals (e.g., Alba et al., 2006a,b, 2010), però en la majoria de casos calia dur a terme una revisió taxonòmica més aprofundida. Malgrat que això només ha estat possible per a determinats grups (vegeu els capítols 6–9), en el capítol 10, si més no, es revisen de manera preliminar tots els grups de testudins enregistrats durant el Miocè del Vallès-Penedès (en el marc d'una revisió de tota l'herpetofauna miocena de la conca). La informació aportada en tots aquests capítols, juntament amb la informació prèviament disponible a la literatura, se sintetitza a continuació (Taules 11.1–11.3; Figura 5.1). En concret, a la Taula 11.1 es reporten tots els tàxons de quelonis enregistrats a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona des del Miocè inferior fins a l'Holocè. A la Taula 11.2, es detallen les localitats on s'enregistren els diversos tàxons identificats, i es compara la taxonomia emprada

anteriorment amb les atribucions que s'adopten en la present tesi. A la Taula 11.3 i la Figura 11.1, finalment, es detallen els rangs estratigràfics de cada tàxon en funció de les localitats on s'han enregistrat.

Taula 11.1. Llista dels quelonis enregistrats a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, des del Miocè inferior fins a l'Holocè. Els tàxons extints es denoten amb una daga. Les identifikacions es proporcionen fins al rang taxonòmic més inferior possible: per exemple, no s'hi inclouen les citacions de testudinids ni de testudinoïdeus interminats, perquè podrien correspondre a diverses de les espècies llistades; en canvi, es mantenen les citacions d'espècies indeterminades de determinats gèneres quan aquestes no corresponen a la resta d'espècies llistades d'aquests gèneres.

Superfamília Testudinoidea Batsch, 1788

Família Testudinidae Batsch, 1788

Gènere *Titanchelon* Pérez-García & Vlachos, 2014†

1. *Titanchelon* cf. *bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917)†

2. *Titanchelon richardi* (Bergounioux, 1938)†

Gènere *Testudo* Linnaeus, 1758

Subgènere *Chersine* Merrem, 1820

3. "*Paralichelys*" *catalaunicus* (Bergounioux, 1951)† [=*T. (Chersine)* sp. nov.]

4. *Testudo (Chersine) catalaunica* Bataller, 1926†

5. *Testudo (Chersine)* aff. *burgenlandica* Bachmayer & Młynarski, 1983†

6. *Testudo (Chersine) lunellensis* Almera & Bofill, 1903†

Família Geoemydidae Theobald, 1868

Gènere *Clemmydopsis* Boda, 1927†

7. *Clemmydopsis* sp.†

Gènere *Ptychogaster* Pomel, 1847†

Subgènere *Ptychogaster* Pomel, 1847†

8. *Ptychogaster (Ptychogaster)* sp.†

Subgènere *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958†

9. *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.

10. *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931)†

Gènere *Mauremys* Schweigger, 1812

11. *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812)

Gènere *Emys* Duméril, 1805

12. *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

Superfamília Trionychoidea Fitzinger, 1826

Família Trionychidae Batsch, 1788

Gènere *Trionyx* Gray, 1825

13. *Trionyx* sp.†

En conjunt, el registre de quelonis continentals de la conca del Vallès-Penedès s'estén des del Burdigalià (Miocè inferior, MN3) fins al Tortonià (Miocè superior, MN12), tot i que és interromput per diverses transgressions marines cap a finals del Burdigalià i durant el Languià (Miocè inferior i mitjà, MN4–MN5). Pel que fa al pla de Barcelona, el

Taula 11.2. Actualització de la taxonomia dels quelonis del Neogen i Quaternari de la conca del Vallès-Penedès i del pla de Barcelona. S’hi indiquen les atribucions taxonòmiques revisades, així com la assignacions taxonòmiques originals pel material de cada localitat. Les localitats entre claudàtors corresponen a la localitat tipus del tàxon en qüestió. Vegeu el capítol 10 per a més detalls.

Família	Atribució original	Atribució actual	Localitats	Citacions
TESTUDINIDAE	<i>Testudo lunellensis</i>	<i>Testudo (Chersine) lunellensis</i>	[CGPG]	3, 9, 11, 20, 24–26, 34, 42
	<i>Testudo lunellensis</i> var. <i>ibera</i>	Sinònim posterior de <i>Testudo (Chersine) lunellensis</i>	[CGPG]	9, 11, 21–25
	<i>Cheirogaster arrahonensis</i>	Nomen vanum, <i>Testudo (Chersine)</i> sp.	[SS]	8–11, 21–26, 32, 42
	<i>Testudo richardi</i>	<i>Titanchelon richardi</i>	B400V/S4F1,CFI,CG,CMI,CMR,CSM,CVI,[ECM/VCE-B],ECM/VCE-BC,EDAR24,HP,HPS,PIE,ROS-D8	5, 6, 8–13, 17, 18, 21, 24, 27, 28, 32, 37
	<i>Testudo catalaunica</i> var. <i>irregularis</i>	Sinònim posterior de <i>Testudo (Chersine) catalaunica</i>	[SQ]	9, 11, 21, 24–26, 34, 37
	<i>Testudo catalaunica</i>	<i>Testudo (Chersine) catalaunica</i>	ACM/C1-E2,ACM/C1-E3,ACM/C1-ET2,ACM/C1-E10,ACM/VIE-E,ACM/VIE-E1,CB,CCN20,CM3,CMI,[SQ]	1–3, 5, 6, 8–11, 20, 21, 24, 26, 33, 34, 37
	<i>Paralichelys catalaunicus</i>	“ <i>Paralichelys</i> ” <i>catalaunicus</i> [= <i>Testudo (Chersine)</i> sp. nov.], homònim posterior de <i>T. (C.) catalaunica</i>	CC, [CMA], EC,RP	3, 7, 9, 11, 19,21, 24–26, 42
<i>Emys orbicularis</i>	<i>Emys orbicularis</i>	CGR,VP	42	
<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Mauremys leprosa</i>	BM,EM,CTT,CX,PSR,VP	14–16, 22, 35, 38, 29, 41, 42	
GEOEMYDIDAE	<i>Emys egarensis</i>	Nomen vanum, <i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i>	[ST]	2–4, 21, 24, 31, 40
	<i>Temnoclemmys cordiformis</i>	Nomen vanum, Testudinoidea indet.	[VC]	8–11, 21, 24, 31, 40
	<i>Testudo celonica</i>	Sinònim posterior de <i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i>	[CR]	9, 11, 21, 24, 31, 40
	<i>Temnoclemmys elongata</i>	Sinònim posterior de <i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i>	[HPS]	8–11, 24, 29, 31, 40
	<i>Temnoclemmys vallesensis</i>	Sinònim posterior de <i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i>	[VC]	6, 8–11, 21, 24, 29, 31, 40
	<i>Clemmys batalleri</i>	<i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i>	ACM/BDA, CM, CLL, CR, EDAR24, HP, HPI, HPS, LT, SMT, SQ, [ST],VC	3–6, 8–11 ,21, 24, 29–31, 34, 40, 42

Abreviatures de les localitats: **ACM**, sèrie estratigràfica local de l’Abocador de Can Mata; **ACM/BDA**, Bassa de Decantació d’Aigües Pluvials (sector ACM); **B400V**, Autovia Orbital de Barcelona, tram Olesa de Montserrat–Viladecavalls; **BM**, Bòvila Madurell; **CB**, Castell de Barberà; **CC**, Can Canals; **CCN20**, Creu Conill 20; **CF**, Can Filuà; **CG**, Can Gavarrà; **CGPG**, Cova de Gràcia, Parc Güell; **CGR**, Cal Guardiola; **CLL**, Can Llobateres (1); **CM3**, Can Mata 3; **CM**, Can Mata indeterminat; **CMA**, Can Mas; **CMI**, Can Missert; **CMR**, Can Marcet; **CR**, Can Rabassa; **CSM**, Can Simeó; **CTT**, Cal Tintorer; **CX**, Can Xercavins; **CVI**, Can Vilanyets; **EC**, El Canyet; **ECM**, sèrie estratigràfica local de l’Ecoparc de Can Mata; **EDAR24**, Estació Depuradora d’Aigües Residuals-Riu Ripoll 24; **EM**, Els Mallols; **HP**, Hostalets de Pierola indeterminat; **HPI** Hostalets de Pierola Inferior; **HPS**, Hostalets de Pierola Superior; **LT**, La Tarumba (1); **PIE**, Pierola; **PSR**, Plaça de Sant Roc de Sabadell; **ROS**, sèrie estratigràfica local de la Ronda Oest de Sabadell; **RP**, Rubí-Papiol; **SMT**, Sant Miquel del Toudell; **SQ**, Sant Quirze del Vallès; **SS**, subsòl de Sabadell; **ST**, subsòl de Terrassa; **VC**, Viladecavalls indeterminat; **VP**, Vallparadis.

Referències: **1**, Alba et al. (2009); **2**, Bataller (1926); **3**, Bataller (1956); **4**, Bergounioux (1931); **5**, Bergounioux (1937); **6**, Bergounioux (1938); **7**, Bergounioux (1951); **8**, Bergounioux (1957a); **9**, Bergounioux (1957b); **10**, Bergounioux (1957c); **11**, Bergounioux (1958); **12**, Blaya Martí (2007); **13**, Blaya Martí et al. (2012); **14**, Bosch et al. (1999); **15**, Bosch et al. (2000); **16**, Budó et al. (2003); **17**, Carmona et al. (2011); **18**, Checa Soler & Rius Font (2003); **19**, Crusafont et al. (1955); **20**, Delfino et al. (2012); **21**, Delfino et al. (enviat); **22**, Fèlix et al. (2006); **23**, Gómez-Alba (1997); **24**, Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991); **25**, Lapparent de Broin et al. (2006b); **26**, Lapparent de Broin et al. (2006c); **27**, Luján et al. (2010); **28**, Luján et al. (2011); **29**, Luján et al. (2013a); **30**, Luján et al. (2013b); **31**, Luján et al. (2014a); **32**, Luján et al. (2014b); **33**, Luján et al. (2014c); **34**, Luján et al. (en revisió); **35**, Morales Pérez & Sanchis Serra (2009); **36**, Pérez-García & Murelaga (2013); **37**, Pérez-García & Vlachos (2014); **38**, Ripoll i Perelló (1963); **39**, Roig & Melo (2003); **40**, Schäfer (2013); **41**, Serra-Ràfols (1947); **42**, dades inèdites de l’autor.

registre continental se circumscriu principalment al Calabrià (Plistocè inferior) fins a l'Holocè (actualitat).

A continuació se sintetitzen, en ordre cronològic, els principals canvis en les faunes de quelonis en l'àrea d'estudi, amb relació a canvis paleoambientals i els recanvis faunístics de mamífers.

Taula 11.3. Rang cronostratigràfic dels testudins del Neogen i Quaternari de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona. Les caselles negres denoten presència, les blanques absència, i les grises manca de registre fòssil.

Edat	Localitat	<i>Testudinoidea</i> indet.	<i>Testudinidae</i> indet.	<i>Titanchelone</i> cf. <i>bolivari</i>	<i>Titanchelone</i> cf. <i>richardi</i>	<i>Titanchelone richardi</i>	<i>Testudo</i> sp.	<i>Testudo</i> (<i>Chersine</i>) sp.	" <i>Paralichelys</i> " (<i>C.</i>) <i>catalaunicus</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>catalaunica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) aff. <i>burgenlandica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>lunellensis</i>	<i>Clemmydopsis</i> sp.	<i>Ptychogaster</i> s.l. sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Ptychogaster</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Temnoclemmys</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>T.</i>) <i>battalleri</i>	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>	<i>Trionyx</i> sp.
		MQ2	CX																	
EM																				
PSR																				
BM																				
CTT																				
MQ1	CGPG																			
	CGR																			
	VP																			
MN13–MN17																				
MN12	PI																			
	TT																			
MN11																				
MN10–MN11	CBA																			
	CCBL																			
MN10	CPE																			
	LT																			
	ROS-D8																			
	SMT																			
	ST																			
	TFE																			
	TNA																			
	VC																			
	B40OV/S3D																			
	B40OV/S4F																			
MN9–MN10	CFI																			
	CG																			
	CR																			
	CVI																			
	PV																			
	SG																			
	SS																			

Taula 11.3. (Continuació).

Edat	Localitat	<i>Testudinoidea</i> indet.	<i>Testudinidae</i> indet.	<i>Titanchelon</i> cf. <i>bolivari</i>	<i>Titanchelon</i> cf. <i>richardi</i>	<i>Titanchelon richardi</i>	<i>Testudo</i> sp.	<i>Testudo (Chersine)</i> sp.	" <i>Paralichelys</i> " (<i>C.</i>) <i>catalaunicus</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>catalaunica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) aff. <i>burgenlandica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>lunellensis</i>	<i>Clemmydopsis</i> sp.	<i>Ptychogaster</i> s.l. sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Ptychogaster</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Temnoclemmys</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>T.</i>) <i>batailleri</i>	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>	<i>Trionyx</i> sp.
MN9	CB																			
	CCN20																			
	CLL																			
	CM3																			
	CMI																			
	CP																			
	CSM																			
	CSF																			
	ECM/VCE-B																			
	ECM/VCE-B/C																			
	EDAR6																			
	EDAR21																			
	EDAR24																			
	HPS																			
PIE																				
PO																				
MN7+8-MN9	CM																			
	HP																			
	HP/P565																			
	HP/P62																			
MN7+8	ACM/BCV1																			
	ACM/C1-E3																			
	ACM/C1-E9																			
	ACM/C1-E10																			
	ACM/C3-A																			
	ACM/C4-C2																			
	ACM/C5-A																			
	ACM/C5-D1																			
	ACM/C5-C4																			
	ACM/C6-C3																			
	ACM/C6-Cami																			
	ACM/C7-A1																			
	ACM/VIE-B																			
	CMR																			
	CV																			
	HPI																			
SQ																				
TF																				
MN6-MN7+8	ACM/BDA																			
	ACM/C1-C																			
	ACM/C1-E																			
	ACM/PP5																			
	ACM/VIE-E																			

Taula 11.3. (Continuació).

Edat	Localitat	Testudinoidea indet.	Testudinidae indet.	<i>Titanchelon</i> cf. <i>bolivari</i>	<i>Titanchelon</i> cf. <i>richardi</i>	<i>Titanchelon richardi</i>	<i>Testudo</i> sp.	<i>Testudo</i> (<i>Chersine</i>) sp.	" <i>Paralichelys</i> " (<i>C.</i>) <i>catalaunicus</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>catalaunica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) aff. <i>burgenlandica</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>lunellensis</i>	<i>Testudo</i> (<i>C.</i>) <i>hermanni</i>	<i>Clemmydopsis</i> sp.	<i>Ptychogaster</i> s.l. sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Ptychogaster</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>Temnoclemmys</i>) sp.	<i>Ptychogaster</i> (<i>T.</i>) <i>batalleri</i>	<i>Mauromys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>	<i>Trionyx</i> sp.	
		MN6	ACM/C1-E7		■																	
ACM/C1-ET2					■					■												
ACM/PP10							■															
ACM/VIE-E1										■												
CNA							■															
LF			■																			
MN5		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
MN4	CC																					
	CCD		■																			
	CJL																					
	CS			■																		
	EC							■								■						■
	EF		■																			
	LCV			■																		
	SM																					
	VV															■						
	VVE			■																		
MN3–MN4	CMA								■						■							■
	INF			■																		
	RP								■													
MN3	CBL			■																		■
	MC																■					
	TV		■																			

El Miocè inferior (el Ramblà i l'Aragonià inferior). En comparació amb els dipòsits continentals del Miocè mitjà i superior, les formacions ramblianes (MN3) i aragonianes (MN4) del Miocè inferior de la conca del Vallès-Penedès han proporcionat pocs jaciments de vertebrats, els quals, a més, no són particularment rics, a excepció del jaciment dels Casots (Crusafont et al., 1955; Casanovas-Vilar et al., 2011a,d). Respecte a la sedimentologia, totes les restes de quelonis d'aquesta edat provenen de jaciments associats a sistemes lacustres, com per exemple Can Mas, Costablanca i Molí Calopa (Crusafont et al., 1955; Casanovas-Vilar et al., 2011a). Només tres famílies de testudins (Testudinidae, Geoemydidae i Trionychidae) hi són representades durant l'MN3 i l'MN4 (e.g., Crusafont et al., 1955; Bergounioux, 1958; vegeu també els capítols 9 i 10). Les restes de tortugues aquàtiques són més aviat escasses i corresponen a trioníquids

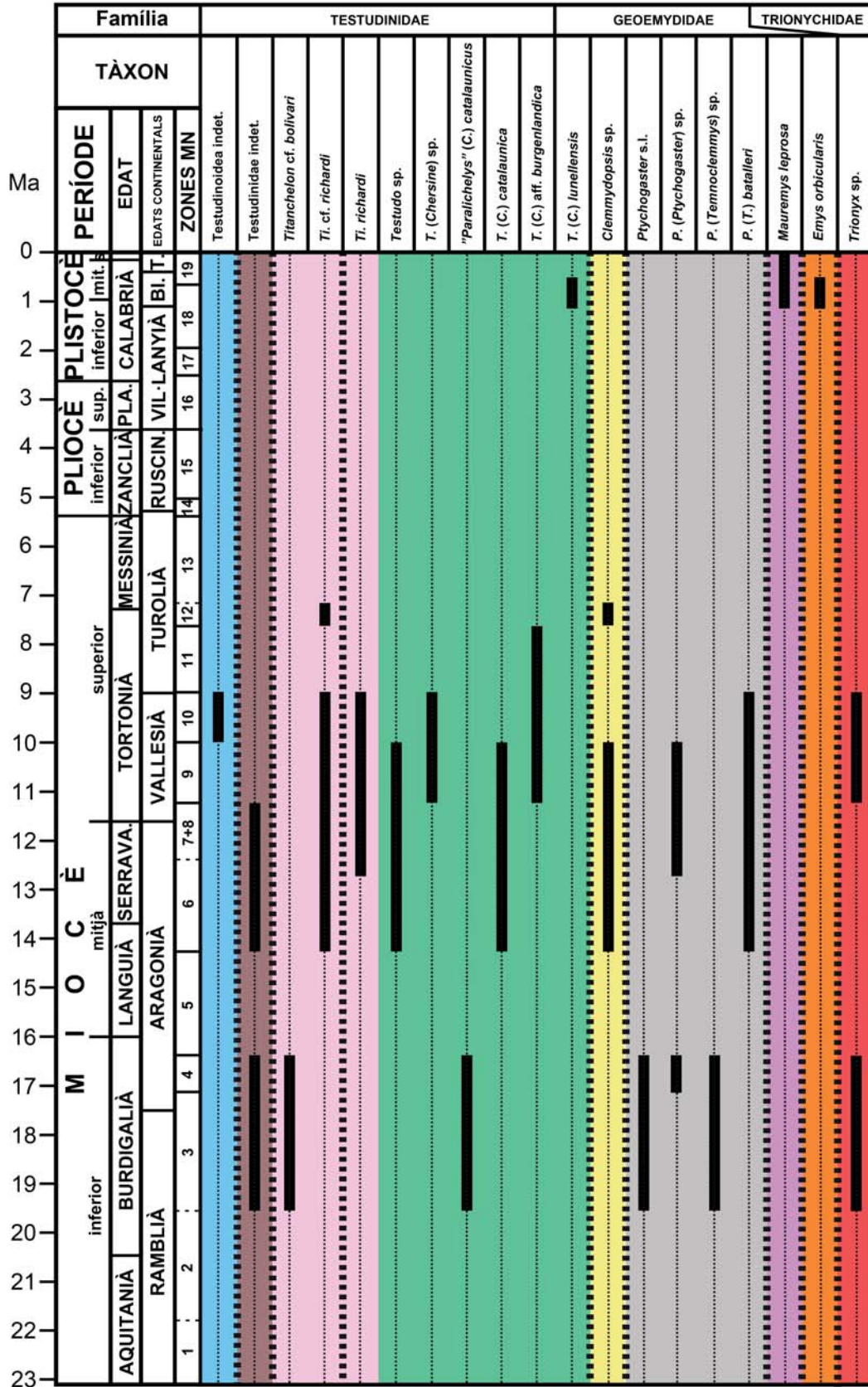


Figura 11.1. Rangs cronostatigràfics dels diversos tàxons de quelonis, en funció de les localitats on s'enregistren a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, des del Miocè inferior fins a l'Holocè. Els colors denoten els diferents gèneres.

(*Trionyx* sp.) i al geoemídid *Ptychogaster* (subgèneres *Temnoclemmys* i *Ptychogaster* s.s.), de la subfamília extinta dels ptychogasterins (Hervet, 2003, 2006). Les restes disponibles de *Ptychogaster*, procedents dels jaciments de Can Canals, Canyet i Molí Calopa, són massa fragmentàries per permetre una assignació taxonòmica fins a rang d'espècie, però són molt similars a les d'espècies presents en altres localitats ibèriques d'edat similar, *Ptychogaster* (*P.*) *ronheimensis* i *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *bardenensis* (capítol 9). Respecte als trioníquids, aquest grup domina les faunes de tortugues d'aigua dolça de la resta d'Europa, però al Vallès-Penedès només s'enregistren a les localitats de Can Cerdà i Canyet. Aquestes restes, com passa a les conques internes de la península Ibèrica, són massa fragmentàries com per ser diagnòstiques a nivell específic, i només permeten una adscripció al gènere *Trionyx* (capítol 10), que actualment està distribuït a l'extrem sud-est d'Europa, Turquia, el Pròxim Orient i la major part d'Àfrica (Meylan, 1987). Les restes de tortugues terrestres del Miocè inferior del Vallès-Penedès tampoc no són gaire nombroses, però tot i així permeten distingir dos testudínids: un de mida gran, enregistrat a les localitats de Can Canals, els Casots, Canyet, Cases de la Valenciana i Costablanca, que s'atribueix al gènere *Titanchelon*; i un altre, de mida mitjana-petita, present a les localitats de Can Canals, Canyet, Can Mas i Repetidor, que és atribuïble al gènere *Testudo*. El material disponible de testudínid gegant del Miocè inferior del Vallès-Penedès s'atribueix temptativament a *Ti. cf. bolivari* (capítol 10) que és l'espècie típica del gènere i que s'enregistra en altres conques ibèriques de l'MN5 a l'MN7+8 (Pérez-García & Vlachos, 2014; dades inèdites de l'autor). El material de *Testudo*, al seu torn, no correspon a la mateixa espècie present a les conques de l'Europa central (França i Alemanya), *T. (Chersine) promarginata*, tot i correspondre al mateix subgènere (Reinach, 1900; Corsini et al., 2014); provisionalment, s'atribueix a "*Paralichelys*" *catalaunicus*, una espècie endèmica del Vallès-Penedès definida per Bergounioux (1951), a l'espera d'un nom de reemplaçament per evitar l'homonímia amb *T. (Chersine) catalaunica*.

En general, la fauna de quelonis continentals del Miocè inferior del Vallès-Penedès és força similar a les quelonofaunes de l'MN3 i MN4 d'altres conques ibèriques (Murelaga et al., 1999, 2002), però significativament més pobra que les d'altres conques de l'Europa central i oriental, en les quals hi trobem tortugues dulciaquícules dels gèneres *Chelydropsis* Peters, 1868, *Promalacoclemmys* Reinach, 1900 i *Palaeochelys* Meyer, 1847,

a més de tortugues terrestres gegants del gènere *Ergilemys* Chkhikvadze, 1972 (de Broin, 1977; Lapparent de Broin, 2000, 2001; Hervet, 2003; Karl, 2013). Alguns dels tàxons enregistrats en el Miocè inferior del Vallès-Penedès tenen implicacions pel que fa a la reconstrucció paleoambiental d'aquestes localitats. En particular, la presència de tortugues dulciaquícules dels gèneres *Trionyx* i *Ptychogaster*, juntament amb les restes de cocodrils i la presència d'amfibis com *Latonia* i *Bufo*, confirmen la presència de masses d'aigua (ambients lacustres, palustres o fluvials; capítols 7 i 10), la qual cosa està d'acord amb l'ambient deposicional lacustre de moltes de les localitats del Miocè inferior del Vallès-Penedès (Casanovas-Vilar et al., 2011a,d), així com la presència de determinats macromamífers com el tragúlid *Dorcatherium*, fortament lligat a masses d'aigua (Alba et al., 2014). Al seu torn, la presència de rèptils termofílics, com les tortugues gegants, el cocodril *Diplocynodon ratelii* Pomel, 1847 (Díaz Aráez et al., en revisió), i els llargandaixos del gènere *Varanus* Merrem, 1820 (Delfino et al., 2013b; vegeu també el capítol 10), indiquen temperatures mitjanes anuals elevades, com correspon als inicis de l'Òptim Climàtic del Miocè (Böhme, 2003). Aquesta inferència sobre el clima també està suportada per la paleoflora rambliana del jaciment de Costablanca, indicativa d'un clima tropical a subtropical, amb una estació seca seguida aparentment d'una estació de pluges torrencials (Sanz de Siria Catalán, 1981, 1985b, 1993). D'altra banda, la presència de certs macromamífers, com els cèrvids, els suïds i els tragúlids, entre d'altres, corroborarien la presència de boscos humits a la conca del Vallès-Penedès durant el Ramblà i l'Aragonià inferior (Casanovas-Vilar et al., 2011a,c,d). Malgrat això, també hi hauria zones més obertes i ambients més secs, com indica la presència dels testudínids *Titanchelon* cf. *bolivari* (Müller, 1980; Schleich, 1984) i "*Paralichelys*" *catalaunicus* (Böhme & Vasilyan, 2014), els varans *Varanus* sp. (Böhme, 2003), i les associacions de rosegadors (Casanovas-Vilar et al., 2011c,d). En general, les faunes de quelonis del Miocè inferior del Vallès-Penedès, i de fet tota l'herpetofauna en general, confirmen les inferències paleoambientals i climàtiques basades en les dades paleobotàniques, i corroboren per tant l'existència d'un clima càlid (subtropical), amb ambients de bosc humit propers a zones lacustres i palustres, així com a zones més obertes amb menor cobertura arbòria.

El Miocè mitjà (Aragonià mitjà i superior). A causa de les repetides transgressions marines que van afectar la conca del Vallès-Penedès durant el Burdigalià superior (MN4) i

el Languià (MN5), hi ha molt pocs jaciments continentals amb presència de macrovertebrats i, més específicament, no hi ha cap resta de queloni de la unitat biocronològica MN5 (Aragonià mitjà). Pel que fa l'MN6 (Languià superior a Serraval·lià inferior, Aragonià superior), a les fàcies transicionals de la part alta dels Complexos Marins i de Transició hi trobem una de les sis úniques localitats amb quelonis d'aquesta unitat (capítol 10): Ca n'Almirall. La resta de localitats amb quelonis de l'MN6 corresponen a la part baixa de la sèrie estratigràfica de l'Abocador de Can Mata (ACM; capítols 7 i 10), ja dins del Complex Continental Superior. Durant aquesta unitat, el registre dels testudins a la conca del Vallès-Penedès es limita a la família Testudinidae. En destaquen, en particular, les primeres aparicions del testudínid de mida mitjana-petita *Testudo (Chersine) catalaunica* a l'ACM i del testudínid de mida gran *Titanchelon cf. richardi* a Ca n'Almirall (capítol 10). Aquesta fauna de quelonis és idèntica a la del Miocè mitjà de la conca de l'Ebre (Murelaga et al., 2006), però molt més pobre que la d'altres conques de l'Europa central i oriental, que presenten una gran diversitat de tortugues dulciaquícules (gèneres *Mauremys*, *Palaeochelys*, *Ptychogaster*, *Trionyx*, *Clemmydopsis* i *Chelydropsis*; de Broin, 1977; Lapparent de Broin, 2000, 2001; Hervet, 2003). Malauradament, hom no compta amb restes de flora de l'ACM, però atenent a les similituds que mostren les faunes de macro- i microvertebrats del Vallès-Penedès amb les localitats de França i Europa Central, i d'acord amb la completa absència de tortugues aquàtiques, es pot inferir un clima càlid amb condicions més àrides que durant l'Aragonià inferior, com succeeix també en les localitats coetànies de la conca de l'Ebre (Murelaga et al., 2006; Postigo Mijarra, et al., 2009; Jiménez-Moreno et al., 2010).

La majoria de localitats amb quelonis de l'Aragonià superior de la conca del Vallès-Penedès corresponen a la unitat MN7+8. S'hi inclouen tant diverses localitats clàssiques de l'àrea de Sant Quirze (Trinxera del Ferrocarril) i els Hostalets de Pierola (Can Mata), com la majoria de les noves localitats de l'ACM (Alba et al., 2011a). La diversitat de quelonis al Vallès-Penedès durant aquesta unitat és força elevada, ja que, a més dels dos gèneres de tortugues terrestres (*Titanchelon* i *Testudo*) enregistrats durant l'MN6, hi trobem també representats dos gèneres de tortugues dulciaquícules (*Ptychogaster* i *Clemmydopsis*). Per això, les faunes de quelonis de l'MN7+8 del Vallès-Penedès són lleugerament més diverses que les registrades en altres conques ibèriques o europees,

només essent comparables a la quelonofauna de la conca de Steinteim (Alemanya), on tanmateix només s'hi troben tres tàxons: *Chelydropsis purchisoni* (Bell, 1832), *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1847) i *Testudo steinheimensis* Staesche, 1931. Les restes de *Clemmydopsis* del Vallès-Penedès són massa fragmentàries per identificar-les a nivell d'espècie, però les restes de *Testudo* corresponen a la mateixa espècie que ja s'enregistra a l'MN6, *T. catalaunica* (la qual està estretament emparentada, però és diferent, de *T. steinheimensis*; capítol 7). En qualsevol cas, la presència dels gènere *Clemmydopsis* (present a Alemanya) i de l'espècie *P. batalleri* (també present a França) confirma que la quelonofauna del Vallès-Penedès presenta similituds amb les de l'Europa central (capítol 9). En contraposició, els testudínids *T. catalaunica* i *Ti. richardi* no es troben a Europa i són aparentment endemismes ibèrics (ja que sí estan presents en les conques internes Ibèriques, com la conca del Duero; Jiménez-Fuentes, 1971, 1989, 2003; vegeu també els capítols 6 i 10). D'altra banda, al Vallès-Penedès durant l'MN7+8 no s'hi enregistren trioníquids ni els gèneres *Mauremys* i *Chelydropsis*, a diferència del que passa a França i al centre d'Europa (Lapparent de Broin, 2000, 2001).

En general, la fauna de quelonis de l'Aragonià superior de la conca del Vallès-Penedès recolza la idea que es tractava d'una àrea de transició entre dues bioprovíncies diferents, una de centreeuropea (en la qual predominarien els ambients boscosos i humits), i una d'ibèrica interior (molt més seca), tal com ja s'havia argumentat prèviament a partir de les faunes de mamífers (Agustí et al., 1990; Casanovas-Vilar et al., 2005, 2008, 2010b). Malgrat que les associacions de quelonis de l'MN7+8 del Vallès-Penedès també estan dominades pels testudínids (que, generalment, constitueixen més del 75% de les restes de queloni recuperades), es tracta en conjunt d'una quelonofauna més diversa que a les conques ibèriques internes. De fet, les faunes de quelonis que hi trobem representades, juntament amb la composició de l'herpetofauna associada (capítol 10), que inclou granotes (*Latonia*, *Pelophylax*, *Pelobates*) i salamandres (*Pleurodeles*), corroboren que els hàbitats del Vallès-Penedès serien menys oberts i més humits que els de l'interior de la península Ibèrica. Aquesta interpretació és congruent amb les faunes de mamífers de l'MN7+8 de la conca del Vallès-Penedès, les quals són particularment diverses i, a més de glírids i esquiroles voladors (indicatius d'ambients tancats amb una elevada cobertura vegetal), també difereixen de les conques ibèriques

internes per la presència de primats hominoïdeus i pliopitecoïdeus (Casanovas-Vilar & Agustí, 2007; Alba et al., 2010b, 2011a, 2015; Casanovas-Vilar et al., 2001c; Furió et al., 2011; Alba, 2012). Encara que no es disposa de dades paleobotàniques, segurament la vegetació del Vallès-Penedès durant l'Aragonià superior era molt semblant a la de l'Europa Central, amb presència de boscos tancats i humits amb masses d'aigua properes (si més no en determinades zones), mentre que el clima, d'acord amb les restes de quelonis i la resta de l'herpetofauna i la mastofauna associades, hauria estat de tipus subtropical i una mica més humit que durant l'Aragonià mitjà (Casanovas-Vilar & Agustí, 2007; Casanovas-Vilar et al., 2008).

El Miocè superior (Aragonià terminal, Vallesià i Turolità). La majoria de localitats amb vertebrats fòssils del Miocè superior del Vallès-Penedès corresponen al Vallesià, malgrat que també n'hi ha alguna del Turolità (a la zona de Piera) i alguna de l'Aragonià superior terminal (a la zona dels Hostalets de Pierola). En aquest sentit, d'acord amb la definició inicial del Vallesià (Crusafont, 1950), encara vigent en l'actualitat, aquest s'inicia amb l'entrada de l'èquid hipparionini *Hippotherium*, datada en aquesta conca a 11.2 Ma (Garcés et al., 1996; Agustí et al., 1997; Casanovas-Vilar et al., 2011c, 2015, enviat) mentre que el Miocè superior (definit a partir de la base del Tortonià) s'inicia anteriorment (11,6 Ma) i, per tant, durant l'Aragonià superior (Hilgen et al., 2012). El mateix criteri (primera aparició d'*Hippotherium*) és també aplicable per a l'inici de la unitat MN9 (Agustí et al., 2001; Casanovas-Vilar et al., 2015, enviat). En qualsevol cas, les localitats vallesianes (MN9 i MN10) del Vallès-Penedès són les que han proporcionat més restes de quelonis de tota la conca (capítol 10), malgrat que els tàxons representats se circumscriuen, com durant l'MN7+8, a les famílies Testudinidae, Geoemydidae i Trionychidae.

Durant l'MN9, el nombre d'espècies de quelonis enregistrades al Vallès-Penedès s'eleva fins a set (tres espècies de testudínids terrestres, i quatre espècies de tortugues d'aigua dolça), cosa que representa la diversitat més elevada per a tota la conca durant el Miocè. Això s'ha d'atribuir tant a un major nombre de tortugues d'aigua dolça com de testudínids de mida mitjana-petita respecte l'Aragonià superior. Pel que fa a les tortugues dulciaquícules, mentre que al Vallès-Penedès i a la resta d'Europa s'hi troben tant

trioníquids com geoemídids (pticogasterins i clemmidopsins), en canvi, a les conques ibèriques internes, aquests tàxons són del tot inexistents. Tot i això, i a diferència del Vallès-Penedès, a l'Europa de l'Est també s'enregistren quelídrids i un altre gènere de geoemídids, *Sarmantemys* Chkhikvadze, 1983. De fet, la majoria d'aquestes tortugues d'aigua dolça tampoc no són gaire freqüents a la conca del Vallès-Penedès: *Trionyx* i *Ptychogaster* s.s. són presents pràcticament només a Can Llobateres, mentre que *Clemmydopsis* s'enregistra només a Can Poncic i Creu Conill 22. En contraposició, *P. batalleri* esdevé la tortuga dulciaqüícola més abundant a la conca (s'enregistra a tres localitats diferents, EDAR24, Hostalets de Pierola Superior i Can Llobateres), mentre que en canvi aquesta espècie no s'ha detectat durant l'MN9 i l'MN10 ni a les conques ibèriques internes ni a la resta d'Europa (capítol 9). Pel que fa als Testudinidae, les seves restes són força nombroses en moltes localitats. Corresponen a tres espècies diferents: una tortuga terrestre de mida gran, *Ti. richardi*, ben coneguda a partir de les restes de la zona dels Hostalets de Pierola, entre d'altres; i un parell d'espècies terrestres de mida més petita, que corresponen a *T. catalaunica* i *T. (Chersine) aff. burgenlandica*. *Testudo catalaunica* ja estava enregistrada amb anterioritat, i malgrat que es troba en quatre localitats de l'MN9 (Can Missert, Can Mata 3, Creu Conill 20 i Castell de Barberà), totes ells corresponen al Valleslà inferior més inicial (de fet, en el passat dues d'aquestes localitats, com Castell de Barberà i Can Missert, s'havien correlacionat amb l'Aragonià terminal; vegeu discussió a Alba & Moyà-Solà, 2012; Robles et al., 2011; Casanovas-Vilar et al., 2015, enviat). Al seu torn, *T. aff. burgenlandica* només s'enregistra en dues localitats de l'MN9, Can Missert (l'única on coincideix amb *T. catalaunica*) i Can Llobateres, i mostra per tant un rang estratigràfic més ampli al llarg del Valleslà inferior, a més de ser el testudínid més abundant en nombre de restes. *Testudo aff. burgenlandica* del Vallès-Penedès presenta algunes diferències respecte a *T. burgenlandica* (Bachmayer & Młynarski, 1983) de l'MN9 d'Àustria, però faria falta un estudi més detallat per decidir si aquestes diferències són diferents per erigir una nova espècie. En qualsevol cas, morfològicament *Testudo aff. burgenlandica* forma part dels testudínids de talla petita-mitjana sense escut cervical, que són presents en altres conques europees però no a les conques ibèriques internes. En canvi, *Ti. richardi* també està representada durant l'MN9 a d'altres zones de la península Ibèrica (com la conca del Duero) però no a la resta

d'Europa, mentre que *T. catalaunica* durant l'MN9 està restringida a la conca del Vallès-Penedès, tot i que a les conques ibèriques internes hi trobem representada una espècie propera pendent de descripció (Pérez-García & Murelaga, 2013). En conjunt, les faunes de quelonis del Vallesà inferior (MN9) del Vallès-Penedès pràcticament no presenten diferències respecte a les de l'Aragonià terminal, a excepció de la primera aparició de *T. aff. burgenlandica*, que aparentment substitueix *T. catalaunica* a principis del Vallesà (malgrat certa coexistència en el temps i l'espai durant el Vallesà més inicial). A l'igual que a l'MN7+8, la quelonofauna del Vallès-Penedès durant l'MN9 és més diversa i presenta majors similituds amb les de la resta d'Europa que les faunes de quelonis de l'interior de la península Ibèrica.

Quant a les restes de quelonis de l'MN10 del Vallès-Penedès, provenen principalment les localitats de l'àrea de Terrassa i Viladecavalls (Bergounioux, 1958; Gómez-Alba, 1997; Alba et al., 2010a; vegeu també els capítols 6, 9, 10). La diversitat dels quelonis durant aquesta unitat decreix fins a cinc espècies, totes les quals ja representades a la conca durant l'MN9, degut a la desaparició de *T. catalaunica* durant el Vallesà inferior i la manca de registre de *Clemmydopsis* durant l'MN10. Així, les faunes de quelonis del Vallès-Penedès durant el Vallesà superior estan encara més dominades pel testudínid gegant *Ti. richardi* que en el Vallesà inferior, tant pel que fa al nombre de localitats com a l'abundància de restes. Durant MN10 s'enregistra encara *P. batalleri* (tot i que per darrera vegada) i, per tant, les faunes de quelonis del Vallesà superior de la conca del Vallès-Penedès continuen mostrant similituds amb les d'altres conques europees, més que no pas amb les de les conques ibèriques internes. Tanmateix, les faunes de l'MN10 del Vallès-Penedès continuen sense enregistrar gèneres de tortugues aquàtiques molt comuns a la resta d'Europa (com són *Mauremys* i *Chelydopsis*; Lapparent de Broin, 2001; Hervet, 2003, 2006).

Val la pena discutir l'extinció de *T. catalaunica* i *P. batalleri*, durant l'MN9 i a finals de l'MN10, respectivament, amb relació a la Crisi Vallesiana que, suposadament, va afectar els mamífers d'origen aragonià lligats a ambients boscosos i humits durant la transició entre el Vallesà inferior i el superior (Agustí & Moyà-Solà, 1990, 1991; Moyà-Solà & Agustí, 1990; Casanovas-Vilar et al., 2005, 2010, 2014). Les causes d'aquesta suposada crisi de biodiversitat, i de la seva extensió geogràfica fora de la conca del Vallès-

Penedès, han estat molt discutides (Casanovas-Vilar et al., 2014), i fins i tot s'ha argumentat que, si més no en el cas dels micromamífers, l'extensió dels tàxons associats a ambients humits hauria estat més progressiva al llarg del Vallesjà superior i el Turoljà, i que només es mostraria com una crisi abrupta degut a un efecte de mostratge (Casanovas-Vilar et al., 2014, 2015). En el cas de *T. catalaunica*, és clar que la seva extinció (associada a la substitució per *T. aff. burgenlandica*) es produeix molt a principis del Vallèsjà, i per tant abans de la desaparició dels primats hominoïdeus i d'altres mamífers associats a ambients humits (que es produeix poc després del trànsit amb el Vallesjà superior). Sembla, doncs, que la desaparició de *T. catalaunica* estaria més relacionada amb una possible exclusió competitiva amb *T. aff. burgenlandica*, que pertany a un clade de *Testudo* (*Chersine*) més derivat. Aquest clade, caracteritzat per la manca de l'escut cervical i una mida lleugerament més gran, esdevindrà el grup de tortugues terrestres de mida petita-mitjana més comú des de l'MN9 fins a l'MN15 arreu d'Europa (Lapparent de Broin, 2001). Per tant, la substitució de *T. catalaunica* per *T. aff. burgenlandica*, més que estar relacionat específicament amb la Crisi Vallesiana, sembla reflectir un fenomen més global a escala europea (tot i que no deixa de remarcar que els recanvis faunístics es van produir durant el Vallesjà d'una manera més progressiva del que implica la concepció clàssica de la Crisi Vallesiana). Respecte a la tortuga d'aigua dolça *P. batalleri*, cal ressaltar que tot el llinatge dels geoemídids pticogasterins desapareix progressivament a tot Europa al llarg del Vallesjà superior i el Turoljà (de l'MN10 a l'MN12; Azanza et al., 1993; Hervet, 2003, 2006; vegeu també el capítol 9). La gradual desaparició dels membres d'aquest llinatge s'ha relacionat amb la progressiva reducció dels hàbitats humits i l'increment d'aridesa i estacionalitat que va culminar al Turoljà (Tempfer, 2005). En qualsevol cas, el fet que *P. batalleri* estigui encara representada durant l'MN10 posa de manifest, com en el cas de *T. catalaunica*, que els recanvis faunístics esdevinguts durant el Vallesjà foren més escalonats del que assumeix la Crisi Vallesiana (i no se circumscriuen, per tant, exclusivament al trànsit entre el Vallesjà inferior i el superior).

Pel que fa a la reconstrucció paleoambiental de la conca del Vallès-Penedès durant l'MN9 i l'MN10, l'associació de quelonis i de la resta de l'herpetofauna associada, que inclou granotes i gripaus (*Latonia*, *Pelophylax*, *Pelobates*, *Bufo*), salamandres i tritons

(*Pleurodeles*, *Triturus*) i, fins i tot, cocodrils indeterminats, corrobora que els ambients eren majoritàriament humits i boscosos, i, per tant, menys oberts i més humits que els de les conques internes de la península Ibèrica. Això també es veu recolzat per les faunes de mamífers (Alba et al., 2011a; Casanovas-Vilar et al., 2011c), incloent-hi els primats hominoïdeus i pliopitecoïdeus, que s'enregistren encara durant l'MN10 (fins fa 9.5 i 9.0 Ma, respectivament; Alba, 2012; Moyà-Solà et al., 2001). De la mateixa manera, les associacions florístiques de Can Llobateres i altres jaciments han permès inferir que cap a mitjans del Vallesà a la conca hi hauria hagut un mosaic d'hàbitats, amb boscos mixtos en unes àrees i elements tropicals només a les zones humides, i amb un clima de tipus subtropical a temperat càlid amb una certa estacionalitat pel que fa a la pluviositat (Sanz de Siria Catalán, 1993; Agustí et al., 2003; Casanovas-Vilar et al., 2011c; Marmi et al., 2012b). Així com les faunes de quelonis de les unitats MN9 i MN10 són les més diverses del Vallès-Penedès, tot mostrant una diversitat major que a les conques ibèriques internes i, fins i tot, comparable a localitats de la resta d'Europa, les del Turolià són notablement més pobres. Això, en bona mesura, és degut al fet que el Turolià es troba escassament representat al Vallès-Penedès, malgrat que també s'ha de relacionar amb els canvis climàtics i paleoambientals que es produïren durant aquest període (Tempfer, 2005; Böhme et al., 2008). Pel que fa als jaciments turolians del Vallès-Penedès amb restes de quelonis, hi trobem Can Baiona (atribuïble a l'MN11 o, alternativament, l'MN10) i, sobretot, les localitats de Piera (entre les quals hi destaca Torrentet de Traginers). Clàssicament, les localitats de Piera s'havien correlacionat amb l'MN11 (Agustí et al., 1985, 1997), però més recentment s'han correlacionat amb l'MN12 a partir de la fauna de micromamífers de Torrentet de Traginers (Casanovas-Vilar et al., 2015, enviat). La diversitat de quelonis al Turolià del Vallès-Penedès es limita a *T. (C.) aff. burgenlandica* de Can Baiona, i a *Ti. cf. richardi* i *Clemmydopsis* sp. de l'àrea de Piera. Les faunes de quelonis del Turolià de la conca del Vallès-Penedès, encara que menys diverses que abans, són semblants a les de les conques europees, degut a la persistència dels geoemídids clemmidopsins (Lapparent de Broin, 2001; Hervet, 2003, 2006), però també a les de les conques ibèriques internes, atesa la presència de testudínids gegants (Murelaga et al., 2007; Romero, et al., 2007; Pérez-García et al., 2011). La fauna de mamífers de Piera (Casanovas-Vilar et al., 2011c, 2015) és força més similar a les faunes coetànies d'altres

àrees de la península Ibèrica, com per exemple les de la conca de Terol (Alcalá et al., 2000), per a les quals s'ha inferit un clima càlid i força àrid només amb pluges estacionals (Van Dam & Weltje, 1999). Una cosa similar es pot inferir per a la conca del Vallès-Penedès, on hi manquen els mamífers propis d'hàbitats més boscosos (Casanovas-Vilar et al., 2011c, 2015). Això es veuria suportat també per l'absència de certs grups de quelonis d'aigua dolça, com els trioníquids i els geoemídids pticogasterins, i que indicaria hàbitats menys humits i amb menor cobertura arbòria prop de les masses d'aigua que durant el Vallesità (Mlynarsky, 1976; Gemel, 2002). De la mateixa manera, cal remarcar que la manca de testudínids de mida mitjana-petita s'explicaria per l'absència de zones amb una vegetació densa de sotabosc i matollar (Buskirk et al., 2001; Cheylan, 2001), que s'haurien vist substituïdes per grans praderies dominades per *Titanchelon* cf. *richardi* (Tempfer, 2002). Tot plegat indicaria una homogeneïtzació dels ambients en el conjunt de la Península i, de fet, bona part d'Europa (Van Dam & Weltje, 1999; Alcalá et al., 2000; Casanovas-Vilar et al., 2011c), la qual hauria representat la desaparició d'hàbitats boscosos i humits i que, al seu torn, s'hauria reflectit en un empobriment de les faunes de quelonis en comparació a l'Aragonià superior i, sobretot, el Vallesità.

El Plistocè i l'Holocè (Vil-lafranquià fins a l'actualitat). El Plistocè inferior i mitjà de la conca del Vallès-Penedès només es troba representat per dos jaciments amb restes de quelonis, Cal Guardiola (Berástegui et al., 2000; Madurell et al., 2009b, 2010, 2014) i Vallparadís Estació a Terrassa (Alba et al., 2008a,b; Madurell et al., 2009b, 2010, 2014), ambdós formant part de la secció estratigràfica del Torrent de Vallparadís, corresponent a la unitat MQ1 (que abasta el Plistocè inferior i part del mitjà; Madurell et al., 2014). Així, mentre que la sèrie estratigràfica de Vallparadís Estació abasta tant el Plistocè inferior com el mitjà, en canvi, Cal Guardiola es correlaciona només amb el Plistocè inferior (Madurell et al., 2010). Les restes de quelonis de Vallparadís són inèdites, però un estudi preliminar ha permès constatar-hi la presència de *Mauremys leprosa*, *Emys orbicularis* i *Testudo lunellensis* (observacions personals de l'autor). D'altra banda, el Plistocè mitjà també el trobem representat al pla de Barcelona, amb la localitat de la Cova de Gràcia (Park Güell), també corresponent a la unitat MQ1 (Agustí & Moyà-Solà, 1992). A banda de la presència de *Testudo (Chersine) lunellensis* (capítol 8), en aquesta localitat no hi trobem

altres restes de quelonis (Gómez-Alba, 1997; vegeu també el capítol 8). Dins d'aquesta biozona (MQ1), per tant, hi trobem representats els tres gèneres de tortugues que, en l'actualitat, es troben a Catalunya (i, de fet, a la península Ibèrica i la resta d'Europa): *Testudo* (al Vallès-Penedès i Barcelona), i *Mauremys* i *Emys* (només al Vallès-Penedès). Per tant, a nivell de gènere, la diversitat de quelonis fòssils en ambdues conques és la mateixa que en l'actualitat. Malgrat això, mentre que les faunes de quelonis d'aigua dolça estan representades per les espècies actuals *Mauremys leprosa* i *Emys oribicularis*, el testudínid present, tant al Vallès-Penedès com al pla de Barcelona, és *T. (Chersine) lunellensis*, una espècie propera a, però diferent de, l'actual *Testudo (C.) hermanni*. Aquesta és, de fet, la diferència més rellevant entre l'àrea d'estudi i les conques ibèriques internes i de la resta d'Europa (Fernández Peris & Martínez Valle, 1989; Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009; Pérez-García et al., 2015a,b), on només es troba *T. hermanni*. Malgrat això, segons la bibliografia, aquesta espècie sí que es troba enregistrada durant l'MQ1–MQ2 en altres jaciments de Catalunya, com per exemple Incarcàl, Pedreres de Llers i Montjuïc (Budó et al., 2003; Fèlix et al., 2006). A l'MQ2 (que abasta part del Plistocè mitjà i del Plistocè superior), la diversitat de quelonis en l'àrea d'estudi es redueix a la presència d'un únic tàxon, *Mauremys leprosa*, que s'enregistra a quatre localitats del Vallès-Penedès (Can Xercavins, Els Mallols, Plaça de Sant Roc de Sabadell, i Bòbila Madurell; Fèlix et al., 2006; Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009) i a una del pla de Barcelona (Cal Tintorer; Budó et al., 2003; Fèlix et al., 2006). En general, la diversitat de l'herpetofauna enregistrada durant el Plistocè inferior a la conca del Vallès-Penedès i al pla de Barcelona, i, en definitiva, a tota la península Ibèrica en conjunt és molt escassa, i, per tant, no permet fer massa interpretacions paleoambientals. Per contra, les dades disponibles per als quelonis fòssils del Plistocè mitjà són força més abundoses, en especial a partir del registre del Vallès-Penedès. Tot i això, l'absència de *T. hermanni* durant el Plistocè mitjà i superior en ambdues conques és, molt probablement, un artefacte degut a un registre paleontològic incomplet.

Les dades disponibles de les localitats de l'MQ1 del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, juntament amb les dades del registre paleoherpetològic de la península Ibèrica, indiquen que les quelonofaunes van experimentar un primer període de reestructuració i diversificació coincidint amb l'inici de la dinàmica glacial durant el

Plistocè inferior (aproximadament 2,6–1.1 Ma), incloent-hi l'aparició de *T. lunellensis* cap a finals del Plistocè inferior. La llarga persistència *T. lunellensis* durant el Plistocè inferior i mitjà (almenys entre 1.2 i 0.5 Ma), tant al Vallès-Penedès com al pla de Barcelona, està probablement relacionada amb el menor impacte de les glaciacions a les latituds més baixes de l'àrea mediterrània, en comparació amb l'Europa Central. Posteriorment, s'hauria produït un segon episodi de recanvi faunístic (que hauria afectat no només l'herpetofauna, sinó també tota la fauna de macrovertebrats), coincidint amb la inestabilitat climàtica del Plistocè mitjà (entre 1.1 i 0.5 Ma), i durant el qual s'haurien establert a la zona d'estudi els tres quelonis que conformen la fauna actual: *Mauremys leprosa*, *Emys orbicularis* i *T. hermanni*. L'origen de *T. hermanni* es remunta cap a finals del Pliocè de la península Balcànica o Itàlica, des d'on posteriorment s'hauria expandit cap a l'Europa occidental, incloent-hi França i la península Ibèrica, a principis del Plistocè inferior (Delfino, 2002; Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009). En canvi, *T. lunellensis* probablement s'hauria originat a finals del Plistocè inferior, a partir de poblacions ibèriques i/o franceses de *T. hermanni*, fragmentades de la resta de la distribució de l'espècie a causa de les oscil·lacions climàtiques del Plistocè. De manera similar, *E. orbicularis* també tindria un origen centreeuropeu, des d'on s'hauria expandit ràpidament per l'Antic Continent durant el Pliocè i principis del Plistocè inferior (Lenk et al., 1999). En canvi, l'origen de *Mauremys leprosa* cal situar-lo a la península Ibèrica o a l'Àfrica nord-occidental cap a finals del Pliocè, a partir tant del registre fòssil disponible com dels estudis moleculars (Gmira et al., 2003; Barth et al., 2004). Aquests dos esdeveniments de recanvis faunístics, que afectaren les quelonofaunes al llarg del Plistocè, també han estat identificats pel que fa a les faunes de grans mamífers: el primer tingué lloc cap a finals del Plistocè inferior (1.2–1,1 Ma), mentre que el segon (l'anomenada "Revolució de Mitjan Plistocè") correspon al Plistocè mitjà (1.0–0,5 Ma; Madurell-Malapeira, 2010; Martínez-Navarro, 2010).

CAPÍTOL 12. CONCLUSIONS

A continuació es resumeixen les principals conclusions d'aquesta tesi doctoral:

1. Paleobiodiversitat. A partir de la revisió taxonòmica de les restes de quelonis fòssils (clàssiques i inèdites) procedents de més de 100 localitats de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, així com de la literatura publicada prèviament, des del Ramblà superior (MN3, Miocè inferior) fins a l'Holocè, s'hi identifiquen un total de 3 famílies, 7 gèneres i 13 espècies de Testudines: entre els Testudinidae, *Titanchelon* cf. *bolivari*, *Titanchelon richardi*, "*Paralichelys*" *catalaunicus* [= *Testudo* (*Chersine*) sp. nov.], *Testudo* (*Chersine*) *catalaunica*, *Testudo* (*Chersine*) aff. *burgenlandica*, i *Testudo* (*Chersine*) *lunellensis*; entre els Geoemydidae, *Clemmydopsis* sp., *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) sp., *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) sp., *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri*, *Mauremys* *leprosa*, i *Emys orbicularis*; i, finalment, entre els Trionychidae, *Trionyx* sp. Només alguns testudínids i els geoemídids pticogasterins s'han pogut revisar a fons en el marc d'aquesta tesi, i per tant el nombre de tàxons enregistrats en l'àrea d'estudi podria incrementar-se en el futur, a mesura que s'aprofundeixi en l'estudi de la resta de grups.

2. Els testudínids gegants. Pel que fa a la revisió taxonòmica de les tortugues terrestres gegants del Miocè de la conca del Vallès-Penedès, atribuïdes fins fa poc al gènere *Cheirogaster* i, actualment, a *Titanchelon*, en destaca la descripció de dos cranis de *Ti. richardi* del Miocè superior de l'Ecoparc de Can Mata. Un d'aquests cranis s'ha designat com a neotip de l'espècie, i a partir d'aquest material se n'ha proporcionat una diagnosi esmenada, la qual permet concloure que aquest tàxon nominal no és un sinònim posterior de *Titanchelon bolivari* (l'espècie tipus del gènere). La revisió de tot el material disponible (del crani i de la closca) de les tortugues gegants del Vallès-Penedès indica que *Ti. richardi* és l'espècie pròpia del Miocè mitjà i superior (MN7+8–MN10, o MN6–MN12 quan es tenen en compte les restes més fragmentàries atribuïdes a *Ti. cf. richardi*), mentre que, en canvi, *Ti. cf. bolivari* estaria restringida al Miocè inferior (MN3–MN4). Totes dues espècies es poden distingir per diferències morfològiques en el lòbul anterior del plastró i dels escuts pectorals, juntament amb diverses característiques cranials. Una

anàlisi cladística, basada en la morfologia cranial de la majoria de Testudinidae actuals, dóna suport a una relació de grups germans entre *Titanchelon* i *Centrochelys*, alhora que posa de manifest la importància de la morfologia cranial per a una millor comprensió de les relacions filogenètiques entre els testudínids.

3. Els testudínids de mida mitjana-petita. La revisió taxonòmica de les tortugues terrestres de mida mitjana-petita de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona, a partir del material clàssic i inèdit, indica que totes les espècies enregistrades pertanyen al gènere *Testudo* i, més concretament, al subgènere actual *Testudo (Chersine)*, incloent-hi "*Paralichelys*" *catalaunicus* del Miocè inferior (MN3–MN4). Malgrat concloure que *Paralichelys* és un sinònim posterior subjectiu de *Testudo (Chersine)*, provisionalment s'opta per continuar emprant aquest nom genèric entre cometes, ja que si es transferís a *Testudo* esdevindria un homònim posterior de *Testudo (Chersine) catalaunica* i, per tant, caldria un epítet específic de reemplaçament. A partir de l'estudi del material del Vallès-Penedès, es proporciona una diagnosi esmenada de *T. catalaunica*, enregistrada durant el Miocè mitjà i el Miocè superior més inicial (MN6–MN9), i es conclou que aquesta espècie no és atribuïble al (sub)gènere extint *Paleotestudo* sinó a l'actual *Chersine*. Es justifica també que *T. catalaunica irregularis* és un sinònim subjectiu posterior de *T. catalaunica* s.s., la qual durant el Vallesità més inicial és substituïda (tot i que amb certa superposició en el temps i en l'espai) per *Testudo (Chersine) aff. burgenlandica*, que es reporta per primera vegada per a la conca del Vallès-Penedès. Malgrat l'existència d'algunes diferències clares amb *T. burgenlandica*, s'opta per no erigir una nova espècie fins que no s'hagi dut a terme un estudi taxonòmic més aprofundit del material del Vallès-Penedès. Quant al tàxon nominal *Cheirogaster arrahonensis*, es considera un nomen vanum, ja que l'holotip, atribuïble a *Testudo (Chersine) sp.*, no permet un diagnòstic adequat de l'espècie. Finalment, pel que fa a les restes pliocenes del pla de Barcelona, es confirma que *Testudo (Chersine) lunellensis* és una espècie diferent de, tot i que molt propera a, l'actual *Testudo (Chersine) hermanni*. Una anàlisi filogenètica de les espècies actuals i moltes espècies extintes del gènere *Testudo* recupera la filogènia molecular de les espècies vivents, i dóna suport a un esquema sistemàtic en què el subgènere *Testudo* s.s. és el clade germà de la resta d'espècies del gènere, que al seu torn es divideixen en el

clade de *Testudo* (*Agrionemys*) i el clade de *Testudo* (*Paleotestudo*)+*Testudo* (*Chersine*). Aquesta anàlisi, per tant, dona suport a la distinció de *Paleotestudo* només amb rang de subgènere, i mostra que *T. catalaunica* és més propera a l'espècie extinta *T. steinheimensis*, mentre que *T. lunellensis* és més propera a l'actual *T. hermanni*.

4. Les tortugues d'aigua dolça. La revisió taxonòmica de les tortugues d'aigua dolça del Miocè del Vallès-Penedès indica la presència de tres gèneres diferents (*Ptychogaster*, *Clemmydopsis* i *Trionyx*), mentre que durant el Pleistocè, a l'àrea d'estudi, s'enregistren només dues espècies actuals dels gèneres *Mauremys* i *Emys*. Pel que fa als geoemídids del Miocè, s'emfatitza la descripció de les restes dels membres de la subfamília extinta dels *Ptychogasterinae*. La major part de les restes disponibles s'atribueixen a *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri*, l'espècie tipus del subgènere, enregistrada durant el Miocè mitjà i superior (MN7+8–MN10). A partir de totes les restes disponibles d'aquest tàxon a la conca del Vallès-Penedès, es proporcionen diagnòsics esmenades d'aquesta espècie, del subgènere *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*), i del subgènere nominotípic, *Ptychogaster* s.s., a més de concloure que *Testudo celonica*, *Temnoclemmys elongata* i *Temnoclemmys vallesensis* són sinònims subjectius posteriors de *P. batalleri*, mentre que *Temnoclemmys cordiformis* és un nomen vanum (ja que l'holotip correspon a un testudinoïdeu indeterminat). També es reporta, per primera vegada a la conca del Vallès-Penedès, la presència del subgènere nominotípic, *P. (Ptychogaster) sp.* (com a mínim, des de l'MN4 fins a l'MN7+8), així com de *P. (Temnoclemmys) sp.* durant el Miocè inferior (MN3–MN4). Es reporta també, per primer cop de manera concloent a la conca del Vallès-Penedès, la presència dels gèneres *Trionyx* i *Clemmydopsis*. El primer es troba representant des del Miocè inferior fins al superior (MN3–MN10), malgrat que les restes disponibles no en permeten una atribució específica. Les restes de *Clemmydopsis* podrien correspondre a *Clemmydopsis turnauensis*, però ateses les poques restes disponibles, i a l'espera d'un estudi més detallat, es considera més adequat no atribuir-les a nivell d'espècie.

5. Canvis en les quelonofaunes i implicacions biostratigràfiques. El registre fòssil dels quelonis a la conca del Vallès-Penedès mostra una diversitat molt més elevada durant el Miocè que no pas al Plistocè o en l'actualitat, mentre que la baixa diversitat

durant el Plistocè del pla de Barcelona és clarament atribuïble a la manca d'un registre fòssil prou complet. Durant el Miocè inferior (Ramblà-Aragonià inferior, MN3–MN4), les quelonofaunes del Vallès-Penedès són força similars a les de la resta de la península Ibèrica; hi són presents tres famílies de quelonis: els Testudinidae, amb *Titanchelon* cf. *bolivari* i "*Paralichelys*" *catalaunicus*; els Geoemydidae, amb *Ptychogaster* (*Ptychogaster*) sp. i *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) sp.; i els Trionychidae, amb *Trionyx* sp. Al Miocè mitjà (Aragonià mitjà i superior, MN5–MN7+8) del Vallès-Penedès, hi ha un buit en el registre de quelonis durant l'MN5, degut a la virtual absència de registre fòssil continental, seguit de la nova aparició durant l'MN6 (Aragonià superior) de tot un seguit de tàxons, la majoria dels quals sobreviuran fins al Miocè superior: entre els Testudinidae, *Testudo* (*Chersine*) *catalaunica* i *Titanchelon* cf. *richardi*; i entre els Geoemydidae, *Clemmydopsis* sp. i *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri*. Aquestes faunes de quelonis són força similars a les quelonofaunes coetànies de la resta de la península Ibèrica, i menys diverses que les de les conques europees. Durant l'MN7+8 (Aragonià superior), les faunes de quelonis del Vallès-Penedès mostren similituds tant amb les conques ibèriques com amb les europees, i sovint són de fet més diverses en conjunt, atès que als tàxons ja presents a l'MN6 (incloent-hi *Ti. richardi*) cal afegir-hi també *Ptychogaster* (*P.*) sp. No és fins a l'MN9 (Vallesià inferior), ja iniciat el Miocè superior, que trobem les quelonofaunes més diverses a la conca del Vallès-Penedès, ja que als tàxons presents a l'MN7+8 cal afegir-hi el testudínid *T. (Chersine)* aff. *burgenlandica* i el trioníquid *Trionyx* sp., que junt amb *Clemmydopsis* sp. posen de relleu unes majors similituds faunístiques amb la resta d'Europa (llevat de *Ti. richardi*, que és l'únic testudínid del Vallès-Penedès present també a altres conques ibèriques). Les quelonofaunes del Vallès-Penedès durant el Vallesià superior (MN10) són similars a les del Vallesià inferior, però lleugerament menys diverses, atès que durant l'MN9 *T. aff. burgenlandica* reemplaça *T. catalaunica*. A l'MN10 hi troben enregistrades per darrera vegada *P. batalleri* i *Trionyx* sp., mentre que *T. aff. burgenlandica* podria estendre's fins al Turolíà inferior (MN11), i *Ti. cf. richardi* (absent del registre de l'MN11) i *Clemmydopsis* sp. (no enregistrada durant l'MN10 i MN11) reapareixen per darrera vegada al Turolíà mitjà (MN12). L'empobriment de les faunes de quelonis des del Vallesià fins al Turolíà no sembla adequar-se a una crisi de diversitat abrupta entre el Vallesià inferior i superior (la Crisi Vallesiana), sinó que és un fenomen

més graonat i de causes variades. A partir d'aquest punt, hom no disposa de registre fins al Plistocè mitjà i superior, caracteritzats per unes quelonofaunes més pobres i molt similars a les actuals, caracteritzades amb la presència d'un únic testudínid (*Testudo lunellensis*, en comptes de l'actual *Testudo hermanni*), i dues tortugues d'aigua dolça, el geoemínid *Mauremys leprosa* i l'emídid *Emys orbicularis*.

IV.

BIBLIOGRAFIA

IV. BIBLIOGRAFIA

- Agassiz, L. 1857. *Contributions to the Natural History of the United States of America. First Monograph. Vol. I. Part I. Essay on Classification. Part II. North American Testudinata.* Boston: Little, Brown and Co.
- Agustí Ballester, J., Cabrera, L. 1980. Nuevos datos sobre la biozonación del Burdigaliense continental de la cuenca del Vallès-Penedès. *Acta Geológica Hispánica* 15, 81–84.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. 1990. Mammal extinctions in the Vallesian (Upper Miocene). *Lecture Notes in Earth Sciences* 30, 425–432.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. 1991. Spanish Neogene Mammal succession and its bearing on continental biochronology. *Newsletters on Stratigraphy* 25, 91–114.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. 1992. Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 69–77.
- Agustí, J., Cabrera, L., Moyà-Solà, S. 1985. Sinopsis estratigràfica del Neógeno de la fosa del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució* 18, 57–81.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Parés, J.M. 1997. The Vallesian mammal succession in the Vallès-Penedès Basin (northeast Spain): paleomagnetic calibration and correlation with global events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133, 149–180.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O., Parés, J.M. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews* 52, 247–260.
- Agustí, J., Sanz de Siria, A., Garcés, M. 2003. Explaining the end of the hominoid experiment in Europe. *Journal of human evolution* 45, 145–153.
- Alba, D.M. 2012. Fossil apes from the Vallès-Penedès Basin. *Evolutionary Anthropology* 21, 254–269.
- Alba, D.M., Moyà-Solà, S. 2012. A new pliopithecoid genus (Primates: Pliopithecoidea) from Castell de Barberà (Vallès-Penedès basin, Catalonia, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 147, 88–112.
- Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Rotgers, C., Furió, M., Angelone, C., Köhler, M., Garcés, M., Cabrera, L., Almécija, S., Obradó, P. 2006. Los vertebrados fósiles del Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, l'Anoia, Catalunya), una sucesión de localidades del Aragoniense superior (MN6 y MN7+8) de la cuenca del Vallès-Penedès. Campaños 2002-2003, 2004 y 2005. *Estudios Geológicos* 62, 295–312.
- Alba, D.M., Galindo, J., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., Köhler, M., Garcés, M., Cabrera, L., Almécija, S., Rotgers, C., Furió, M., Angelone, C. 2007. La intervenció paleontològica a la nova fase del dipòsit controlat de Can Mata (Els Hostalets de Pierola, Anoia): campanyes 2002-2003, 2004 i 2005. *Tribuna d'Arqueologia* 2006, 7–33.
- Alba, D.M., Aurell, J., Madurell, J., Gómez, M., Moyà-Solà, S., Beràstegui, X. 2008a. Paleontologia i geologia del jaciment del Pleistocè inferior de Vallparadís (Terrassa, Vallès Occidental). *Tribuna d'Arqueologia* 2007, 29–44.
- Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Madurell, J., Aurell, J. 2008b. Dentognathic remains of *Macaca* (Primates, Cercopithecidae) from the late Early Pleistocene of Terrassa (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 1160–1163.
- Alba, D.M., Robles, J.M., Rotgers, C., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Moyà-Solà, S., Garcés, M., Cabrera, L., Furió, M., Carmona, R., Bertó Mengual, J.V. 2009. Middle Miocene vertebrate localities from Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, Vallès-

- Penedès Basin, Catalonia, Spain): An update after the 2006-2008 field campaigns. *Paleolusitana* 1, 59–73.
- Alba, D.M., Carmona, R., Bolet, A., Robles, J.M., Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Sanisidro, Ó., Rifà, E., Balaguer, J., Checa, L., Luján, À., Tomàs, M., Moyà-Solà, S. 2010a. Intervención paleontológica en la Autovía Orbital de Barcelona B-40, tramo Olesa de Montserrat– Viladecavalls: Resultados preliminares. *Cidaris* 30, 51–59.
- Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Malgosa, A., Casanovas-Vilar, I., Robles, J. M., Almécija, S. Galindo, J., Rotgers, C., Mengual, J.V. 2010b. A new species of *Pliopithecus* Gervais, 1849 (Primates: Pliopithecidae) from the Middle Miocene (MN8) of Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, Catalonia, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 141, 52–75.
- Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Moyà-Solà, S. 2011a. Parada 3. El Aragoniense superior y la transición con el Vallesiense: Can Mata y la exposición paleontológica de els Hostalets de Pierola. *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* 6, 95–109.
- Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Moyà-Solà, S. 2011b. Parada 4. El Vallesiense inferior y su transición con el Vallesiense superior: Can Llobateres. *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* 6, 111–123.
- Alba, D.M., Carmona, R., Bertó Mengual, J.V., Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Garcés, M., Galindo, J., Luján, A.H. 2012. Intervenció paleontològica a l'Ecoparc de Can Mata (els Hostalets de Pierola, conca del Vallès-Penedès). *Tribuna d'Arqueologia* 2010–2011, 115–130.
- Alba, D.M., DeMiguel, D., Morales, J., Sánchez, I.M., Moyà-Solà, S. 2014. New remains of *Dorcatherium crassum* (Artiodactyla: Tragulidae) from the Early Miocene (MN4) of Els Casots (Subirats, Vallès-Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol* 13, 73–86.
- Alba, D.M., Almécija, S., DeMiguel, D., Fortuny, J., Pérez de los Ríos, M., Pina, M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., 2015. Miocene small-bodied ape from Eurasia sheds light on hominoid evolution. *Science* 350, aab2625.
- Alcalá, L., Alonso-Zarza, A.M., Álvarez-Sierra, M.A., Azanza, B., Calvo, I.P., Cañaveras, J.P., Van Dam, J.A., Garcés, M., Krijgsman, W., Van der Meulen, A.J., Morales, J., Peláez-Campomanes, P., Pérez González, A., Sánchez Moral, S., Sancho, R., Sanz Rubio, E. 2000. El registro sedimentario y faunístico de las cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 13, 323–343.
- Almera, D.J., Bofill, A.P. 1903. Consideraciones sobre los restos fósiles cuaternarios de la caverna de Gracia (Barcelona). *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes* 4, 447–459.
- Álvaro-de-Buergo, E. y Meléndez-Hévia, F. 1994. Características generales de las subcuencas del margen peninsular mediterráneo (“Rift” del Surco de Valencia). *Acta Geológica Hispánica* 29, 67–79.
- Anquetin, J. 2012. Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology* 10, 3–45.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida State Museum* 18, 121–251.
- Azanza, B., De Broin, F., Galoyer, A., Ginsburg, L., Zouhri, S. 1993. Un nouveau site à Mammifères dans le Miocène supérieur d'Aubignas (Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 317, 1129–1134.

- Bachmayer, F., Schaffer, H. 1959. Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund (*Ptychogaster grundensis* nov. spec.) aus dem Untertorton von Grund, Niederösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 1959, 82–89.
- Bachmayer, F., Młynarski, M. 1983. Die Fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Schildkröten (Emydidae und Testudinidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie A* 85, 107–128.
- Baqués, V. 2012. *Diagenesis and fluid-fracture evolution in an intracontinental basin: The Penedès half-graben, western Mediterranean / Diagènesi i evolució de la relació fluid-fractura en una conca intracontinental: la conca del Penedès, oest de la Mediterrània*. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona.
- Barley, A.J., Spinks, P.Q., Thomson, R.C., Shaffer, H.B. 2010. Fourteen nuclear genes provide phylogenetic resolution for difficult nodes in the turtle tree of life. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 1189–1194.
- Barth, D., Bernhard, D., Fritsch, G., Fritz, U. 2004. The freshwater turtle genus *Mauremys* (Testudines, Geoemydidae)—a textbook example of an east–west disjunction or a taxonomic misconception? *Zoologica Scripta* 33, 213–221.
- Bartrina, M.T., Cabrera, L., Jurado, M.J., Guimerà, J., Roca, E. 1992. Evolution of the central Catalan margin of the Valencia trough (western Mediterranean). *Tectonophysics* 203, 219–247.
- Bataller, J.R. 1926. Estudio de restos fósiles de tortuga recientemente encontrados en Cataluña. *Boletín del Instituto Geológico de España* 46, 145–162.
- Bataller, J.R. 1941. Los yacimientos paleontológicos de Piera (Barcelona). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* 1, 6–10.
- Bataller, J.R. 1956. Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias del Instituto "Lucas Mallada"* 3, 11–28.
- Bate, D.M.A. 1914. A gigantic land tortoise from the Pleistocene of Minorca. *Geological Magazine* 1, 100–107.
- Batsch, A.J., 1788. *Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichteder Thiere und Mineralien*. Akademische Buchhandlung, Jena.
- Baur, G. 1893. Notes on the classification of the Cryptodira. *The American Naturalist* 27, 672–675.
- Bell, T. 1827. On two new genera of land tortoises. *Transactions of the Linnean Society of London* 15, 392–401.
- Bels, V., Baussart, S., Davenport, J., Shorten, M., O’Riordan, R.M., Renous, S., Davenport, J.L. 2007. Functional Evolution of Feeding Behavior. In: Wyneken, J., Godfrey, M.H., Bels, V. (Eds.), *Biology of turtles: From structures to strategies of life*, pp. 187–212. Florida: CRC Press.
- Benton, M.J. 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 302, 605–720.
- Benton, M.J., Zhang, Q.Y., Hu, S.X., Chen, Z-Q., Wen, W., Liu, J., Huang, J., Zhou, C., Xie, T., Tong, J., Choo, B. 2013. Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews* 123, 199–243.
- Berástegui, X., Casanovas, J., Moyà, S. 2000. El jaciment paleontològic de Cal Guardiola. Una finestra oberta al plistocè inferior de Catalunya. Contextualització geològica. *Tribuna d’Arqueologia* 1997–1998, 255–277.

- Bergounioux, F.-M. 1931. Sur une *Clemmys* du Pontien catalan. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 61, 72–78.
- Bergounioux, F.-M. 1935. Contribution a l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société Géologique de France* 25, 1–215.
- Bergounioux, F.-M. 1937. Relations faunistiques entre les chéloniens fossiles de l'Espagne et de la France. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 204, 793–795.
- Bergounioux, F.-M. 1938. Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 72, 257–288.
- Bergounioux, F.-M. 1951. *Paralichelys catalaunicus*, nov. sp., de l'Oligocène de Catalogne. *Anales de la Escuela de Péritos Agrícolas y de Especialidades Agropecuarias y de los Servicios Técnicos de Agricultura* 10, 51–62.
- Bergounioux, F.-M. 1957a. *Temnoclemmys*, nouveau genre de chéloniens lacustres du Néogène de Catalogne. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 244, 1236–1238.
- Bergounioux, F.-M. 1957b. Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Boletín Informativo del Instituto Paleontológico de Sabadell* 8–9, 39–41.
- Bergounioux, F.-M. 1957c. *Temnoclemmys*, género nuevo de los chelonienas lacustres del Neógeno de Cataluña. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 47, 161–166.
- Bergounioux, F.-M. 1958. Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estudios Geológicos* 14, 129–219.
- Bertini, R.J., Miloni-Santucci, R., Vieira-Toledo, C.E., Costa-Menegazzo, M. 2006. Taphonomy and depositional history of an Upper Cretaceous turtle-bearing outcrop from the Adamantina Formation, southwestern São Paulo state. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9, 181–186.
- Bhullar, B.A.S., Bever, G.S. 2009. An archosaur-like laterosphenoid in early turtles (Reptilia: Pantestudines). *Breviora* 518, 1–11.
- Biedermann, W.G.A. 1863. *Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur. I. Schildkröten*. Winterthur: Bleuler-Hausheer.
- Blaya Martí, E. 2007. *Memòria de la intervenció paleontològica d'urgència amb motiu de la recuperació de restes fòssils d'una tortuga gegant terrestre al sector industrial de "Can Vinyalets", els dies 7 a 11 de febrer de 2005*. Santa Perpètua de Mogoda, Vallès Occidental. Arqueociència Serveis Culturals S.L., Manresa, informe inèdit.
- Blaya Martí, E., Obradó, P., Robles, J.M., Sala, J., Alba, D.M., 2012. *Memòria de la intervenció paleontològica preventiva a les obres de prolongació de la Ronda Oest Sabadell, tram comprès entre la carretera N-150 i la BV-1248 (Sabadell, el Vallès Occidental): 2008-2011*. FOSSILIA Serveis Paleontològics i Geològics S.L., informe inèdit.
- Boda, A. 1927. *Clemmydopsis sopronensis* n. g. n. sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B* 1927, 375–383.
- Böhme, 2003. The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195, 389–401.
- Böhme, M., Ilg, A., Winklhofer, M. 2008. Late Miocene "washhouse" climate in Europe. *Earth and Planetary Science Letters* 275, 393–401.

- Bolet, A., Delfino, M., Fortuny, J., Almécija, S., Alba, D.M. 2013a. A partial skull of *Ophisaurus* (Squamata, Anguidae) from the Miocene of Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33, Suppl. 1, 90.
- Bolet, A., Delfino, M., Fortuny, J., Almécija, S., Robles, J.M., Carmona, R. 2013b. First amphisbaenian skull from the European fossil record: a milestone in the evolution of Blanidae. *Anatomical Record* 296 Special feature 1, 286–287.
- Bolet, A., Delfino, M., Fortuny, J., Almécija, S., Robles, J.M., Alba, D.M. 2014a. An amphisbaenian skull from the European Miocene and the evolution of Mediterranean worm lizards. *PLoS ONE* 9, e98082.
- Bolet, A., Delfino, M., Alba, D.M. 2014b. A new anguine lizard from the Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology Program and Abstracts*, 94.
- Bosch, J., Estrada, A., Juan-Muns, N. 1999. L'aprofitament de recursos faunístics aquàtics, marins i litorals, durant el neolític a Gavà (*Baix Llobregat*). *Saguntum-PLAV Extra-2*, 77–83.
- Bosch, J., Chinchilla, J., Tarrús, J. 2000. *El poblat lacustre neolític de la Draga. Excavacions de 1990 a 1998*. Monografies del CASC 2. Girona: Museu d'Arqueologia de Catalunya-Centre d'Arqueologia Subaquàtica de Catalunya.
- Boulenger, G.A. 1888. Description of a new land-tortoise from South Africa, from a specimen living in the Society's Gardens. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1888, 251.
- Bourgat, R., Bour, R. 1983. La Tortue géante de Perpignan: *Cheirogaster perpiniana* (Depéret, 1885). *Bulletin de la Société Agricole, Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales* 1983, 167–177.
- Bour, R. 1984. Les tortues terrestres géantes des îles de l'océan Indien occidental: données géographiques, taxonomiques et phylogénétiques. *Studia Geologica Salamanticensia* 1, 17–76.
- Brand, L.R., Goodwin, H.T., Ambrose, P.D., Buchheim, H.P. 2000. Taphonomy of turtles in the Middle Eocene Bridger Formation, SW Wyoming. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162, 171–189.
- Brand, L.R., Hussey, M., Taylor, J. 2003. Taphonomy of freshwater turtles: decay and disarticulation in controlled experiments. *Journal of Taphonomy* 1, 233–245.
- Bravard, A. 1844. Considérations sur la distribution des mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme. *Annales scientifiques, littéraires et industrielles de l'Auvergne* 16, 402–439.
- Brennessel, B. 2006. *Diamonds in the marsh: A natural history of the diamondback terrapin*. Hanover: University Press of New England.
- Brongniart, A. 1800. Essai d'une classification naturelle des Reptiles. II partie. Formation et disposition des genres. *Bulletin des Sciences, par la Société philomatique* 2, 89–91.
- Bronn, H.G. 1831. *Testudo antiqua*, eine im Süßwasser-Gypse von Hohenhöwen untergegangen Art. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosum* 15, 202–251.
- Broom, R. 1924. On the classification of the reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 51, 39–65.
- Budó, J., Fèlix, J., Nadal, J., Soler, J. 2003. La presencia de quelonios en yacimientos neolíticos en Cataluña. Interpretaciones paleoculturales y paleobiográficas. In: *III Congreso del Neolítico de la Península Ibérica. Libro guía de la excursión Preactas*, pp.

- 62–70. Santander: Servicio de publicaciones, Universidad de Cantabria.
- Burke, A.C. 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel bauplan. *Journal of Morphology* 199, 363–378.
- Buskirk, J.R., Keller, C., Andreu, A.C. 2001. *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 – Maurische Landschildkröte. In: Fritz, U. (Eds.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIA: Schildkröten I*, pp. 125–178. Wiebelsheim: Aula-Verlag.
- Cabrera, L. 1994. El margen continental catalán (I): El marco de la cuenca Catalano-Balear. Prefacio. *Acta Geològica Hispànica* 29, 1–87.
- Cabrera, L., Calvet, F. 1990. Sequential arrangement of the Neogene sedimentary record in the Vallès-Penedès and Valls-Reus half grabens. Iberian margins, NE Spain. *Terra Abstracts* 2, 1–110.
- Cabrera, L., Calvet, F. 1996. Onshore Neogene record in NE Spain: Vallès-Penedès and El Camp grabens (NW Mediterranean). In: Friend, P.F., Dabrio, C. (Eds.), *Tertiary basins of Spain*, pp. 97–105. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cabrera, L., Calvet, F., Guimerà, J., Permanyer, A., 1991. El registro sedimentario miocénico en los semigrabens del Vallès-Penedès y de El Camp: Organización secuencial y relaciones tectónica sedimentación. In: *Libro-Guía Excursión del I Congreso Grupo Español del Terciario* 4, 1–132.
- Cabrera, L., Roca, E., Garcés, M., de Porta, J. 2004: Estratigrafía y evolución tectonosedimentaria oligocena-superior-neógena del sector central del margen catalán (Cadena Costero-Calalana). In: Vera, J.A. (Eds.), *Geología de España*, pp. 569–573. Madrid: SGE-IGME.
- Cadena, E.A., Ksepka, D.T., Jaramillo, C.A., Bloch, J.I. 2012. New pelomedusoid turtles from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and their implications for phylogeny and body size evolution. *Journal of Systematic Palaeontology* 10, 313–331.
- Cantor, T. 1842. General features of Chusan, with remarks on the flora and fauna of that island. *Journal of Natural History* 9, 265–278.
- Carmona, R., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Garcés, M., Bertó Mengual, J.V., Galindo, J., Luján, À.H. 2011. Intervención paleontológica en la serie del Mioceno superior del Ecoparc de Can Mata (cuenca del Vallès-Penedès, NE de la península Ibérica). In: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla J.M., Escaso, F. (Eds.), *Viajando a mundos pretéritos*, pp. 77–84. Morella: Ayuntamiento de Morella.
- Carroll, R.L. 1969. A middle Pennsylvanian captorhinomorph, and the interrelationships of primitive reptiles. *Journal of Paleontology* 43, 151–170.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: WH Freeman and Company.
- Carroll, R.L. 2009. Gaffney and the evolutionary history of turtles. In: Braman, D.R. (Eds.). *Abstract and program, turtle symposium*, October 17–18 2009. Drumheller: Royal Tyrell Museum.
- Carroll, R.L. 2013. Problems of the ancestry of turtles. In: Brinkman, B.D., Holroy, P.A., Gardner, J.D. (Eds.), *Morphology and evolution of turtles*, pp. 19–36. New York: Springer.
- Casanovas-Vilar, I. 2007. *The rodent assemblages from the late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain)*. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

- Casanovas-Vilar, I., Moyà-Solà, S., Agustí, J., Köhler, M. 2005. The geography of a faunal turnover: tracking the Vallesian Crisis. In: Elewa, A.T. (Eds.), *Migration of organisms: Climate, geography, ecology*, pp. 247–301. Heidelberg: Springer-Verlag Publishers.
- Casanovas-Vilar, I., García-Paredes, I., Alba, D.M., van den Hoek Ostende, L., Moyà-Solà, S. 2010. The European Far West: Miocene mammal isolation, diversity and turnover in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 37, 1079–1093.
- Casanovas-Vilar, I., DeMiguel, D., Galindo, J., Robles, J.M., Garcés, M., Cabrera, L. 2011a. The continental Burdigalian (Early Miocene) of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). In: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla J.M., Escaso, F. (Eds.), *Viajando a mundos pretéritos*, pp. 93–100. Morella: Ayuntamiento de Morella.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Garcés, M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S. 2011b. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108, 5554–5559.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S. 2011c. Registro paleontológico continental de la cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* 6, 55–80.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. 2011d. Parada 1. Panoràmica general de la cuenca y yacimiento de Els Casots (Subirats): una fauna de vertebrados del Aragoniense inferior. *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* 6, 81–88.
- Casanovas-Vilar, I., Angelone, C., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Köhler, M., Galindo, J. 2011e. Rodents and lagomorphs from the hominoid site of Barranc de Can Vila 1 (els Hostalets de Pierola, Catalonia, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 257, 297–315.
- Casanovas-Vilar, I., Van den Hoek Ostende, L., Furió, M., Madern, P.A. 2014. The range and extent of the Vallesian Crisis (Late Miocene): new prospects based on the micromammal record from the Vallès-Penedès basin (Catalonia, Spain). *Journal of Iberian Geology* 40, 29–48.
- Casanovas-Vilar I., Madern, A., Alba D.M., Cabrea, L., García-Paredes I., van den Hoek Ostende, L.W., DeMiguel, D., Robles, J.M., Furió, M., van Dam, J., Garcés M., Angelone, C., Moyà-Solà, S. (2015, publicat online). The Miocene mammal record of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia). *Comptes Rendus Palevol*.
- Casanovas-Vilar I., Garcés M., Van Dam J., García-Paredes I., Robles J.M., Alba D.M. (enviat). An updated biostratigraphy for the late Aragonian and the Vallesian of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia). *Geologica Acta*.
- Casey, J.P., James, M.C., Williard, A.S. 2014. Behavioral and metabolic contributions to thermoregulation in freely swimming leatherback turtles at high latitudes. *The Journal of Experimental Biology* 217, 2331–2337.
- Caspers, G.J., Reinders, G.J., Leunissen, J.A.M., Wattlel, de Jong, W.W. 1996. Protein sequences indicate that turtles branched off from the amniote tree after mammals. *Journal of Molecular Evolution* 42, 580–586.
- Checa Soler, L., Rius Font, L. 2003. Intervenció paleontològica a l'EDAR Sabadell-Riu Ripoll (Can Llobateres, Sabadell, Vallès Occidental). *Tribuna d'Arqueologia*, 1999–2000, 7–22.
- Cheylan, M. 2001. *Testudo hermanni* Gmelin, 1789–Griechische Landschildkröte. In: Fritz, U. (Eds.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIA: Schildkröten I*, pp. 179–289. Wiebelsheim: Aula-Verlag.
- Chiari, Y., Hyseni, C., Fritts, T.H., Glaberman, S., Marquez, C., Gibbs, J.P., Claude, J., Caccone, A. 2009. Morphometrics parallel genetics in a newly discovered and

- endangered taxon of Galápagos Tortoise. *PLoS ONE* 4, e6272.
- Chkhikvadze, V.M. 1970. Classification of the subclass Testudinata. 16th Scientific Session, Institute of Paleobiology, Academy of Sciences, Georgia, 7–8. [en rus]
- Chkhikvadze, V.M. 1972. On the systematic position of tertiary giant land tortoises of the Palearctic. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR* 65, 745–748 [en rus].
- Chkhikvadze, V.M. 1983. *Fossil turtles of the Caucasus and the northern Black Sea region*. Tbilisi: Izdatel'stvo Metsniereba [en rus].
- Claude, J., Tong, H. 2004. Early Eocene testudinoid turtles from Saint-Papoul, France, with comments on the early evolution of modern Testudinoidea. *Oryctos* 5, 3–45.
- Cogger, H.G., Zweifel, R.G. 1998. *Encyclopedia of reptiles and amphibians*. San Diego: Academic Press.
- 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. 1868a. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton expedition to Equador and the upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20, 96–140.
- Cope, E.D. 1868b. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20, 242–300.
- Cope, E.D. 1868c. On some Cretaceous Reptilia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 22, 233–242.
- Cope, E.D. 1871. A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata. *Proceedings of the American Philosophical Society* 12, 422–433.
- Cope, E.D. 1880. Second contribution to the history of the Vertebrata of the Permian formation of Texas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 19, 38–58.
- Cope, E.D. 1882. Contributions to the history of the Vertebrata of the lower Eocene of Wyoming and New Mexico, made during 1881. *Proceedings of the American Philosophical Society* 20, 139–197.
- Corsini, J.A., Böhme, M., Joyce, W.G. 2014. Reappraisal of *Testudo antiqua* (Testudines, Testudinidae) from the Miocene of Hohenhöwen, Germany. *Journal of Paleontology* 88, 948–966.
- Cox, C.B. 1969. The problematic Permian reptile *Eunotosaurus*. *Bulletin of The British Museum (Natural History) Geology* 18, 165–196.
- Crawford, N.G., Faircloth, B.C., McCormack, J.E., Brumfield, D., Winker, K., Glenn, T.C., 2012. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters* 8, 783–786.
- Crawford, N.G., James F.P., Sellas, A.B., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Papenfuss, T.J., James Henderson, B., Hansen, M.H., Simison, W.B. 2015. A phylogenomic analysis of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 83, 250–257.
- Crumly, C.R. 2004. The cranial morphometry of Galapagos tortoises. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 43, 111–121.
- Crumly, C.R., Sánchez-Villagra, M.R. 2004. Patterns of variation in the phalangeal formulae of land tortoises (Testudinidae): developmental constraint, size, and phylogenetic history. *Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 302B, 134–146.
- Crusafont, M. 1950. La cuestión del llamado Meótico español. *Arrahona* 1950, 41–48.
- Crusafont Pairó, M., Villalta, J.F. de. 1952. Sobre los pequeños anfibios y reptiles del

- Mioceno del Vallès-Penedès. *Estudios Geologicos* 16, 213–223.
- Crusafont, M., Villalta, J.F. de., Truyols, J. 1955. El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallès-Penedés. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico* 12, 1–272.
- Cuvier, G. 1802. Lectures on comparative anatomy. Translated from the French of G. Cuvier by William Ross, under the inspection of James Macartney, Vol. 1. On the organs of motion. London: Longman & Rees.
- Danilov I.G. 2005. Die fossilen Schildkröten Europas. In: Fritz U. (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIB: Schildkroten II*, pp. 329–441. Wiebelsheim: Aula Verlag.
- Danilov, I.G., Parham, J.F. 2006. A redescription of ‘*Plesiochelys*’ *tatsuensis*, a turtle from the Late Jurassic of China, and its bearing on the antiquity of the crown clade Cryptodira. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 573–580.
- Darwin, C., Sowerby, G.B., Forbes, E. 1846. Geological observations on South America: Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836. London: Smith, Elder and Co.
- Das, I. 2008. *Pelochelys cantorii* Gray, 1864. Asian giant softshell turtle. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B. (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, 011.1–011.6.
- Das, I., Singh, S. 2009. *Chitra indica* (Gray, 1830) - narrow headed softshell turtle. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., 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, 027.1–027.7.
- Daudin, F.M. 1801. *Histoire naturelle, generale et particuliere des reptiles*, Volume 2. Paris: Imprimerie de F. Dufart.
- de Beer G.S. 1937. *The development of the vertebrate skull*. Oxford: Oxford University Press.
- de Broin, F. 1977. Contribution à l’étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d’Histoire Naturelle* 38, 1–366.
- de Gibert, J.M., Casanovas-Vilar, I. 2011. Contexto geològic de la cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* 6, 39–45.
- De Stefano, G. 1903. *Ptychogaster* miocenic della Francia conservati nel Museo di Storia naturale di Parigi. *Palaeontographica Italica* 9, 61–94.
- DeBraga, M., Rieppel, O. 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120, 281–354.
- Delfino, M. 2002. *Erpetofauna italiana del Neogene e del Quaternario*. Tesi Doctoral, Modena and Reggio Emilia University.
- Delfino, M., Alba, D.M., Carmona, R., Luján, À.H., Robles, J.M. 2011. European monitor lizards (Anguimorpha, Varanidae, *Varanus*): new materials and new perspectives. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 Suppl. 2, 97–98.
- Delfino, M., Luján, À.H., Carmona, R., Alba, D.M. 2012. Revision of the extinct Pleistocene tortoise *Testudo lunellensis* Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain). *Amphibia-Reptilia* 33, 215–225.
- Delfino, M., Alba, D.M., Luján, À.H., Carmona, R., Abella, J., Robles, J.M., Galindo, J.,

- Almécija, S. 2012. *Varanus marathonensis* Weithofer, 1888: morphology, systematics, and paleobiogeography of the European monitor lizards. In: *4th International Geologica Belgica, September 11-14 2012 Brussels, Belgium. Abstract Book. Moving Plates and Melting Icecaps. Processes and Forcing Factors in Geology*, p. 156. Brussels.
- Delfino, M., Abella, J., Sánchez, I., Alba, D.M. 2013a. A nearly complete *Varanus* skeleton from the late Miocene of Cerro de los Batallones (Madrid Basin). In: *11th EAVP Meeting. Villers-sur-Mer, France, 11th-15th June 2013*, p. 33. Paleospace l'Odyssee.
- Delfino, M., Rage, J.-C., Bolet, A., Alba, D.M. 2013b. Early Miocene dispersal of the lizard *Varanus* into Europe: reassessment of vertebral material from Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 58, 731–735.
- Delfino, M., Bolet, A., Fortuny, J., Robles, J.M., Alba, D.M. 2013c. A new extinct species of *Blanus* (Amphisbaenia, Blanidae) from the Iberian Miocene based on the first known European amphisbaenian fossil skull. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33 Suppl. 1, 113–114.
- Delfino, M., Luján, À.H., Bolet, A., Alba, D.M. (en revisió). Miocene amphibians and reptiles from the Vallès-Penedès Basin: a review. In: Alba D.M., Moyà-Solà, S., Almécija. (Eds.), *Fossil hominoid primates from the Vallès-Penedès Basin, Vol. 1: Taxonomy*. New York: Springer.
- Depecker, M., Berge, C., Penin, X., Renous, S. 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *Journal of Anatomy* 208, 35–45.
- Depéret, C. 1885. Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Description des vertébrés fossiles du terrain pliocène du Roussillon. Paris: G. Masson.
- Depéret, C., Donnezan, A. 1890. Classe des Reptiles, O. des Chéloniens. In: Depéret, C. (Ed.), *Les Animaux pliocènes du Roussillon. Mémoires de la Société géologique de France* 3, 140–168.
- Derstler, K. 1992. *Preliminary report on Brigitta, the Vienna specimen of Archelon*. New Orleans: Department of Geology and Geophysics, University of New Orleans.
- Díaz Aráez, J.L., Delfino, M., Luján, À.H., Fortuny, J., Bernardino, F., Alba, D.M. (en premsa). New remains of *Diplocynodon* (Crocodylia: Diplocynodontidae) from the Early Miocene of the Iberian Peninsula. *Comptes Rendus Palevol*.
- Dilkes, D.W. 1998. The early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353, 501–541.
- Dollo, L. 1886. Première note sur les Chéloniens du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique. *Bulletin Du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 4, 75–100.
- Dubois, A., Bour, R. 2010. The distinction between family-series and class-series nomina in zoological nomenclature, with emphasis on the nomina created by Batsch (1788, 1789) and on the higher nomenclature of turtles. *Bonn Zoological Bulletin* 57, 149–171.
- Duméril, A.M.C. 1805. *Zoologie analytique, ou méthode naturelle de classification des Animaux*. Paris: Perronneau.
- Ernst, C.H., Barbour, R.W. 1989. *Turtles of the world*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Ernst, C.H., J.E., Lovich. 2009. *Turtles of the United States and Canada*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Evans S.E. 2009. An early kuehneosaurid reptile from the Early Triassic of Poland. *Palaeontologica Polonica* 65, 145–178.
- Evans S.E., Borsuk-Białynicka, M. 2009. A small lepidosauromorph reptile from the Early

- Triassic of Poland. *Palaeontologica Polonica* 65, 179–202.
- Falconer, H., Cautley, P.T. 1837. On additional fossil species of the order Quadrumana from Siwaliks Hill. *Journal Asiatic Society Bengal* 6, 354–360.
- Fèlix, J., Budó, J., Capalleras, X., Mascort, R. 2003. The fossil register [sic] of the genera *Testudo*, *Emys* and *Mauremys* of the Quaternary in Catalonia. *Chelonii* 4, 47–51.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Fergus, C. 2007. *Turtles wild guide*. Mechanicsburg: Stackpole Books.
- Fernández Peris, J., Martínez Valle, R. 1989. El yacimiento del Paleolítico medio de San Luís (Buñol-Valencia). *Saguntm* 22, 11–34.
- Field, D.J., Gauthier, J.A., King, B.L., Pisani, D., Lyson, T.R., Peterson, K.J. 2014. Toward consilience in reptile phylogeny: miRNAs support an archosaur, not lepidosaur, affinity for turtles. *Evolution and Development* 16, 189–196.
- Fitzinger, L.J. 1826. Neue Classification der Reptilien, nach ihren Natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des k.k. Zoologischen Museum zu Wien. Wien: J.G. Hübner Verlagen.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1843. Systema Reptilium. Fasciculus Primus. Amblyglossae. Vienna: Braumüller and Seidel.
- Fong, J.J., Brown, J.M., Fujita, M.K., Boussau, B. 2012. A phylogenomic approach to the vertebrate phylogeny supports a turtle-archosaur affinity and a possible paraphyletic Lissamphibia. *PLoS ONE* 7, e48990.
- Forskål, P. 1775. *Descriptiones animalium avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål*. Haunia: Möller.
- Förster, B., Becker, B. 1888. Über Schildkröten-reste aus dem Unteroligocän des Sundgaus. *Mittheilungen de Commision für die Geologische Landes-Untersuchung von Elsass-Lothringen* 1, 215–228.
- Fritz, U., Havaš, P. 2007. Checklist of chelonians of the world. *Vertebrate Zoology* 57, 149–368.
- Fujita, M.K., Engstrom, T.N., Starkey, D.E., Shaffer, H.B. 2004. Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 1031–1040.
- Furió, M., Casanovas-Vilar, I., Van den Hoek Ostende, L. 2011. Predictable structure of Miocene insectivore (Lipotyphla) faunas in Western Europe along a latitudinal gradient. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304, 219–229.
- Fushitani, K., Higashiyama, K., Moriyama, E.N., Iami, K., Hosokawa, K. 1996. The aminoacid sequences of two alpha chains of hemoglobins from Komodo dragon *Varanus komodoensis* and phylogenetic relationships of amniotes. *Molecular Biology and Evolution* 13, 1039–1043.
- Gaffney, E.S. 1972. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates* 2486, 1–33.
- Gaffney, E.S. 1975a. A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *American Museum novitates* 2574, 1–19.
- Gaffney, E.S. 1975b. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155, 387–436.
- Gaffney, E.S. 1979. Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164, 65–376.
- 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, 1–165.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A. 1988. A phylogeny of turtles. In: Benton, M.J. (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods*, pp. 157–219. Oxford: Clarendon Press.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., Wyss, A. 1991. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics* 7, 313–335.
- Gaffney, E.S., Kitching, J.W. 1994. The most ancient African turtle. *Nature* 369, 55–58.
- 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.
- Gàmez, D. 2007. *Sequence stratigraphy as a tool for water resources Management in alluvial coastal aquifers: application to the Llobregat delta (Barcelona, Spain)*. Tesi Doctoral, Universitat Politècnica de Catalunya.
- Gans, C. 1993. Evolutionary origin of the vertebrate skull. In: Hanken, J., Hall, B.K. (Eds.), *The skull, Volume 2. Patterns of structural and systematic diversity*, pp. 1–35. Chicago: The University of Chicago Press.
- Garcés Crespo, M. 1995. *Magnetoestratigrafía de las sucesiones del Mioceno Medio y Superior del Vallès Occidental (Depresión del Vallès-Penedès, N.E. de España): Implicaciones biocronológicas y cronoestratigráficas*. Tesi Doctoral, Universitat de Barcelona.
- Garcés, M., Agustí, J., Cabrera, L., Parés, J.M. 1996. Magnetostratigraphy of the Vallesian (late Miocene) in the Vallès-Penedès Basin (northeast Spain). *Earth and Planetary Science Letters* 142, 381–396.
- Garcia-Porta, J., Casanovas-Vilar, I. 2001. Noves localitats de *Amphisbaenia* fòssils i comentaris sobre el grup en el Miocè peninsular. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia* 15, 91–98.
- Gardiner, B.G. 1993. Haematothermia: warm-blooded amniotes. *Cladistics* 9, 369–395.
- Gaudry, A. 1862. *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*, d'après les recherches faites en 1855-56 et 1860. Paris: F. Savy.
- Gauthier, J.A. 1994. The diversification of the amniotes. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *Major features of vertebrate evolution*, pp. 129–159. Knoxville: Paleontological Society.
- Gauthier, J., Kluge, A.G., Rowe, T. 1988. The early evolution of the Amniota. In: Benton, M.I. (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods (Volume 1), amphibians, reptiles, birds*, pp. 103–155. Oxford: Clarendon Press.
- Gemel, R. 2002. Weitere Schildkrötenreste aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozän, Niederösterreich). *Beiträge zur Paläontologie* 27, 373–393.
- Gervais, P. 1848. *Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France*. Paris: Arthus Bertrand.
- 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 and Development* 3, 47–58.
- Gmelin, J.F. 1789. *Caroli a Linné, Systema Naturæ per Regna Tria Naturæ, secundum Classes, ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Pars III. Editio Decima Tertia, aucta, Reformata*. Leipzig: G.E. Beer.
- Gmira, S. 1993. Une nouvelle espèce de tortue Testudinine (*Testudo kenitrensis* n. sp.) de l'Inter Amirien-Tensiftien de Kénitra (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des*

Sciences de Paris 316, 701–707.

- Gmira, S., Broin, F., Geraads, D., Lefèvre, D., Mohib, A., Raynal, J.P. 2013. Les tortues du Pliocène d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités Mio-Pliocènes avoisinantes. *Geodiversitas* 35, 691–733.
- Gómez-Alba, J. 1997. Catálogo razonado de los vertebrados fósiles de España del Museo de Geología de Barcelona (1882–1982). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 6, 1–289.
- Gómez-Gras, D., Parcerisas, D., Calvet, F., Porta, J., Solé de Porta, N., Civis, J. 2001. Stratigraphy and petrology of the Miocene Montjuïc delta (Barcelona, Spain). *Acta Geològica Hispànica* 36, 115–136.
- Goodrich, E.S. 1930. *Studies on the structure and development of vertebrates*. London: Macmillan.
- Gow, C.E. 1997. A reassessment of *Eunotosaurus africanus* Seeley (Amniota: Parareptilia). *Palaeontologia Africana* 34, 33–42.
- Gray, J.E. 1825. A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy* 10, 193–217.
- Gray, J.E. 1830. A synopsis of the species of Class Reptilia. In: Griffith, E., Pidgeon, E. (Eds.), *The animal kingdom arranged in conformity with its organisation by the Baron Cuvier with additional descriptions of all the species hither named, and of many before noticed*, Volume 9, pp. 1–110. London: Whittaker, Treacher and Co.
- Gray, J.E. 1831. *Synopsis reptilium; or short descriptions of the species of reptiles. Part I.—Cataphracta. Tortoises, crocodiles, and enaliosaurians*. London: Treuttel, Wurz, and Co.
- Gray, J.E. 1834. Characters of several new species of freshwater tortoises (*Emys*) from India and China. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2, 53–54.
- Gray J.E. 1844. *Catalogue of the tortoises, crocodiles and amphisbaenians in the collections of the British Museum*. London: Edward Newman.
- Gray, J.E. 1864. Revision of the species of Trionychidae found in Asia and Africa, with the descriptions of some new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1864, 76–98.
- Gray, J.E. 1869. Notes on the families and genera of tortoises (Testudinata), and on the characters afforded by the study of their skulls. *Proceedings of the Zoological Society of London* 37, 165–225.
- Gray, J.E. 1870. On the family Dermatemydidae, and a description of a living species in the gardens of the Society. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1870, 711–716.
- Gregory, W.K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 86, 275–326.
- Groessens-Van Dyck, M.C., Schleich, H.H. 1985. Nouveaux matériels de Reptiles du tertiaire d'Allemagne. 4. Nouveaux matériels des tortues (*Ptychogaster/Ergilemys*) de la localité Oligocène moyen de Ronheim (Sud de l'Allemagne). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe In: Geologie und Paläontologie* 4, 17–66.
- Günther, A. 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Proceedings of the Royal Society of London* 15, 460–462.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen, Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-Wissenschaft, Mechanisch Begründet Durch die von Charles Darwin Reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin: Verlag von Georg Reimer.
- Hans-Volker, K. 1996. Einige Bemerkungen über die fossilen Schildkröten (Reptilia, Testudines) des Bundeslandes Salzburg, Österreich. *Mitteilungen der Gesellschaft für*

- Salzburger Landeskunde* 136, 389–426.
- Harvey, P.H., Leigh-Brown, A.I., Maynard-Smith, I., Nee, S. 1996. *New uses for new phylogenies*. Oxford: Oxford University Press.
- Hay, O.P. 1895. On certain portions of the skeleton of *Protostega gigas*. *Publications Field Columbian Museum, Zoological Series* 1, 57–62.
- Hedges, S.B., Poling, L.L. 1999. A molecular phylogeny of reptiles. *Science* 283, 998–1001.
- Herman, G.T. 2009. *Fundamentals of computerized tomography: Image reconstruction from projection*, Second Edition. London: Springer-Verlag.
- Hernández-Pacheco, E. 1917. El problema de la investigación científica en España (año y medio de investigaciones geológicas). In: *Congreso de Sevilla de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias* 2, 74–76.
- Hervet, S. 2003. Le groupe «*Paleochelys* sensu lato – *Mauremys*» dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paleobiogéographie. Tesi doctoral, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Hervet, S. 2006. The oldest European ptychogasterid turtle (Testudinoidea) from the lowermost Eocene amber locality of le Quesnoy (France, Ypresian, MP7). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 839–848.
- Highfield, A.C. 2000. *The tortoise and turtle feeding manual*. London: Carapace Press.
- Hilgen, F.J., Lourens, L.J., Van Dam, J.A. 2012. The Neogene period. In: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M. (Eds.), *The Geological Time Scale 2012*, pp. 923–978. Amsterdam: Elsevier.
- Hirasawa, T., Nagashima, H., Kuratani, S. 2013. The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nature Communications* 4, 2107.
- Hirasawa, T., Pascual-Anaya, J., Kamezaki, N., Taniguchi, M., Mine, K., Kuratani, S. 2014. The evolutionary origin of the turtle shell and its dependence on the axial arrest of the embryonic rib cage. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Development Evolution* 324, 194–207.
- Hirayama, R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392, 705–708.
- Hitschfeld, E., Auer, M., Fritz, U. 2008. Phalangeal formulae and ontogenetic variation of carpal morphology in *Testudo horsfieldii* and *T. hermanni*. *Amphibia-Reptilia* 29, 93–99.
- Hutchison, J.H., Holroyd, P.A. 2003. Late Cretaceous and early Paleocene turtles of the Denver Basin, Colorado. *Rocky Mountain Geology* 38, 121–142.
- Hugall, A.F., Foster, R., Lee, M.S.Y. 2007. Calibration choice, rate smoothing and the pattern of tetrapod diversification according to the long nuclear gene RAG-I. *Systematic Biology* 56, 543–563.
- Hutchinson, J. 1996. *Introduction to Testudines: the turtles*. California: University of California Museum of Paleontology.
- Iverson, J.B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Richmond: J.B. Iverson.
- International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). 2015. *IUCN Red list of threatened species. Version 2015.1*. <http://www.iucnredlist.org>. [Accedit el 15 de juliol de 2015]
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, Fourth edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature.
- Iwabe, N., Hara, Y., Kumazawa, Y., Shibamoto, K., Saito, Y., Miyata, T., Katoh, K. 2005.

- Sister group relationship of turtles to the bird-crocodilian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution* 22, 810–813.
- Jackson, D.C. 2002. Hibernating without oxygen: physiological adaptations of the painted turtle. *Journal of Physiology* 543, 731–737.
- Jiménez Fuentes, E. 1971. Nuevos yacimientos de quelonios fósiles en Coca (Segovia), y su significado estratigráfico. *Stvdia Geológica Salmantica* 2, 57–82.
- Jiménez Fuentes, E. 1977. Redescrición de *Asturichelys multicostatus* Bergounioux emend., quelonio del Ludense de Oviedo. *Stvdia Geológica Salmantica* 13, 193–210.
- Jiménez Fuentes, E. 1981. Primeros Testudinidae (Chelonia) del Vallesiense de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios Geológicos* 37, 359–368.
- Jiménez Fuentes, E. 1984. Chéloniens géants fossiles de l'Espagne. *Stvdia Geológica Salmantica* Volumen Especial 1, 159–167.
- Jiménez Fuentes, E. 1994. Nota preliminar sobre nuevos ejemplares de quelonios fósiles del Plioceno de Las Higuieruelas (Campo de Calatrava: Ciudad Real). *Stvdia Geológica Salmantica* 30, 133–138.
- Jiménez Fuentes, E. 1985. Quelonios fósiles de Astaraciense de Paracuellos del Jarama y de Henares I (Madrid). *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la Provincia de Madrid* 8, 17–27.
- Jiménez Fuentes, E. 2000. Tortugas gigantes fósiles de la provincia de Segovia. Nueva localidad: Chañe. *Stvdia Geológica Salmantica* 36, 109–115.
- Jiménez Fuentes, E. 2003. Quelonios fósiles de la cuenca del Duero. In: Jiménez Fuentes, E., Civi Llovera, J. (Eds.), *Los vertebrados fósiles en la historia de la vida. Excavación, estudio y patrimonio*, pp. 177–195. Salamanca: Ediciones Universidad de Salamanca.
- Jiménez Fuentes, E., Martín de Jesús, S. 1991. Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Revista Española de Paleontología* 6, 98–106.
- Jiménez Fuentes, E., Carbajosa Tamargo, E. 1982. Un macho adulto de tortuga gigante del Mioceno de Arévalo (Ávila). *Stvdia Geológica Salmantica* 17, 21–31.
- Jiménez Fuentes, E., Acosta, P., Fincia, B., Martín de Jesús, S. 1986. Un nuevo ejemplar de tortuga gigante del Mioceno de Arévalo (Ávila). *Stvdia Geológica Salmantica* 23, 313–324.
- Jiménez Fuentes, Mulas, E., Martín, S. Pérez, E. 1988. Tipos depositados en la Sala de las Tortugas de la Universidad de Salamanca. *Stvdia Geológica Salmantica* 25, 205–210.
- Jiménez Fuentes, Martín, S., Mulas, E., Jiménez, S., Pérez, E., Gil, S., Guillén, A. 1989. La tortuga gigante de Coca-Villeguillo. *Notas Informativas Sala de las Tortugas* 11, 1–4.
- Jiménez Fuentes, E., Martín de Jesús, S., Ortega Coloma, F. J., Pérez Ramos, E., Gil Tudanca, S., Jiménez García, S. 1990. La tortuga gigante de Arévalo. *Notas Informativas Sala de las Tortugas* 14, 1–4.
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., Suc, J.P. 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 403–415.
- Joyce, W.G. 2007. A phylogeny of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum Natural History* 48, 3–102.
- Joyce, W.G. 2015. The origin of turtles: A paleontological perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 324, 181–193.

- 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 B* 271, 1–5.
- Joyce, J.F., Parham, J.F., Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78, 989–1013.
- Joyce, W.G., Lucas, S.G., Torsten, M.S., Heckert, A.B., 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* 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., 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. 2013. Die fossilen Schildkröten aus der Molasse von Oberschwaben mit taxonomischen Notizen zu, “*Promalacoclemmys* Reinach, 1900” und *Testudo antiqua* Bronn, 1831 (Testudines: Cryptodira). *Mainzer Naturwissenschaftlichen Archiv* 50, 121–146.
- Katsu, Y., Braun, E.L., Guillette, L.J. Jr., Iguchi, T. 2009. From reptilian phylogenomics to reptilian genomes: analyses of c-Jun and DJ-1 proto-oncogenes. *Cytogenetic and Genome Research* 127, 79–93.
- Kaznyshkin, M.N., Nalbandyan, L.A., Nessonov, L.A. Middle and Late Jurassic turtles of Fergana (Kirghiz, SSR). *Annual of the All-union Palaeontological Society* 33, 185–204. [en rus]
- Klein, I.T. 1760. *Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere* (transl. by F. D. Behn). Lübeck: Jonas Schmidt.
- Knauss, G.E., Joyce, W.G., Lyson, T.R., Pearson, D. 2011. A new kinosternoid from the Late Cretaceous Hell Creek Formation of North Dakota and Montana and the origin of the *Dermatemys mawii* lineage. *Paläontologische Zeitschrift* 85, 125–142.
- Khosatzky, L.I. 1946. Some new species of the genus *Clemmys* Ritgen (Testudines, Reptilia) from the Pliocene of the Ukraine. *Doklady Akademii nauk SSSR* 52, 617–620. [en rus]
- Khosatzky L.I., Mlynarski M. 1966. *Agrionemys*—nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae). *Bulletin de l’Académie Polonaise des Sciences* 14, 123–125.
- Krenz, J.G., Naylor, G.J.P., Shaffer, H.B., Janzen, F.J. 2005. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 178–191.
- Kumazawa, Y., Nishida, M. 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology and Evolution* 16, 784–792.
- Kuratani, S., Kuraku, S., Nagashima, H. 2011. Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge. *Evolution and Development* 13, 1–14.
- Lapparent de Broin, F. 2000. Les Chéloniens de Sansan. *Mémoires du Muséum National d’Histoire Naturelle* 183, 219–261.
- Lapparent de Broin, F. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4, 155–217.
- Lapparent de Broin, F. 2002. A giant tortoise from the late Pliocene of Lesvos island

- (Greece) and its possible relationships. *Annales Géologiques des Pays Helléniques* 39, 99–130.
- Lapparent de Broin, F., Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 323, 729–735.
- Lapparent de Broin F de, Bour R., Parham J.F., Perälä, J. 2006a. *Eurotestudo*, a new genus for the species *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 (Chelonii, Testudinidae). *Comptes Rendus Paleovol* 5, 803–811.
- Lapparent de Broin F de, Bour R., Perälä J. 2006b. Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): First part. *Annales de Paléontologie* 92, 255–304.
- Lartet, E. 1851. *Notice sur la Colline de Sansan*. Auch: J.-A. Portes.
- Laurin, M., Reisz, R.R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113, 165–223.
- Lee, M.S.Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120, 197–280.
- Lee, M.S.Y., Reeder, T.W., Slowinski, J.B., Lawson, R. 2008. Resolving reptile relationships: molecular and morphological markers. In: Cracraft, J., Donoghue, M.I. (Eds.), *Assembling the tree of life*, pp. 451–467. New York: Oxford University Press.
- Lee, M.S.Y. 2013. Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 2729–2738.
- Lenk, P., Fritz, U., Joger, U., Wink, M. 1999. Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758). *Molecular Ecology* 8, 1911–1922.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O., Wang, L.T., Zhao, L.J. 2008. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature* 456, 497–501.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, Volume 1. Regnum animale. Editio Decima, reformata*. Stockholm: Laurentii Salvii.
- Lortet L. 1883. Poissons et reptiles du lac de Tibériade et de quelques autres parties de la Syrie. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 3, 99–194.
- Loveridge, A., Williams, E.E. 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 115, 163–557.
- Luján, À.H., Alba, D.M., Fortuny, J., Carmona, R., Delfino, M. 2010. Cranial remains of *Cheirogaster Bergounioux* 1935 (Testudines: Testudinidae) from the late Miocene of Ecoparc de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain). *Cidaris* 30, 163–168.
- Luján, À.H., Alba, D.M., Delfino, M., Fortuny, J., Carmona, R. 2011. Cranial remains of *Cheirogaster* (Testudines: Testudinidae) from the Late Miocene of Ecoparc de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula): Taxonomic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (Suppl. 2), 148.
- Luján, À.H., Delfino, M., Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M. 2014a. Taxonomy of subgenus *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958 (Testudines: Geoemydidae: Ptychogasterinae) based on new material from the Vallès-Penedès Basin. *Comptes Rendus Paleovol* 13, 277–295.
- Luján, À.H., Alba, D.M., Fortuny, J., Carmona, R., Delfino, M. 2014b. First cranial remains of *Cheirogaster richardi* (Testudines: Testudinidae) from the Late Miocene of Ecoparc de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula): taxonomic and phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology* 12, 833–864.

- Luján À.H, Delfino M, Robles J.M., Alba D.M. 2014. *Testudo catalaunica* Bataller, 1926 in the Vallès-Penedes Basin. In: Delfino M., Carnevale G., Pavia, M., (Eds.), *Abstract Book and Field Trip Guide, XII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Torino - Italy 24-28 June 2014*, p. 98. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, Regione Piemonte.
- Lydekker, R. 1889. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. Chelonia. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Lyson, T.R., Joyce, W.G. 2012. Evolution of the turtle bauplan: the topological relationship of the scapula relative to the ribcage. *Biology Letters* 8, 1028–1031.
- Lyson, T.R., Bever, G.S., Bhullar, B.A.S., Joyce, W.G., Gauthier, J.A. 2010. Transitional fossils and the origin of turtles. *Biology Letters* 6, 830–833.
- Lyson, T.R., Sperling, E.A., Heimberg, A.M., Gauthier, J.A., King, B.L., Peterson, K.J. 2012. MicroRNAs support a turtle + lizard clade. *Biology Letters* 8, 104–107.
- Lyson, T.R., Bever, G.S., Scheyer, T.M., Hsiang, A.Y., Gauthier, J.A. 2013a. Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology* 23, 1113–1119.
- Lyson, T.R., Bhullar, B.A.S., Bever, G.S., Joyce, W.G., de Queiroz, K., Abzhanov, A., Wing Gauthier, J.A. 2013b. Homology of the enigmatic nuchal bone reveals novel reorganization of the shoulder in the evolution of the turtles. *Evolution and Development* 15, 317–325.
- Lyson, T.R., Schachner, E.R., Botha-Brink, J., Scheyer, T.M., Lambertz, M., Bever, G.S., Rubidge, B.S., de Queiroz, K. 2014. Origin of the unique ventilator apparatus of turtles. *Nature Communications* 5, 5211.
- Madurell-Malapeira, J., Aurell, J., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. 2009. Los niveles fosilíferos epivillafranchienses de Vallparadís (Terrassa, Barcelona, España). *Paleolusitana* 1, 237–243.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D.M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S., Berástegui, X. 2010. The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews* 29, 2972–2982.
- Madurell-Malapeira, J., Ros-Montoya, S., Espigares, M. P., Alba, D.M., Aurell-Garrido, J.A. 2014. Villafranchian large mammals from the Iberian Peninsula: paleobiogeography, paleoecology and dispersal events. *Journal of Iberian Geology* 40, 141–155.
- Marmi, J., Luján, À.H. 2012. An overview of the threatened phylogenetic diversity of living testudines based on a review of the complex evolutionary history of turtles. In: Cosgrove, M.J., Roe, S.A. (Eds.), *Turtles: Anatomy, ecology and conservation*, pp. 117–150. New York: Nova Science Publishers.
- Marmi, J., Vila, B., Galobart, À. 2009. *Solemys* (Chelonii, Solemydidae) remains from the Maastrichtian of Pyrenees: evidence for a semi-aquatic lifestyle. *Cretaceous Research* 30, 1307–1312.
- Marmi, J., Luján, A.H., Riera, V., Gaete, R., Oms, O., Galobart, À. 2012a. The youngest species of *Polysternon*: A new bothremydid turtle from the uppermost Maastrichtian of the southern Pyrenees. *Cretaceous Research* 35, 133–142.
- Marmi, J., Casanovas-Vilar, I., Robles, J. M., Moyà-Solà, S., Alba, D.M. 2012b. The paleoenvironment of *Hispanopithecus laietanus* as revealed by paleobotanical evidence from the Late Miocene of Can Llobateres 1 (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution* 62, 412–423.

- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Madurell-Malapeira, J., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Torregrosa, V., Pérez-Clarós, J.A. 2010. La fauna de grandes mamíferos de Fuente Nueva 3 y Barranco León 5. Estado de la cuestión. In: Toro, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J. (Eds.), *Ocupaciones humanas en el Pleistoceno Inferior y Medio de la cuenca de Guadix-Baza, Memoria Científica*, pp. 197–236. Sevilla: Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.
- Merchán, M., Martínez-Silvestre, A. 1999. *Tortugas de España. Biología, patología y conservación de las especies ibéricas, Baleares y Canarias*. Barcelona: Ediciones Antiquaria.
- Mertens, R., Wermuth, H. 1955. Die rezenten Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen. *Zoologischer Jahrbücher* 83, 323–440.
- Merrem B. 1820. Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen Systematis Amphibiorum. Marburg: J.C. Krieger.
- Meyer, H., von. 1847. Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1847, 572–81.
- Meylan, P.A. 1987. The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 186, 1–101.
- Meylan, A.B. 1988. Spongivory in hawksbill turtles: A diet of glass. *Science* 239, 393–395.
- Miller, L. 1779. *Icones Animalium et Plantarum (Various subjects of Natural History, wherein are delineated birds, animals, and many curious plants)*. London: Letterpress.
- Mlynarski, M. 1976. *Handbuch der Paläoherpetologie. 7. Testudines*. Stuttgart: Gustav Fisher, Stuttgart & New York.
- Morales Pérez, J.V., Sanchis Serra, A. 2009. The Quaternary fossil record of the genus *Testudo* in the Iberian Peninsula. Archaeological implications and diachronic distribution in the western Mediterranean. *Journal of Archaeological Science* 36, 1152–1162.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J. 1990. Bioevents and mammal successions in the Spanish Miocene. In: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *European Neogene mammal chronology*, pp. 357–373. New York: Plenum Press.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M. 2001. *Egarapithecus narciso*, a new genus of Pliopithecidae (Primates, Catarrhini) from the Late Miocene of Spain. *American journal of Physical Anthropology* 114, 312–324.
- Müller, M. J. 1987. *Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde*. Trier: Forschungsstelle Bodenerosion der Universität Trier.
- 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., Verlag, Dr., Pfeil, F. (Eds), *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*, pp. 379–408. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Murelaga, X., Mancheño, M. A., Calero, C., Romero Sánchez, G., Rodríguez Estrella, T. Montoya, P. 2007. Restos fósiles de quelonios en la región de Murcia. In: *XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes*, pp. 165–166.
- Murelaga, X., Lapparent de Broin, F., Pereda Suberbiola, X., Astibia, H. 1999. Deux nouvelles espèces de chéloniens dans le Miocène inférieur du bassin de l'Èbre (Bardenas Reales de Navarre). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 328, 423–429.

- Murelaga, X., Pereda Suberbiola, X., Lapparent de Broin, F., Rage, J.C., Duffaud, S., Astibia, H., Badiola, A. 2002. Amphibians and reptiles from the early Miocene of the Bardenas Reales of Navarre (Ebro basin, Iberian Peninsula). *Geobios* 35, 347–365.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., Ohya, Y.K., Narita, Y., Kuratani, S. 2007. On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan. *Development* 134, 2219–2226.
- Nagashima, H., Sugahara, F., Takechi, M., Ericsson, R., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y., Kuratani, S. 2009. Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* 325, 193–196.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y., Kuratani, S. 2012. Body plan of turtles: an anatomical, developmental and evolutionary perspective. *Anatomical Science International* 87, 1–13.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y., Kuratani, S. 2013. Origin of the turtle body plan: the folding theory to illustrate turtle-specific developmental repatterning. In: Brinkman, B.D., Holroyd, P.A., Gardner, J.D. (Eds.), *Morphology and evolution of turtles*, pp. 37–50. New York: Springer.
- Navas, E., Martinell, J., Domènech R., Batllori, J. 1994. Correlación biostratigráfica entre las sucesiones miocénicas marinas de Sant Pau d'Ordal y Sant Llorenç d'Hortons (Depresión del Vallès-Penedès, Barcelona). *Acta Geològica Hispànica* 29, 149–168.
- O'Brien, S. 1994. Genetic and phylogenetic analyses of endangered species. *Annual Review of Genetics* 28, 467–489.
- Olson, E.C. 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. *Fieldiana Geology* 11, 1–53.
- Oppel, M. 1811. Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrum einer Naturgeschichte derselben. München: J. Lindauer.
- Osborn, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *American Museum of Natural History Memoirs* 1, 265–270.
- Owen, R. 1886. Description of fossil remains of two species of a Megalanian genus (*Meiolania*) from “Lord Howe’s Island”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 1886, 471–480.
- Pantaneli D. 1893. *Testudo amiatae* n. sp. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali* 12, 128–138.
- Parham, J.F., Feldman, C.R., Boore, J.L. 2006a. The complete mitochondrial genome of the enigmatic bigheaded turtle (*Platysternon*): description of unusual genomic features and the reconciliation of phylogenetic hypotheses based on mitochondrial and nuclear DNA. *BMC Evolutionary Biology* 6, 1–11.
- Parham, J.F., Macey, J.R., Papenfuss, T.J., Feldman, C.R., Türkozan, O., Polymeni, R., Boore, J.L. 2006b. The phylogeny of Mediterranean tortoises and their close relatives based on complete mitochondrial genome sequences from museum specimens. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, 50–64.
- Parcerisa, D. 1999. *El Miocè de la muntanya de Montjuïc: estratigrafia, sedimentologia, petrologia i diagènesi*. Tesi doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Parcerisa, D., Gàmez, D., Gómez-Gras, D., Usera, J., Simó, J.A., Carrera, J. 2008. Estratigrafía y petrología del subsuelo precuaternario del sector SW de la depresión de Barcelona (Cadenas Costeras Catalanas, NE de Iberia). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 21, 93–109.
- Parsons, T.S., Williams, E.E. 1961. Two Jurassic turtle skulls: a morphological study.

- Bulletin of the Harvard Museum of Comparative Zoology* 125, 43–107.
- Patterson, C. 1977. Cartilage bones, dermal bones, and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: Andrews, S.M., Miles, R.S., Walker, A.D. (Eds.), *Problems in vertebrate evolution*, pp. 77–121. London: Academic Press.
- Pérez-García, A., Murelaga, X. 2013. Las tortugas del Vallesiano superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España): nuevos datos sobre el escasamente conocido género *Paleotestudo*. *Ameghiniana* 50, 335–353.
- Pérez-García, A., Vlachos, E. 2014. New generic proposal for the European Neogene large testudinids (Cryptodira) and the first phylogenetic hypothesis for the medium and large representatives of the European Cenozoic record. *Zoological Journal of the Linnean Society* 172, 653–719.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Mancheño, M.A., Fierro, I. 2011. Nuevos datos sobre las tortugas del Puerto de la Cadena (Mioceno superior de Murcia). *Geogaceta* 51, 185–188.
- Pérez-García, A., Boneta, I., Murelaga, X., Ferràndez-Cañadell, C., Gibert, L. 2015a. Las tortugas del yacimiento del Pleistoceno Inferior de Cueva Victoria (Murcia, España). *Mastia* 11–13, 199–205.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Mancheño, M.A., Aberasturi Rodríguez, A., Romero, G. 2015b. The tortoises from the Lower Pleistocene palaeontological site of Quibas (Región de Murcia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 14, 589–603.
- Peters, K. F. 1868. Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen der Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 57, 72–74.
- Price, L.I. 1937. Two new cotylosaurs from the Permian of Texas. *Proceedings of the New England Zoölogical Club* 11, 97–102.
- Pritchard, P.C.H. 1988. *A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations*. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31, 625–686.
- Pritchard, P.C.H., Trebbau, P. 1984. *The turtles of Venezuela*. New York: Society for the Study of the Amphibians and Reptiles.
- Pough, F.H., Janis, C.M., Heiser, J.B. 2009. *Vertebrate life*. New York: Benjamin Cummings.
- Pollock, D.D., Eisen, J.A., Doggett, N.A., Cumings, M.P. 2000. A case for evolutionary genomics and the comprehensive examination of sequence biodiversity. *Molecular Biology and Evolution* 17, 1776–1788.
- Pomel, A. 1847. Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4, 378–385.
- Postigo Mijarra, J.M., Barrón, E., Gómez Manzanque, F., Morla, C. 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography* 36, 2025–2043.
- Purvis, A., Agapow, P.M., Gittleman, J.L., Mace, G.M. 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288, 328–330.
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Brooks, T. 2005. *Phylogeny and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Quoy J.R.C., Gaimard J.P. 1824. Sous-genre Tortue de Terre—*Testudo* Brongn. Tortue Noire—*Testudo nigra*. In: Freycinet, M.L., (Ed.), *Voyage autour du monde, enterpris par le ministère et conformément aux instructions de s. exc. M. le Vicomte du Bouchage, Secrétaire d'état au Department de la Marine, exécuté sur les corvettes de S.M. l'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817–1820*, pp. 174–175. Paris.

- Rafinesque, C.S. 1815. *Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organisés*. Palerme: L'Imprimerie de Jean Barravecchia.
- Reinach, V.A. 1900. Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 28: 1–135.
- Reisz, R.R., Head, J.L. 2008. Turtle origins out of sea. *Nature* 456, 450–451.
- Reynoso, V.H., Montellano-Ballesteros, M. 2004. A new giant turtle of the genus *Gopherus* (Chelonia: Testudinidae) from the Pleistocene of Tamaulipas, Mexico, and a review of the phylogeny and biogeography of gopher tortoises. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 822–837.
- Riabinin, A.N. 1918. Tortoises from the Meotian deposits of Bessarabia. *Papers of Geological and Mineralogical Museum Emperor Peter the Great of the Russian Academy of Sciences* 1, 1–16. [en rus]
- Riabinin, A.N. 1926. *Testudo turgaica* nov. sp. from the Middle Miocene of the Turgai region. *Papers of Geological Museum of Academy of Sciences of the URSS* 1, 53–62. [en rus]
- Rieppel, O. 1993. Patterns of diversity in the reptilian skull. In: Hanken, J. Hall, B.K. (Eds.), *The Skull, Volume 2: Patterns of structural and systematic diversity*, pp. 344–390. Chicago: University of Chicago Press.
- Rieppel, O. 1994. Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the relationships of stem-group Sauropterygia. *Fieldiana Geology* 1462, 1–85.
- Rieppel, O. 1995. Studies on skeleton formation in reptiles: implications for turtle relationships. *Zoology-Analysis of Complex Systems* 98, 298–308.
- Rieppel, O. 2000a. Turtles as diapsid reptiles. *Zoologica Scripta* 29, 199–212.
- Rieppel, O. 2000b. *Paraplocodus* and the phylogeny of the Placodontia (Reptilia: Sauropterygia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 130, 635–659.
- Rieppel, O. 2001. Turtles as hopeful monsters. *Bioessays* 23, 987–991.
- Rieppel, O., deBraga, M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature* 384, 453–455.
- Rieppel, O., Reisz, R.R., 1999. The origin and evolution of turtles. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 30, 1–22.
- Ripoll i Perelló, E.R. 1963. La cultura neolítica de los sepulcros de fosa en Cataluña. *Empúries: revista de món clàssic i antiguitat tardana* 25, 1–90.
- Robles, J.M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Cabrera, L., Carmona, R., Moyà-Solà, S. 2011. On the age of the paleontological site of Can Missert (Terrassa, Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula). In: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla J.M., Escaso, F. (Eds.), *Viajando a mundos pretéritos*, pp. 339–346. Ayuntamiento de Morella, Morella.
- Roca, E., 1994. La evolución geodinámica de la Cuenca Catalano-Balear y áreas adyacentes desde el Mesozoico hasta la actualidad. *Acta Geológica Hispánica* 29, 3–25.
- Roca, E., Guimerà, J. 1992. The Neogene structure of the eastern Iberian margin: structural constraints on the crustal evolution of the Valencia Trough (Western Mediterranean). *Tectonophysics* 203, 203–218.
- Roca, E., Sans, M., Cabrera, L. 1999a. Modelo tectonosedimentario del sector central y septentrional del Margen Catalán sumergido (cubetas de Barcelona, Sant Feliu, Begur y Riumors-Roses). In: *Libro Homenaje a José Ramírez del Pozo*, pp. 199–218. Madrid: Asociación de Geólogos y Geofísicos Españoles del Petróleo (AGGEP).

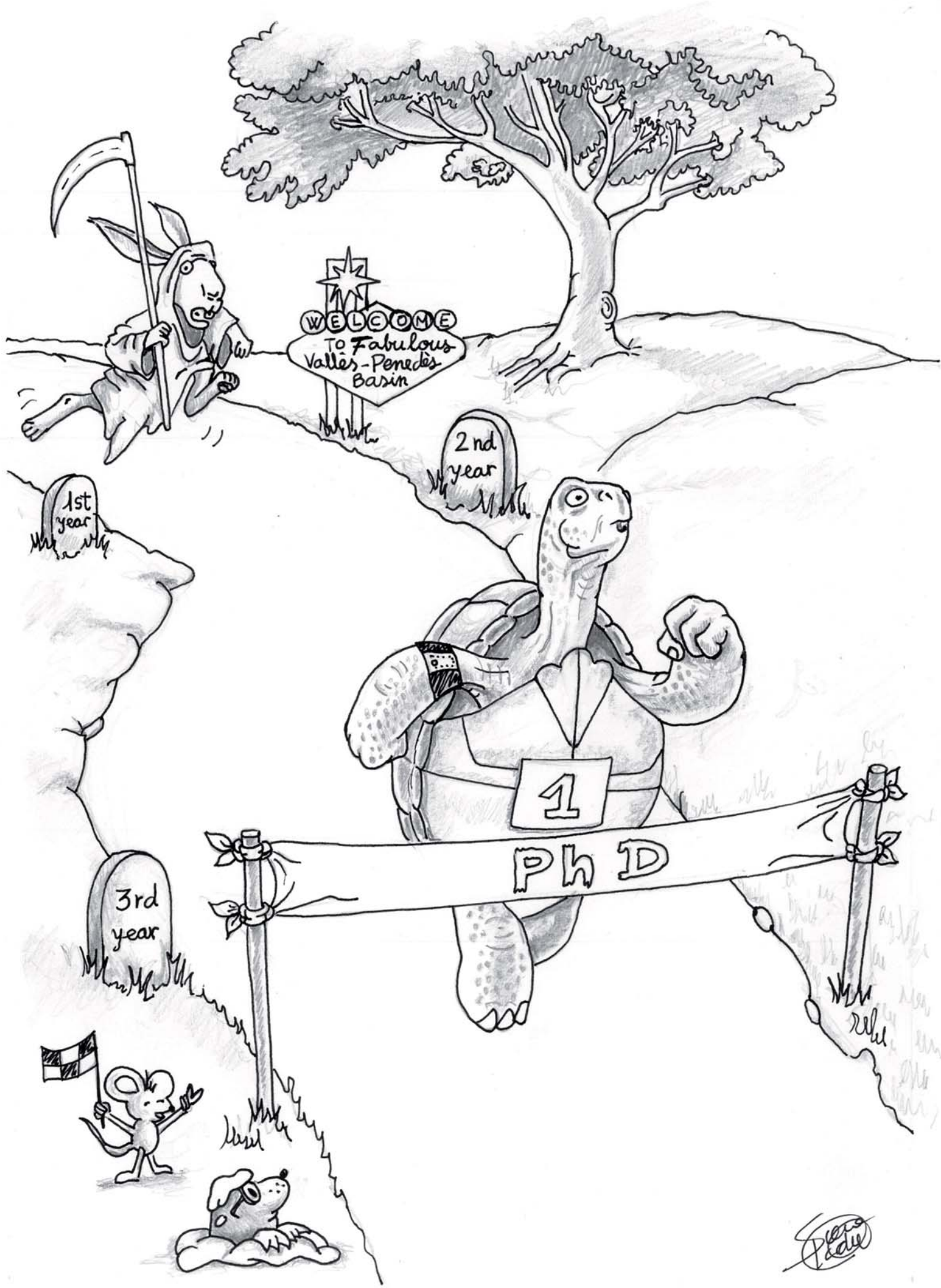
- Roca, E., Sans, M., Cabrera, L., Marzo, M. 1999b. Oligocene to Middle Miocene evolution of the central Catalan margin (northwestern Mediterranean). *Tectonophysics* 315, 209–233.
- Roig, J., Melo, J. 2003. La intervenció arqueològica a la Plaça de Sant Roc (Sabadell, Vallès Occidental) 1999-2000. In: *Actes II Congrés d'Arqueologia Medieval i Moderna a Catalunya, Sant Cugat del Vallès 18-21 d'abril de 2002*, pp. 204–224. Sant Cugat del Vallès: ACRAM.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the reptiles*. Chicago: University of Chicago Press.
- Romero, G., Mancheño, M.A., Carlos, J.A. 2007. Hallazgo de tortuga gigante fósil en el Puerto de la Cadena (Murcia). *Jornadas del Patrimonio Cultural* 18, 13–25.
- Rosenzweig, M.L. 2001. Loss of speciation rate will impoverish future diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98, 5404–5410.
- Roos, J., Aggarwal, R.K., Janke, A. 2007. Extended mitogenomic phylogenetic analyses yield new insight into crocodylian evolution and their survival of the Cretaceous–Tertiary boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45, 663–673.
- Royo y Gómez, J. 1934. Las grandes tortugas fósiles de la Ciudad Universitaria (Madrid). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 34, 457–463.
- Royo y Gómez, J. 1935a. Nuevo ejemplar de *Testudo bolivari* de la Ciudad Universitaria (Madrid). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 35, 108–109.
- Royo y Gómez, J. 1935b. Las grandes tortugas del Seudodiluvial castellano. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 35, 463–486.
- Rütimeyer, L. 1873. Die fossilen Schildkröten von Solothurn. *Neue Denkschrift der Allgemeinen Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 25, 1–185.
- Sanchiz, B. 1977. Catálogo de los anfibios fosiles de España (Noviembre de 1977). *Acta Geológica Hispánica* 12, 103–107.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1981. La flora burdigaliense de los alrededores de Martorell (Barcelona). *Paleontologia i Evolució* 16, 49–61.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1982. La flora del Mioceno medio de las cercanías de Martorell. *Butlletí Informatiu de l'Institut de Paleontologia de Sabadell* 14, 49–61.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1985a. La flora miocénica de los alrededores de Sant Sadurní d'Anoia (Barcelona). *Paleontologia i Evolució* 18, 161–171.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1985b. Datos para el conocimiento de las floras miocénicas de Cataluña. *Paleontologia i Evolució* 19, 167–177.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1993. Datos sobre la paleoclimatología y paleoecología del Neógeno del Vallès-Penedès según las macrofloras halladas en la cuenca y zonas próximas. *Paleontologia i Evolució* 26–27, 281–289.
- Sanz de Siria Catalán, A. 2001. Flora y vegetación del Mioceno Medio de la depresión del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució* 32–33, 79–92.
- Salvany, J.M. 2013 Análisis y correlación de sondeos mecánicos en los depósitos miocenos de Montjuïc (Barcelona): implicaciones estructurales. *Estudios Geológicos* 69, 149–171.
- Schäfer, D. 2013. Die Schildkröten der Gattung *Ptychogaster* Pomel, 1847: Reptilia, Testudines. Tesis doctoral, University of München.
- 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, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Paläontologie.
- Scheyer, T.M., Sander, P.M. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274, 1885–1893.

- Scheyer, T.M., Brüllmann, B., Sánchez-Villagra, M.R. 2008. The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of costal and neural bones. *Journal of Morphology* 269, 1008–1021.
- Schleich, H.H. 1981. Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forschung-Institut Senckenberg* 48, 1–372.
- Schleich, H.H. 1984. Neogene testudines of Germany. Their stratigraphical and ecological evaluation. *Studia Geologica Salmanticensia Volumen Especial* 1, 249–267.
- Schoch, R.R., Sues, H.-D. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* 523, 584–587.
- Schoepff I.D. 1793. *Historia testudinum iconibus illustrata*. Erlangen: J.J. Palm.
- Schweigger, A.F. 1812. Prodomus monographiae Cheloniorum. *Königsberger Archiv Naturwissenschaft und Mathematik* 1, 271–368, 406–468.
- Seeley, H.H. 1892. On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West), *Eunotosaurus africanus* (Seeley). *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 48, 583–585.
- Serra-Ràfols, J.C. 1947. La exploración de la necrópolis neolítica de la Bóvila Madurell en Sant Quirze de Galliners. *Anuario del Museo de Sabadell* 3, 57–75.
- Shaffer, H.B., Meylan, P., McKnight, M.L. 1997. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological and paleontological approaches. *Systematic Biology* 46, 235–268.
- Shaffer, H.B., Minx, P., Warren, D.E., Shedlock, A.M., Thomson, R.C., Valenzuela, N., Abramyan, J., Amemiya, C.T., Badenhorst, D., Biggar, K.K., Borchert, G.M., Botka, C.W., Bowden, R.M., Braun, E.L., Bronikowski, A.M., Bruneau, B.G., Buck, L.T., Capel, C.B., Castoe, T.A., Czerwinski, M., Delehaunty, K.D., Edwards, S.V., Fronick, C.C., Fujita, M.K., Fulton, L., Graves, T.A., Green, R.E., Haerty, W., Hariharan, R., Hernandez, O., Hillier, L.D.H., Holloway, A.K., Janes, D., Janzen, F.J., Kandoth, C., Kong, L., de Koning, A.P.J., Li, Y., Literman, R., McGaugh, S.E., Mork, L., O’Laughlin, M., Paitz, R.T., Pollock, D.D., Ponting, C.P., Radhakrishnan, S., Raney, B.J., Richman, J.M., St John, J., Schwartz, T., Sethuraman, A., Spinks, P.Q., Storey, K.B., Thane, N., Vinar, T., Zimmerman, L.M., Warren, W.C., Mardis, E.R., Wilson, R.K. 2013. The western painted turtle genome, a model for the evolution of extreme physiological adaptations in a slowly evolving lineage. *Genome Biology* 14, R28.
- Shedlock, A.M., Botka, C.W., Zhao, S., Shetty, J., Zhang, T., Liu, J.S., Deschavanne, P.J., Edwards, S.V. 2007. Phylogenomics of nonavian reptiles and the structure of the ancestral amniote genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 2767–2772.
- Sherrill-Mix, S.A., James, M.C., Myers, R.A. 2008. Migration cues and timing in leatherback sea turtles. *Behavioral Ecology* 19, 231–236.
- Siebenrock, F. 1903. Über zwei seltene und eine neue Schildkröte des Berliner Museums. *Sitzungsberichte Akademie Wissenschaften Wien Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 112, 439–445.
- Smith, M.A. 1933. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. Vol. 1, Loricata, Testudines*. London: Taylor & Francis.
- Smith, M.M., Hall, B.K. 1993. A developmental model for evolution of the vertebrate exoskeleton and teeth: The role of cranial and trunk neural crest. *Evolutionary Biology* 27, 387–448.
- Starck, D. 1979. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin: Springer.

- Spix, J. 1824. *Animalia nova sive species novae testudinum et ranarum*. Munich: Typis Francisci Seraphi Hybschmanni.
- Spinks, P.Q., Shaffer, H.B., Iverson, J.B., McCord, W.P. 2004. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 164–182.
- Staesche K. 1931. Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. A. Testudinidae. *Palaeontographica* Suppl. 8, 1–17.
- Sternberg, C.H. 1905. *Protostega gigas* and other Cretaceous reptiles and fishes from the Kansas chalk. *Transactions Kansas Academy Science* 19, 123–128.
- 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, 93–106.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S., Guillermo, S.R., Rougier, W. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica A* 281, 1–61.
- Sterli, J., Diego P., Laurin, M. 2013. Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based palaeontological dating and the timing of turtle diversification. *Cladistics* 29, 233–246.
- Sukhanov, V.B. 1964. Subclass Testudinata, Testudinates. In: Roždestvenskij, A.K., Tatarinov, L.P. (Eds.), *Fundamentals of palaeontology. Amphibians, Reptiles and Birds*, pp. 354–438. Moscow: Nauka. [en rus]
- Sukhanov, V.B., Narmandakh, P. 2006. New taxa of Mesozoic turtles from Mongolia. *Fossil Turtle Research* 1, 119–127.
- Swofford, D.L., Sullivan, J. 2009. Phylogeny inference based on parsimony and other methods using PAUP*. In: Lemey, P., Salemi, M., Vandamme, A.-M. (Eds.), *The phylogenetic handbook. A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*, pp. 267–312. Cambridge: Cambridge University Press.
- Szalai, T. 1931. Schildkrötenstudien: I. *Testudo Schafferi* nov. sp., eine Riesenschildkröte aus dem Pliozän von Samos. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 46, 153–157.
- Szalai, T. 1934. Die fossilen Schildkröten Ungarns. *Folia Zoologica et Hydrobiologica* 6, 97–142.
- Tempfer, P.M. 2002. The Miocene herpetofaunas of Grund (Caudata; Chelonii, Sauria, Serpentes) and Mühlbach am Manhartsberg (Chelonii, Sauria, Amphisbaenia, Serpentes), Lower Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie* 104, 195–235.
- Tempfer, P.M. 2005. The Herpetofauna (Amphibia: Caudata, Anura; Reptilia: Scleroglossa) of the Upper Miocene locality Kohfidisch (Burgenland, Austria). *Beiträge zur Paläontologie* 29, 145–25.
- Theobald, W. 1868. Catalogue of Reptiles in the Museum of the Asiatic Society of Bengal. *Journal of the Asiatic Society* 37, 1–88.
- Thomson, J.S. 1932. Anatomy of the tortoise. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 20, 359–461.
- Thomson, R.C., Shaffer, H.B. 2010. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. *Systematic Biology* 59, 42–58.

- Toula, F.H. 1896. Über neue Wirbelthierreste aus dem Tertiär Oesterreichs und Rumeliens. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 48, 915–924.
- Tsuji, L.A., Müller, J. 2009. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. *Fossil Record* 12, 71–81.
- Turtle Taxonomy Working Group [van Dijk, P.P., Iverson, J.B., Rhodin, A.G.J., Schaffer, H.B., Bour, R.]. 2014. Turtles of the world, 7th edition: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5, 000.329–000.479.
- Tzika, A.C., Helaers, R., Schramm G., Milinkovitch, M.C. 2011. Reptilian-transcriptome v1.0, a glimpse in the brain transcriptome of five divergent Sauropsida lineages and the phylogenetic position of turtles. *EvoDevo* 2, 1–19.
- Van Dam, J.A., Weltje, G.J. 1999. Reconstruction of the late Miocene climate of Spain using rodent paleocommunity successions: an application of end-member modelling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 151, 267–305.
- Vitek, N.S. 2012. Giant fossil soft-shelled turtles of North America. *Palaeontologia Electronica* 15, Art. 13A.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. 2014. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. San Diego: Academic Press.
- Vlachos, E., Tsoukala, E., Corsini, J. 2014. *Cheirogaster bacharidisi* sp. nov., a new species of a giant tortoise from the Pliocene of Thessaloniki (Macedonia, Greece). *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, 560–575.
- Wagler, J. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel. Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie*. Munich: J.G. Cotta.
- Wang, Z., Pascual-Anaya, J., Zadissa, A., Li, W., Niimura, Y., Huang, Z., Li, C., White, S., Xiong, Z., Fang, D., Wang, B., Ming, Y., Chen, Y., Zheng, Y., Kuraku, S., Pignatelli, M., Herrero, J., Beal, K., Nozawa, M., Li, Q., Wang, J., Zhang, H., Yu, L., Shigenobu, S, Wang, J., Liu, J., Flicek, P., Searle, S., Wang, J., Kuratani, S., Yin, Y., Aken, B., Zhang, G., Irie, N. 2013. The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan. *Nature Genetics* 45, 701–706.
- Watson, D.M.S. 1914. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1914, 1011–1020.
- Werneburg, I., Sánchez-Villagra, M.R., 2009. Timing of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology* 9, Art. 82.
- Wiegmann, A.F.A. 1835. Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde, von Dr. F.J.F. Meyen. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* 17, 185–268.
- Wieland, G.R. 1896. *Archelon ischyros*: a new gigantic cryptodire testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. *American Journal of Science* 12, 399–412.
- Wieland, G.R. 1902. Notes on the Cretaceous turtles, *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata. *American Journal of Science* 80, 95–108.
- Williston, S.W. 1917. The phylogeny and classification of reptiles. *The Journal of Geology* 1917, 61–71.
- Wyneken, J., Witherington, D. 2001. The anatomy of sea turtles. Miami: Southeast Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, US Department of Commerce.
- Wings, O., Rabi, M., Schneider, J.W., Schwermann, L., Sun, G., Zhou, C.F., Joyce, W.G.

2012. An enormous Jurassic turtle bone bed from the Turpan Basin of Xinjiang, China. *Naturwissenschaften* 99, 925–935.
- Wood, R.C. Two new species of *Chelus* (Testudines: Pleurodira) from the Late Tertiary of northern South America. *Breviora* 435, 1–6.
- Zangerl, R. 1939. The homology of the shell elements in turtles. *Journal of Morphology* 65, 383–409.
- Yeh, H.–K. 1963. Fossil turtles of China. *Palaeontologica Sinica* 150, 1–113.
- Yeh, H.–K. 1990. Fossil turtles from Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 28, 305–311.
- Zangerl, R. 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana Geology Memoirs* 633, 135–277.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. In: Gans, C., Bellasirs, A.D. (Eds), *The biology of the Reptilia, Volume 1*, pp. 311–319. New York: Academic Press.
- Zardoya, R., Meyer, A. 1998. Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95, 14226–14231.
- Zardoya, R., Meyer, A. 2000. Mitochondrial evidence on the phylogenetic position of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Genetics* 155, 765–775.
- Zittel, K.A. 1889. *Handbuch der palaeontologie, Section 1: Palaeozoologie, Volume 3, Vertebrata, Shipment 3: Reptilia*. Munchen: R. Oldenbourg.



WELCOME
To Fabulous
Valles-Penedes
Basin

2nd
year

1st
year

3rd
year

1
PHD

Piero Pado