

LAS TORTUGAS DEL VALLESIENSE SUPERIOR DEL CERRO DE LOS BATALLONES (MADRID, ESPAÑA): NUEVOS DATOS SOBRE EL ESCASAMENTE CONOCIDO GÉNERO *PALEOTESTUDO*



ADÁN PÉREZ-GARCÍA¹ Y XABIER MURELAGA²

¹Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 2. 28040 Ciudad Universitaria, Madrid, España. paleontologo@gmail.com

²Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencia y Tecnología. Universidad del País Vasco. Apartado 644. 48080 Bilbao, España. xabier.murelaga@ehu.es

Resumen. Los yacimientos vallesienses del Cerro de los Batallones (Madrid, España), son relevantes en el registro Europeo, tanto por la diversidad registrada como por la preservación de sus restos fósiles. Aunque el registro más abundante de estos yacimientos corresponde a mamíferos, especialmente a carnívoros, otros grupos también han sido identificados. Las tortugas son el grupo de reptiles mejor representado. Sin embargo, hasta ahora no habían sido objeto de estudio. Se reconocen tres taxones, correspondiendo éstos a un probable testudínido dulceacuícola, que podría ser asignado a un miembro del grupo “*Palaeochelys sensu lato-Mauremys*”, y a dos testudínidos terrestres. El mayor de los terrestres es compatible con los ejemplares del Mioceno español atribuidos al género *Cheirogaster*. El otro, al que se asignan varios caparazones bien preservados, se identifica como *Paleotestudo*. La presencia de *Paleotestudo* no había sido, hasta ahora, confirmada en la Península Ibérica. La revisión del registro español permite identificar este género a lo largo de todas las biozonas del Aragoniense y Vallesiense. De esta manera, se refuta la validez de varios taxones ibéricos y se amplía la distribución tanto estratigráfica como paleobiogeográfica de este género.

Palabras clave. Testudines. Testudininei. *Paleotestudo*. Aragoniense. Vallesiense. España. Madrid. Cerro de los Batallones.

Abstract. THE TURTLES FROM THE UPPER VALLESIAN OF CERRO DE LOS BATALLONES (MADRID, SPAIN): NEW DATA ON THE POORLY KNOWN GENUS *PALEOTESTUDO*. The Vallesian fossil sites of Cerro de los Batallones (Madrid, Spain) are relevant in the European record both because of the diversity recorded and the preservation of its fossils. Although the most abundant record of these sites corresponds to mammals, especially carnivores, other vertebrates have also been identified. Turtles are the best represented lineage of reptiles, but this group has not been studied. The analysis of the currently available material allows the identification of three taxa. One of them corresponds likely to a freshwater testudinid, that could belong to a member of the “*Palaeochelys sensu lato-Mauremys*” group. The other two are attributed to terrestrial testudinids, being the largest compatible with the Spanish Miocene specimens assigned to *Cheirogaster*. The other, represented by several well-preserved shells, is identified as a member of *Paleotestudo*. The presence of *Paleotestudo* had not been, so far, confirmed in the Iberian Peninsula. The review of the Spanish record allows us identifying this genus in all the Aragonian and Vallesian biozones. The validity of several Iberian taxa is refuted, and both the stratigraphic and paleobiogeographic distributions of this genus are extended.

Keywords. Testudines. Testudininei. *Paleotestudo*. Aragonian. Vallesian. Spain. Madrid. Cerro de los Batallones.

Los yacimientos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, España) se sitúan en la parte superior de la Unidad Intermedia del Mioceno de la Cuenca de Madrid, en el Vallesiense superior (biozona MN10, Mioceno superior). Aunque allí se han reconocido invertebrados y vegetales, estos yacimientos destacan por su registro de vertebrados, especialmente carnívoros, que preservan un alto porcentaje de sus elementos. El material de Carnívora supone el 98 % de los restos fósiles de macromamíferos (Morales *et al.*, 2004; Peigne *et al.*, 2008). Sin embargo, su riqueza fosilífera ha permitido identificar una elevada diversidad de vertebrados, reconociéndose, además de numerosos taxones de mamíferos (Artiodactyla, Carnívora, Insectívora, Lagomorpha, Perisso-

dactyla, Proboscidea, Rodentia), restos de teleósteos, anfibios, aves y reptiles (Morales, 2004; Morales *et al.*, 2004, 2008). La información sobre la herpetofauna del yacimiento es limitada y los quelonios, el grupo mejor representado, no han sido objeto de estudio. De manera preliminar, se ha aludido a la presencia de tortugas gigantes, de talla similar a las identificadas en el Mioceno medio de la Cuenca de Madrid, coexistiendo con un probable testudínido terrestre de menor tamaño (Morales *et al.*, 2008). Sin embargo, su limitada información no ha permitido realizar una determinación más precisa que *Chelonia* indet. en los listados faunísticos más recientes (Morales *et al.*, 2008).

Los yacimientos del Cerro de los Batallones constituyen

acumulaciones paleontológicas excepcionales, generadas en distintas etapas de rellenos de cavidades. Se identifican tanto yacimientos correspondientes a rellenos de cavidades profundas, como otros yacimientos poco profundos, en los que se generaron ambientes palustres y lacustres (Pozo *et al.*, 2004). Las asociaciones faunísticas y, especialmente, las proporciones en las que están representados los distintos taxones en ambos tipos de yacimientos son diferentes (Morales *et al.*, 2004, 2008). Las tortugas han sido halladas en ambos contextos. Además de quelonios terrestres (Testudininei *sensu* Lapparent de Broin, 2001), identificamos también la presencia de tortugas dulceacuícolas.

En la Cuenca de Madrid se identifican abundantes restos de testudínidos terrestres de gran tamaño en afloramientos del Aragoniense, generalmente atribuidos a *Cheirogaster bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917a) (Royo y Gómez, 1934, 1935; Jiménez Fuentes, 1985; Pérez-García y Sánchez Chillón, 2011). Además, allí se han identificado placas aisladas atribuidas preliminarmente al género *Testudo* Linnaeus, 1758 (Jiménez Fuentes, 1985). Sin embargo, hasta ahora no se disponía de información sobre la paleoqueloniofauna del Vallesiense de esta Cuenca, siendo el conocimiento sobre los Testudininei vallesienses de Europa sudoccidental muy limitado.

Para efectuar el estudio del miembro de Testudininei de menor tamaño de Cerro de los Batallones, que es el más abundante y el mejor preservado, se ha revisado el material identificado en otros yacimientos aragoneses y vallesienses peninsulares (Fig. 1). Esto permite refutar la validez de varios taxones, y justificar, por primera vez, la presencia de *Paleotestudo* Lapparent de Broin, 2000, en la Península Ibérica. Este taxón, cuya distribución confirmada estaba restringida entre las biozonas MN3 y MN6, se reconoce como muy abundante en el registro español, estando distribuido, al menos, entre las biozonas MN4 y MN10. Esta revisión permite refutar la presencia de *Testudo* en niveles Aragonienses y Vallesienses españoles.

Abreviaturas. **BAT**, colección procedente de los yacimientos del Cerro de los Batallones, depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España; **IPS**, Institut Català de Paleontologia, Sabadell, España; **MGM**, Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, España; **MGSB**, Museo Geológico del Seminario de Barcelona, Barcelona, España; **MNHN.F.**, Colección de paleontología del Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia; **MPZ**, Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, España.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden TESTUDINES Batsch, 1788 *sensu* Joyce, Parham y Gauthier, 2004

Infraorden CRYPTODIRA Cope, 1868 *sensu* Joyce, Parham y Gauthier, 2004

Superfamilia TESTUDINOIDEA Batsch, 1788

Familia TESTUDINIDAE Batsch, 1788

Infrafamilia TESTUDININEI Batsch, 1788 *sensu* Lapparent de Broin, 2001

Género ***Paleotestudo*** Lapparent de Broin, 2000

Especie tipo. *Testudo canetotiana* Lartet, 1851 Sansan, Gers, Francia. MN6: middle Miocene

Paleotestudo* cf. *catalaunica (Bataller, 1926)

Figuras 2–4

Materiales. Varios caparazones articulados y relativamente completos, correspondientes a individuos adultos y juveniles (BAT-1'05-E3-86, BAT-1'02-E6-179, BAT-1-984, BAT-1-4252, BAT-1-8648, BAT-2-129), así como placas desarticuladas, incluyendo periferales (BAT-1-3080) y elementos del plastrón (BAT-1-4140).

Procedencia geográfica. Yacimientos 1 y 2 del Cerro de los Batallones (Madrid, España)

Procedencia estratigráfica. Unidad Intermedia del Mioceno de la Cuenca de Madrid, Vallesiense superior

Género ***Cheirogaster*** Bergounioux, 1935

Especie tipo. *Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935, p. 78-82, figs. 12–13, lám. 4.1. Baby, Francia, Priaboniano, Eoceno tardío (MP19)

cf. ***Cheirogaster*** Bergounioux, 1935

Figura 5

Materiales. Varios ejemplares incluyendo caparazones completos (BAT-10'08-G3-116), así como huesos tales como ulnas (BAT-3'07-81, BAT-3'09-666), radios (BAT-3'08-631), escápulas (BAT-3'08-782), tibias (BAT-3'08-880), falanges (BAT-3'05-223, BAT-3'08-860), y también osteodermos (BAT-3-S-628, BAT-3-S-135, BAT-3-S-136, BAT-3-S-378).

Procedencia geográfica. Yacimientos 3 y 10 del Cerro de los Batallones (Madrid, España)

Procedencia estratigráfica. Unidad Intermedia del Mioceno de la Cuenca de Madrid, Vallesiense superior

Infrafamilia GEOEMYDINEI Theobald, 1868 *sensu* Lapparent de Broin, 2001

cf. "***Palaeochelys*** *sensu lato*-***Mauremys***" group *sensu* Hervet, 2004

Figura 6

Materiales. Elementos del caparazón desarticulados, entre los que se incluyen una placa nugal (BAT-1-8645), varias periferales (BAT-1-8647, BAT-3-S-767, BAT-3-S-766) y un hipoplastrón derecho (BAT-1-8646).

Procedencia geográfica. Yacimientos 1 y 3 del Cerro de los Batallones (Madrid, España)

Procedencia estratigráfica. Unidad Intermedia del Mioceno de la Cuenca de Madrid, Vallesiense superior

REGISTRO DE TESTUDININEI DE TALLA NORMAL EN EL MIOCENO DE ESPAÑA

En España se identifican numerosos yacimientos miocenos, cuyo estudio ha revelado información sobre las asociaciones faunísticas registradas en todas sus biozonas. Debido a la abundancia de restos de mamíferos, muchos trabajos han analizado su diversidad y distribución, siendo la información sobre otros grupos de vertebrados mucho más limitada (ver Alba *et al.*, 2006; Hernández Fernández *et al.*, 2006; Morales *et al.*, 2008). Sin embargo, el registro de quelonios es relativamente abundante. En los yacimientos donde abundan los fósiles de macromamíferos, por ejemplo en Paracuellos del Jarama (Madrid, Cuenca de Madrid, MN6), Can Mata (Barcelona, Cuenca del Vallès-Penedès, MN6-7/8), Toril (Teruel, Cuenca de Calatayud-Daroca, MN7/8), Cerro de los Batallones (Madrid, Cuenca de Madrid, MN10), Crevillente 2 (Alicante, Cuenca del Bajo Segura, MN11), Concud (Teruel, Cuenca de Teruel, MN12), área del Puerto de la Cadena (Murcia, Cuenca de Murcia-Carrascoy, MN13) y Venta del Moro (Valencia, Cuenca del Cabriel, MN13) (Jiménez, 1976; Jiménez Fuentes, 1985; Mancheño Jiménez *et al.*, 2001; Jiménez y Montoya, 2002; Azanza *et al.*, 2004; Alba *et al.*, 2006; Morales *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2011) es frecuente el hallazgo de testudínidos, identificándose comúnmente un morfotipo inferior a treinta centímetros de longitud, denominado de talla normal, coexistiendo con otro de gran talla, superior a un metro. El estudio sobre el primero de ellos es muy limitado y gran parte de su registro permanece inédito. No existen trabajos que recopilen y analicen las alusiones a su registro mioceno. La carencia de comparaciones no ha permitido confirmar o refutar las atribuciones realizadas y, por tanto, conocer la diversidad representada.

El único miembro de Testudininei de talla normal al que se han atribuido varios ejemplares del Mioceno de España es "*Testudo*" *catalaunica* Bataller, 1926. Todos los ejemplares atribuidos con seguridad a ese taxón proceden

de su localidad tipo, Sant Quirze del Vallès (Barcelona, Cuenca del Vallès-Penedès), antiguamente identificada como Sant Quirze de Terrassa, correspondiente a las biozonas MN7/8 del Aragoniense (Jiménez Fuentes y Martín de Jesús, 1991; Casanovas-Vilar *et al.*, 2008) (Fig. 1). Debido a la constatación de varias diferencias entre uno de los

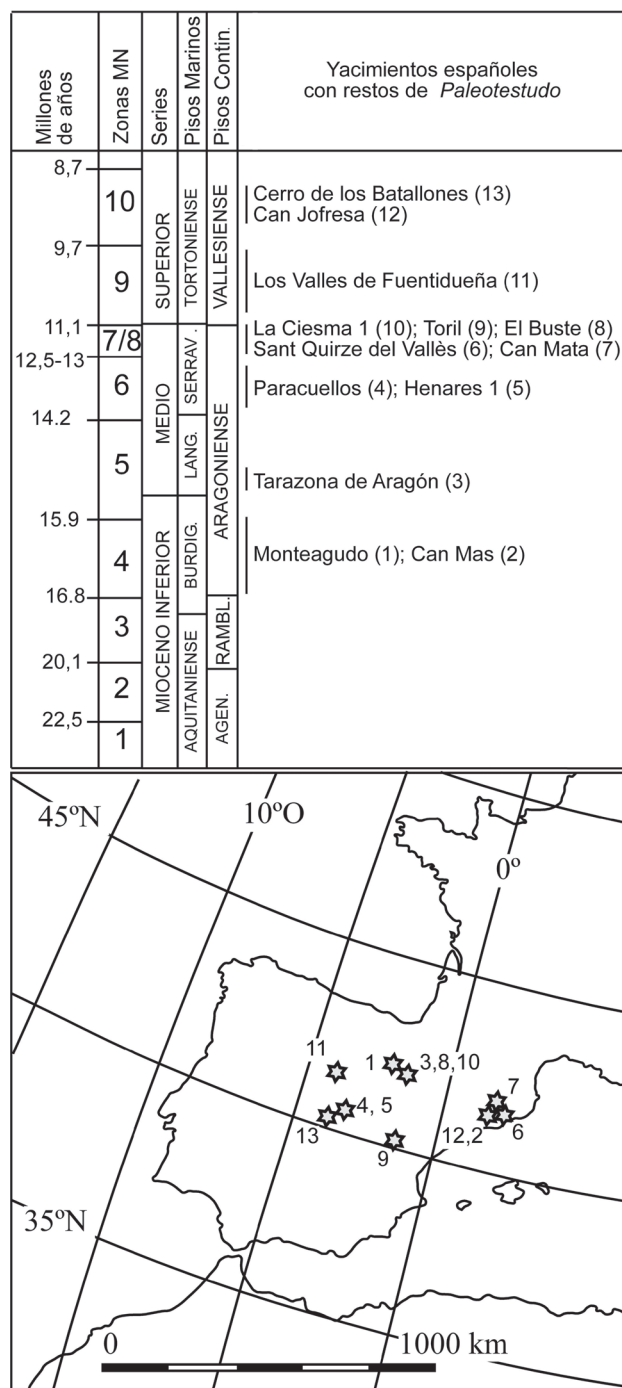


Figura 1. Situación estratigráfica y geográfica de yacimientos aragoneses y vallesienses españoles en los que se ha identificado la presencia de *Paleotestudo*.

ejemplares procedentes de esa localidad (MGM 1561M) y los descritos en el trabajo donde se definió esa especie (Bataller, 1926), Bergounioux (1958) definió "*Testudo catalaunica* var. *irregularis*", variedad a la que no se ha atribuido ningún otro ejemplar.

En el Mioceno de España se han definido otros dos taxones de Testudininei de talla normal, "*Paralichelys catalaunicus*" Bergounioux, 1951, y "*Cheirogaster*" *arrahonensis* Bergounioux, 1958. "*Paralichelys catalaunicus*" está únicamente representado por su holotipo, procedente del Aragoniense inferior (MN4) de Can Mas (Papiol, Barcelona), que corresponde a un caparazón fragmentario (MGSB 24980, ver Bergounioux, 1951, lám. 1–2; Bergounioux, 1958, fig. 10). Se ha atribuido a "*Cheirogaster*" *arrahonensis* únicamente un caparazón fragmentario, procedente del Vallesiense (MN9-10) de Sabadell (Barcelona) (IPS 2105, ver Bergounioux, 1958, figs. 15–16, lám. 32–33).

La alusión a miembros de Testudininei de talla normal en el Mioceno de España podría haberse realizado, al menos, desde hace casi un siglo. Hernández-Pacheco (1914) aludió al hallazgo de restos de una tortuga en Parla (Cuenca de Madrid), mucho más pequeña que las posteriormente atribuidas a *Cheirogaster bolivari*. Royo y Gómez (1929) citó ejemplares de pequeño tamaño que atribuyó a *Testudo*, procedentes de esa misma cuenca, de las localidades de Moratalaz, Vallecas y Tetuán (Royo y Gómez, 1929), confirmando posteriormente su edad miocena (Royo y Gómez, 1935).

En el Mioceno inferior español se han hallado placas aisladas de este grupo. En el Aragoniense (MN4-5) de Monteagudo (Navarra, Cuenca del Ebro), se ha identificado una placa periferal (Murelaga *et al.*, 2006). En la misma cuenca, en Tarazona de Aragón (Zaragoza) (MN5), se han localizado varias placas (Murelaga *et al.*, 2006). En la Cuenca de Madrid se ha identificado y descrito la presencia elementos aislados de estos quelonios en Paracuellos del Jarama y Henares 1 (MN6). En Paracuellos del Jarama se citó la probable presencia de un taxón diferente a "*Testudo*" *catalaunica*, mientras que en Henares 1 se consideró la posible presencia de una especie de *Testudo* diferente a la de Paracuellos del Jarama, posiblemente nueva (Jiménez Fuentes, 1985).

En otros yacimientos de la Cuenca del Vallès-Penedès, cuenca donde se localiza la localidad tipo de "*Testudo*" *catalaunica*, han sido hallados más caparazones. Así pues, en los listados faunísticos de Abocador Can Mata (MN6-7/8) se identificó *Testudo* cf. *catalaunica* (Alba *et al.*, 2006), sin justificarse esa determinación.

La presencia de este grupo en el Mioceno medio ha sido reconocida en otras regiones. Se ha indicado *Testudo* sp. en la Cuenca de Calatayud-Daroca, en el listado faunístico de Toril (MN7/8) (Azanza *et al.*, 2004) y se han atribuido a cf. o aff. *Paleotestudo* placas aisladas procedentes de El Buste (MN7/8) y La Ciesma 1 (MN7/8-9) (Zaragoza, Cuenca del Ebro) (Murelaga *et al.*, 2006). En el Aragoniense de Burgos (Cuenca del Duero) se han hallado dos caparazones parciales atribuidos a *Testudo* sp., provenientes de Barruelo de Villadiego y de Arcos de La Llana (Jiménez Fuentes, 1992).

Su registro es también abundante en el Mioceno superior español, siendo su información muy escasa. En el Vallesiense inferior (MN9) de Los Valles de Fuentidueña (Segovia, Cuenca del Duero), se han identificado algunos elementos en varios niveles estratigráficos. En uno de ellos se ha encontrado, entre otros restos de difícil asignación anatómica, un lóbulo plastral anterior y una placa suprapigal que fueron atribuidos a *Testudo* aff. *catalaunica*, identificándose como posiblemente pertenecientes a una especie nueva. El material procedente del otro nivel se atribuyó a *Testudo* sp. (aff. *catalaunica*) (Jiménez Fuentes, 1981, 2003; Alberdi Alonso, 1981).

Un ejemplar del Vallesiense superior (MN10) de la Cuenca del Vallès-Penedès, procedente de Can Jofresa (Barcelona), ha sido figurado y atribuido a *Testudo* sp. (Gómez Alba, 1988). De esa biozona son las tortugas del Cerro de los Batallones, previamente atribuidas, sin justificarse, a una especie cercana a *Eurotestudo hermanni* (Gmelin, 1789) (Morales *et al.*, 2008).

Estos testudinidos se conocen en todas las biozonas del Turolense. En la biozona MN11 se han descrito y figurado placas y fragmentos de caparazones articulados atribuidas a *Testudo* (s.l.) aff. *catalaunica*, procedentes de Crevillente 2 (Cuenca del Bajo Segura, Alicante) (Jiménez and Montoya, 2002). En Crevillente 15 y Crevillente 16 (MN12), se ha identificado *Testudo* sp. (Montoya and Alberti, 1995). En el Turolense superior (MN13) de Venta del Moro (Cuenca del Cabriel, Valencia), se ha identificado Testudininae gen. et sp. indet. (Jiménez, 1976).

Por lo tanto, el registro de Testudininei de talla normal en el Mioceno de España está presente en todas las biozonas entre la parte superior del Mioceno inferior (MN4) y el Turolense superior (MN13). La mayoría de las atribuciones genéricas corresponden al género *Testudo*. La revisión de este registro continuo, escasamente analizado, aporta pistas sobre su diversidad taxonómica.

**SOBRE LA VALIDEZ DE “*TESTUDO*
CATALAUNICA VARIEDAD *IRREGULARIS*”
BERGOUNIOUX, 1958**

En 1926 Bataller definió “*Testudo catalaunica*”, a partir de un caparazón relativamente completo (MGSB 25324a), reconstruido a partir de numerosos fragmentos, procedentes de Sant Quirze del Vallès (Aragoniense superior) (Bataller, 1926: lám. 1–2, 3.3), ejemplar posteriormente propuesto como el lectotipo de este taxón (Jiménez Fuentes y Martín de Jesús, 1991). Bataller (1926) asignó a “*Testudo catalaunica*” un caparazón parcial, también reconstruido (Bataller, 1926: lám. 4.3), y más de 500 elementos desarticulados. En función del número de entoplastrones hallados, consideró que el material analizado correspondía, al menos, a ocho individuos.

Bataller (1926) describió tanto el caparazón más completo como el fragmentario. Sin embargo, la escasez de material articulado limitó el conocimiento sobre su variabilidad, notificándose únicamente diferencias en el tamaño y en las dimensiones relativas de algunos de sus elementos. Además, observó variabilidad en la morfología de los entoplastrones.

Bergounioux (1938) confirmó la validez de “*Testudo catalaunica*” y propuso una diagnosis, no planteada de manera explícita en el trabajo de Bataller (1926). Sin embargo, debido al escaso número de ejemplares, esa diagnosis incorporó caracteres que actualmente podemos considerar sometidos a variabilidad individual, ontogenética o sexual, tales como el tamaño de los ejemplares, la morfología del caparazón o la del entoplastrón.

En 1958, Bergounioux definió “*Testudo catalaunica* var. *irregularis*”, diagnosticándose mediante su tamaño, mayor que el de MGSB 25324a, y por diferir de éste por la irregularidad de las neurales, la morfología redondeada del entoplastrón y la morfología trapezoidal del lóbulo plastral anterior. Según Bergounioux (1958), el holotipo de “*Testudo catalaunica* var. *irregularis*” (MGM 1561M) sería un 36,1% mayor que el de MGSB 25324a (245 mm frente a 180 mm). Sin embargo, esa diferencia entra dentro del rango de variabilidad registrado por Bataller (1926) en “*Testudo catalaunica*”, en el que indicó que el fragmento de caparazón descrito en su trabajo correspondería a un individuo de mayor tamaño que MGSB 25324a, siendo, por ejemplo, la primera neural un 50% más larga, la segunda un 42,9%, la tercera un 40,9%, el primer par de costales un 39% y los hioplastrones un 30,3%. Bataller (1926) señaló que algunos elementos aislados de Sant Quirze del Vallès correspondían a ejemplares de “*Testudo catalaunica*” de mayor tamaño que

el de MGSB 25324a. Por tanto, este carácter es variable. El rango de longitud de los individuos adultos de este taxón es compatible con el de *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851), del Mioceno medio (MN6) de Sansan (Gers, Francia), que puede alcanzar 25 cm (Lapparent de Broin, 2000).

Es común la presencia de irregularidad en la morfología de las neurales de Testudininei, así como en su relación con las costales. La sutura entre las costales cuarta y quinta izquierdas del lectotipo de “*Testudo catalaunica*” (MGSB 25324a) contacta medialmente con la región posterior de la cuarta neural, mientras que en el lado derecho lo hace con la región anterior de la quinta. En el ejemplar de *Paleotestudo canetotiana* MNHN.FSA 1868 también se produce una anomalía en esa región, pero la sutura entre las placas costales cuarta y quinta izquierdas contacta medialmente con la región anterior de la quinta neural, y en el lado derecho con la región posterior de la cuarta.

Como indicó Bataller (1926), la morfología del entoplastrón de “*Testudo catalaunica*” experimenta variabilidad. La morfología hexagonal alargada y pentagonal descritas en su trabajo, así como la subhexagonal de longitud y anchura similares presentes en el holotipo de “*Testudo catalaunica* var. *irregularis*” entran dentro del rango de variabilidad de *Paleotestudo canetotiana* (observación personal). La revisión de los ejemplares atribuidos a *Paleotestudo canetotiana* depositados en el MNHN permite observar que las variaciones morfológicas de este elemento no dependen de la ontogenia ni del dimorfismo.

Las diferencias en la morfología del lóbulo plastral anterior de MGM 1561M y MGSB 25324a representan distintas manifestaciones de la variabilidad observada al comparar ejemplares de la localidad tipo. En los plastrones MGM 236M y MGSB 25324b, también procedentes de Sant Quirze del Vallès, el margen anterior es subperpendicular al plano axial, pero el acúñamiento es notablemente inferior al de MGM 1561M. En los ejemplares de *Paleotestudo canetotiana* esta morfología es también variable, identificándose ejemplares como MNHN.FSA 14539, donde este lóbulo se acuña tanto como en MGM 1561M, pero otros como MNHN.FSA 1868, con morfología redondeada. Esta morfología no está condicionada por el dimorfismo.

Bergounioux (1958) constató que existían diferencias morfológicas entre los caparazones MGSB 25324a, globoso, y MGM 1561M, mucho más estrecho. Ambos morfotipos han sido identificados entre los ejemplares de *Paleotestudo canetotiana* de Sansan, reconociéndose el primero como correspondiente al de la hembra (MNHN.FSA 10342, 15647), y

el segundo al del macho (MNHN.FSA 1673, 1868) (Lapparent de Broin, 2000).

La presencia de líneas de crecimiento más evidentes en el ejemplar MGSB 25324a que en MGM 1561M, señalada por Bergounioux (1958), es otro carácter que experimenta variabilidad individual. En los plastrones MGM 236M y MGSB 25324b esas impresiones son también menos evidentes que en MGSB 25324a. En Sansan también se observa variabilidad, estando las líneas de crecimiento mejor definidas en MNHN.FSA 10342 que en MNHN.FSA 1673.

Bergounioux (1958) consideró que, debido al escaso número de ejemplares conocidos, no se podía descartar que las diferencias observadas entre MGSB 25324a y MGM 1561M pudieran deberse a variaciones individuales o al dimorfismo sexual. Se confirma aquí que ambos ejemplares pertenecen al mismo taxón, realizándose la sinonimia entre “*Testudo catalaunica* var. *irregularis*” y “*Testudo catalaunica*”.

IDENTIFICACIÓN DE *PALEOTESTUDO* EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Aunque se ha considerado que el género *Paleotestudo* podría estar presente en el Mioceno de la Península Ibérica (Lapparent de Broin *et al.*, 2006a), pudiendo corresponder a él “*Testudo catalaunica*”, “*T. catalaunica* var. *irregularis*”, “*Paralichelys catalaunicus*”, y “*Cheirogaster arrahonensis*”, la falta de información sobre éstos no ha permitido confirmar esta hipótesis. La ausencia de estudios detallados ha propiciado que, en trabajos recientes, se siga citando la presencia de *Testudo* en localidades tales como Toril (MN7/8) (Azanza *et al.*, 2004) o Abocador de Can Mata (MN6-7/8) (Alba *et al.*, 2006), sin justificarse esta atribución.

La revisión del material previamente analizado de “*Testudo catalaunica*” (ver Bataller, 1926; Bergounioux, 1958), así como el estudio de material inédito proveniente de su localidad tipo (MGM 236M, MGSB 25324b), permiten reconocer que este taxón se trata de un testudínido paleártico europeo que comparte los caracteres de la diagnosis de *Paleotestudo* (*sensu* Lapparent de Broin, 2000). Así pues, su caparazón es moderadamente ancho y largo, no excediendo los 250–300 mm de longitud (245 en MGM 1561M y 180 en MGSB 25324a) y siendo su relación anchura/longitud cercana al 70 % (67,4% en MGM 1561M y 69,4% en MGSB 25324a). Carece de charnela plastral. Su lóbulo posterior es corto, siendo su longitud cercana a un 25% de la total del plastrón (24,5% MGSB 25324a, 28,5% MGM 1561M, 26,5% MGM 236M). La morfología de su lóbulo anterior varía de redondeado a trapezoidal (siendo redondea-

do en MGSB 25324a, pero trapezoidal en MGSB 25324b, MGM 1561M, MGM 236M). Sus flancos laterales están verticalizados, careciendo de borde lateral periférico dirigido dorsalmente, ni en su región anterior ni en la posterior. Su burlete dorsal epiplastral es alargado, prolongándose hasta su superposición con la región anterior del entoplastrón, presentando un pequeño bolsillo gular (la superposición de este burlete sobre la región anterior del entoplastrón es mayor en MGSB 25324a, pero el bolsillo gular está más desarrollado en MGM 236M).

El margen abrupto del caparazón de estos ejemplares, terminado posteriormente en una pigal convexa tanto en machos (MGM 1561M) como en hembras (MGSB 25324a), también ha sido interpretado como un carácter de *Paleotestudo* (Lapparent de Broin *et al.*, 2006b).

Por lo tanto, “*Testudo catalaunica*” es identificado aquí como un miembro de *Paleotestudo*. Esta determinación amplía la distribución estratigráfica y paleobiogeográfica del género, cuya distribución confirmada estaba comprendida entre las biozonas MN3 y MN6, en Austria y Francia (Lapparent de Broin, 2000; Lapparent de Broin *et al.*, 2006a, b).

Los ejemplares de Sant Quirze del Vallès difieren de los representantes de *Chersine* Merrem, 1820 (*Eurotestudo sensu* Lapparent de Broin *et al.*, 2006c) por la ausencia de fusión de las suprapigales; ausencia de pequeños márgenes anterolaterales de la placa pigal, sin superposición de los undécimos escudos marginales; presencia de un único escudo supracaudal, tanto en vista dorsal como visceral; y ausencia de relieve positivo en la superficie ventral correspondiente a los escudos gulares (Lapparent de Broin *et al.*, 2006a, b, c). Difieren de *Testudo* (*sensu* Lapparent de Broin *et al.*, 2006c) por la ausencia de charnela entre los hioplastrones y los hipoplastrones, careciendo, por tanto, del consiguiente alargamiento del lóbulo plastral posterior, del solapamiento lateral de esta charnela con el límite entre los escudos abdominales y femorales, y de una significativa reducción de la superficie de los hipoplastrones cubierta por los escudos femorales (Lapparent de Broin *et al.*, 2006c). Como representantes del género *Paleotestudo*, los ejemplares de Sant Quirze del Vallès difieren de los miembros del linaje de *Agrionemys* Khozatsky y Młinarski, 1966, por la ausencia de una marcada elevación del puente plastral, de la morfología redondeada del caparazón y de la fuerte convergencia de los márgenes del lóbulo plastral anterior (Lapparent de Broin *et al.*, 2006b).

“*Testudo catalaunica*” se diagnosticó, a partir de escaso material, mediante la siguiente combinación de caracteres (Bergounioux, 1938): tamaño relativamente pequeño (con-

siderando el tamaño del ejemplar MGSB 25324a, pero, siendo su tamaño mayor en ejemplares como MGM 1561M); morfología globosa del caparazón (morfología que varía con el dimorfismo); presencia de compresión anterior [en realidad no presenta una región anterior deprimida, sino que, como indicó Bataller (1926), el perfil anterior es suave pero el posterior es mucho más abrupto, idea apoyada en Bergounioux (1958)]; presencia de un escudo cervical; neurales casi similares entre sí (la morfología de la serie neural es variable, pero, además, en ninguno de los ejemplares estas placas son similares entre sí; en este sentido, Bataller (1926) indicó que las neurales impares de MGSB 25324a son más estrechas y pequeñas que las pares, siendo esta alternancia menos contrastada que en otros taxones actuales, pero similar a la observada en *Testudo pirenaica*); borde marginal relativamente estrecho (debido a que el margen periferal es subvertical, constituido por placas altas); entoplastrón pentagonal (carácter para el que no se tenía en cuenta la variabilidad previamente indicada por Bataller (1926), siendo aún más variable al incorporar el ejemplar MGM 1561M); epiplastrones poco desarrollados (referido al truncamiento de su región anterior descrito por Bataller (1926), pero estando ese margen sometido a variabilidad); y escotadura anal ancha. Aunque en los trabajos de Bataller (1926) y Bergounioux (1958) "*Testudo*" *catalaunica* fue definida mediante la comparación con otros testudínidos, ninguno de estos autores tuvo en cuenta la existencia del taxón francés *Paleotestudo canetotiana*. Esta diagnosis no permite establecer distinciones con los ejemplares atribuidos a *Paleotestudo canetotiana*.

PRESENCIA DE *PALEOTESTUDO* EN EL CERRO DE LOS BATALLONES Y CONSTATACIÓN DE SU ABUNDANCIA EN EL REGISTRO ESPAÑOL

La mayoría del material de testudínidos de talla mediana identificado en el Cerro de los Batallones corresponde a caparazones completos o parciales (Figs. 2-3, 4.1-4.19). Además, se identifica una undécima periferal izquierda (Figs. 4.20-4.21) y un xifiplastrón izquierdo (Figs. 4.22-4.25). Se han hallado tanto ejemplares juveniles como adultos.

A pesar de la deformación de algunos ejemplares, es posible interpretar que la morfología original de los caparazones era oval alargada, no siendo la longitud de los adultos superior a 25 cm. Se identifica una escotadura en la región anterior del espaldar, que afecta a la placa nucal y a la mitad medial del primer par de periferales. Los caparazones son altos, constituidos por placas relativamente espesas. Sus flancos laterales están verticalizados y se interpreta que carecen,

tanto anterior como posteriormente, de rebordes periféricos dirigidos dorsalmente. Entre los adultos se identifica un morfotipo más alargado (Figs. 2.5-2.6, 3.5-3.6, 4.5-4.8) y otro más globoso (Figs. 2.1-2.4, 3.1-3.4), que pueden corresponder a dimorfos sexuales.

En el único ejemplar adulto en el que se preserva el margen anterior de la placa nucal, BAT-1-4252, se observa protrusión (Figs. 2.5, 3.5). Esto también resulta patente en el ejemplar juvenil BAT-1'05-E3-86 (Figs. 4.15-4.16), y se interpreta en el adulto BAT-1'02-E6-179 (Figs. 4.5-4.6).

En los ejemplares adultos BAT-1-4252 y BAT-1'02-E6-179 se observa la presencia de marcadas protuberancias en el margen lateral de las placas periferales anteriores, en el área de contacto de los escudos marginales primero con segundo y segundo con tercero (Figs. 2.5-2.6, 3.5-3.6, 4.5-4.8). Esta región no se preserva en BAT-2-129 (Figs. 2.3-2.4, 3.3-3.4), pero sí en el juvenil BAT-1'05-E3-86 (Figs. 4.15-4.18), donde están también presentes. Las protuberancias están presentes en el margen anterior de la nucal de BAT-1-4252, a ambos lados del escudo cervical, área no preservada en BAT-1'02-E6-179.

BAT-2-129 y BAT-1-984 tienen ocho neurales (Figs. 2.3, 3.3, 4.11-4.12). Ambos ejemplares poseen una alternancia de placas aproximadamente rectangulares y octogonales entre la primera y quinta neurales, siendo sus neurales sexta a octava subhexagonales. En BAT-1-984 se produce una anomalía entre el contacto medial de los límites de las costales cuarta y quinta izquierdas con la serie neural, que no lo hacen con la cuarta neural, como ocurre en BAT-2-129 o en el lado derecho de BAT-1-984, sino que convergen con la región latero-anterior de la quinta neural. BAT-1'02-E6-179 preserva las cinco neurales anteriores y la región anterior de la sexta (Figs. 4.5-4.6). La morfología de estas placas y su relación con las costales es similar a la de las anteriores, pero observándose una anomalía que genera una disposición de los contactos de las costales cuarta y quinta con la serie neural inversa a lo observado en BAT-1-984. BAT-1-4252 tiene una anomalía en el contacto de las costales primera y segunda derechas, que convergen lateralmente con la primera neural (Figs. 2.5, 3.5). La morfología de su segunda neural es también diferente a la observada en los otros ejemplares, siendo hexagonal. Al contrario de lo que ocurre en BAT-2-129 y BAT-1-984, la sexta neural no es hexagonal sino octogonal, y con ella convergen lateralmente, además del límite de los pares de costales quinto y sexto, el de los pares sexto y séptimo. Por tanto, esa placa resulta probablemente de la fusión de las neurales sexta y séptima, teniendo este ejemplar



una neural menos que el resto de ejemplares que preservan su serie neural completa. Su última neural es más alargada que en los otros ejemplares. La alternancia de neurales rectangulares y octogonales genera una alternancia de costales largas y cortas en su extremo medial, opuesta a la observada en su extremo lateral.

El taxón analizado posee dos suprapigales, que ocupan un área trapezoidal de márgenes rectilíneos. En BAT-1-4252, la segunda suprapigal, semicircular, es tan ancha como la primera (Figs. 2.5, 3.5). Sin embargo, en BAT-2-129 la segunda, también semicircular, es más estrecha (Figs. 2.2, 3.2). La pigal carece de pequeños márgenes antero-laterales, siendo su morfología trapezoidal.

Estos ejemplares poseen un escudo cervical, más largo que ancho. Su anchura relativa varía entre los distintos ejemplares, siendo mayor en BAT-1-4252 que en BAT-2-129. Aunque el primer par de pleurales no se superpone a la nuchal en algunos ejemplares [BAT-2-129, BAT-1-4252, BAT-1-984 (Figs. 2.3, 3.3., 2.5, 3.5, 4.11–4.12)], sí lo hace en la región postero-lateral de esta placa [BAT-1'02-E6-179, BAT-1'05-E3-86 (Figs. 4.5–4.6, 4.15–4.16)].

El límite entre los escudos pleurales y marginales coincide con la sutura entre las placas costales y periferales. El margen posterior del último vertebral se sitúa sobre el límite entre la segunda suprapigal y la pigal. El contacto posterior de ese escudo se produce con un escudo supracaudal, resultante de la fusión de los duodécimos marginales. Esta fusión es completa, tanto dorsal como ventralmente.

La morfología del lóbulo plastral anterior experimenta variabilidad. En los adultos observamos morfologías redondeadas (BAT-2-129, Figs. 2.4, 3.4); trapezoidales, con márgenes laterales poco curvados (BAT-1-4252, Figs. 2.6, 3.6); y trapezoidales notablemente acunados, con márgenes laterales curvados (BAT-1'02-E6-179, Figs. 4.7–4.8). El lóbulo posterior es corto, careciendo de charnela. Su escotadura anal es ancha. El puente plastral es bajo.

La morfología del entoplastrón es variable. Los tres adultos conocidos poseen morfologías diferentes, siendo subhexagonal, ligeramente más largo que ancho en BAT-2-129 (Figs. 2.4, 3.4); subrombico, más largo que ancho en BAT-1-4252 (Figs. 2.6, 3.6) y subpentagonal, siendo el ángulo anterior el más agudo en BAT-1'02-E6-179 (Figs. 4.7–4.8). Aunque en todos ellos los escudos gulares penetran sobre la región anterior del entoplastrón, formando dos triángulos agudos, el

área cubierta por este par de escudos es variable. En BAT-1-4252 (Figs. 2.6, 3.6) los escudos gulares exceden más de un tercio de la longitud estimada para esa placa. Sin embargo, en BAT-2-129 (Figs. 2.4, 3.4) la longitud axial ocupada por ese par de escudos es inferior a un 30% de la de esa placa.

Medialmente, el surco húmero-pectoral se sitúa cercano al entoplastrón, sin producirse la superposición de los escudos pectorales sobre esa placa. Los escudos pectorales son cortos en la región medial, siendo esa longitud variable. En BAT-2-129 (Figs. 2.4, 3.4) es cercana al 50% de la longitud medial de los hioplastrones, mientras que en BAT-1'02-E6-179 (Figs. 4.7–4.8) es en torno a un tercio de la del hioplastrón derecho, y a un 40% de la del izquierdo. Los escudos abdominales son los más largos. Los surcos abdomino-femorales generan una morfología cóncava hacia la parte anterior en su región medial, donde los abdominales se acercan a los xifiplastrones, pero originan convexidades laterales, separando notablemente a los abdominales de esas placas. Los escudos anales son relativamente cortos.

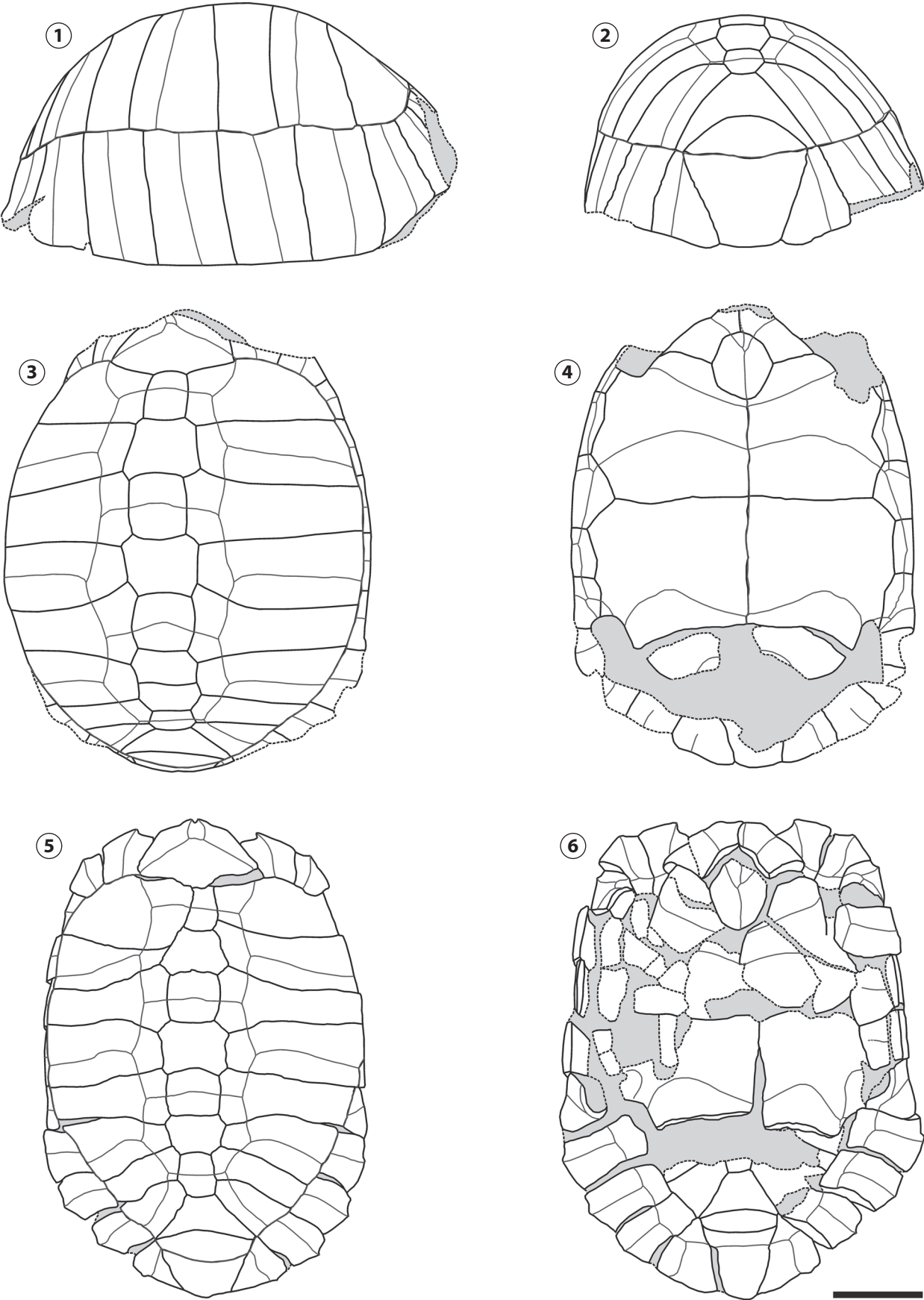
Por tanto, la disponibilidad de caracteres (dimensión y proporciones tanto del caparazón como de sus lóbulos plastrales, presencia de flancos laterales verticalizados, ausencia de borde lateral periférico dirigido dorsalmente y de charnela plastral) permiten su asignación a *Paleotestudo*.

VARIABILIDAD Y DIVERSIDAD DEL GÉNERO *PALEOTESTUDO* EN EL MIOCENO DE ESPAÑA

Jiménez Fuentes y Martín de Jesús (1991) consideraron que, a diferencia de lo afirmado en trabajos previos (Bergounioux, 1951, 1958; Bataller, 1956), "*Paralichelys catalaunicus*" no era un miembro de Pleurodira, sino de Testudinidae, concretamente de *Testudo*. Acertadamente, dichos autores reconocieron lo que previamente habían sido interpretadas como las suturas de los mesoplastrones como roturas en el plastrón. Jiménez Fuentes y Martín de Jesús (1991) identificaron "*Paralichelys catalaunicus*" como *nomen vanum*. Lapparent de Broin *et al.* (2006a) confirmaron que "*Paralichelys catalaunicus*" no era un miembro de *Paralichelys*, indicando que podría ser un representante de *Paleotestudo*, probablemente afín a *Paleotestudo canetotiana*.

Bergounioux (1958) había respaldado la validez de "*Paralichelys catalaunicus*", diagnosticándolo mediante varios estados de caracteres presentes en *Paleotestudo* (escudo cervical estrecho; primer vertebral penetrando marcadamente en

Figura 2. Caparazones de *Paleotestudo* cf. *catalaunica* procedentes del Vallesiense superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España). 1–4, BAT-2-129, en vistas lateral derecha, posterior, dorsal y ventral. 5–6, BAT-1-4252, en vistas dorsal y. Escala: 50.



la nuchal; ausencia de intergulares), que pueden entrar en el rango de variabilidad individual u ontogenética de este taxón (gulares penetrando hasta cerca de la mitad de la longitud del entoplastrón; pequeño tamaño), e interpretados de manera errónea (presencia de mesoplastrones).

La relación anchura/longitud estimada por Bergounioux (1951, 1958) para MGSB 24980, 69,23%, es compatible con la de *Paleotestudo*. Además, comparte con su diagnosis la ausencia de charnela plastral. La morfología ligeramente truncada de su lóbulo plastral anterior entra dentro del rango de variabilidad de *Paleotestudo*. Además, se interpreta su lóbulo plastral posterior como corto y ancho. Debido a compresión, y posiblemente favorecido por la poca robustez de sus uniones óseas a causa de su estadio juvenil, algunos elementos están parcialmente desarticulados y deformados. Sin embargo, se interpreta que este ejemplar tendría sus flancos verticalizados y carecería de margen periférico anterior dorsalmente dirigido. Además, se consideran erróneas otras interpretaciones realizadas por Bergounioux (1951, 1958), como la morfología interpretada para el surco abdomino-femoral (Bergounioux, 1951, fig. 2), siendo como la de *Paleotestudo*. Por tanto, su revisión detallada permite confirmar la hipótesis sobre su asignación genérica propuesta por Lapparent de Broin *et al.* (2006a), hasta ahora no justificada, atribuyéndose al género *Paleotestudo*. Su identificación como un macho, basada en la concavidad del plastrón (Jiménez Fuentes y Martín de Jesús, 1991) no puede ser confirmada debido a su estadio ontogenético y su deformación. El holotipo y único ejemplar atribuido a "*Paralichelys catalaunica*", MGSB 24980, procedente de la biozona MN4, es un caparazón juvenil fragmentario, que no presenta caracteres que permitan su distinción con los de las localidades tipo de *Paleotestudo canetotiana* o *Paleotestudo catalaunica* (MN6 y MN7/8 respectivamente). Únicamente la diferencia temporal no supone un criterio válido para sostener la validez de este taxón. Por tanto, MGSB 24980 se identifica aquí como *Paleotestudo* sp. Esto permite confirmar la presencia de *Paleotestudo* en el Aragoniense inferior español.

Jiménez Fuentes y Martín de Jesús (1991) consideraron que no puede descartarse la atribución del holotipo y único espécimen conocido de "*Cheirogaster*" *arrahonensis* al género *Cheirogaster* Bergounioux, 1935. Sin embargo, Lapparent de Broin *et al.* (2006a) refutaron esa atribución genérica e indicaron que este ejemplar podría corresponder al grupo

de "*Testudo*" *antiqua* Bronn, 1831, un posible miembro de *Paleotestudo*. La longitud interpretada para este caparazón parcial, superior a 25 cm, excede ligeramente el tamaño máximo conocido para los ejemplares adultos de *Paleotestudo canetotiana* o para ejemplares españoles aquí analizados. No obstante, estas dimensiones, no superiores a 30 cm, sí son compatibles con las máximas que diagnostican a *Paleotestudo* (Lapparent de Broin, 2000). Aunque este caparazón es ancho, su relación anchura/longitud inferida puede oscilar entre 0,7 y 0,8, compatible con la que diagnostica *Paleotestudo*. La alternancia de placas neurales de diferente morfología, que Bergounioux (1958) consideró en su diagnosis, entra dentro del rango de variabilidad observado aquí para *Paleotestudo*. Bergounioux (1958) consideró que la región más posterior del plastrón era menos robusta que la parte anterior preservada. Sin embargo, también se constata en *Paleotestudo* que la región cercana a las escotaduras inguinales es más robusta que el área xifiplastral posterior. La morfología de las escotaduras inguinales y anal con la que Bergounioux (1958) caracterizó a este taxón son compatibles con las observadas en *Paleotestudo*. Este taxón carece de charnela entre los hipoplastrones y los xifiplastrones. Aunque sus flancos laterales están verticalizados, sus placas periferales posteriores están marcadamente dirigidas hacia la región dorsal, carácter no presente en los hasta ahora considerados miembros de *Paleotestudo*. Este ejemplar es un caparazón parcial, carente de la región anterior del espaldar, las últimas neurales, suprapigales y la mitad anterior del plastrón; y del que Bergounioux (1958) destacó tanto su mal estado de conservación como su incorrecta reconstrucción. La osificación de sus elementos apoya su interpretación como adulto. Además, la morfología rectilínea del surco femoro-anal es compatible con la de los miembros de *Paleotestudo*. Por estos motivos, se opta por apoyar la hipótesis propuesta por Lapparent de Broin *et al.* (2006a), considerando la probable asignación de "*Cheirogaster*" *arrahonensis* a *Paleotestudo*. Es necesario el hallazgo de nuevos ejemplares de testudinidos de talla normal del Vallesiense español en los que las placas periferales posteriores estén dirigidas hacia la región dorsal para poder evaluar la validez de esta especie.

Gran parte del material de Testudininei de talla normal del Aragoniense y Vallesiense de España atribuido a *Testudo* (Bataller, 1926; Bergounioux, 1958; Alberdi Alonso, 1981; Jiménez Fuentes, 1981, 1985, 1992, 2003; Azanza *et al.*,

Figura 3. Dibujos interpretativos de algunos caparazones de *Paleotestudo* cf. *catalaunica* procedentes del Vallesiense superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España). 1–4, BAT-2-129, en vistas lateral derecha, posterior, dorsal y y. 5–6, BAT-1-4252, en vistas dorsal y ventral. Escala: 50 mm.

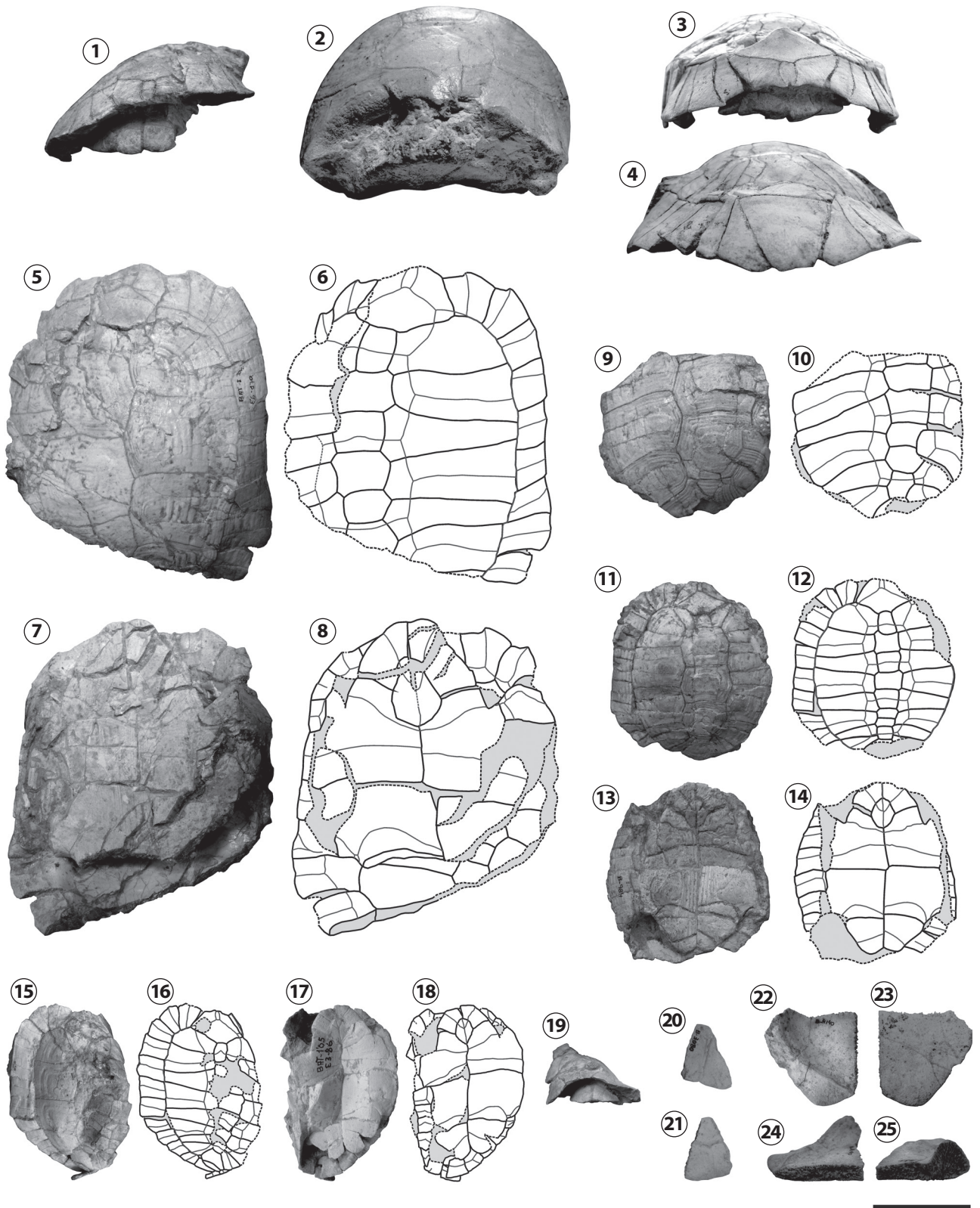


Figura 4. Fotografías y dibujos interpretativos de algunos ejemplares de *Paleotestudo* cf. *catalaunica* procedentes del Vallesiense superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España. **1, 5–8**, caparazón BAT-1'02-E6-179, en vistas anterior, dorsal y ventral. **2**, caparazón BAT-2-129, en vista anterior. **3–4**, caparazón BAT-1-4252, en vistas anterior y posterior. **9–10**, fragmento de espaldar BAT-1-8648, en vista dorsal. **11–14**, caparazón BAT-1-984, en vistas dorsal y ventral. **15–19**, caparazón BAT-1'05-E3-86, en vistas dorsal, ventral y anterior. **20–21**, undécima periférica izquierda BAT-1-3080, en vistas dorsal y ventral. **22–25**, xifiplastrón BAT-1-4140, en vistas dorsal, ventral, medial y anterior. Escala: 50 mm.

2004; Alba *et al.*, 2006), comparte la diagnosis del género *Paleotestudo*, pero no la del género *Testudo*, tal como se define en la actualidad (Lapparent de Broin, 2000; Lapparent de Broin *et al.*, 2006c). Por tanto, identificamos aquí la presencia de *Paleotestudo* en todas las biozonas de ambos pisos. Así pues, este género está presente en yacimientos tales como Can Mas (MN4), Monteagudo (MN4-5), Tarazona de Aragón (MN5), Paracuellos del Jarama (MN6), Henares 1 (MN6), Abocador Can Mata (MN6-7/8), El Buste (MN7/8), La Ciesma 1 (MN7/8-9), Los Valles de Fuentidueña (MN9), Cerro de los Batallones (MN10), y Can Jofresa (MN10). Ninguno de los ejemplares aragoneses ni vallesenses españoles pueden ser asignados a *Testudo* ni a *Chersine*.

Aunque el registro de *Paleotestudo* no había sido confirmado en niveles posteriores a la biozona MN6, el estudio del material español permite reconocer su abundancia en el

Aragoniense medio y superior y en el Vallesiense. Es posible que este taxón persista durante el Turoliense español, siendo compatibles con él la mayoría del material de Testudininei de talla normal proveniente de yacimientos como Crevillente 2 (MN11). Sin embargo, en ese yacimiento se ha identificado una placa pigal en la que se observa la posible ausencia de escudo supracaudal bien formado (Jiménez y Montoya, 2002), carácter no compatible con este género, pero que podría corresponder a una anomalía. El escaso conocimiento sobre el material turoliense español de estos quelonios, cuyo registro es relativamente abundante pero hasta ahora compuesto por material generalmente inédito, no permite conocer qué taxón o taxones están representados.

Resulta evidente la presencia de variabilidad al comparar los ejemplares de *Paleotestudo* de una misma localidad, como por ejemplo Sansan, Sant Quirze del Vallès o Cerro de los Batallones. Debido al limitado estudio sobre la variabilidad

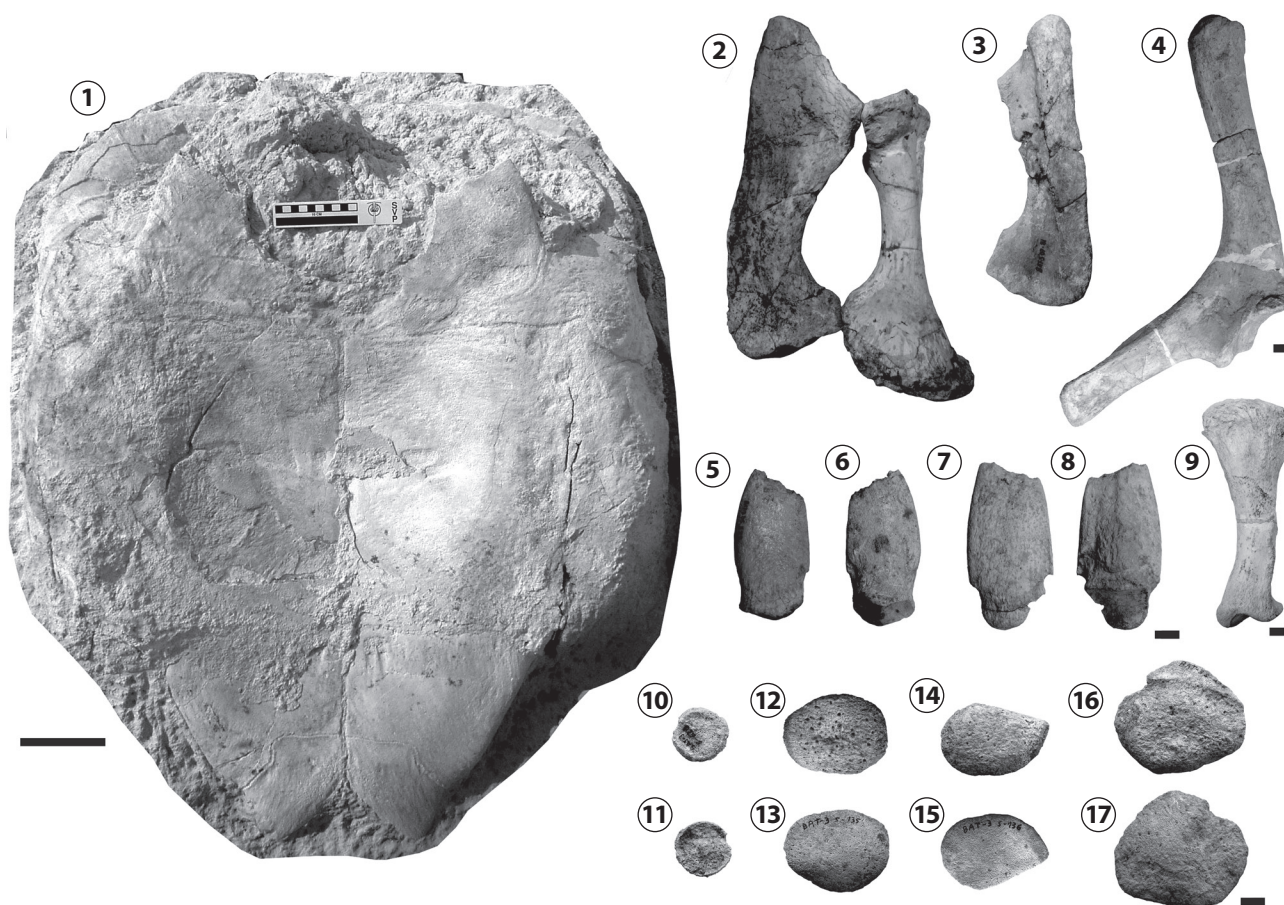


Figura 5. Ejemplares procedentes del Vallesiense superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España) atribuidos a cf. *Cheirogaster*. **1**, caparazón BAT-10'08-G3-116, en vista ventral. **2**, ulna BAT-3'09-666 and radio BAT-3'08-631 derechos, en vista anterior. **3**, ulna izquierda BAT-3'07-81, en vista. **4**, escápula izquierda BAT-3'08-782, en vista anterior. **5-6**, falange ungueal BAT-3'05-223, en vistas dorsal y ventral. **7-8**, falange ungueal BAT-3'08-860, en vistas dorsal y ventral. **9**, tibia izquierda BAT-3'08-880, en vista anterior. **10-17**, osteodermos BAT-3-S-628, BAT-3-S-135, BAT-3-S-136 y BAT-3-S-378, en vistas dorsal y ventral. Escala: 100 mm en 1, y 10 mm en 2-17.

del material aragoniense y vallesiense español se consideró la posible presencia de más de un miembro de *Testudini*-nei de talla normal en una mismo área (Bergounioux, 1958; Jiménez Fuentes, 1981, 1985). Sin embargo, esta idea no puede ser respaldada. El limitado conocimiento y los errores interpretativos sobre algunos de los taxones descritos, tales como la interpretación de la presencia de una única placa suprapigal en "*Testudo*" *catalaunica* (Jiménez Fuentes, 1981), motivaron que algunos ejemplares en los que se identificaron dos de estas placas se consideraran atribuibles a un taxón diferente (Jiménez Fuentes, 1981, 1992, 2003).

La manifestación de algunos caracteres en ejemplares de *Paleotestudo* provenientes de yacimientos aragonienses y vallesienses españoles forman parte del rango de variabilidad identificado en los ejemplares españoles o franceses bien conservados. Por ejemplo, aunque sus escudos cervicales son siempre más largos que anchos, la relación entre estas dos dimensiones puede ser variable, tal como se ha descrito en el material del Cerro de los Batallones, y como se observa en Sansan (siendo el escudo cervical mucho más estrecho en MNHN.FSA 1683 y en MNHN.FSA 1863 que en MNHN.FSA 1681 y en MNHN.FSA 1686) y en Sant Quirze del Vallès (más estrecho en MGSB 25324a que en MGM 1561M). La presencia o ausencia de superposición del primer par de pleurales sobre la nugal observada en el material del Cerro de los Batallones se identifica también en el material de Sant Quirze del Vallès (presencia de superposición en MGM 1561M, pero ausencia en MGSB 25324a), identificándose este carácter como muy variable en el material de Sansan (en MNHN.FSA 1683 no se produce la superposición, pero la superposición es muy pequeña en MNHN.FSA 1873, pequeña en MNHN.FSA 1681, y está mucho más desarrollada en MNHN.FSA 1871). Aun-

que en algunos ejemplares como IPS 4420 (procedente de Can Mata) y el ejemplar proveniente de Arcos de La Llana (Jiménez Fuentes, 1992: fig. 21), no se produce esta superposición, la morfología del primer vertebral frente a la nugal de IPS 4420 es más similar a la presente en BAT-1-4252 (siendo la anchura de este escudo y de la nugal similares) que la observada en el ejemplar de Arcos de La Llana (donde ese escudo es más estrecho que la nugal). La variación en la relación entre las suprapigales de Cerro de los Batallones es compatible con la observada en Can Mata, donde se observan ejemplares con la segunda suprapigal, semicircular, más estrecha que la primera (IPS 4420, IPS 30074) o más ancha (IPS 30068a). La relación entre ambas placas se ha identificado también como muy variable en la abundante colección de Sansan. Allí se observan ejemplares con la segunda suprapigal, semicircular, notablemente más ancha que larga, casi tan ancha como la primera (MNHN.FSA 1903); notablemente más ancha que larga, marcadamente más estrecha que la primera (MNHN.FSA 1867); casi tan larga como ancha y notablemente más estrecha que la primera (MNHN.FSA 1904); trapezoidal, siendo su superficie mayor que la de la primera, y siendo la sutura entre ambas recta (MNHN.FSA 15647); y otros con una única suprapigal, resultante de la fusión de ambas (MNHN.FSA 1908). Como se ha indicado, la morfología del lóbulo anterior se ha reconocido como variable en el material proveniente de Sansan, Sant Quirze del Vallès y Cerro de los Batallones. Esa variabilidad se identifica en otros yacimientos, como Can Mata, donde se reconocen lóbulos trapezoidales relativamente anchos (IPS 30067a), trapezoidales muy estrechos anteriormente (IPS 30061c) y redondeados (IPS 3083). En Tarazona de Aragón se identifica un epiplastrón (MPZ 2006/407) correspondiente a una morfología de lóbulo anterior trapezoidal (Murelaga *et*

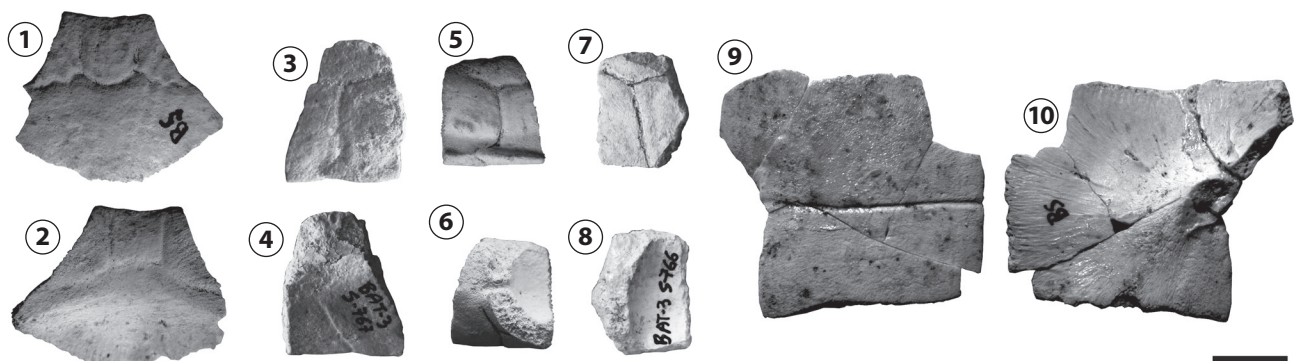


Figura 6. Ejemplares procedentes del Vallesiense superior del Cerro de los Batallones (Madrid, España) correspondientes a un probable representante del grupo "*Paleocheilus* sensu lato-*Mauremys*". 1-2, nugal BAT-1-8645, en vistas dorsal y. 3-8, periferales BAT-3-S-767, BAT-1-8647 y BAT-3-S-766, en vistas dorsal y ventral. 9-10, hipoplastrón derecho BAT-1-8646, en vistas dorsal y ventral. Escala: 10 mm.

al., 2006: lám. 1, fig. 6), pero algo menos acuíado que el identificado en Henares 1 (Jiménez Fuentes, 1985: figs. 5 A–C). Lóbulos trapezoidales estrechos (el del ejemplar de los Valles de Fuentidueña figurado en Jiménez Fuentes, 1981: fig. 2) y subredondeados (el del ejemplar de Can Jofresa figurado en Gómez Alba, 1988: lám. 342) han sido también reconocidos en otros afloramientos Vallesienses. Aunque se ha identificado variabilidad en la longitud del entoplastrón cubierta por los gulares en los ejemplares del Cerro de los Batallones, el elevado número de entoplastrones conocidos de Sansan permiten identificar una variabilidad mayor (penetrando algo más de un tercio de la longitud total del entoplastrón en MNHN.FSA 1886, menos de una quinta parte en MNHN.FSA 1861, o no penetrando en MNHN.FSA 1881). En los cuatro ejemplares de Sant Quirze del Vallès la superposición se produce entre un 20 y un 30 % de la longitud del entoplastrón. En Can Mata se identifican ejemplares donde penetra más de un tercio de la longitud del entoplastrón (IPS 4419), mientras que en otros esa superposición afecta al 20% de la longitud (IPS 32957, IPS 30074). En ejemplares aislados también se identifican superposiciones variables, como por ejemplo ligeramente superior a un 40% de la longitud en el holotipo de “*Paralichelys catalaunicus*”, ligeramente superior a un tercio en el ejemplar de Los Valles de Fuentidueña figurado por Jiménez Fuentes (1981: fig. 2) y cercana al 25% en el ejemplar de Tarazona de Aragón (MPZ 2006/401). Aunque la distancia del surco húmero-pectoral al entoplastrón en *Paleotestudo* es reducida, puede ser variable, como ocurre en el Cerro de los Batallones. En los ejemplares provenientes de Sansan se identifican algunos en los que ese surco está casi en contacto con el entoplastrón (MNHN.FSA 1732), pero situado aproximadamente a una cuarta parte de la longitud medial de los hioplastrones en otros (MNHN.FSA 1838). Rangos de variabilidad similares se observan en los ejemplares de Can Mata (muy cercano al entoplastrón en IPS 32957, pero marcadamente distanciado en IPS 30061c). Al igual que en el Cerro de los Batallones, la longitud medial de los pectorales respecto a la sínfisis hioplastral es variable en Sansan (en torno al 15% en MNHN.FSA 1673 y MNHN.FSA 1843, pero cercana al 35% en MNHN.FSA 1851), Sant Quirze del Vallès (cercano al 25% en MGSB 25324a pero superior al 40% en MGM 1561M) y Can Mata (cercano al 15% en IPS 30061c pero al 50% en IPS 4419). A pesar de que en los ejemplares conocidos procedentes del Cerro de los Batallones no se identifica una marcada protrusión gular, que genere un relieve positivo respecto a la superficie del plastrón, este ca-

rácter se ha identificado en algunos ejemplares de *Paleotestudo*, provenientes de distintas localidades y edades. En el material de Sansan, esta protrusión está bien desarrollada en MNHN.FSA 1673, experimentando un desarrollo notablemente menor en MNHN.FSA 10342, pero no siendo frecuente en esa especie. En el material de Sant Quirze del Vallès se identifica la presencia de protrusión, poco marcada, en MGM 1561M. La protrusión está bien desarrollada en el ejemplar de Can Mata IPS 4419 y también en el de Can Jofresa figurado por Gómez Alba (1988: lám. 342).

Debido a su preservación, la región visceral de los epiplastrones no puede ser caracterizada en los ejemplares del Cerro de los Batallones. En esa región se identifican algunos caracteres variables en los ejemplares de Sansan, también variables en ejemplares españoles. La relación de la longitud, medida en la sínfisis, entre el extremo anterior del epiplastrón y el punto donde termina la elevación del burlete epiplastral, frente a la anchura máxima del burlete, perpendicular al plano axial, es variable en *Paleotestudo canetotiana*. Esa relación es positiva en algunos ejemplares (MNHN.FSA 15341, 14502, 15687, 1921, 1923, 1913), y negativa en otros (MNHN.FSA 1919, 1917, 1912, 1920, 1915, 1922), identificándose ejemplares con ambas dimensiones subiguales (MNHN.FSA 1916, 1675). A pesar del escaso número de ejemplares conocidos de Sant Quirze del Vallès, se observa que en MGM 1561M dicha longitud es superior a la anchura, pero en MGSB 25324a esta relación es inversa. Medialmente, en la región posterior del burlete dorsal de los ejemplares de Sansan se puede formar una región deprimida, bien desarrollada (MNHN.FSA 1986), poco desarrollada (MNHN.FSA 1913) o ausente (MNHN.FSA 1914). El desarrollo de este bolsillo es mayor en el ejemplar de Sant Quirze del Vallès MGM 1561M que en MGM 236M. En el ejemplar de Tarazona de Aragón MPZ 2006/406 esa depresión está escasamente desarrollada. En Can Mata se observan ejemplares donde está desarrollada (IPS 30067a, con pequeño desarrollo) o es ausente (IPS 3083). En el ejemplar de Los Valles de Fuentidueña figurado por Jiménez Fuentes, (1981: fig. 2) está bien desarrollada. En Sansan se observa que en ejemplares juveniles el burlete epiplastral generalmente está notablemente adelantado respecto al entoplastrón (MNHN.FSA 1674), pero que en adultos suele ser cercano al límite con éste (MNHN.FSA 14539) o sobrepasar su margen anterior (MNHN.FSA 1986). Esta tendencia se observa en Can Mata. En los ejemplares de Sant Quirze del Vallès, todos ellos adultos, el desarrollo del burlete sobre el entoplastrón es mayor en MGM 1561M que en MGM 236M.

La diagnosis hasta ahora vigente para "*Testudo*" *catalaunica* (Bergounioux, 1938) no refleja la variabilidad observada en su localidad tipo, y requiere ser enmendada. Esta diagnosis no permite diferenciar ese taxón de *Paleotestudo catenotiana*, cuya diagnosis ha sido recientemente enmendada (Lapparent de Broin, 2000). Como indicó Lapparent de Broin (2000), es necesario el estudio detallado de la variabilidad tanto de *Paleotestudo catenotiana* como del propio género *Paleotestudo*, para precisar más detalladamente sus diagnosis. El material de *Paleotestudo* identificado en la mayoría de las localidades españolas está compuesto por un número de individuos más limitado, y, en muchos casos, elementos mucho más fragmentarios que los de Sansan. El escaso conocimiento sobre el rango de variabilidad de los ejemplares de cada biozona y localidad analizadas, unidas a la ausencia de información sobre caracteres empleados en la caracterización de especies y subespecies de miembros de Testudininei actuales (patrones de coloración de los escudos córneos y de otros elementos, disposición de las escamas de las patas, caracteres craneales) obliga a ser cautos en las determinaciones.

Todos los ejemplares aquí atribuidos a *Paleotestudo* tienen los lóbulos posteriores cortos en relación a su anchura. Aunque en el material de Sansan no es común que la longitud de los xifiplastrones sea casi igual a su anchura, se identifican ejemplares españoles en los que ambas dimensiones son subiguales (tales como el ejemplar de Sant Quirze del Vallès MGM 1561M o el del Cerro de los Batallones BAT-1-4140). El espesor presente en las placas tanto del espaldar como del plastrón del material de Sansan, empleado en la diagnosis de *Paleotestudo canetotiana*, es mayor que el de la mayoría de los ejemplares españoles analizados. Aunque en las localidades donde se identifican varios entoplastrones se observa variabilidad en su morfología, es común identificar en Sansan entoplastrones con forma de pentágonos aproximadamente regulares, morfología poco frecuente en el material español. Además de la variabilidad morfológica descrita para entoplastrones de Cerro de los Batallones y Sant Quirze del Vallès, el abundante material de Can Mata también permite reconocer gran variabilidad, identificándose, entre otros, hexágonos irregulares (IPS 30061c), hexágonos ligeramente más largos que anchos, con ángulos anterior y posterior similares (IPS 4419), hexágonos más anchos que largos, siendo su ángulo anterior el más agudo (IPS 20486a), rombos más largos que anchos, siendo su ángulo posterior el más agudo (IPS 32957), rombos más anchos que largos, siendo su ángulo anterior el más agudo (IPS 20458a). La presencia de marcadas protuberancias en el margen lateral de las periferales anteriores,

identificada en todos los ejemplares adultos y juveniles conocidos del Cerro de los Batallones, contrasta con la ausencia o menor desarrollo de estas estructuras en los ejemplares de Sansan. El desarrollo de estas estructuras también es variable en ejemplares de Sant Quirze del Vallès, estando poco desarrolladas en MGSB 25324a pero mucho más en MGM 1561M. Su presencia en individuos juveniles no ha sido reconocida en Sansan, pero es compartida entre los juveniles del Cerro de los Batallones y algunos de Can Mata (IPS 4420). En el Cerro de los Batallones se identifica una marcada protrusión nuchal, presente incluso en los individuos juveniles. Al igual que ocurre con el carácter anterior, en los adultos de Sansan su manifestación es muy variable, estando muy desarrollada en algunos (MNHN.FSA 1680, 1863, 1871), pero muy poco o ausente en otros (MNHN.FSA 1672, 1683, 1686), variación observada también en los ejemplares adultos de Sant Quirze del Vallès (bien desarrollada en MGM 1561M pero ausente en MGSB 25324a). Sin embargo, no se identifica en juveniles. En algunos juveniles de Can Mata esta protrusión está presente, pero experimenta poco desarrollo (IPS 4420, IPS 20484a), mientras que en otros está ausente (IPS 30066a).

Otros caracteres considerados en la diagnosis de *Paleotestudo catenotiana* (Lapparent de Broin, 2000) son compartidos con los de la localidad tipo de "*Testudo*" *catalaunica*, así como con los de otras localidades españolas analizadas.

Por tanto, la información actual permite considerar la presencia de *Paleotestudo* entre las biozonas MN3 y MN10 de Europa suroccidental, pudiendo identificarse algunas diferencias, muchas de ellas difíciles de caracterizar debido a la escasez de ejemplares, entre los ejemplares de la biozona MN6 de Sansan (*Paleotestudo canetotiana*) y los de MN7/8 de Sant Quirze del Vallès (*Paleotestudo catalaunica*). El material de otras localidades aragonesas españolas podría pertenecer a alguna de estas dos probables especies. Es necesario el estudio de nuevo material para reconocer las diferencias entre ambas especies o refutar la validez de *Paleotestudo catalaunica*. El desconocimiento sobre algunos caracteres en los ejemplares del Cerro de los Batallones, especialmente los referentes a la superficie visceral del lóbulo plastral anterior, no permiten efectuar su asignación específica, aunque se observa que comparte numerosos caracteres con *Paleotestudo catalaunica*. A falta de un estudio del abundante material inédito articulado de varios yacimientos españoles del Mioceno superior (tales como Concud, Los Aljezares y Venta del Moro), el taxón del Cerro de los Batallones se determina como *Paleotestudo* cf. *catalaunica*, siendo el material de la biozona MN10 de España el más joven atribuido a este género.

TESTUDINIDOS TERRESTRES DE GRAN TAMAÑO EN EL CERRO DE LOS BATALLONES

Además de la presencia de *Paleotestudo*, en el Cerro de los Batallones se identifica un segundo representante de Testudininei cuya longitud del caparazón es superior a un metro. En la Cuenca de Madrid se ha identificado abundante material de este grupo de quelonios en niveles aragonienses, proveniendo sus primeros hallazgos del siglo XIX. La referencia más antigua conocida data de 1864, correspondiendo a un posible fragmento de caparazón (Prado, 1864). Bolívar (1872) aludió al hallazgo de ejemplares in situ, realizado en el Arroyo de los Meaques (Casa de Campo). Debido a su importancia y singularidad, dicho hallazgo tuvo repercusión mediática (anónimo, 1872). Sin embargo, en las primeras décadas del siglo XX comenzaron a ser frecuentes estos hallazgos. Muchos de estos descubrimientos, así como el estudio de los mismos, se realizó por parte de Hernández-Pacheco, y de Royo y Gómez (ver Hernández-Pacheco, 1917a, 1917b; Royo y Gómez, 1935; Pérez-García y Sánchez Chillon, 2011). Estos restos fueron atribuidos a "*Testudo*" *bolivari*, especie actualmente reasignada al género *Cheirogaster*.

La información sobre el taxón gigante presente en el Cerro de los Batallones es actualmente muy limitada, debido a que la mayoría del material que podría ser asignado al mismo no ha sido aún preparado para su estudio. Se identifican varios caparazones muy completos (Figs. 5.1), así como numerosos elementos apendiculares (Figs. 5.2–5.9) y elementos crurales (Figs. 5.10–5.17). El estudio preliminar del ejemplar BAT-10'08-G3-116 (Fig. 5.1), permite identificar varios estados de carácter diferentes a los presentes en *Paleotestudo*, entre ellos: morfología del surco húmero-pectoral perpendicular al plano axial excepto en la región cercana a las escotaduras axilares, donde se produce un cambio de dirección muy marcado hacia la región anterior; surco pectoro-abdominal perpendicular al plano axial a lo largo de toda su trayectoria; escudos pectorales medialmente muy cortos; surco abdomino-femoral casi recto, subperpendicular al plano axial; surco femoro-anal con forma de omega; escudos anales de tamaño reducido; contacto entre los primeros escudos marginales formando un relieve positivo, al menos en vista visceral; entoplastrón ancho. Estos caracteres son compatibles con los de los ejemplares españoles asignados a *Cheirogaster*. Debido a la limitada información sobre el material del Cerro de los Batallones actualmente disponible, se opta por su asignación a cf. *Cheirogaster*. A pesar de que la presencia de *Cheirogaster bolivari* ha sido propuesta en niveles Vallesienses e incluso Tulonienses [por ejemplo, en Crevillente 2 (MN11) (Jiménez y Montoya, 2002) y en Puerto de la

Cadena (MN13) (Mancheño Jiménez *et al.*, 2001)], la escasa información actualmente disponible tanto sobre el material del horizonte tipo de esta especie como sobre el material proveniente de otras biozonas del Aragoniense, no permite confirmar estas atribuciones.

PRESENCIA DE UN TERCER TAXÓN EN EL CERRO DE LOS BATALLONES

En el Cerro de los Batallones se identifican algunos elementos, correspondientes a quelonios de menor tamaño que los adultos de *Paleotestudo*, que no pueden ser atribuidos a Testudininei (Fig. 6). Se reconoce una placa nugal (Figs. 6.1–6.2), que difiere de la de los miembros de *Paleotestudo* en su morfología, más estrecha en la región anterior y con sus extremos postero-laterales más apuntados; ausencia de un marcado engrosamiento visceral hacia la mitad de su longitud; ausencia de protrusión anterior en la región de contacto del escudo cervical con el primer par de marginales; ligera escotadura afectando a todo el margen anterior de nugal; surco entre el primer escudo vertebral y el primer par de marginales y cervical subperpendicular al plano axial; presencia de un patrón ornamental radial, acompañado de sinuosidad en el surco anteriormente mencionado; escudo cervical ancho, ligeramente más largo que ancho en vista dorsal, pero tan ancho como largo en visceral.

Se identifican algunas placas periferales (Figs. 6.3–6.8) que no pueden ser atribuidas a *Paleotestudo* debido a que sobre ellas se situaba la región lateral de los escudos pleurales.

También se ha hallado un hipoplastrón, casi completo (Figs. 6.9–6.10) que, al igual que los de *Paleotestudo*, carece de charnela tanto en el contacto con los hioplastrones como con los xifiplastrones. Sin embargo, este elemento es mucho más delgado que los de ese taxón. Además, la escotadura inguinal está notablemente adelantada, situándose cercana a la mitad de la longitud de esta placa. Su surco abdomino-femoral es recto, perpendicular al eje axial. La longitud de esta placa cubierta por el escudo abdominal es ligeramente superior a la cubierta por el femoral. La superficie visceral cubierta por el escudo femoral es relativamente ancha, ocupando más de una cuarta parte de la anchura de su margen posterior.

Aunque estos ejemplares son compatibles con un único taxón, se requiere el hallazgo de nuevo material para poder confirmar esta hipótesis. Los caracteres disponibles son compatibles con los de algunos miembros de Testudinoidea acuáticos. De hecho, este material podría corresponder al grupo "*Palaeochelys* sensu lato-*Mauremys*" (*sensu* Hervet, 2004), muy abundante y diverso en el Cenozoico de Europa Occidental.

La presencia de quelonios dulceacuícolas en el Cerro de los Batallones es compatible con los ambientes palustres y lacustres interpretados durante la deposición de algunos de sus niveles fosilíferos (Pozo *et al.*, 2004). Además, en esos ambientes ha sido notificada la presencia de otros grupos dulceacuícolas (teleósteos y anfibios) (Morales *et al.*, 2008).

CONCLUSIONES

A pesar de la abundancia del registro de quelonios del Mioceno medio y superior de España, la información disponible sobre algunos de los grupos presentes, especialmente de miembros de Testudininei de talla normal, era relativamente limitada. El estudio del material de quelonios del Cerro de los Batallones permite analizar, por primera vez, tortugas del Vallesiense de la Cuenca de Madrid. Allí se identifican elementos aislados y escasos de un posible testudínido acuático, cuya disponibilidad de caracteres es congruente con la de algunos representantes del grupo "*Palaeochelys sensu lato-Mauremys*", muy abundante y diverso en el Cenozoico de Europa Occidental. Sin embargo, el grupo mejor representado corresponde a testudínidos terrestres, de los que se identifica una forma de gran tamaño, probablemente atribuible a *Cheirogaster*, así como un taxón de menor talla. Este taxón, al que pueden ser atribuidos varios caparazones bien preservados, es asignado al género *Paleotestudo*. Esto supone la primera cita robusta de este género en la Península Ibérica.

La revisión del registro de testudínidos españoles de talla normal, provenientes de yacimientos tanto aragoneses como valleses, permite identificar la presencia de *Paleotestudo* en todas sus biozonas. Se refutan todas las atribuciones a *Testudo* previamente realizadas con ese material, reasignándose a *Paleotestudo*. Este estudio confirma la validez de *Paleotestudo*, y permite ampliar tanto su distribución estratigráfica como paleobiogeográfica. Además, se refuta la validez de algunos taxones españoles, identificándose gran variabilidad en el género *Paleotestudo*. El reconocimiento de los caracteres sometidos a variabilidad es fundamental para poder establecer los caracteres que diagnostican a las distintas especies de este género.

A pesar de que en Europa se han definido numerosas especies de Testudininei de talla normal, muchas de ellas no han sido revisadas y, algunas de sus diagnósticos incluyen caracteres variables. El registro español es singular, identificándose miembros de este linaje a lo largo de todas las biozonas de Aragonesense, Vallesiense y Turolense. El estudio del material proveniente del Cerro de los Batallones, y la revisión aquí efectuada de los ejemplares provenientes de otras localidades

Aragoneses y Valleses, establecen la base para el estudio de la diversidad y sucesión de miembros de Testudininei de talla normal a lo largo del Mioceno español.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a J. Morales (MNCN) el haberles permitido el estudio del material de tortugas del Cerro de los Batallones, así como a S. Moyà-Solà y À. Galobart (IPS), S. Menéndez (MGM), S. Calzada (MGSB), P. Pérez Dios y B. Sánchez Chillón (MNCN), R. Allain y F. de Lapparent de Broin (MNHN) y E. Jiménez Fuentes (USAL) el acceso a material comparativo. Los comentarios realizados por los revisores J. Sterli (CONICET) y M. S. de la Fuente (CONICET) y por el editor D. Pol (CONICET) han contribuido a la mejora de este manuscrito. La actividad de A. Pérez-García está financiada por una beca del subprograma FPU del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (ref. AP2007-00873). Esta investigación forma parte del proyecto CGL2011-25754, MINECO (Gobierno de España) y del grupo de investigación BSCH-UCM 910607. Los autores agradecen la ayuda prestada a la Dirección General de Patrimonio (Comunidad Autónoma de Madrid).

REFERENCIAS

- 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. y Obradó, P. 2006. Los vertebrados fósiles del Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, l'Anoia, Cataluña), una sucesión de localidades del Aragonesense superior (MN6 y MN7+8) de la cuenca del Vallès-Penedès. Campañas 2002–2003, 2004 y 2005. *Estudios Geológicos* 62: 295–312.
- Alberdi Alonso, M.T. 1981. Paleoeología del yacimiento del Neógeno continental de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Fundación Juan March, Serie Universitaria* 154: 1–58.
- Anónimo. 1872. Gaceta. *La Esperanza* 8497: 497.
- Azanza, B., Alonso-Zarza, A.M., Álvarez-Sierra, M.A., Calvo, J.P., Fraile, S., García-Paredes, I., Gómez, E., Hernández-Fernández, M., Van Der Meulen, A., De Miguel, D., Montoya, P., Morales, J., Murelaga, X., Peláez-Campomanes, P., Pérez, B., Quirarte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sánchez-Marco, A. y Soria, D. 2004. Los yacimientos de vertebrados continentales del Aragonesense superior (Mioceno medio) de Toril, Cuenca de Calatayud-Daroca. *Geo-Temas* 6: 271–273.
- Bataller, J.R. 1926. Estudio de restos fósiles de Tortuga recientemente encontrados en Cataluña. *Boletín Instituto Geológico y Minero de España* 6: 1–26.
- Bataller, J.R. 1956. Contribución al conocimiento de los Vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias, Instituto "Lucas Mallada"* 3: 11–28.
- Batsch, G.C. 1788. *Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien*. Akademie Buchhandlung, Jena, 528 p.
- Bergounioux F.M. 1935. Contribution à l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société Géologique de France* 25: 1–206.
- Bergounioux, F.M. 1938. Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bulletin Société Histoire Naturelle* 72: 257–288.
- Bergounioux, F.M. 1951. *Paralichelys catalaunicus*, de l'Oligocene de Catalogne. *Anales Escuela Peritos Agrícolas* 10: 51–60.
- Bergounioux, F.M. 1958. Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estudios Geológicos* 14: 129–219.
- Bolívar, I. 1872. Noticia del hallazgo de restos fósiles de tortuga en el arroyo de los Meaques (Casa de Campo). *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural* 1: 19.
- Bronn, H.G. 1831. *Testudo antiqua*, eine im Süsswasser-Gypse von Hohenhöwen untergegangene. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Naturae Cuiusiorum* 15: 203–216.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Almécija, S., Robles, J.M., Galindo, J. y Moyà-Solà, S. 2008. Taxonomy and paleobiology of the genus *Chalicomys* Kaup, 1832 (Rodentia, Castoridae), with the description of a new

- species from Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 851–862.
- Cope, E.D. 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 242–300.
- Gmelin, J.F. 1789. *Systema Naturae*. Volume 1 (13th edition). G.E. Beer, Leipzig, p. 1033–1516.
- Gómez Alba, J.A.S. 1988. *Guía de Campo de los Fósiles de España y de Europa*. Ediciones Omega, Barcelona, 925 p.
- Hernández Fernández, M., Cárdena, J.A., Cuevas-González, J., Fesharaki, O., Salesa, M.J., Corrales, B., Domingo, L., Elez, J., López Guerrero, P., Sala-Burgos, N., Morales, J. y López Martínez, N. 2006. Los yacimientos de vertebrados del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. *Estudios Geológicos* 62: 263–294.
- Hernández-Pacheco, E. 1914. Los vertebrados terrestres del Mioceno de la Península Ibérica. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9: 443–488.
- Hernández-Pacheco, E. 1917a. El problema de la investigación científica en España. *Asociación Española para el Progreso de las Ciencias* 2: 63–93.
- Hernández-Pacheco, E. 1917b. Hallazgo de tortugas gigantes en el Mioceno de Alcalá de Henares. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* 17: 194–202.
- Hervet, S. 2004. Systématique du groupe «*Palaeochelys sensu lato*–*Mauremys*» (Chelonii, Testudinidae) du Tertiaire d'Europe occidentale: principaux résultats. *Annales de Paléontologie* 90: 13–78.
- Jiménez, E. 1976. Quelonios fósiles de Venta del Moro (Valencia). *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario* 5: 117–128.
- Jiménez, E. y Montoya, P. 2002. Quelonios del Mioceno superior de Crevillente 2 (Alicante, España). *Studia Geologica Salmanticensia* 38: 87–103.
- Jiménez Fuentes, E. 1981. Primeros Testudinidae (Chelonii) del Vallesiense de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios Geológicos* 37: 359–368.
- Jiménez Fuentes, E. 1985. Quelonios fósiles del Astaraciense de Paracuellos del Jarama y de Henares 1 (Madrid). En: M.T. Alberdi (coord.), *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, p. 17–27.
- Jiménez Fuentes, E. 1992. Quelonios fósiles de Castilla y León. En: E. Jiménez Fuentes (Coord.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León*. Museo de Salamanca, p. 71–100.
- Jiménez Fuentes, E. 2003. Quelonios fósiles de la Cuenca del Duero. En: E. Jiménez Fuentes y J. Civis Llovera (Eds.), *Los vertebrados fósiles en la historia de la vida. Excavación, estudio y patrimonio*. Ediciones Universidad de Salamanca, p. 177–195.
- Jiménez Fuentes, E. y Martín de Jesús, S. 1991. Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Revista Española de Paleontología* 6: 98–106.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- Khozatsky, L.I. y Mlynarski, M. 1966. *Agrionemys* - nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences* 14: 123–125.
- Lapparent de Broin, F. de 2000. Les Chéloniens de Sansan. En: L. Ginsburg (Ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 183: 219–261.
- Lapparent de Broin, F. de 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the present. *Dumerilia* 4: 155–216.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R. y Perälä, J. 2006a. Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): Second part. *Annales de Paléontologie* 92: 325–357.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R. y Perälä, J. 2006b. Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): First part. *Annales de Paléontologie* 92: 255–304.
- Lapparent de Broin, F. de, Bour, R., Parham, J.F. y Perälä, J. 2006c. *Eurotestudo*, a new genus for the species *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 (Chelonii, Testudinidae). *Comptes Rendus Palevol* 5: 803–811.
- Lartet, E. 1851. *Notice sur la Colline de Sansan*. J.-A. Portes, Auch, France, 42 p.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae*. Tomus I (Editio 10a). Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Mancheño Jiménez, M.A., Rodríguez Estrella, T., Pérez Valera, F., Pérez Valera, J.A., Jiménez Fuentes, E., Serrano Lozano, F. y Romero Sánchez, G. 2001. Las tortugas gigantes del Puerto de la Cadena (Murcia, España). *Studia Geologica Salmanticensia* 37: 11–23.
- Merrem, B. 1820. *Tentamen Systematis Amphibiorum*. Krieger, Marburg, 191 p.
- Montoya, P. y Alberti, M.T. 1995. Crevillente 15 y Crevillente 16, dos nuevos yacimientos con macromamíferos en el Mioceno superior de Alicante (España). *Estudios Geológicos* 51: 159–182.
- Morales, J. 2004. El yacimiento paleontológico del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid). En: J.L. Sanz (Coord.), *Aportaciones recientes en el conocimiento de la historia de la vida*, Fundación de Cultura Ciudad de Cuenca, p. 245–277.
- Morales, J., Alcalá, L., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., Fraile, S., García-Paredes, I., Gómez, E., Hernández-Fernández, M., Merino, L., van der Meulen, A.J., Martín-Escorza, C., Montoya, P., Nieto, M., Peigné, S., Pérez, B., Peláez-Campomanes, P., Pozo, M., Quirarte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sánchez-Marco, A., Silva, P.G., Soria, D. y Turner, A. 2004. Paleontología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta* 35: 139–142.
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S., López-Antoñanzas, R., Álvarez Sierra, M.A., Antón, M., Martín Escorza, C., Quirarte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., García-Paredes, I., Knoll, F., Hernández Fernández, M., van den Hoek Ostende, L., Merino, L., van der Meulen, A.J., Montoya, P., Peigné, S., Peláez-Campomanes, P., Sánchez-Marco, A., Turner, A., Abella, J., Alcalde, G.M., Andrés, M., De Miguel, D., Cantalapiedra, J.L., Fraile, S., García Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., López Guerrero, P., Oliver Pérez, A. y Siliceo, G. 2008. El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: estado actual y perspectivas. *Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8: 41–117.
- Murelaga, X., Azanza, B. y Astibia, H. 2006. Restos de quelonios del Mioceno medio del área de Tarazona de Aragón (Cuenca del Ebro, Aragón, España). *Estudios Geológicos* 62: 205–212.
- Peigne, S., Salesa, J.M., Antón, M. y Morales, J. 2008. A new amphicyonine (Carnivora: Amphicyonidae) from the upper Miocene of Batallones-1, Madrid, Spain. *Palaeontology* 51: 943–965.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Mancheño, M.A. y Fierro, I. 2011. Nuevos datos sobre las tortugas del Puerto de la Cadena (Mioceno superior de Murcia). *Geogaceta* 50: 185–188.
- Pérez-García, A. y Sánchez Chillón, B. 2011. José Royo y Gómez, Eduardo Hernández-Pacheco and the giant tortoises of the Castilian Plateau. *International Symposium "Dinosaurs, their kith and kin: a historical perspective"* (Paris), *Abstract book*, p. 21.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Silva, P.G., Morales, J., Peláez-Campomanes, P. y Nieto, M. 2004. Geología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta* 35: 143–146.
- Prado, C. 1864. *Descripción física y geológica de la provincia de Madrid*. Junta General de Estadística, Madrid, 219 p.
- Royo y Gómez, J. 1929. *Memoria explicativa de la Hoja número 559, Madrid*. Mapa geológico de España a escala 1:50000. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Royo y Gómez, J. 1934. Las grandes tortugas fósiles de la Ciudad Universitaria (Madrid). *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* 34: 457–463.
- Royo y Gómez, J. 1935. Las grandes tortugas del Seudoluvial castellano. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* 35: 463–486.

doi: 10.5710/AMGH.16.01.2013.585

Recibido: 13 de mayo de 2012

Aceptado: 16 de enero de 2013