



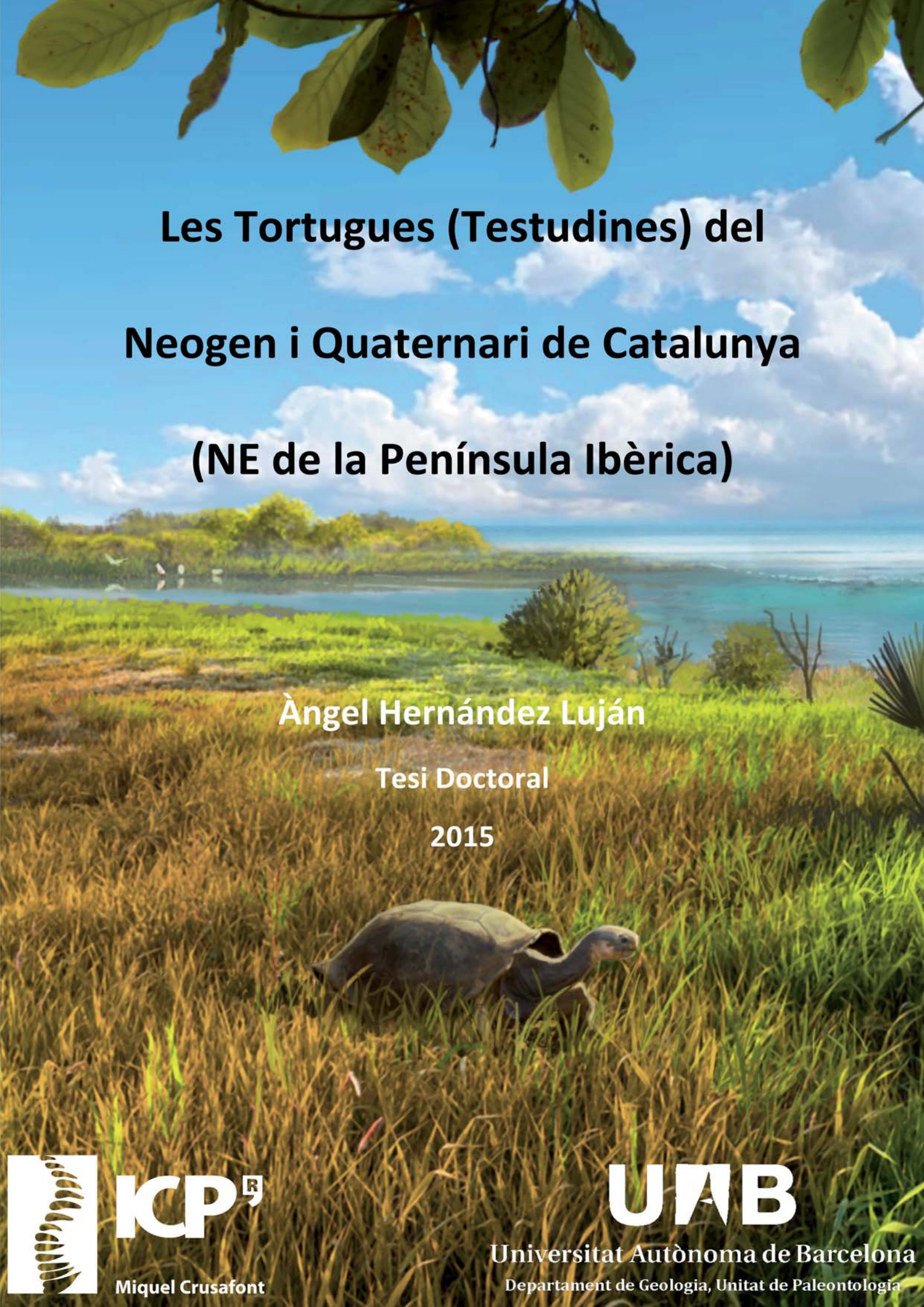
Universitat Autònoma de Barcelona

**ADVERTIMENT.** L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

**ADVERTENCIA.** El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

**WARNING.** The access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.





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

**Àngel Hernández Luján**

**Tesi Doctoral**

**2015**





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

**Àngel Hernández Luján**

**Tesi Doctoral**

**2015**

Il·lustració de la coberta frontal:  
Reconstrucció de *Titanchelon richardi*, cortesia de l'Óscar Sanisidro



# **Les tortugues del Neogen i Quaternari de Catalunya (NE de la Península Ibèrica)**

Memòria presentada per n'Àngel Hernández Luján per optar al títol de Doctor en Geologia per la Universitat Autònoma de Barcelona, Departament de Geologia, Unitat de Paleontologia, sota la direcció i tutela de:

Director: Dr. David Martínez Alba, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona.

Codirector: Dr. Massimo Delfino, Dipartimento di Scienze della Terra, Università degli Studi di Torino.

Tutor: Dr. Ricard Martínez Ribas, Unitat de Paleontologia (Dept. de Geologia), Universitat Autònoma de Barcelona.

I per a que així consti, signat el 27 de novembre de 2015.

Dr. David M. Alba  
Director



Dr. Ricard Martínez  
Tutor



Dr. Massimo Delfino  
Codirector



Àngel H. Luján  
Doctorand





*Als meus pares*





## ÍNDIX

<b>Dedicatòria</b> .....	5
<b>Índex</b> .....	7
<b>Agraïments</b> .....	13
<b>Resum</b> .....	21
<b>Abstract</b> .....	23
<b>I. INTRODUCCIÓ:</b>	
<b>Capítol 1. Antecedents i objectius</b> .....	27
1.1. Motivació i objectius .....	27
1.2. Estructura de la tesi .....	28
<b>Capítol 2. Els testudins o quelonis</b> .....	31
2.1. Sistemàtica i filogènia .....	31
2.1.1. Els testudins o quelonis .....	31
2.1.2. La posició filogenètica dels quelonis .....	31
2.1.3. Principals grups de quelonis .....	37
2.1.4. La filogènia dels quelonis actuals .....	37
2.2. Història evolutiva .....	39
2.2.1. L'origen dels quelonis .....	39
2.2.2. La hipòtesi d' <i>Eunotosaurus</i> .....	41
2.2.3. L'origen de la closca i la recol·locació de la cintura escapular.....	42
2.2.4. L'origen terrestre o aquàtic dels testudinats .....	43
2.3. Biologia.....	46
2.3.1. Hàbitat i distribució geogràfica .....	46
2.3.2. Fisiologia i mida corporal.....	47
2.3.3. Dieta .....	48
2.3.4. Conservació .....	49
2.4. Anatomia.....	49
2.4.1. El crani .....	49
2.4.2. La mandíbula .....	52
2.4.3. La ramfoteca.....	52
2.4.4. La closca .....	52

2.4.5. La resta de l'esquelet postcranial.....	55
<b>Capítol 3. Context geogràfic i geològic .....</b>	<b>57</b>
3.1. La conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona .....	57
3.1.1. Situació geogràfica .....	57
3.1.2. Context geològic i història tectonosedimentària .....	57
3.2. Principals unitats estratigràfiques de la conca del Vallès-Penedès .....	60
3.3. Principals unitats estratigràfiques del graben de Barcelona .....	63
<b>Capítol 4. Materials i mètodes .....</b>	<b>65</b>
4.1. Mostra estudiada.....	65
4.1.1. Material descrit .....	65
4.1.2. Material de comparació .....	66
4.2. Metodologia.....	68
4.2.1. Nomenclatura anatòmica.....	68
4.2.2. Mesures.....	68
4.2.3. Taxonomia.....	68
4.2.4. Reconstrucció filogenètica .....	69
4.2.5. Tomografia computada.....	69
<b>II. RESULTATS:</b>	
<b>Capítol 5. An overview of the threatened phylogenetic diversity of living Testudines based o a review of the complex evolutionary history of turtles.....</b>	<b>73</b>
5.1. Abstract.....	75
5.2. Introduction .....	76
5.3. The mysterious phylogenetic relationships of turtles within Amniota ...	77
5.4. Oldest known turtles and the evolution of shell.....	80
5.5. Terrestrial versus aquatic origins turtles .....	83
5.6. The scarce Jurassic fossil record and the origins of crown turtles .....	87
5.7. Origins and diversification of Pleurodira .....	88
5.8. Origins and diversification of Cryptodira .....	89
5.9. An overview of the turtle threatened phylogenetic diversity.....	97
5.10. Acknowledgement .....	100

5.11. References .....	101
<b>Capítol 6. First cranial remains of <i>Cheirogaster richardi</i> (Testudines: Testudinidae) from the late Miocene of Ecoparc de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula): taxonomic and phylogenetic implications.....</b>	<b>109</b>
6.1. Abstract.....	111
6.2. Introduction .....	111
6.2.1. The genus <i>Cheirogaster</i> .....	112
6.2.2. <i>Cheirogaster</i> in the Iberian Peninsula .....	113
6.3. Geological background.....	115
6.4. Material and methods.....	116
6.4.1. Nomenclature and taxonomy.....	116
6.4.2. Institutional abbreviations .....	116
6.4.3. Other abbreviations .....	117
6.4.4. Studied material and comparative samples .....	117
6.4.5. Measurements and morphometric comparisons.....	117
6.4.6. Computed tomography .....	119
6.4.7. Phylogenetic analysis.....	119
6.5. Systematic palaeontology .....	121
6.5.1. Description .....	126
6.5.2. Morphometric comparisons.....	131
6.6. Discussion.....	132
6.6.1. Taphonomy .....	132
6.6.2. Taxonomy.....	132
6.6.3. Nomenclature.....	133
6.6.4. Phylogeny .....	136
6.7. Conclusions .....	137
6.8. Acknowledgements.....	137
6.9. References .....	137
6.8. Supplemental material.....	143
<b>Capítol 7. The Miocene tortoise <i>Testudo catalaunica</i> Bataller, 1926 and a</b>	

<b>revised phylogeny of extinct species of genus <i>Testudo</i> (Testudines: Testudinidae)</b> .....	165
7.1. Abstract.....	169
7.2. Introduction .....	170
7.3. Material and methods .....	172
7.3.1. Studied sample and nomenclature .....	172
7.3.2. Phylogenetic analysis .....	172
7.2.2. Abbreviations .....	173
7.4. Age and geological background .....	174
7.5. Systematic paleontology.....	174
7.5.1. Preservation and measurements .....	177
7.5.2. Description .....	181
7.6. Discussion .....	187
7.6.1. Alpha-taxonomy.....	187
7.6.2. Systematics and phylogeny.....	190
7.7. Summary and conclusions .....	197
7.8. Acknowledgements .....	198
7.9. References .....	198
7.10. Figure legends.....	208
7.11. Appendix 1 .....	212
7.12. Appendix 2 .....	215
7.13. Tables.....	218
7.14. Figures.....	223
7.15. Supplemental material .....	235
<b>Capítol 8. Revision of the extinct Pleistocene tortoise <i>Testudo lunellensis</i> Almera and Bofill, 1903 from Cova de Gràcia (Barcelona, Spain)</b> .....	237
8.1. Abstract.....	239
8.2. Introduction .....	239
8.3. Abbreviations.....	240
8.3.1. Anatomical abbreviations .....	240
8.3.2. Institutional abbreviations .....	240

8.4. Systematic account .....	240
8.4.1. Lectotype .....	241
8.4.2. Paralectotype .....	241
8.4.3. Referred material .....	241
8.4.4. Type locality.....	241
8.4.5. Age.....	241
8.4.6. Diagnosis .....	241
8.4.7. Description of the unpublished materials .....	241
9.4.2. IPS collection .....	241
9.4.3. MSCB collection.....	243
8.5. Discussion.....	244
8.5.1. Nomenclatural remarks.....	244
9.5.2. Morphological remarks .....	245
9.5.3. Taxonomic remarks .....	246
9.5.4. Phylogenetic remarks .....	247
8.6. Acknowledgements.....	248
8.7. References .....	248
8.8. Appendix: Comparative extant specimens examined.....	249
<b>Capítol 9. Taxonomy of subgenus <i>Temnoclemmys</i> Bergounioux, 1958</b> <b>(Testudines: Geoemydidae: Ptychogasterinae) based on new material</b> <b>from the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula) .....</b>	<b>251</b>
9.1. Abstract.....	253
9.2. Résumé .....	253
9.2. Introduction .....	254
9.3. Materials and methods .....	254
9.3.1. Abbreviations .....	254
9.3.2. Anatomical terminology .....	254
9.4. Age and geological background .....	255
9.5. Systematic paleontology .....	255
9.6. Discussion.....	266
9.6.1. Taxonomy and nomenclature of subgenus <i>Temnoclemmys</i> .....	266



9.6.2. Taxonomic attribution of the described material .....	267
9.6.3. The distinctiveness of <i>Temnoclemmys</i> .....	269
9.7. Summary and conclusions .....	270
9.8. Acknowledgements .....	270
9.9. References .....	270
<b>Capítol 10. Miocene amphibians and reptiles from the Vallès-Penedès Basin</b> .....	<b>273</b>
10.1. Abstract.....	275
10.2. Introduction.....	277
10.3. Material and methods .....	278
10.3.1. Studied material and nomenclature .....	278
10.3.2. Abbreviations .....	279
10.3.2. Age of the studied localities .....	284
10.4. Systematic paleontology.....	285
10.5. Discussion and conclusions.....	330
10.6. Acknowledgements .....	334
10.7. References .....	334
<b>III. DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS:</b>	
<b>Capítol 11. Discussió</b> .....	<b>347</b>
11.1. Principals avenços en el coneixement dels quelonis a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona .....	347
11.1.1. Les tortugues terrestres gegants.....	348
11.1.2. Les tortugues terrestres de mida mitjana-petita .....	353
11.1.3. Les tortugues d'aigua dolça.....	359
11.2. El registre fòssil dels quelonis a la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona.....	364
<b>Capítol 12. Conclusions</b> .....	<b>383</b>
<b>IV. BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>389</b>

## **AGRAÏMENTS**

*As I was walking along I met two large tortoises, each of which must have weighed at least two hundred pounds: one was eating a piece of cactus, and as I approached, it stared at me and slowly stalked away; the other gave a deep hiss, and drew in its head. These huge reptiles, surrounded by the black lava, the leafless shrubs, and large cacti, seemed to my fancy like some antediluvian animals. The few dull-coloured birds cared no more for me, than they did for the great tortoises.*

Charles Darwin, extret de *The Voyage of the Beagle*  
(Darwin, 1846, pp. 374–375)

Aquesta tesi no hauria estat possible sense el suport de les persones i les institucions, que d'una manera o d'una altra, han ajudat a fer-la possible. Abans, però, d'anomenar-los i agrair-los tantes coses, voldria demanar perdó per avançat. Mai hauria cregut que escriure els agraiments de la tesi em costaria tant... així que, si m'estic deixant el teu nom, no m'ho tinguis en compte. En el fons aquesta tesi és per a tots els que vulguin llegir-la.

Primer de tot, voldria agrair als meus directors de tesi, els Drs. David M. Alba i Massimo Delfino, la llibertat que m'ha donat a l'hora de treballar i el suport que m'han donat a tots nivells durant aquests darrers tres anys. També els agrairé eternament el fet d'haver-me permès assistir a un munt de congressos, on he après moltíssim i he tingut l'oportunitat de conèixer gent molt interessant. Cal dir que tot va començar perquè jo volia estudiar tortugues fòssils, i quan en David i jo ens vàrem veure per primera vegada, va sorgir la possibilitat d'estudiar els dos primers cranis de la tortuga gegant de *Titanchelon richardi* del jaciment de l'Ecoparc de Can Mata. A partir d'aleshores, aquesta tesi sobre tortugues fòssils s'ha anat construint al seu voltant.

En segon lloc, voldria agrair al meu tutor, Ricard Martínez (Unitat de Paleontologia de la UAB), el fet d'haver-me acceptat com a alumne de doctorat i d'haver-me ajudat en tots els tràmits burocràtics. També vull donar les gràcies, per totes les classes magistrals, les sortides de camp i els bons moments (tot destacant "los fiestorros cretácicos"), als professors, becaris i doctors de la Unitat de Paleontologia de la UAB; en especial, a en

Lluís Troya, la Carme Boix, en Vicenç Vicedo, la Raquel Villalonga, en Sergi Albrich, en Josep Maria Pons, en Ricard Martínez i l'Esmeralda Caus.

En tercer lloc, voldria donar les gràcies també a tots els companys de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP) o d'altres institucions, amb qui he tingut la sort de treballar durant aquests últims anys, ja que m'han aportat infinites discussions científiques de gran vàlua, que de ben segur s'han reflectit en els treballs que integren aquesta tesi. A tot aquests coautors i/o companys, el meu més sincer agraïment i desig que el nostre treball en equip segueixi durant molts anys: Alba Vicente, Àlex Blanco, Àngel Blanco, Raül Carmona, Montserrat Ginestí, Jordi Galindo, Jordi Palomar, Oriol Badia, i els Drs. Juan Abella, Albert Garcia Sellés, Àngel Galobart, Arnau Bolet, Isaac Casanovas-Vilar, Josep Fortuny, Josep Marmi, Oriol Oms, Bernat Vila, i Violeta Riera.

Cal fer esment que la present tesi doctoral no hauria estat possible sense la beca predoctoral FI de l'Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca (AGAUR, Generalitat de Catalunya; FI-DGR2012FI\_B1 01221) de la qual he pogut gaudir durant els darrers tres anys, així com el projecte del Ministerio de Ciencia y Educación "Evolución de los ecosistemas terrestres en la Europa occidental durante el Neógeno y Cuaternario en base al registro de vertebrados fósiles de la cuenca del Vallès-Penedès" (2012-2014; CGL2011-28681) dirigit per en David M. Alba. També haig d'agrair el finançament del Grup de Recerca Consolidat "Grup de Paleoprimatologia i Paleontologia Humana PIPH" de la Generalitat de Catalunya (2014 SGR 416 GRC) dirigit per en Salvador Moyà-Solà. La resta de fonts de finançament dels articles que s'integren en el marc d'aquesta tesi s'han especificat en les corresponents seccions d'agraïments. També vull donar les gràcies al Servei d'Arqueologia i Paleontologia de la Generalitat de Catalunya per l'autorització de diverses campanyes d'excavació i prospecció que han proporcionat fòssils estudiats en aquesta tesi, així com a la Mútua de Terrassa, per la possibilitat de realitzar tomografies a diversos espècimens fòssils i actuals.

Gràcies també a tots els companys que han format part del Grup de recerca de Faunes del Neogen i Quaternari de l'ICP; tant als antics com als nous, perquè tots, d'alguna manera, heu contribuït a fer possible aquest projecte: David M. Alba, Víctor Vinuesa, Alberto Boscaini, Marc Furió, Guillem Pons, Daniel DeMiguel, Josep M. Robles, Antonio Sánchez, Isaac Casanovas-Vilar i Joan Madurell-Malapeira. Al principi, tenia dubtes si el

fet de passar tantes hores amb vosaltres no tindria repercussions perniciosos per a la meva persona... Però, definitivament, la vostra companyia, i les múltiples converses, discussions, cafès, *pitis*, dinars, i un llarg etcètera que he viscut amb vosaltres han estat imprescindibles durant aquesta etapa.

El meu agraïment també per a tots els companys amb les quals he compartit moltes hores de treball de camp (excavacions i prospeccions), començant per Basturs poble, continuant per Font del Bullidor, Peguera, Incarcàl 1, Anna, Alpuente, Aït Mimoun, la B40, Vallparadís, Can Llobateres, Valle Chico i Valle Grande, i acabant per Castell de Barberà. Un afectuós record, en aquest sentit, per a Cheyenn Rotgers, Àngel Galobart, Rodrigo Gaete, Bernat Vila, Begoña Poza Falset, Joan Madurell-Malapeira, Pep Aurell, Elisabet Blaya Martí, Andrés Santos, Maite Sunyer, Ignacio Díaz-Martínez, Esperanza García-Ortiz, Sergio Almécija, Antonio Sánchez, i David M. Alba. I no vull oblidar-me dels companys en la més gran de totes les excavacions, la de l'Abocador de Can Mata, on només alguns tècnics i paleontòlegs agosarats s'han atrevit a treballar: Pep Sala, Jordi Balaguer, en Joanet, Pau Obrador, Judit Marigó, Eudald Rifà, Lluís Checa, Josep M. Robles, Mariona Ferrándiz "Macqueen", Cheyenn Rotgers, Juan Vicente "Juanvi" Bertó, Raül Carmona, Salva Boya i Ivette Susanna. A tots ells també els haig d'agrair les bones estones passades entre contenidors, fent seguiment, els atacs de les gavines, i els gratificants esmorzars a la Goretti, entre tantes altres coses.

A F. de Lapparent, R. Allain, J. Nour-Eddine, R. Bour i S. Bailon (Muséum National d'Histoire Naturelle, París, França) els haig d'agrair la possibilitat de conèixer de primera mà tant el material fòssil com l'actual, tot fent-me sentir com un més de l'equip. En especial també vull agrair a l'E. Jiménez i en S. Martín de Jesús (Sala de la Tortugas de Salamanca) el préstec de material i la gran acollida que vaig tenir a Salamanca; a en J. Gallemí, J. Gómez-Alba i V. Vicedo (Museu Geològic de Barcelona) i el Pare S. Calzada (Museu Geològic del Seminari de Barcelona), la gran ajuda alhora de revisar les col·leccions paleoherpetològiques que donen sentit a aquesta tesi; a l'A. Martínez i en J. Soler (CRARC), el préstec temporal de material de comparació i, sobretot, els seus interessants comentaris sobre l'anatomia i el comportament de les tortugues (sens dubte, és una gran experiència personal i professional treballar amb aquests animals); i a en J. Morales, la P. Pérez, en M. Salesa i la S. Fraile (Museo Nacional de Ciencias Naturales -

CSIC) i l'A.M. Bravo (Museo Geominero Madrid), el préstec de material i sobretot el suport rebut durant les meves visites a Madrid. Finalment, no puc deixar d'esmentar aquí tots els conservadors dels museus i organismes que m'han permès accedir a les seves col·leccions i que m'han donat permís per estudiar-les: M. Gasparik (Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hongria); U. Göhlich, G. Gassner, R. Gemel i H. Grillitsch (Naturhistorisches Museum Wien, Àustria); O.W.M. Rauhut (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Múnic, Alemanya); S.D. Chapman (Natural History Museum of London, Regne Unit); R. Böttcher i E. Maxwell (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Alemanya); G. Fleury i Y. Laurent (Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, França); R. Brocke i G. Riedel (Senckenberg Museum Frankfurt, Alemanya); i E. Robert (Collections de Géologie de l'Université Claude Bernard Lyon 1, França).

També voldria agrair-li a en Salvador Moyà-Solà, director de l'ICP, la confiança dipositada en mi i, en definitiva, la possibilitat de formar part d'aquest gran centre. El meu agraïment en aquest sentit el faig extensiu a tots els membres i col·laboradors de l'ICP, en especial per l'excel·lent ambient de treball, en què s'aprèn constantment: la Nekane Marín, en Xavier Jordana, la Soledad De Esteban, la Novella Razzolini, l'Imma Roig, en Rubèn García, la Marta Pina, la Sílvia Pineda, la Meike Köhler, la Hanneke Meijer, en Fabio Dalla Vecchia, la Chiara Angelone, la Laila Pilgren, la Marta Palmero, en Jordi Galindo, en Sergio Llácer, la Gretell Garcia, l'Alejandro Pérez, en José Luís Díaz Aráez, l'Stefano De Luca, l'Ashley Hammond, en Josep Torres, en Pere Figuerola, la Teresa Esquirol, la Teresa Requena, l'Enric Menéndez, la Marta Palmero i, molt especialment, la Laura Celià, la Marta March, la Maria Pereira i la Mònica Cucurella, per fer-me més agradable la meva etapa pel museu. Un agraïment molt i molt especial també per a l'equip de preparadors/es de l'ICP, per l'excel·lent tasca de preparació de les tortugues del Miocè: la Sandra Val, la Carolina Cancelo, la Marta Valls, la Núria Guerrero, en Domingo López, l'Elena Nieto, i la Xènia Aymerich. A l'Óscar Sanisidro, li haig d'agrair la il·lustració de la portada, i a en Manel Méndez i en Manel Llenas l'aportació de moltes dades rellevants sobre diferents restes de vertebrats fòssils i, en particular, sobre tortugues fòssils.

També, encara que no siguin estrictament companys, haig de donar gràcies a certes persones/animals/coses/mascotes que han anat apareixent pel despatx de Neogen i que

m'ha ajudat a suportar els alts nivells d'estrès i m'han fet el dia a dia més amè, com ara la Blanca Ordóñez per “¿Tú sabes una cosa? ¿Tú sabes lo que yo me ahorro en...? Pero ¿puedo decir una cosa antes de irme? Pues mirarme todo er..”. A tots ells i molts més: *!!!MARAVILLOSO, ESPECTACULAR, ME HE EMOCIONADO AL VERLO!!!*

Gràcies igualment als meus amics i companys incondicionals de l'ICP, per tot el suport, l'amistat, les conyes, els cafès, les cerveses i, en definitiva, els bons moments viscuts al centre, que feien que la tesi quedés arraconada en una banda i, per un moment, els problemes desapareguessin. Amb molt d'afecte, a la Miriam Pérez de los Ríos, la Judit Marigó, en Raef Minwer-Barakat, en Joan Femenies, l'Antonio García-Alix, la Carmen Nacarino, la Blanca Moncunill, en Guillem Pons i la Maria Pérez.

També haig de donar les gràcies a la meva família, per tots els bons i mal moments. Perquè sou els únics que em coneixeu de tota la vida, perquè m'heu vist créixer i transformar-me en la persona que ara sóc, donar-me un suport incondicional durant tots aquests anys. I, per damunt de tot, als meus pares, als qui mai podré tornar tot el que han fet per mi, ja que m'han acompanyat sempre en tot el que m'il·lusionava, sense tallar-me les ales, ajudant-me a créixer, i en especial a la mare, per ser una font d'inspiració i de positivisme inesgotable. I cal donar les gràcies també molt especialment als meus germans, la Maite i l'Esmeralda, que segurament són unes de les persones que més em coneixen, perquè hem compartit joguines, jocs, casa, roba, crits, i secrets durant tants i tants anys (tot i que, sovint, he hagut de donar resposta a les mateixes preguntes rotllo: “què estudies?”, i “per a què serveix això?”), a més de les meravelloses “discussions” de germans, sense les quals la vida seria molt i molt avorrida.

És del tot impossible anomenar totes les amistats de la Torreta, La Roca i rodalies, però vull agrair-los a totes i cadascuna d'elles el suport que m'han donat. Res no hauria estat el mateix sense les incursions del “Hat Trick = Raül, Chus i Luján”, amb les infinites cerveses i gintònics al “Clap”, “Cruïlles”, “Hunters” o “Birracruzis”, o simplement els cafès i converses surrealistes (i vés-a-saber-què-més). Perquè, en definitiva, mai se sap què més pot passar amb aquest parell, l'únic que puc dir és que, allà on anem, la *liem* parda, i fins aquí puc llegir... Gràcies també a en Marc, la Blanca, la Jessica (“*la vecina*”), l'Amàlia i en Pere, en Ramon, en Crivi, en Navarro, la Sara, l'Oriol, la Laia, en Manel, en Pere, la Mònica i en Dani, per sempre estar allà, per tenir un minut, per les birres, pels riures i els



“festimbals” a Menorca, i, en definitiva, per una amistat que ens uneixi durant molts anys i per les aventures que de ben segur encara ens queden per viure.

I finalment, mil gràcies a la Sonia, la noia que m’aguanta els meus moments de surrealisme d’APM i que m’omple la porta de la nevera amb les nostres frases estel·lars. Perquè, sense tu i els bons moments que hem passat junts, no podria haver arribat mai on sóc ara. Aquesta tesi també és per a tu.



RESUM / *ABSTRACT*



## RESUM

Es revisa el registre neogen i quaternari de les tortugues terrestres i d'aigua dolça (Testudines) de Catalunya, a partir de les restes de la conca del Vallès-Penedès i del pla de Barcelona. A banda d'una revisió bibliogràfica, l'estudi es fonamenta en la descripció i atribució taxonòmica de més de 1.400 restes fòssils (majoritàriament inèdites) procedents de més de 100 localitats. S'emfatitzen aquelles restes que permeten un avenç més significatiu en el coneixement de la sistemàtica, filogènia i/o biostratigrafia de determinats tàxons extints.

Respecte a les tortugues terrestres gegants, destaca la descripció dels dos primers cranis coneguts del testudínid *Titanchelon richardi* (anteriorment *Cheirogaster*), els quals permeten diferenciar adequadament aquesta espècie de *Titanchelon bolivari*, l'altre testudínid gegant del Miocè ibèric. Es conclou que, al Vallès-Penedès, el rang estratigràfic de *Ti. bolivari* (MN3–MN4) no se superposa amb el de *Ti. richardi* (MN7+8–MN10 i, temptativament, MN6–MN12). El tàxon nominal *Cheirogaster arrahonensis* és considerat un nomen vanum i el seu holotip atribuït a *Testudo (Chersine)* sp. També es revisen tots els testudínids de mida més petita presents a la conca del Vallès-Penedès, especialment *Testudo (Chersine) catalaunica* (MN6–MN9), per a la qual es presenta una diagnosi esmenada i es conclou que no pertany al subgènere extint *Paleotestudo*. A l'espera d'un estudi més detallat del material disponible, també es reporten nombroses restes inèdites de *Testudo* del Miocè del Vallès-Penedès, que són atribuïdes a "*Paralichelys*" *catalaunicus* [= *T. (Chersine)* sp. nov., que en el futur necessitarà un nom de reemplaçament per evitar l'homonímia amb *T. catalaunica*] (MN3–MN4); i *Testudo (C.)* aff. *burgenlandica* (MN9–MN11). També es descriu el material clàssic i inèdit de *Testudo (Chersine) lunellensis* del Plistocè mitjà de Barcelona, una espècie extinta molt propera a l'actual *Testudo (Chersine) hermanni*. Finalment, es presenta una filogènia revisada de les espècies actuals i extintes de *Testudo*, que recupera les relacions entre espècies actuals indicades per les dades moleculars, i permet dividir aquest gènere en tres subgèneres actuals i un d'extint. Quant a les tortugues d'aigua dolça, se'n revisa el material publicat i inèdit del Miocè de la conca del Vallès-Penedès. Es reporta per primera vegada la presència dels gèneres *Clemmydopsis* i *Trionyx* en aquesta conca, i s'hi constata la presència de diverses espècies de geoemídids pticogasterins del gènere *Ptychogaster*: *Ptychogaster (Temnoclemmys)*

*batalleri* (MN6–MN9); *P. (Temnoclemmys)* sp. (MN3–MN4); i *P. (Ptychogaster)* sp. (MN4 i MN7+8–MN9). A més, es proporcionen diagnòsics esmenades de *P. batalleri* (de la qual *Testudo celonica* n'és un sinònim subjectiu posterior), així com dels subgèneres *Temnoclemmys* i *Ptychogaster* s.s.

En total, es constata la presència 13 espècies de testudins durant el Neogen i el Quaternari de Catalunya, a partir de l'estudi de les restes fòssils del Miocè de la conca del Vallès-Penedès i del Plistocè del pla de Barcelona. Les quelonofaunes del Miocè de Catalunya es caracteritzen per la presència de testudínids terrestres gegants (*Titanchelon*) i de mida més petita (*Testudo*), a més de tortugues d'aigua dolça de les famílies dels geoemíidids (majoritàriament *Ptychogaster*, però també *Clemmydopsis*) i dels trioníquids (*Tryonix* sp.). Des del Miocè inferior (Ramblà i Aragonià inferior), aquestes faunes de quelonis esdevenen progressivament més riques i menys similars a les de les conques ibèriques internes durant el Miocè mitjà (Aragonià mitjà i superior), fins a assolir un màxim de diversitat en el Miocè superior (Vallesià). A partir d'aquest moment, la diversitat decreix progressivament fins al Turolià, moment a partir del qual no tenim registre fins al Plistocè, en què trobem una quelonofauna empobrida i similar a l'actual, caracteritzada per un testudínid de mida petita (*Testudo lunellensis*), el geoemíidid actual *Mauremys*, i l'emíidid actual *Emys*.

## ABSTRACT

The Neogene and Quaternary record of tortoises and freshwater turtles (Testudines) from Catalonia is revised based on fossil remains from the Vallès-Penedès Basin and the Barcelona Plain. Besides a review of the literature, this study builds on the description and taxonomic attribution of more than 1,400 fossil remains (mostly unpublished) from more than 100 localities. The study emphasizes those remains that enable a significant advance in the systematics, phylogeny and/or biostratigraphy of certain extinct taxa.

With regard to giant tortoises, it is noteworthy the description of the two first known skulls of the testudinid *Titanchelon richardi* (formerly *Cheirogaster*), which first enable a reliable distinction between this species and *Titanchelon bolivari*, the other giant testudinid from the Iberian Miocene. It is concluded that, in the Vallès-Penedès, the stratigraphic range of *Ti. bolivari* (MN3–MN4) does not overlap that of *Ti. richardi* (MN7+8–MN10 and, tentatively, MN6–MN12). The nominal taxon *Cheirogaster arrahonensis* is considered a nomen vanum and its holotype assigned to *Testudo* (*Chersine*) sp. The smaller testudnids from the Vallès-Penedès Basin are also revised, particularly *Testudo* (*Chersine*) *catalaunica* (MN6–MN9), for which an emended diagnosis is presented, further concluding that it does not belong to the extinct subgenus *Paleotestudo*. Pending a more detailed study of the available material, numerous additional unpublished remains of other *Testudo* species from the Miocene of the Vallès-Penedès are reported, being ascribed to “*Paralichelys*” *catalaunicus* [=*T. (Chersine)* sp. nov., which in the future will need a replacement name, so as to avoid homonymy with *T. catalaunica*] (MN3–MN4); and *Testudo* (*C.*) aff. *burgenlandica* (MN9–MN11). The classical and unpublished material of *Testudo* (*Chersine*) *lunellensis*, an extinct species from the middle Pleistocene of Barcelona very close to the extant *Testudo* (*Chersine*) *hermanni*, is also described. Finally, a revised phylogeny of extant and extinct species of *Testudo* is provided; it recovers the relationships among extant species as indicated by molecular data, and further enables to distinguish three extant subgenera and one extinct subgenus. Regarding freshwater turtles, the published and unpublished material from the Miocene of the Vallès-Penedès Basin is revised. The presence of genera *Clemmydopsis* and *Trionyx* is first reported for this basin, where the presence of several species of



ptychogasterine geoemydids is further shown: *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (MN6–MN9); *P. (Temnoclemmys) sp.* (MN3–MN4); and *P. (Ptychogaster) sp.* (MN4 and MN7+8–MN9). Emended diagnoses of *P. batalleri* (of which *Testudo celonica* is a junior subjective synonym), as well as of the subgenera *Temnoclemmys* and *Ptychogaster s.s.*, are further provided.

Overall, it is ascertained the presence of 13 species of testunids in the Neogene and Quaternary of Catalonia, on the basis of the study of fossil remains from the Miocene of the Vallès-Penedès Basin and the Pleistocene of the Barcelona Plain. The chelonofaunas from the Miocene of Catalonia are characterized by the presence terrestrial testudinids, both giant (*Titanchelon*) and smaller (*Testudo*), as well as that of geoemydid (mostly *Ptychogaster*, but also *Clemmydopsis*) and trionychid (*Tryonix sp.*) freshwater turtles. Since the early Miocene (Ramblian and early Aragonian), these faunas of chelonians have progressively become richer and less similar to those from the inner Iberian basins during the middle Miocene (middle to late Aragonian), until reaching a peak of diversity in the late Miocene (Vallesian). From then onward, their diversity progressively decreases until the Turolian, and there is a gap in the record until the Pleistocene, in which the chelonofauna is impoverished and similar to the living one, being characterized by a small testudinid (*Testudo lunellensis*), the extant geoemydid *Mauremys*, and the extant emydid *Emys*.

I.

INTRODUCCIÓ



## **CAPÍTOL 1. ANTECEDENTS I OBJECTIUS**

### **1.1. Motivació i objectius**

Les conques miocenes catalanes (i, especialment, la conca del Vallès-Penedès) són una de les àrees amb més riquesa paleontològica de la península Ibèrica. És per això que destaca la minsa quantitat d'estudis realitzats sobre els amfibis i rèptils d'aquesta àrea geogràfica (Bataller, 1926, 1941, 1956; Bergounioux, 1931, 1937, 1938, 1957a,b,c, 1958; Crusafont Pairó & Villalta, 1952; Crusafont et al., 1955; Sanchiz, 1977; Gómez-Alba, 1997; Garcia-Porta & Casanovas-Vilar, 2001). Durant molts anys, el material provinent de diverses campanyes d'excavació en jaciments del Neogen i Quaternari de Catalunya va romandre sense descriure o, com a màxim, va permetre incloure algunes citacions poc fonamentades en llistes faunístiques. Això és vàlid fins i tot per a les tortugues, objecte d'estudi d'aquesta tesi doctoral, malgrat l'abundància de les seves restes fòssils. Tant és així que, quan aquesta tesi doctoral es va començar a planificar l'any 2008, feia més de 50 anys que no es duia cap investigació sistemàtica sobre els representants extints d'aquest grup a Catalunya. Aquesta situació posava de manifest la necessitat d'una revisió taxonòmica d'aquest grup en aquesta àrea geogràfica. Això era especialment evident a la llum de nombroses noves troballes de quelonis fòssils, arran dels controls paleontològics realitzats durant la construcció de diverses infraestructures urbanístiques executades durant la darrera dècada, com l'Autovia Orbital de Barcelona B-40 (tram Olesa de Montserrat-Viladecavalls; Alba et al., 2010), la Ronda Oest Sabadell (Blaya Martí et al., 2012), l'Abocador de Can Mata (Alba et al., 2006, 2007, 2009, 2010b, 2011) o l'Ecoparc de Can Mata (Carmona et al., 2011; Alba et al., 2012).

Des d'un bon principi, era clar que una revisió exhaustiva de tot el material paleoherpetològic del Neogen i el Quaternari de Catalunya no era possible en el marc d'una única tesi doctoral, atesa la diversitat de grups i tàxons presents, la gran quantitat de material inèdit (i, en gran part, encara sense preparar), i l'absència de treballs recents sobre amfibis i rèptils en aquesta àrea geogràfica. Així doncs, es va decidir centrar la tesi doctoral en l'ordre dels quelonis, sense desatendre l'estudi d'altres grups d'amfibis i rèptils a través de la col·laboració amb altres investigadors, el qual rebé un impuls molt

important gràcies al projecte del Ministerio de Ciencia e Innovación “Evolución de los ecosistemas terrestres en la Europa occidental durante el Neógeno y Cuaternario en base al registro de vertebrados fósiles de la cuenca del Vallès-Penedès”, dirigit per David M. Alba durant el trienni 2012-2014. D’aquest esforç col·lectiu n’ha resultat la creació i consolidació d’una línia de recerca sobre paleoherpetofauna dins del Grup de Recerca de Faunes del Neogen i Quaternari de l’ICP, com demostren les nombroses contribucions científiques que se’n deriven. Així, a més de les publicacions sobre tortugues emmarcades dins d’aquesta tesi, val la pena destacar-ne també d’altres sobre altres grups, com els crocodilians (Díaz Aráez et al., en revisió), els varànids (Delfino et al., 2011, 2012b, 2013a,b), els amfisbenis (Bolet et al., 2013b, 2014a; Delfino et al., 2013c), o els ànguids (Bolet et al., 2013a, 2014b). Com a culminació de la feina duta a terme fins ara, cal destacar també un manuscrit d’un capítol de llibre on es duu a terme una revisió taxonòmica de tots els amfibis i rèptils del Miocè de la conca del Vallès-Penedès. És en aquest manuscrit, inclòs com a capítol d’aquesta tesi, on es presenta entre d’altres una revisió sumària de totes les tortugues miocenes d’aquesta conca, mentre que la resta de capítols de l’apartat de Resultats corresponen a articles publicats o manuscrits enviats sobre grups concrets de quelonis.

Així doncs, aquesta tesi doctoral se centra en l’estudi taxonòmic i filogenètic de les restes de tortugues fòssils del Neogen i Quaternari de Catalunya, amb especial èmfasi en les restes procedents de la conca del Vallès-Penedès, malgrat que també s’hi inclou un tàxon del Plistocè del pla de Barcelona. Malgrat que la tesi adopta una perspectiva essencialment sistemàtica, en els articles que s’hi inclouen també s’hi discuteixen altres aspectes rellevants, sobretot pel que fa la biostratigrafia i les implicacions paleoambientals de determinats tàxons. Malgrat que la majoria de capítols de l’apartat de Resultats se centren només en alguns tàxons concrets, a la Discussió i Conclusions es proporciona una revisió actualitzada de tot el registre dels quelonis fòssils del Neogen i Quaternari de Catalunya.

## **1.2. Estructura de la tesi**

Aquest tesi no s’estructura de manera clàssica, sinó com a compendi de

publicacions. Aquestes inclouen majoritàriament articles o capítols de llibre publicats, malgrat que algunes corresponen a manuscrits inèdits enviats o en revisió per a la seva publicació. Aquests documents, que es presenten en l'idioma original (l'anglès), constitueixen els diversos capítols que configuren el bloc de Resultats de la tesi i, juntament amb els continguts de la resta de blocs (en català), constitueixen el conjunt de la tesi. Així doncs, la tesi s'estructura en un total de quatre blocs (Introducció, Resultats, Discussió i conclusions, i Bibliografia), que al seu torn s'organitzen en els dotze capítols següents:

**I. Introducció.** Aquest primer bloc introductorí inclou un capítol inicial en què s'exposen la motivació i els objectius d'aquesta tesi (inclosa una breu ressenya històrica sobre la recerca prèvia sobre els amfibis i rèptils fòssils de Catalunya), i també s'explica com s'estructura la tesi. En el segon capítol, s'explica què són els testudins (el grup objecte d'aquesta tesi doctoral), tot proporcionant un resum de la seva classificació actual, de les seves relacions de parentiu, de la seva història evolutiva, i de la seva biologia i anatomia. En el tercer capítol, s'exposa el context geogràfic i geològic de les dues zones d'estudi (la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona). I, finalment, en el quart capítol es descriuen breument els materials i mètodes comuns a tota la tesi, inclosos tant el material d'estudi i la mostra de comparació, com les principals metodologies emprades i les mesures preses.

**II. Resultats.** Aquest segon bloc constitueix la principal contribució científica d'aquesta tesi i s'estructura en un total de sis capítols, els quals corresponen a diverses publicacions científiques de l'autor. En concret, a dos capítols de llibres (l'un ja publicat, l'altre enviat per a la seva publicació) i quatre articles (dels quals, tres publicats i l'altre actualment en revisió). A diferència de la resta de la tesi, aquests capítols es reproduïxen en el format i l'idioma original (l'anglès) de les diverses publicacions. Abans de cada capítol, es proporciona la citació bibliogràfica completa i s'especifica breument quina ha estat la contribució de l'autor de la tesi a cadascun d'ells. El capítol 5 ("Una revisió de la diversitat filogenètica amenaçada dels Testudines vivents a partir d'una revisió de la complexa història evolutiva de les tortugues") complementa la introducció, tot proporcionant una visió evolutiva de la diversitat actual d'aquest grup. En els capítols 6 al 9, es realitzen aportacions taxonòmiques i/o filogenètiques més concretes per a

determinats testudins fòssils del Neogen i Quaternari de Catalunya. Així, en el capítol 6 (“Primeres restes cranials de *Cheirogaster richardi* (Testudines: Testudinidae) del Miocè superior de l’Ecoparc de Can Mata (conca del Vallès-Penedès, NE de la península Ibèrica”), es revisa la validesa taxonòmica d’aquesta espècie (actualment, *Titanachelon richardi*) a partir de noves restes cranials de la zona dels Hostalets de Pierola. En el capítol 7 (“La tortuga miocena *Testudo catalaunica* Bataller, 1926 i una filogènia revisada de les espècies extintes del gènere *Testudo* (Testudines: Testudinidae)”, es proporciona una revisió taxonòmica d’aquesta espècie així com una filogènia actualitzada dels membres actuals i fòssils del gènere *Testudo*. En el capítol 8 (“Taxonomia del subgènere *Temnoclemmys* Bergounioux, 1958 (Testudines: Geoemydidae: Ptychogasterinae) a partir de material nou de la conca del Vallès-Penedès (NE de la península Ibèrica)”)), es revisen les restes de les tortugues d’aigua dolça de la subfamília Ptychogasterinae procedents del Vallès-Penedès, amb èmfasi en la diagnosi del subgènere *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*). Al seu torn, en el capítol 9 (“Revisió de la tortuga extinta del Plistocè *Testudo lunellensis* Almera & Bofill, 1903 de la Cova de Gràcia (Barcelona, Espanya)”)), es reescriu aquesta espècie fòssil del pla de Barcelona. Finalment, el capítol 10 (“Amfibis i rèptils del Miocè de la conca del Vallès-Penedès”) proporciona una revisió actualitzada de tota l’herpetofauna de la conca esmenada, a partir de tots els materials disponibles en l’actualitat.

**III. Discussió i conclusions:** En aquest tercer bloc, s’analitzen i sintetitzen les dades reportades als diferents capítols del Bloc II (Resultats). Més específicament, al capítol 11 (Discussió), es discuteixen els principals resultats de la tesi, no només els d’uns capítols respecte dels altres, sinó també amb relació a altres publicacions recents que són rellevants. S’emfatitzen les implicacions dels resultats de la tesi, no només per al coneixement paleofaunístic del Neogen i Quaternari de Catalunya, sinó sobretot pel que fa al coneixement de l’evolució dels testudins en el seu conjunt. Al seu torn, el capítol 12 sintetitza els diversos punts discutits en el capítol anterior, tot proporcionant un resum de les principals conclusions de la tesi i de les perspectives per al futur.

**IV. Bibliografia.** Els diversos capítols del bloc II corresponen a publicacions (articles i capítols de llibre, ja siguin publicats, en revisió o enviats) i, per tant, cada un d’ells té la seva pròpia secció de referències. Així doncs, la literatura llistada en aquest quart bloc correspon a les citacions bibliogràfiques de la resta de blocs (I, III i IV).

## CAPÍTOL 2. ELS TESTUDINS O QUELONIS

### 2.1. Sistemàtica i filogènia

**2.1.1. Els testudins o quelonis.** Els testudins (Testudines Batsch, 1788) són un ordre de rèptils de diversitat moderada, amb un total de 335 espècies actuals (Turtle Taxonomy Working Group, 2014), que es caracteritzen per presentar una closca òssia o cartilaginosa, desenvolupada a partir de les costelles, que actua com escut defensiu davant dels depredadors (Hutchinson, 1966). Aquesta closca, generalment constituïda per plaques òssies recobertes d'escates còrnies (excepte en els trioníquids i els caretoquèlids; Meylan, 1987; Cogger & Zweifel, 1998), és una de les principals adaptacions d'aquest grup (Vitt & Caldwell, 2014). Justament d'aquesta característica se'n deriva el nom del grup, a partir del mot llatí *testudo* (literalment, "closca de tortuga" i, per extensió, "tortuga"), al seu torn relacionat etimològicament amb el llatí *testa* ("closca"). Aquest mateix ordre s'havia anomenat també quelonis (Chelonia Ross & Macartney in Cuvier, 1802), derivat de la paraula grega χελώνη (literalment, "tortuga"). Actualment, aquest tàxon nominal ha caigut en desús, però tanmateix el terme 'quelonis' encara s'utilitza molt freqüentment de manera informal, sobretot entre veterinaris, conservacionistes i altres científics especialistes en aquest grup (Brennessel, 2006). Pel que fa als noms vulgars, en català (i castellà) el terme 'tortuga' s'utilitza per a totes les espècies de testudins, tot distingint entre tortugues marines, dulciaquícules i terrestres (Merchán & Martínez-Silvestre, 1999). En canvi, en anglès la utilització del terme genèric *turtle* varia d'una regió a una altra. A l'Amèrica del Nord, tots els testudins són anomenats *turtles* (Fergus, 2007), tot i distingir *terrapins* (tortugues dulciaquícules), *tortoises* (tortugues terrestres) i *sea turtles* (tortugues marines). A la Gran Bretanya, en canvi, reserven el terme *turtle* per a les espècies aquàtiques (tant d'aigua dolça com marines) i, per tant, no l'empren per a referir-se a les tortugues terrestres o *tortoises* (Ernst & Lovich, 2009).

**2.1.2. La posició filogenètica dels quelonis.** Degut al canvi progressiu dels principis teòrics de la sistemàtica, juntament amb els avenços del coneixements sobre la filogènia dels quelonis vius i fòssils (vegeu, entre d'altres, Gaffney & Meylan, 1988; Gauthier et al.,



1988; Reisz & Laurin, 1991; Lee, 1997; deBraga and Rieppel, 1997; Müller, 2004; Joyce et al., 2004; Bhullar & Bever, 2009; Barley et al., 2010; Hedges, 2012), la classificació taxonòmica o sistemàtica d'aquest grup ha canviat considerablement al llarg dels anys. En aquest estudi, empraren una sistemàtica dels testudins (Taula 2.1) basada en els estudis morfològics més recents de Joyce (2007), Sterli et al. (2010, 2013) i Anquetin (2012) per als tàxons extints, així com els estudis moleculars de Thomson & Shaffer (2010) i Crawford et al. (2015) pel que fa als tàxons actuals.

L'ordre Testudines Batsch, 1788 es considera un clade o grup estrictament monofilètic (Wagler, 1830; Smith, 1933; Mertens & Wermuth, 1955; Gaffney, 1975b; Młynarski, 1976; Ernst & Barbour, 1989; Iverson, 1992; Pough et al., 2009; Fritz & Havaš, 2007). La forma d'amagar el cap dins la closca ha estat sempre molt important per a la sistemàtica dels testudins (Cope, 1865, 1868a; Gaffney, 1975b; Joyce, 2007). Així, els testudins es divideixen en dos subordres: els Pleurodira Cope, 1865, caracteritzats per replegar el coll i el cap lateralment al llarg de la closca; i els Cryptodira Cope 1868a, caracteritzats pel fet d'abaixar el coll i amagar-lo directament dins la closca. Malgrat que aquesta distinció data de finals del segle XIX (Cope, 1865; 1868a), no fou fins al segle XX quan s'abordà més seriosament la filogènia dels testudins per Williston (1917), en el seu tractat fonamental de filogènia i classificació dels Amniota Haeckel, 1866. Aquest tractat recopila en gran mesura les idees prèvies d'Osborn (1903) i es fonamenta en el nombre d'obertures presents a la regió temporal del crani (finestres temporals; Fig. 2.1A-D). Segons això, es distingirien quatre grups principals d'amniotes: (1) els anàpsids (Fig. 2.1A; sense finestres temporals, per exemple, les tortugues i diversos rèptils basals); (2) els sinàpsids (Fig. 2.1B; amb una única obertura darrere l'òrbita, com és el cas dels mamífers); (3) els diàpsids (Fig. 2.1C; amb un parell d'obertures darrere les òrbites, com en els escamosos); i (4) els euriàpsids (Fig. 2.1D; amb una única obertura superior darrere l'òrbita, com per exemple els ictiosaures). Aquesta classificació considerava la condició anàpsida com la més primitiva i, per tant, segons aquest criteri les tortugues s'haurien de considerar els amniotes actuals més basals. Aquest esquema va ser molt influent al llarg del segle XX, i va donar lloc a considerar com ancestres dels quelonis diversos grups de tetràpodes anàpsids del Permià i el Triàsic, com per exemple els pareiasaures (Gregory, 1946), els diadèctids (Olson, 1947), o els captorínids (Carroll, 1969). Així, Olson (1947)

**Taula 2.1.** Sistemàtica dels Testudines (fins al rang de família) adoptada en aquest treball, i elaborada a partir de Joyce (2007), Anquetin (2012) i Sterli et al. (2010, 2013) per als tàxons extints (denotats amb una daga), i Thomson & Shaffer (2010) i Crawford et al. (2015) per als tàxons actuals. S'inclouen també tres famílies del clade Testudinata que tanmateix no pertanyen als Testudines (assenyalades amb un asterisc).

Classe Sauropsida Watson, 1957

Infraclasse Lepidosauromorpha Benton, 1983

Ordre incertae sedis

Família Australochelyidae Gaffney & Kitching, 1994†\*

Família Chengyuchelyidae Yeh, 1990†\*

Família Meiolaniidae Lydekker, 1889†\*

Ordre Testudines Batsch, 1788

Subordre Pleurodira Cope, 1865

Superfamília Pelomedusoidea Cope, 1868b

Família Chelidae Gray, 1825

Família Pelomedusidae Cope, 1868b

Família Podocnemididae Cope, 1868a

Subordre Cryptodira 1868a

Infraordre Paracryptodira Gaffney, 1975a†

Família Pleurosternidae Cope, 1868c†

Família Baenidae Cope, 1882†

Infraordre Eucryptodira Gaffney 1975b†

Família Eurysternidae Dollo, 1886†

Família Macrobaenidae Sukhanov, 1964†

Família Plesiochelyidae Rüttimeyer, 1873†

Família Sinemydidae Yeh, 1963†

Família Solemydidae Lapparent & Murelaga, 1996†

Família Thalassemydidae Zittel, 1889†

Família Xinjiangchelyidae Nesov in Kaznyshkin et al., 1990†

Superfamília Trionychoidea Gray, 1825

Família Carettochelyidae Boulenger, 1888

Família Trionychidae Gray, 1825

Superfamília Kinosternoidea Agassiz, 1857

Família Chelydridae Gray, 1831

Família Dermatemydidae Gray, 1870

Família Kinosternidae Agassiz, 1857

Superfamília Chelonioidea Opper, 1811

Família Cheloniidae Opper, 1811

Família Dermochelyidae Fitzinger, 1843

Superfamília Testudinoidea Batsch, 1788

Família Haichemydidae Sukhanov & Narmandakh, 2006†

Família Lindholmemydidae Chkhikvadze, 1970†

Família Sinochelyidae Chkhikvadze, 1970†

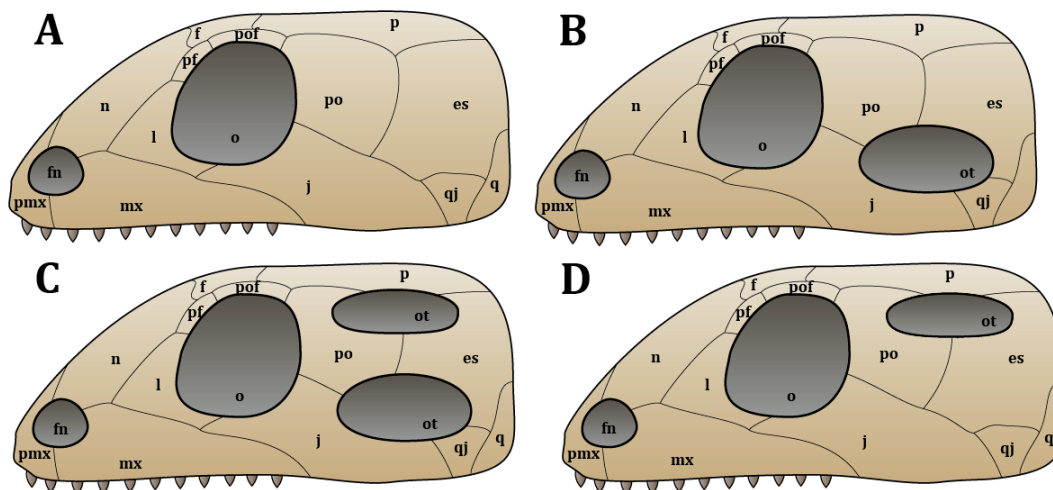
Família Platysternidae Gray, 1869

Família Emydidae Rafinesque, 1815

Família Geoemydidae Theobald, 1868

Família Testudinidae Batsch, 1788

encunyà la subclasse Parareptilia Olson, 1947 per referir-se als quelonis i altres grups de rèptils extingits del Paleozoic com per exemple els pareiasaures, els diadèctids o els captorínids, en oposició a la resta dels “veritables rèptils” o Eureptilia Olson, 1947, clade format per tots els Diapsida i els Cotylosauria Cope, 1880 (l'ordre de rèptils més primitius).



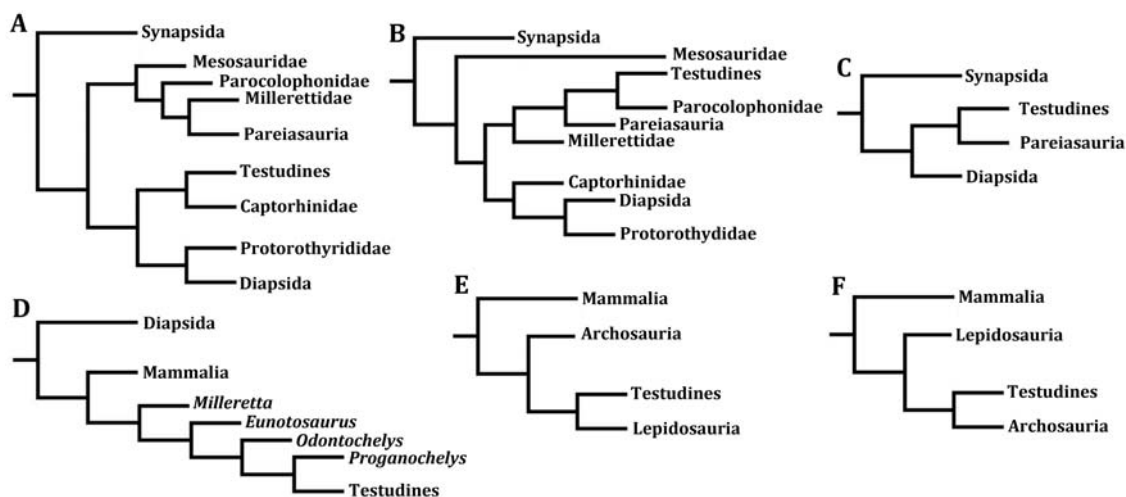
**Figura 2.1.** Les quatre configuracions de les finestres temporals en els amniotes: **A**, anàpsids; **B**, sinàpsids; **C**, diàpsids; **D**, euriàpsids. Abreviatures: **es**, escamós; **f**, frontal; **fn**, fossa nasal; **j**, jugal; **l**, lacrimal; **mx**, maxil·lar; **n**, nasal; **o**, òrbita; **ot**, obertura temporal; **p**, parietal; **pf**, prefrontal; **pmx**, premaxil·lar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **q**, quadrat; **qj**, quadratojugal. Figura modificada a partir d'un original de Petter Bøckman a Wikimedia Commons ([http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Skull\\_comparison.png](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Skull_comparison.png)).

Tot i que la regió temporal proporciona una valuosa informació sobre la filogènia dels amniotes, durant tot el segle XX diversos estudis més complets (basats en més tàxons) van constatar que la classificació de Williston (1917) era massa simplista, ja que molts dels grups prèviament considerats homogenis en referència a les finestres temporals presentaven en realitat múltiples condicions (e.g., Dilkes, 1998; Rieppel, 2000b; Tsuji & Müller, 2009). Addicionalment, anàlisis filogenètiques posteriors han conclòs que el nombre de finestres temporals ha canviat diverses vegades al llarg de l'evolució dels amniotes (e.g., Müller, 2003). En particular, com a hipòtesi alternativa al model de Williston, diversos autors (Broom, 1924; Goodrich, 1930; DeBeer, 1937) van incloure les tortugues dins dels diàpsids (la qual cosa implicaria la pèrdua de totes dues finestres temporals; Rieppel & deBraga, 1996; deBraga & Rieppel, 1997; Rieppel, 2000a). Al seu torn, Watson (1957) destacà la presència d'escates epidèrmiques de queratina als testudins, i creà la classe Sauropsida Watson, 1957 per incloure els quelonis juntament

amb els ocells i la resta de rèptils. En canvi, Benton (1983) es fonamentà en la hipòtesi dels testudins com a diàpsids i altres característiques (metabolisme de sang freda, locomoció primitiva basada en un moviment sinusoïdal del tronc i de la cua, i cintura escapular caracteritzada pel lliscament dels coracoides i l'estern per a una gambada més llarga) per incloure els quelonis dins la infraclasse Lepidosauromorpha Benton, 1983, juntament amb superordre Lepidosauria Haeckel, 1866, que inclou els Squamata Opperl, 1811 i els Rhynchocephalia Günther, 1867. Més recentment, i gràcies als grans avenços en els estudis moleculars (e.g., Shaffer et al., 1997; Fujita et al., 2004; Krenz et al., 2005; Parham et al., 2006a; Barley et al., 2010), s'ha pogut descartar la primera de totes aquestes hipòtesis, basada en la suposada relació entre les tortugues i els pararèptils (Gauthier et al., 1988). Alguns estudis moleculars (Zardoya & Meyer, 1998; Iwabe et al., 2004; Roos et al., 2007; Katsu et al., 2010; Lyson et al., 2012) i anàlisis cladístiques basades en les troballes fòssils més recents (Joyce, 2015; Schoch & Hans-Dieter, 2015) donen suport a considerar els quelonis com el grup germà dels lepidosaures. Alhora, però, també s'ha plantejat una tercera hipòtesi alternativa, que postula una relació més estreta de les tortugues amb els arcosaures (Crawford et al., 2012; Fong et al., 2012; Shaffer et al., 2013; Wang et al., 2013; Field et al., 2014). El debat sobre la posició filogenètica de les tortugues amb relació als seus avantpassats amniotes encara no s'ha resolt de manera concloent.

Les relacions filogenètiques dels quelonis amb la resta d'amniotes han estat estudiades a partir d'enfocaments diversos, incloent-hi la paleontologia, l'anatomia comparada, la biologia del desenvolupament, i les anàlisis filogenètiques moleculars. Tanmateix, encara no s'ha assolit un consens sobre la posició que ocupen els Testudinata, això és, el clade que inclou els amniotes amb una closca totalment desenvolupada (completament tancada pels diferents elements plastrals i les respectives plaques de la cuirassa; Gaffney & Meylan, 1988; Joyce et al., 2004; Joyce, 2015), dins de la filogènia d'aquest grup (Werneburg & Sánchez-Villagra, 2009). S'han proposat fins a deu hipòtesis filogenètiques diferents, però cap d'elles no ha tingut una acceptació general (Figura 2.2). Així, s'ha suggerit que els testudinats són el grup germà dels següents grups: els Thecodontia (incloent-hi els Mammalia i els Archosauria; Gardiner, 1993); els Sauria (Caspers et al., 1996); els Sphenodontia (Fushitani et al., 1996); els Archosauria

(Kumazawa & Nishida, 1999); els Crocodylia (Hedges & Poling, 1999); els Lepidosauria (Zardoya & Meyer, 2000); i, fins i tot, les Aves (Pollock et al., 2000). La majoria d'aquestes hipòtesis, però, s'han proposat sense tenir en compte els tàxons extints. Estudis morfològics i moleculars més recents, que han considerat tant els amniotes extints com els actuals, donen suport només a tres possibles hipòtesis filogenètiques per als testudinats:



**Figura 2.2.** Les tres principals hipòtesis filogenètiques dels testudins amb relació a la resta d'amniotes, segons diversos anàlisis morfològics (A–D) i moleculars (E–F): **A**, Gauthier et al. (1988); **B**, Laurin & Reisz (1995); **C**, Lee (1997); **D**, Lyson et al. (2010); **E**, deBraga & Rieppel (1997); **F**, Hugall et al. (2007).

(1) Segons l'anàlisi filogenètica de Gauthier et al. (1988), els Amniota es dividrien en dos clades, els Parareptilia i els Reptilia (Fig. 2.2A; vegeu també Gauthier, 1994), i aquests darrers al seu torn en dos subclades, els Anapsida (Captorhinidae Case, 1911 + Testudines) i els Romeriida Gauthier et al., 1988 (Diapsida + Protorothyridae Price, 1937). En canvi, Laurin & Reisz (1995) van proporcionar un cladograma totalment diferent (Fig. 2.2B), en què la família Mesosauridae Baur, 1889 seria el grup germà dels Reptilia, que al seu torn es dividrien en Parareptilia i Eureptilia. Segons aquest esquema, els Testudines formarien part dels Parareptilia, i dins d'aquests constituïrien el grup germà dels Paracolophonidae (Fig. 2.2B; Laurin & Reisz, 1995). Altres autors posteriors també han obtingut cladogrames que situen els Testudines com a Parareptilia, ja sigui com a grup germà dels Pareiasauria i més estretament emparentats amb els diàpsids que no pas amb els mamífers (Fig. 2.2C; Lee, 1997), o bé com a grup germà, successivament, de *Proganochelys* Baur, 1887, *Odontochelys* Li et al., 2007 i *Eunotosaurus* Seeley, 1892, i més

estretament emparentats amb els mamífers que no pas amb els diàpsids (Fig. 2.2D; Lyson et al., 2010).

(2) Els Testudines estarien relacionats amb els Eureptilia (Fig. 2.2E) i, més concretament, serien el grup germà dels Lepidosauria (Rieppel, 1994, 1995; deBraga & Rieppel, 1997). Aquesta hipòtesi, basada inicialment en les similituds cranials dels testudins amb els diàpsids, ha recolzat posteriorment també en estudis moleculars (e.g., Zardoya & Meyer, 1998; Iwabe et al., 2004; Roos et al., 2007; Katsu et al., 2010).

(3) Els Testudines serien diàpsids, com en la hipòtesi anterior, però estretament relacionats amb els Archosauria Cope, 1869, el clade que inclou els cocodrils i les aus (Fig. 2.2F: e.g., Hugall et al., 2007; Shedlock et al., 2007; Evans, 2009; Evans & Borsuk-Białynicka, 2009; Wang et al., 2013). En particular, Wang et al. (2013) per primer cop van analitzar molecularment una àmplia mostra de quelonis actuals, incloent-hi els genomes complets de dues espècies, i van concloure que les tortugues haurien perdut secundàriament les dues finestres temporals. Segons aquesta hipòtesi, els Parareptilia serien un grup totalment extingit amb un crani convergent amb el dels quelonis

**2.1.3. Principals grups de quelonis.** Com ja s'ha esmentat més amunt, les tortugues actuals es divideixen en dos subordres (Turtle Taxonomy Working Group, 2014): els Cryptodira Cope, 1868a, amb 253 espècies actuals; i els Pleurodira Cope, 1865, amb 82 espècies actuals. Els pleurodirs, al seu torn, es divideixen en només tres famílies actuals: Chelidae Gray, 1825, Pelomedusidae Cope, 1868b, i Podocnemididae Cope, 1868a, que alhora formen la superfamília Pelomedusoidea Cope, 1868b (Taula 2.1). Pel que fa al subordre Cryptodira, se'n distingeixen onze famílies actuals que s'agrupen en quatre superfamílies: els Trionychoidea Fitzinger, 1826, que inclouen les famílies Trionychidae i Carettochelyidae; els Kinosternoidea Agassiz, 1857, que inclouen les famílies Dermatemydidae, Kinosternidae i Chelydridae; els Chelonioida Opperl, 1811, que engloben les famílies Cheloniidae i Dermochelyidae; i els Testudinoidea Batsch, 1788, que inclouen quatre famílies actuals (Emydidae, Geoemydidae, Platysternidae i Testudinidae), a més d'altres extintes.

**2.1.4. La filogènia dels quelonis actuals.** Tot i els avenços dels últims anys pel que fa a la sistemàtica dels vertebrats en general, la filogènia dels quelonis encara no està del

tot ben resolta, degut principalment a la manca d'estudis moleculars mitjançant tècniques genòmiques (Thomson & Shaffer, 2010). Fins i tot, les relacions filogenètiques entre diverses famílies de testudins són encara incertes (Shaffer et al., 1997; Gaffney et al., 2006; Barley et al., 2010). A l'hora d'avaluar les possibles relacions filogenètiques entre els diferents grups actuals de quelonis, a continuació tindrem en compte les dades moleculars més recents (Crawford et al., 2015). Tant les dades morfològiques com les moleculars donen suport a l'existència de dos grups monofilètics de quelonis: els pleurodirs i els criptodirs (Fig. 2.3). En el cas dels criptodirs, hi ha un debat sobre la família dels trioníquids, que segons els estudis morfològics constituïrien simplement una família dintre dels criptodirs (Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney et al., 1991; Gaffney, 1996), mentre que segons els estudis moleculars podrien ser el grup germà de la resta de criptodirs (Shaffer et al., 1997; Fujita et al., 2004; Krenz et al., 2005), el grup germà dels pleurodirs (Sterli, 2010), o bé el grup germà de criptodirs + pleurodirs (Barley et al., 2010). Segons Crawford et al. (2015), la primera de les hipòtesis moleculars és la més consistent amb el registre fòssil, segons el qual els trioníquids serien el llinatge més antic de criptodirs (Fig. 2.3). Els estudis moleculars publicats durant la darrera dècada han dut a la definició de tota una sèrie de grups per designar els diversos clades de quelonis (Joyce et al., 2004; Danilov & Parham, 2006; Knauss et al., 2011; Joyce et al., 2013). Així, el clade que inclouria tots els criptodirs no trioníquids correspon, segons Danilov & Parham (2006), als Durocriptodira (Fig. 2.3), al seu torn dividit en dos clades distints: els Americhelydia, erigit per Joyce et al. (2013), i que estaria constituït per les superfamílies Chelonioidea i Kinosternoidea; i els Testudinoidea, que inclouen més de la meitat dels quelonis actuals (Claude & Tong, 2004).

Respecte als Americhelydia, aquest clade inclou diversos llinatges que comparteixen un ancestre comú del Cretaci de l'Amèrica del Nord (Joyce et al., 2013). Tanmateix, mentre que els kinosternoïdeus són endèmics de l'Amèrica del Nord, els quelonioïdeus (tortugues marines) tenen una distribució oceànica cosmopolita. Malgrat que la filogènia interna dels quelònids actuals està ben resolta, no està clar si van divergir d'altres Americhelydia durant el Cretaci (Zangerl, 1953; Hirayama, 1998; Joyce, 2007). Al seu torn, els testudinoïdeus es divideixen en dos clades (Spinks et al., 2004; Parham et al., 2006b): el dels Testuguria, definit per Joyce et al. (2004) i que inclou les tortugues terrestres

(Testudinidae) i dulciaqüícoles (Geoemydidae); i els Emysternia, erigit recentment per Crawford et al. (2015), per referir-se al clade dels Emydidae + Platysternidae. La posició filogenètica d'aquesta segona família, que inclou *Platysternon megacephalum* Gray, 1831, no s'ha establert fins recentment. Algunes de les primeres filogènies moleculars situaven aquesta espècie fora dels testudinoïdeus (Shaffer et al., 1997) o com a grup germà dels Testuguria (Krenz et al., 2005), fins que posteriorment es va constatar que, en realitat, era el grup germà dels Emydidae (Parham et al., 2006a; Barley et al., 2010; Crawford et al., 2015).

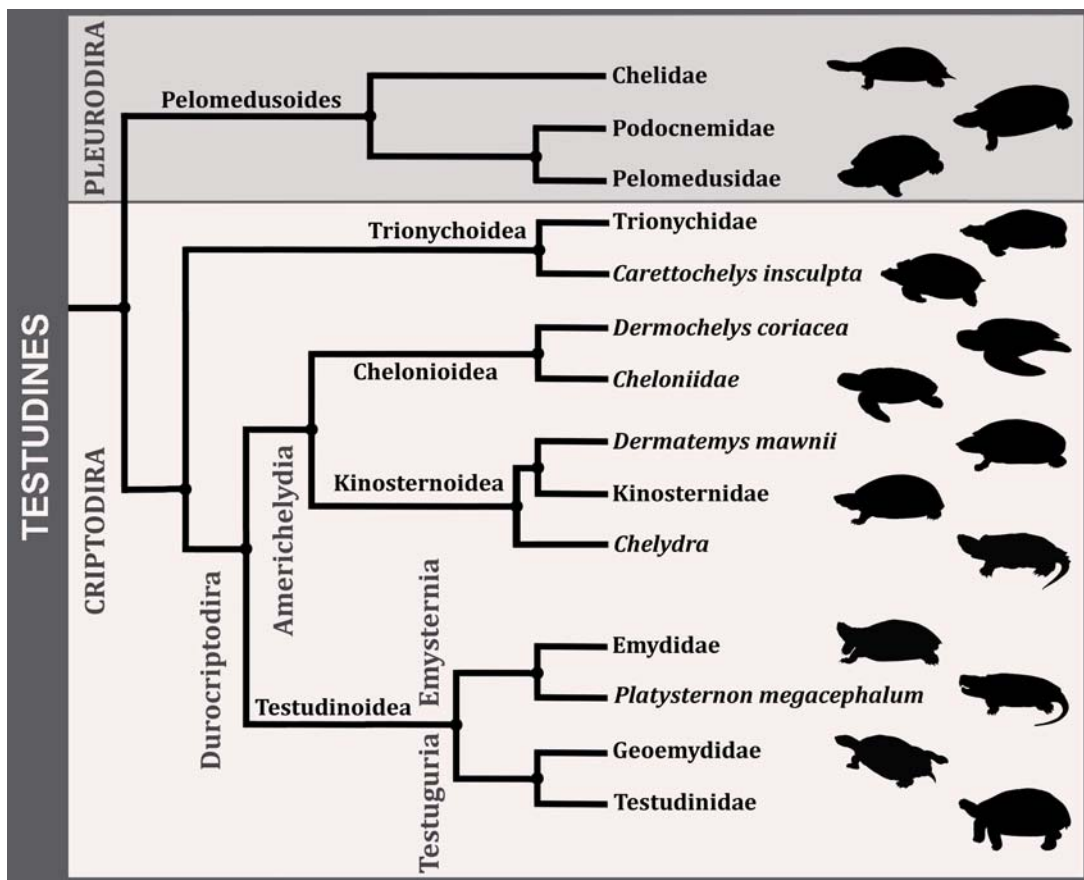


Figura 2.3. Arbre filogenètic dels principals llinatges de les tortugues actuals, basat en Crawford et al. (2015).

## 2.2. Història evolutiva

**2.2.1. L'origen dels quelonis.** L'origen de l'inusual pla corporal dels quelonis és encara una de les qüestions pendents més interessants pel que fa a l'evolució dels vertebrats (Gilbert et al., 2001; Rieppel, 2001). El debat és molt complex, ja que implica

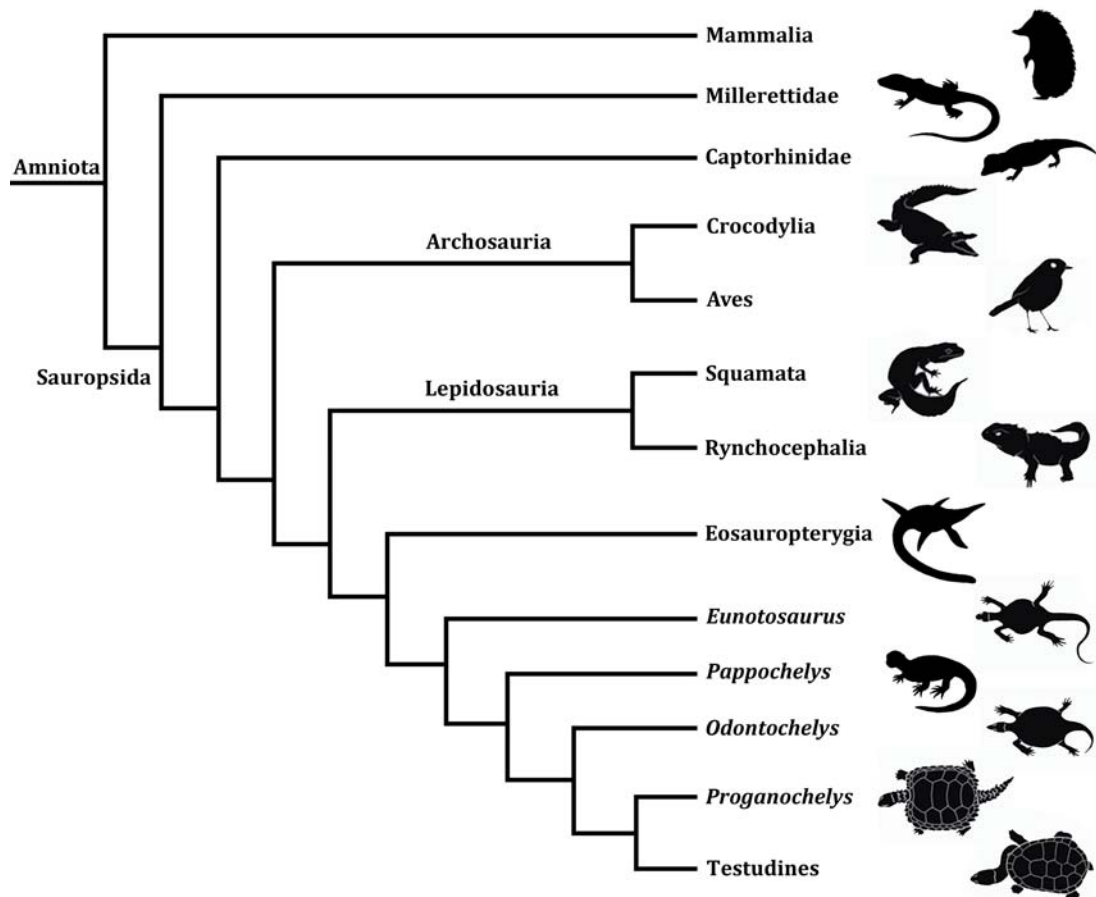


diverses qüestions interrelacionades: les relacions filogenètiques dels quelonis amb la resta d'amniotes actuals (e.g., Zardoya & Meyer, 1998; Tzika et al., 2011; Field et al., 2014); quins en són els parents extints més propers (e.g., Laurin & Reisz, 1995; deBraga & Rieppel, 1997; Lee, 1997; Carroll, 2013; Schoch & Hans-Dieter, 2015); la recol·locació de la cintura escapular dintre de la caixa toràcica (Nagashima et al., 2009, 2012, 2013; Lyson & Joyce, 2012; Lyson et al., 2013a); l'origen de la closca (e.g., Burke, 1989; Rieppel, 2001; Nagashima et al., 2007; Scheyer et al., 2008; Joyce et al., 2009; Lyson et al., 2013b); i, finalment, si l'origen evolutiu de la closca es va produir en un medi aquàtic o bé terrestre (e.g., Rieppel & Reisz, 1999; Joyce & Gauthier, 2004; Scheyer & Sander, 2007).

El descobriment recent de dos tàxons extints basals, *Odontochelys semitestacea* Li et al., 2008, del Triàsic Superior de la Xina, i *Pappochelys rosinae* Schoch & Hans-Dieter, 2015, del Triàsic Mitjà d'Alemanya, han aportat molta llum sobre l'origen del grup. Ambdues espècies se situen clarament fora del clade dels Testudinata (Gaffney & Meylan, 1988; Joyce et al., 2004; Joyce, 2015). El més remarcable és que aquests nous tàxons revelen que l'origen de la closca de les tortugues es va produir a partir de la interacció de les vèrtebres dorsals, les cintures escapulars, i els gastràlia amb la dermis (com havia estat predit des de fa anys pels biòlegs del desenvolupament; e.g., Zangerl, 1939; Burke, 1989; Gilbert et al., 2001), i no mitjançant la fusió d'aquests elements amb osteoderms, com havien suposat en canvi els paleontòlegs (e.g., Cox, 1969; Lee, 1997; Joyce et al., 2009).

La troballa d'aquests dos tàxons esmentats més amunt ha renovat també l'interès per l'antiga hipòtesi de Watson (1914), que relacionava les tortugues amb *Eunotosaurus africanus* Seeley, 1892, del Permià de Madagascar (Lyson et al., 2010, 2013a, 2014; Carroll, 2013). La hipòtesi, segons la qual *O. semitestacea* estaria estretament emparentada amb les veritables tortugues, ha estat universalment acceptada, en gran mesura degut a la presència d'un plastró plenament desenvolupat (e.g., Nagashima et al., 2009, 2012, 2013; Kuratani et al., 2011; Anquetin, 2012; Hirasawa et al., 2013, 2014). En canvi, la reinterpretació d'*E. africanus* com un tàxon cladísticament intermedi entre els Parareptilia i els Testudines no ha estat generalment acceptada fins al recent descobriment de *P. rosinae* al 2015 (e.g., Kuratani et al., 2011; Nagashima et al., 2012, 2013; Hirasawa et al., 2013, 2014; Schoch & Hans-Dieter, 2015).

**2.2.2. La hipòtesi d'Eunotosaurus.** En la descripció original d'*Eunotosaurus africanus*, Seeley (1892) va adonar-se que la forma i el nombre de vèrtebres dorsals, juntament amb l'expansió de les costelles, eren molt semblants als de les de les tortugues actuals, però va dubtar a l'hora d'incloure aquest tàxon en els testudinats. Watson (1914) va tornar a avaluar *E. africanus* a partir de material addicional, tot ampliant la llista de possibles característiques derivades d'aquest tàxon amb les tortugues (vegeu Lyson et al., 2013a,b; Joyce, 2015): vèrtebres dorsals més allargades que les cervicals i les caudals; presència de nou costelles expandides; desplaçament anterior de les costelles dorsals respecte a les vèrtebres dorsals; i presumpta presència d'ossificacions dèrmiques. Molt després, Parsons & Williams (1961) van desestimar una relació entre *Eunotosaurus* i els testudinats, perquè les costelles d'aquests últims suposadament no serien tan amples com les d'*E. africanus*. Aquesta darrera consideració, malgrat ser incorrecta, va fer que la majoria d'autors posteriors ignoressin completament la hipòtesi d'*Eunotosaurus*.



**Figura 2.4.** Hipòtesi filogenètica més recent sobre la relació dels testudins amb la resta d'amniotes basada en Schoch & Hans-Dieter (2015).

Recentment, els descobriments d'*Odontochelys semitestacea* l'any 2008 i de *Pappochelys rosinae* el 2015 han renovat l'interès pel possible vincle entre *E. africanus* i les tortugues (Lee et al., 2008; Carroll, 2009; Schoch & Hans-Dieter, 2015), ja que tots dos tàxons cobreixen l'aparent salt morfològic entre *E. africanus* i els Testudinata. Aquest vincle, proposat formalment per Lyson et al. (2010), ha recolzat posteriorment sobre altres evidències fòssils (Lyson & Joyce, 2012; Lee, 2013; Lyson et al., 2013a,b, 2014). Així, malgrat que durant molts anys generalment es va descartar una relació estreta entre testudins i els pararèptils (Tsuji & Müller, 2009), des de principis del segle XXI ha guanyat acceptació la hipòtesi que els testudinats no són anàpsids. Així ho indiquen les noves dades embriològiques, moleculars i morfològiques (Lee et al., 2008; Werneburg & Sánchez-Villagra, 2009), juntament amb les evidències paleontològiques esmenades més amunt (Lyson et al., 2010; Schoch & Hans-Dieter, 2015). Aquest últim estudi, en particular, situa els testudinats dins dels Lepidosaus, formant un clade ben suportat amb el gènere *Eunotosaurus* com a representant més basal (Fig. 2.4; Schoch & Hans-Dieter, 2015). Malgrat això, el debat sobre la posició filogenètica de les tortugues encara roman obert i caldran més anàlisis per acabar de confirmar la hipòtesi d'*Eunotosaurus*.

**2.2.3. L'origen de la closca i la recol·locació de la cintura escapular.** La closca dels testudinats és una novetat evolutiva que alguns autors han interpretat com el resultat d'una reorganització radical, en comptes d'un canvi gradual (Gilbert et al., 2001; Rieppel, 2001). La comparació de la caixa toràtica dels pararèptils fòssils *Eunotosaurus*, *Pappochelys*, *Odontochelys* amb la dels testudinats fòssils *Proganochelys* i *Proterochersis* proporcionen una informació molt valuosa sobre l'evolució de la closca (Lyson et al., 2010). Així, la cuirassa s'hauria desenvolupat a partir de l'expansió de les costelles, i les escàpules s'haurien introduït progressivament dintre de la closca, contràriament al patró general de la resta d'amniotes, en què l'escàpula roman fora de la caixa toràtica.

*Eunotosaurus africanus*, del Permià Superior, mostra una sèrie de canvis a la caixa toràtica que són indispensables per a l'evolució posterior de la closca en els testudinats (Nagashima et al., 2009; Joyce, 2015): reducció de les vèrtebres dorsals; formació de nou parells de protocostals a partir de l'expansió de les costelles dorsals; i pèrdua de la musculatura intercostal. Uns 20 milions d'anys més tard, *Pappochelys rosinae* ja presenta

altres característiques dels testudinats (Schoch & Hans-Dieter, 2015): el fèmur amb un trocànter menor ben diferenciat; un procés ventrolateral al pubis; una escàpula amb un procés dorsal alt i prim, i un procés de l'acròmion curt; i, finalment, uns gastràlia aparellats. Més recentment, uns 44 milions d'anys després, *Odontochelys semitestacea* mostra encara més característiques típiques dels testudinats (Li et al., 2008): un plastró completament ossificat; la cua i les extremitats anteriors reduïdes; i tancament de les finestres temporals del crani. La closca d'*Odontochelys*, de fet, s'assembla molt a les primeres etapes embrionàries de la dels testudins actuals, en què només hi ha certa ampliació i aplanament de les costelles dorsals, que no s'expandeixen en forma de plaques costals (Li et al., 2008; Nagashima et al., 2009). Pel que fa a la cintura escapular, les costelles més anteriors d'*Odontochelys* es desenvolupen en direcció posterolateral, cosa que permet que l'escàpula se situï anteriorment a les costelles. En canvi, les costelles dorsals d'*Odontochelys* estan disposades axialment, però no dirigides ventralment; això suggereix que les crestes dels flancs de la closca s'adquirien durant l'etapa embrionària, però no persistien en estadis ontogenètics posteriors, a diferència del que s'observa en els testudins actuals, en què tanquen la closca (Nagashima et al., 2009).

Pel que fa als primers testudinats, en destaca el gènere *Proganochelys* pel fet de ser és el més ben conegut, gràcies a diversos esquelets gairebé complets. Aquest gènere es caracteritza per tenir una closca massiva amb una armadura constituïda per osteoderms en forma de pua, els quals estan situats principalment al coll i la cua (Reisz & Head, 2008). La closca està completament desenvolupada, amb una cuirassa unida al plastró, i les cintures escapular i pelviana s'allotgen dintre de la cavitat toràcica (Gaffney, 1990). En aquest sentit, la cuirassa està formada per la fusió de les plaques neurals amb les vèrtebres toràciques, juntament amb les plaques costals i periferals. En canvi, el plastró està constituït per almenys nou plaques, també fusionades entre si, que són les que conformen la closca dels testudins actuals: l'entoplastró i els dos epiplastrons, hioplastrons, hipoplastrons i xifiplastrons (Zangerl, 1969).

**2.2.4. L'origen terrestre o aquàtic dels testudinats.** En l'actualitat, els testudínids habiten una gran diversitat d'ecosistemes, des de terrestres fins a d'aigua dolça i aigua salada (Marmi & Luján, 2012). La presumpta ecologia original de les tortugues ha estat

clàssicament utilitzada per donar suport a diversos escenaris filogenètics, i viceversa (Joyce & Gauthier, 2004). Així, l'origen aquàtic per les tortugues ha estat afavorit a partir d'una suposada relació estreta amb rèptils marins extints com els sauropterigis (de Braga & Rieppel, 1997). La majoria d'autors, en canvi, han sostingut que les tortugues més antigues eren clarament terrestres (Joyce & Gauthier, 2004; Scheyer & Sander, 2007). Cinc línies d'evidència diferents s'han utilitzat durant l'última dècada per donar suport a la naturalesa terrestre dels primers testudinats (Joyce, 2015):

(1) Les anàlisis morfomètriques de les extremitats anteriors (Joyce & Gauthier, 2004) i el nombre de falanges (Gaffney, 1990, 1996; Sterli et al., 2007) revelen una relació estreta entre la longitud relativa de la mà i la reducció del nombre de falanges en els testudinats amb hàbitats terrestres. Així, les tortugues dulciaqüícoles o marines tenen unes extremitats llargues per funcionar com una pala natatòria; en canvi, les tortugues terrestres tenen unes extremitats més curtes per facilitar la locomoció terrestre (Joyce & Gauthier, 2004).

(2) La morfologia de la closca i de la cintura escapular també revela adaptacions específiques d'un medi o l'altre. En particular, les tortugues terrestres es caracteritzen per una closca en forma de volta, un procés escapular llarg, i un coracoide curt (Sterli et al., 2007). En canvi, les tortugues dulciaqüícoles i marines tenen la closca més plana, el procés escapular curt, i el coracoide llarg, com adaptació a una locomoció exclusivament natatòria (Depecker et al., 2006). Tanmateix, hi ha algunes excepcions a aquest patró (Joyce & Gauthier, 2004), com per exemple la tortuga asiàtica de caixa, *Cuora amboinensis* (Daudin, 1801), que té una closca en forma de volta malgrat ser d'aigua dolça, o la tortuga terrestre africana *Malacochersus tornieri* (Siebenrock, 1903), que té una closca en gran mesura aplanada (Ernst & Barbour, 1989).

(3) Molts dels testudinats basals més ben preservats (amb esquelets pràcticament complets) tenien osteoderms (e.g., Gaffney, 1990; Joyce et al., 2014), els quals són presents només en les tortugues terrestres actuals (Joyce & Gauthier, 2004). De la mateixa manera, almenys dos llinatges de tortugues basals presenten esperons al final de la cua (e.g., Gaffney, 1990, 1996), que és una característica defensiva que no pot ser utilitzada sota l'aigua (Joyce & Gauthier, 2004).

(4) Després de la mort de l'animal, especialment en medis aquàtics, el crani i les

extremitats se separen ràpidament de la closca, de manera que aquests primers elements generalment no es conserven en el registre fòssil (Brand et al., 2000, 2003; Bertini et al., 2006). Per tant, en absència de material cranial, la histologia de la closca proporciona una forma alternativa per inferir l'ecologia de les tortugues extingides (Scheyer & Sander, 2007). Les closques de les tortugues terrestres mostren corticals ben desenvolupades amb una feble vascularització i un os esponjós amb poc teixit trabecular, mentre que les tortugues aquàtiques presenten generalment corticals menys gruixudes amb una major vascularització del teixit ossi i espais relativament grans a l'os esponjós, delimitats per llargues i primes trabècules (Marmi & Luján, 2012). En les tortugues aquàtiques, aquest patró pot ser interpretat com una adaptació per tal d'augmentar la flotabilitat (Scheyer, 2007). Tanmateix, hi ha diverses excepcions (Scheyer, 2007; Joyce, 2015), tant pel que fa a tàxons terrestres amb nivells moderats de vascularització, com *Kinixys homeana* Bell, 1827 i *Chelonoidis carbonaria* (Spix, 1824), com quant a tàxons aquàtics que presenten la típica microestructura òssia terrestre, com *Mauremys mutica* (Cantor, 1842) i *Pangshura tentoria* (Gray, 1834).

(5) Un altre indicador paleoecològic és l'ambient deposicional. Mentre que és fàcil descartar un hàbitat marí per a les tortugues descobertes en sediments terrestres, els quelonis fòssils recuperats en sediments fluvials o marins tant poden ser aquàtics com terrestres, ja que els rius poden transportar restes d'animals terrestres fins i tot cap a ambients marins (Marmi et al., 2009, 2012a). En el cas dels Testudinata més basals, tots els tàxons s'han trobat en sediments terrestres del Triàsic, associats a altres animals terrestres com els dinosaures (Joyce et al., 2009, 2013a). No és fins al Juràssic Mitjà que les tortugues dulciaquícules i marines esdevenen molt abundants arreu del món (e.g., Wing et al., 2012). Això ha estat corroborat per nombroses anàlisis filogenètiques (Danilov & Parham, 2006; Joyce, 2007; Anquetin, 2012), segons les quals els testudinats s'haurien originat a partir d'un avantpassat terrestre, tot descartant qualsevol relació de parentiu amb els sauropterigis.

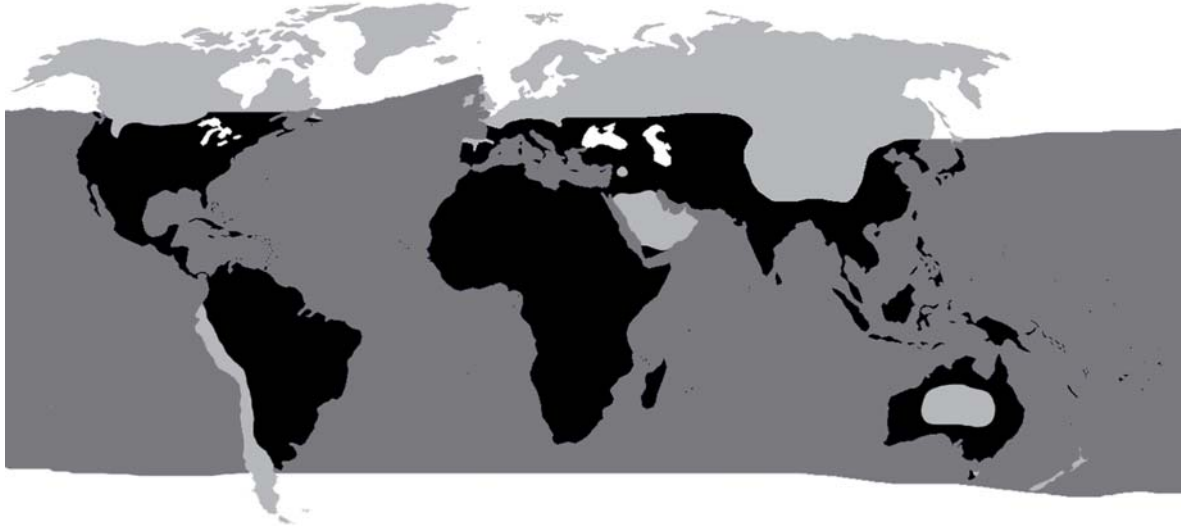
Recentment, l'origen terrestre dels testudinats ha estat desafiat arran del descobriment d'*Odontochelys semitestacea*, ja que les restes procedeixen de sediments dipositats en una petita conca marina (Li et al., 2008). A més, aquests autors van assenyalar que les mans curtes d'*O. semitestacea* eren equivalents en longitud a les de les

tortugues dulciaquícoles actuals que viuen en petits cossos d'aigua estancats. Encara que Li et al. (2008) en cap moment van suggerir explícitament un hàbitat marí per a aquest tàxon, la imatge d'*O. semitestacea* com una prototortuga marina ha estat àmpliament adoptada en innombrables reconstruccions (e.g., Benton et al., 2013). Tanmateix, això és poc probable, perquè ni el tors rígid d'aquest tàxon, ni les seves extremitats curtes i cua llarga i gruixuda, haurien permès una propulsió eficaç en ambients marins (Joyce & Gauthier, 2004). En realitat, els espècimens d'*O. semitestacea* podrien haver estat fàcilment transportat des de qualsevol costa propera o desembocadura d'un riu (Joyce, 2015). Alhora, les mans curtes d'aquest tàxon són característiques de tortugues de zones pantanoses, és a dir, hàbitats d'aigua dolça, en comptes d'aigües marines (Joyce & Gauthier, 2004). De fet, les anàlisis filogenètiques més recents mostren que els testudinats estan estretament relacionats amb els pararèptils, i més específicament amb *Eunotosaurus* o *Pappochelys*, que no tenen adaptacions aquàtiques òbvies i només són coneguts a partir de sediments terrestres (Gow, 1997; Lyson et al., 2010; Schoch & Hans-Dieter, 2015). En conclusió, *Odontochelys semitestacea* va ser probablement una tortuga terrestre i, com a molt, un habitant d'ambients pantanosos d'aigua dolça. Tot i que aquesta conclusió no ajuda a discernir en detall l'origen de les tortugues, sí que demostra que les preferències paleoecològiques d'*O. semitestacea* no poden ser tàcitament utilitzades per donar suport a unes relacions estretes de parentiu amb els sauropterigis marins (Joyce, 2015).

### 2.3. Biologia

**2.3.1. Hàbitat i distribució geogràfica.** Actualment els quelonis habiten tots els continents excepte l'Antàrtida (Fig. 2.5). Concretament, els criptodirs tenen una distribució més ampla que els pleurodirs, ja que els primers es troben a totes les regions tropicals i temperades (llevat de la tortuga llaüt, que es creu que pot passar a prop del Cercle Polar Àrtic durant les migracions; Sherrill-Mix, 2008), mentre que els pleurodirs estan completament restringits geogràficament a l'hemisferi sud (l'Amèrica del Sud, Austràlia, Àfrica i Nova Guinea; Gaffney et al., 2006). Els criptodirs també ocupen una major varietat d'hàbitats (Pough et al., 2009), que inclouen: els oceans, com en el cas de

*Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761); els rius i els estanys, com per exemple en *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758); o ambients estrictament terrestres, com en *Testudo hermanni* Gmelin, 1789. En canvi, els pleurodirs només es troben en ambients d'aigua dolça (Gaffney et al., 2006).



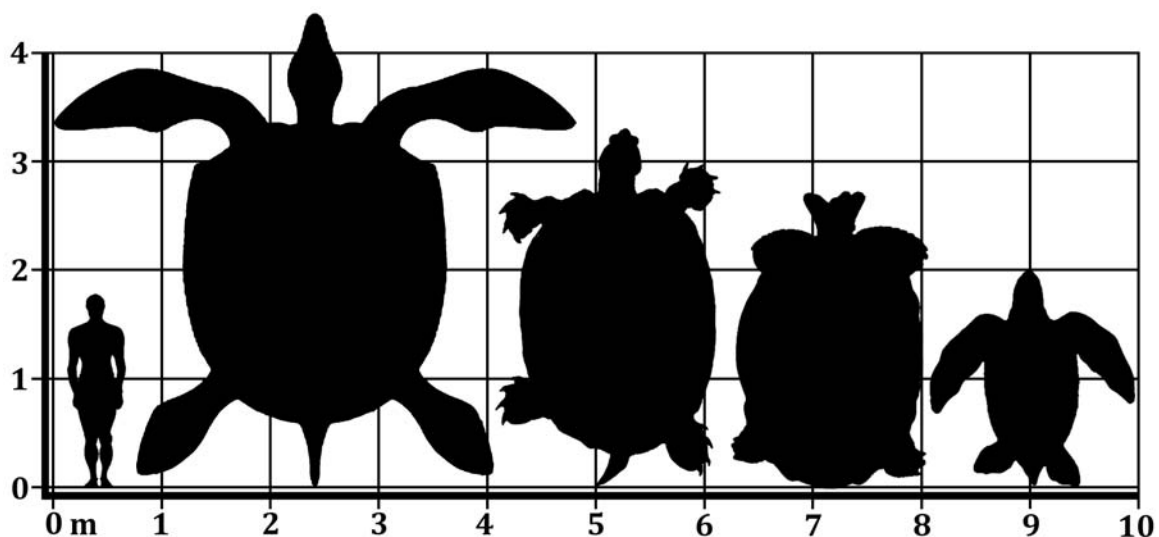
**Figura 2.5.** Distribució actual dels quelonis. El color negre representa l'àrea continental amb tortugues dulciaquícules i/o terrestres, el gris fosc els oceans i mars amb tortugues marines, i el gris clar les regions continentals sense tortugues. Modificat a partir de Cogger & Zweifel (1998).

**2.3.2. Fisiologia i mida corporal.** Les tortugues, com la resta de rèptils, i a l'igual de les aus i els mamífers, són amniotes, respiren aire i no ponen els ous dins de l'aigua, encara que moltes espècies visquin a prop o estrictament dins d'aquest medi (Iverson, 1992). Com la resta de rèptils actuals, els quelonis són ectotèrms, és a dir, regulen la temperatura interna a partir de la temperatura ambiental (Ernst & Barbour, 1989). Tanmateix, algunes espècies marines presenten un metabolisme més elevat, és a dir, una temperatura corporal notablement més alta que la de l'aigua circumdant (Casey et al., 2014).

En termes de mida corporal, els quelonis són força diversos (Ernst & Barbour, 1989), ja que abasten des d'una longitud d'uns 8 cm i una massa de 165 g, en *Homous signatus* (Gmelin, 1789), fins a 2 m i prop de 1.000 kg, en *Dermochelys coriacea* (Fig. 2.6D). Generalment, les tortugues d'aigua dolça són les més petites, però algunes espècies de closca tova de l'Àsia, com *Pelochelys cantorii* Gray, 1864 o *Chitra indica* (Gray, 1830), poden arribar a superar 1 m de longitud (Das, 2008; Das & Singh, 2009). En canvi, les



tortugues terrestres presenten força més variabilitat en mida corporal, i arriben a assolir una longitud de 130 cm i una massa de 300 kg (Chiari, 2009; Bour, 1984), tant a l'espècie actual de les illes Seychelles, *Aldabrachelys gigantea* (Schweigger, 1812), com a les formes insulars de les illes Galápagos, *Chelonoidis nigra* (Quoy & Gaimard, 1824). El registre fòssil ens mostra una gama de mides encara més gran que en l'actualitat, com mostren algunes espècies marines del Cretaci de l'Amèrica del Nord, com *Archelon ischyros* Wieland 1896, que hauria assolit 4,9 m de longitud (Fig. 2.6A) i 2.200 kg de massa (Wieland, 1896, 1902; Derstler, 1992), o *Protostega gigas* Cope, 1871, de fins a 3 m i més de 1.000 kg (Cope, 1871; Hay, 1895; Sternberg, 1905). Al seu torn, entre les espècies dulciaqüícoles fòssils cal destacar *Stupendemys geographicus* Wood, 1976, del Miocè de l'Amèrica del Sud, amb una longitud de més de 3,3 m i una massa de 2.000 kg (Fig. 2.6B), i també *Carbonemys cofrinii* Cadena et al., 2012, del Paleocè del mateix continent, amb 1,73 m i 916 kg (Wood, 1976; Cadena et al., 2012). Finalment, pel que fa a les tortugues terrestres, les espècies de mida més gran serien *Megalochelys sivalensis* Falconer & Cautley, 1837, amb 2,5-2,7 m i uns 3.000-4.000 kg (Fig. 2.6C), i *Meiolania platyceps* Owen, 1886, amb uns 2,5 m i probablement més de 2.000 kg (Owen 1886; Falconer & Cautley, 1837).



**Figura 2.6.** Mida corporal màxima coneguda per les espècies de quelonis fòssils (A–C) i actuals (D): **A**, *Archelon ischyros*; **B**, *Stupendemys geographicus*; **C**, *Megalochelys sivalensis*; **D**, *Dermochelys coriacea*.

**2.3.3. Dieta.** La dieta dels quelonis depèn en gran mesura de l'entorn que habiten. Les tortugues terrestres s'alimenten generalment de plantes, invertebrats i carnyes,

mentre que les tortugues d'aigua dolça són en general carnívores i consumeixen principalment peixos (Highfield, 2000). Al seu torn, les tortugues marines s'alimenten de meduses, esponges i altres organismes de cos tou, tot i que algunes espècies com la tortuga carei, *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766), s'han especialitzat bàsicament en el consum d'esponges (Meylan, 1988).

**2.3.4. Conservació.** El coneixement de la història evolutiva de qualsevol grup d'organismes és crucial per caracteritzar-ne adequadament la diversitat biològica actual. La filogènia és, en si mateixa, el registre de com s'ha generat la biodiversitat i, per tant, esclarir els orígens dels diversos grups de quelonis hauria de contribuir a la seva conservació (Harvey et al., 1996; Purvis et al., 2005). L'extinció d'espècies concretes, o fins i tot de llinatges sencers representats per espècies en perill d'extinció, implicaria la pèrdua d'una part significativa de la història evolutiva dels clades inclosos. Igualment, també és possible extrapolar des del passat cap al present o el futur, per tal de predir l'estat de la biodiversitat en diferents escenaris (Rosenzweig, 2001). A més, les filogènies ben resoltes són importants a l'hora de gestionar la vida salvatge, ja que proporcionen una base científica als programes de conservació de tortugues actuals (O'Brien, 1994).

Segons la International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN, 2015), prop de la meitat de les espècies actuals de quelonis estan amenaçades: 59 espècies estan classificades com a vulnerables, 40 en perill d'extinció, i 30 en perill crític (respectivament, el 20%, 14% i 10% del nombre total d'espècies; Marmi & Luján, 2012). Per tant, una millor comprensió de la història evolutiva dels quelonis és molt important per tal d'estimar la quantitat de diversitat que està en risc d'extinció.

## **2.4. Anatomia**

**2.4.1. El crani.** Els quelonis actuals i extints no només mostren diferents adaptacions cranials, sinó també diferències significatives en la morfologia mandibular (Rieppel, 1993). Així, el crani dels quelonis, com en altres amniotes, està compost per múltiples ossos (Fig. 2.7), alguns parells i d'altres senars, que en conjunt duen a terme, simultàniament, les funcions sensorials i masticatòria, alhora que serveixen per allotjar i protegir del cervell i diversos òrgans dels sentits (Gans, 1993). En el crani dels quelonis,

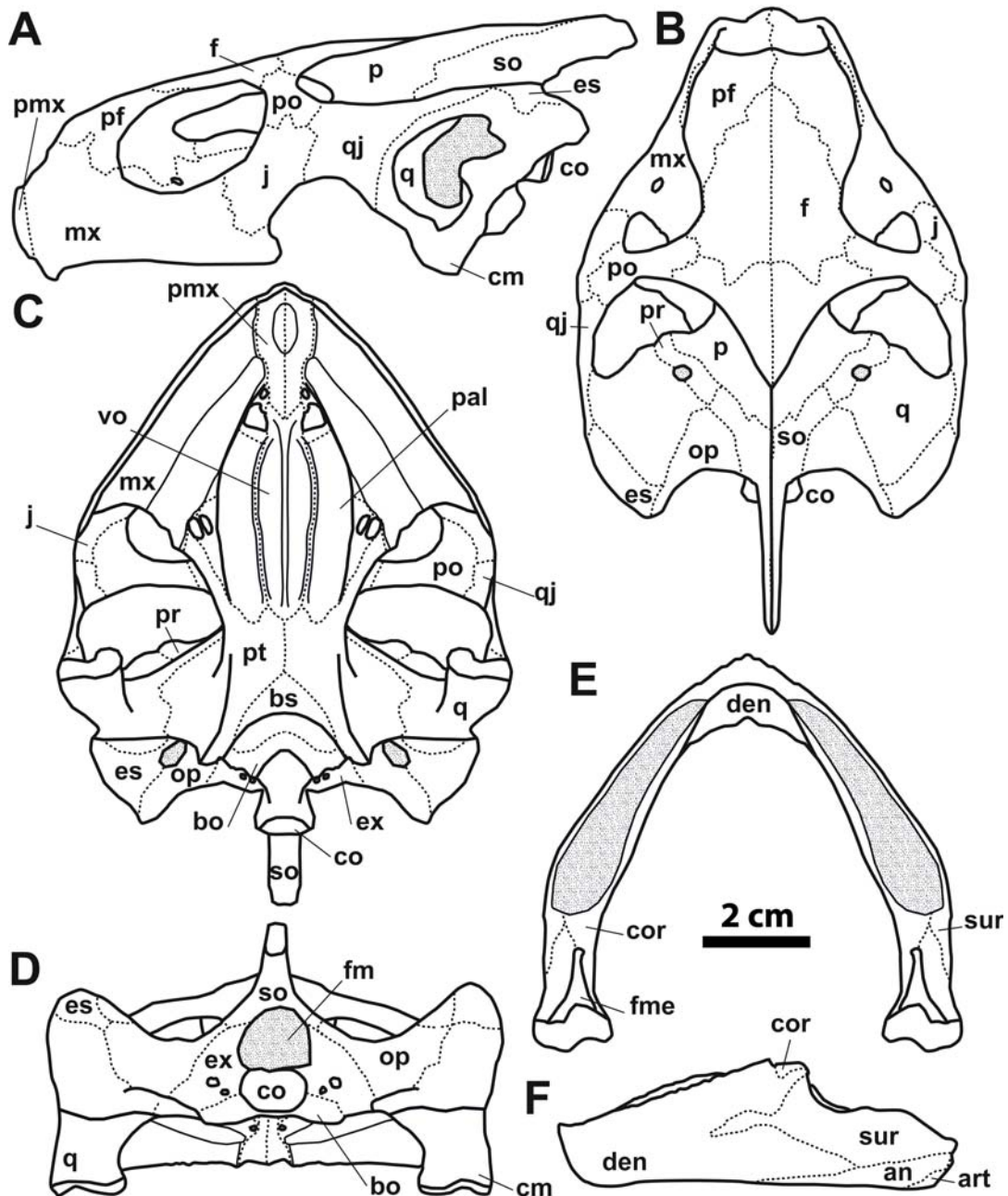
com en altres rèptils, es poden distingir tres tipus d'ossificacions: os dèrmic, cartílag i os de membrana (Patterson, 1977). L'os dèrmic (exosquelet) està relacionat ontogenèticament amb la forma la dermatocrani. En canvi, el cartílag ossi (endosquelet) ossifica en elements cartilaginosa prèviament formats i està representat per ossificacions del neurocrani. Al seu torn, l'os de membrana correspon a les ossificacions endosquelètiques que no estan formades en el cartílag (Stark, 1979).

El neurocrani dels quelonis és reduït i es relaciona principalment amb el desenvolupament dels òrgans dels sentits i el cervell, el qual està protegit íntegrament per la caixa craniana (Gans, 1993). Així, el neurocrani està format pels ossos parells opistòtics, proòtics i supraoccipitals, a més dels senars basiesfenoide, basioccipital i exoccipital. Tots els quelonis tenen un únic còndil occipital (Fig. 2.7), que està format a partir de les contribucions dels dos exoccipitals i del basioccipital (Rieppel, 1993).

El dermatocrani inclou el sostre del crani, el musell, la regió de la galta i els ossos que conformen la mandíbula (excepte l'articular). Així, el dermatocrani inclou els ossos parells frontals, maxil·lars, jugals, postorbitals, parietals, escamosos, palatins, premaxil·lars, prefrontals i quadratojugals. En totes les famílies de testudins hi ha una tendència a la reducció i fenestració del dermatocrani, juntament amb una expansió de la musculatura adductora mandibular (Rieppel, 1993). Alhora, la gran majoria de grups mostren una considerable marginació del dermatocrani per proporcionar més espai per a la musculatura de la mandíbula i per reduir el pes del crani, excepte els Chelonioidea (tortugues marines), que mostrarien només una lleugera marginació (Wyneken & Witherington, 2001). Com en altres grups de rèptils, els quelonis també han desenvolupat un paladar secundari (Gaffney, 1979; Fig. 2.7C).

Quant a l'esplancnocrani, com en la majoria dels amniotes, en els quelonis el crani es connecta amb la mandíbula a través dels ossos quadrat i articular (Rieppel, 1993). Ventralment, cada quadrat suporta un còndil mandibular, el qual s'articula amb la mandíbula (Fig. 2.7A,D). En vista lateral, l'os quadrat forma gran part de la paret de la cavitat timpànica (Fig. 2.7A). Al seu torn, l'aparell hioïdal també està present i comprèn una quantitat variable d'elements (principalment, el cos hioïdal, el procés lingual, i la branca lingual i branquial), segons cadascun dels diversos grups de testudins (Gaffney, 1979). Pel que fa a la mandíbula, la part que correspon a l'esplancnocrani és ocupada pel

cartílag de Meckel (Fig. 2.7E). Alhora, l'esplancnocrani també acull part dels òrgans dels sentits i proporciona la inserció muscular per als músculs de la mandíbula, la gola i el coll (Rieppel, 1993).



**Figura 2.7.** Dibuix esquemàtic del crani (A–D) i de la mandíbula (E–F) de l'espècie extinta *Titanchelon richardi*, en vistes: lateral esquerra A, dorsal B, ventral C, posterior D, visceral, E, lateral esquerra. Abreviatures: an, angular; art, articular; bs, basiesfenoide; bo, basioccipital; cm, còndil mandibular; co, còndil occipital; cor, coronoide; den, dentari; es, escamós: ex, exoccipital; f, frontal; fm, foramen màgnum; fme, fossa de Meckel; j, jugal; mx, maxil·lar; op, opistòtic; p, parietal; pal, palatí; pf, prefrontal; pmx, premaxil·lar; po, postorbital; pr, proòtic; pt, pterigoide; q, quadrat; qj, quadratojugal; so, supraoccipital; sur, subangular; vo, vòmer. Dibuix basat en IPS43809a.

**2.4.2. La mandíbula.** En els quelonis, la mandíbula està formada pels següents ossos parells: l'angular, l'articular, el coronoide, el dentari, el subangular, el prearticular i l'esplènic; tanmateix, aquests dos últims ossos són absents en la majoria de quelonis actuals i fòssils. En vista dorsal, la mandíbula té forma de "V", i els dos dentaris es fusionen anteriorment en la sínfisi mandibular (Gaffney, 1979). Les crestes linguals i labials delimiten els límits dels marges laterals i medials de la mandíbula, alhora que allotjen la cresta medial maxil·lar del paladar (Fig. 2.7E–F). D'altra banda, la fossa de Meckel sol ser estreta i allargada, i està vorejada lateralment pel subangular, anteriorment pel coronoide, posteriorment per l'articular, i medialment pel prearticular (Fig. 2.7E).

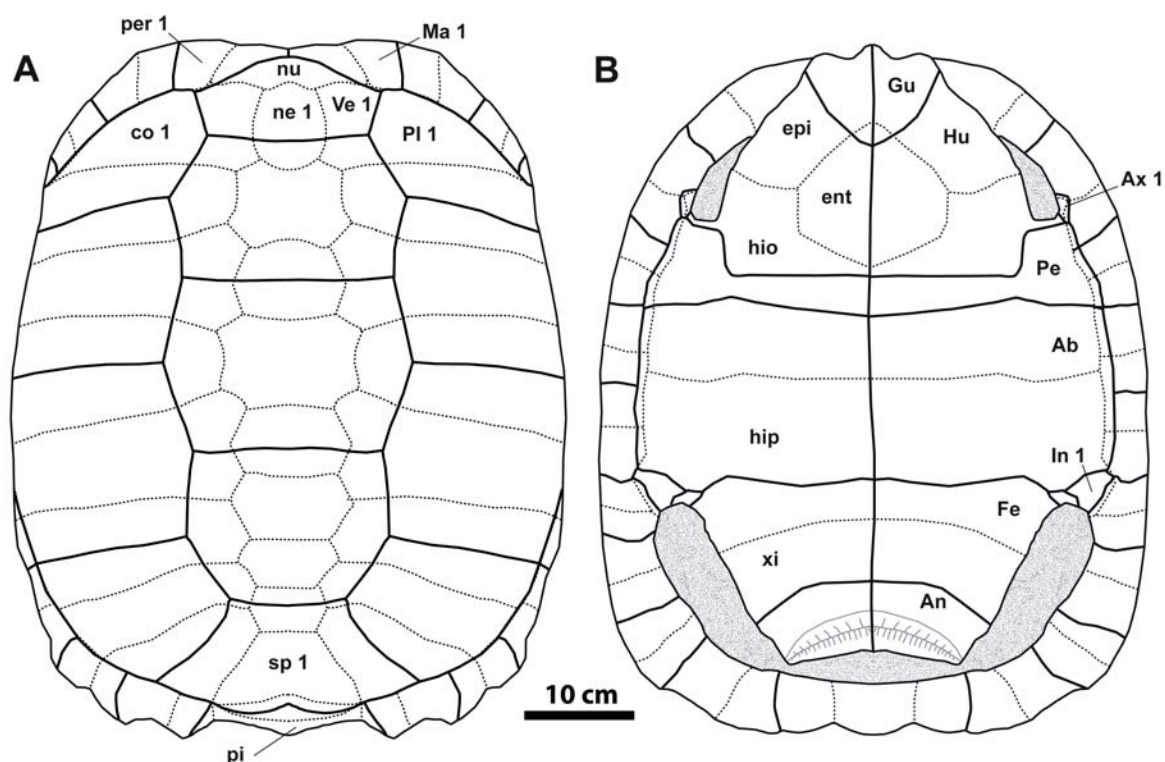
**2.4.3. La ramfoteca.** Els quelonis tenen becs cornis en comptes de dents, que utilitzen per tallar i mastegar els aliments. Així, tant el paladar com la mandíbula dels quelonis estan recoberts d'unes fundes que s'anomenen ramfoteques (Gaffney, 1975b). Aquestes estan equipades amb crestes serrades i prominents, en el cas de les tortugues carnívores, mentre que, en les tortugues herbívores, aquestes crestes són més aviat poc esmolades i arrodonides, ja que només ajuden a tallar les parts més dures dels vegetals que ingereixen (Gaffney, 1979). Els quelonis fan servir les seves llengües per empassar els aliments, però a diferència de la majoria de rèptils, no poden treure la llengua per atrapar el menjar (Bels et al., 2007).

**2.4.4. La closca.** La closca dels quelonis és una novetat evolutiva notable que defineix el clade dels Testudinata (Joyce, 2015), i que està formada per la caixa toràctica de l'animal combinada amb os dèrmic. Podem distingir tres tipus de closques en funció del grau d'ossificació (Gilbert et al., 2001): les closques dures (Pelomedusoidea, Kinosternoidea, Testudinoidea i la majoria dels Chelonioidea); les closques toves (Trionychia), sense escuts vertebrals; i la closca de la tortuga llaüt, *Dermochelys coriacea*, sense escuts vertebrals ni closca òssia, sinó formada només per uns denticles de teixit connectiu tou. Les closques toves i la de la tortuga llaüt són modificacions de la closca dura per adaptació al medi aquàtic (Wyneken & Witherington, 2001). La closca dura que presenten la majoria de tortugues es compon de dues parts principals (Gilbert et al.,

2001): la part dorsal, anomenada cuirassa; i la part ventral, que correspon al plastró. En total, la closca conté més de 50 ossos dèrmics, que no són homòlegs a cap altre os de cap altre grup de vertebrats. D'altra banda, l'adquisició d'aquesta carcassa òssia durant l'evolució ha requerit modificacions extenses del pla corporal que trobem en la majoria de tetràpodes (Zangerl, 1969). Així, tot i que l'ossificació dèrmica és un caràcter primitiu dels vertebrats (Smith & Hall, 1993), la closca de les tortugues representa un desenvolupament extrem de l'esquelet dèrmic dins dels tetràpodes (Pritchard et al., 2008). A més a més, la closca de les tortugues no només té un valor adaptatiu relacionat amb una funció defensiva davant d'agressions físiques, sinó que també pot dur a terme funcions fisiològiques com a dipòsit d'aigua, greix o residus, o fins i tot relacionades amb tamponar el pH (Jackson, 2002). L'adquisició evolutiva de la closca en els quelonis ha implicat, durant el desenvolupament embrionari, no només una considerable hipertròfia de la dermis a gran part del cos, sinó també un reordenament de la relació que trobem en altres vertebrats entre la cintura escapular i l'esquelet axial (Zangerl, 1969).

Tant la cuirassa com el plastró es componen d'elements axials endocondrals del tronc, als quals s'hi superposa un mosaic d'ossos dèrmics, a més d'una capa epidèrmica externa constituïda per escates de queratina, també anomenades escuts (Gilbert et al., 2001). Tots els quelonis tenen 10 vèrtebres que estan integrades a la closca. Cada vèrtebra presenta un còndil, que sovint comparteix l'articulació de la següent vèrtebra anterior (Zangerl, 1969). A la capa dèrmica de la cuirassa hi ha generalment 38 elements ossis (plaques) parells a més de 12 o 13 ossos (o plaques) senars (l'os suprapigal sovint està dividit en molts tàxons). Aquest recompte, tanmateix, pot variar segons la forma de la closca entre els diferents gèneres (Pritchard et al., 2008), ja que és la forma i mida relativa de cadascuna d'aquestes plaques òssies allò que determina la forma general de la closca. Per poder descriure adequadament aquests elements, disposem d'una nomenclatura ben establerta. Així, al centre de la closca i d'anterior cap a posterior, hi trobem una placa nucal, vuit o més neurals, una o dues suprapigals, i finalment una pigal (Fig. 2.8A; Zangerl, 1969). A cada costat hi trobem vuit plaques pleurals, i més lateralment onze plaques perifèriques que s'estenen al llarg de cada costat de la closca (Romer, 1956). Algunes espècies de quelonis tenen algunes plaques addicionals, anomenades mesoplastrons, que es troben entre la closca i el plastró a la zona del pont, i que estan

presentes en la majoria de les tortugues pelomedusoïdes (Pritchard & Trebbau, 1984). Quant a la nomenclatura dels escuts de la cuirassa, també tenen una denominació inequívoca (Zangerl, 1969). Al centre de la closca hi ha cinc escuts vertebrals, més enfora quatre escuts parells anomenats costals, i finalment al voltant de la vora de la cuirassa dotze parells d'escuts marginals (Fig. 2.8A). Tots aquests escuts estan disposats de manera que, majoritàriament, cobreixen les sutures entre plaques. A la part més anterior de la cuirassa també hi pot haver un escut cervical (Fig. 2.8A), mentre que, a la part posterior, parlem d'escut supracaudal quan les dues marginals 12 es troben fusionades (Pritchard & Trebbau, 1984).



**Figura 2.8.** Dibuix esquemàtic de la closca (A–B) del tàxon extint *Titanchelon richardi*, en vistes: **A**, dorsal; **B**, ventral. Abreviatures: **Ab**, escut abdominal; **An**, escut anal; **Ce**, escut cervical; **co**, placa costal; **ent**, placa de l'entoplastró; **epi**, placa de l'epiplastró; **Fe**, escut femoral; **Gu**, escut gular; **Hu**, escut humeral; **hio**, placa de l'hioplastró; **hip**, placa de l'hipoplastró; **Ma**, escut marginal; **ne**, placa neural; **nu**, placa nucal; **Pe**, escut pectoral; **per**, placa perifèrica; **PI**, escut pleural; **pi**, placa pigal; **Ve**, escut vertebral; **xi**, placa del xiplastró. Dibuix basat en diversos espècimens.

El plastró, al seu torn, és la part més plana de la closca dels quelonis, situada per tota la superfície ventral. La capa dèrmica del plastró consisteix en un os senar i vuit ossos parells (lateralment simètrics i units al llarg d'una sutura central; Zangerl, 1969), i també inclou els processos axil·lars i inguinals (que, juntament amb el pont de la closca, uneixen

el plastró amb la cuirassa). Quant a la nomenclatura, d'anterior a posterior distingim dos epiplastrons a la vora anterior del plastró, seguits de dos hioplastrons (que contenen els processos inguinals) i un entoplastró (situat entre els quatre ossos anteriors), i a continuació dos hipoplastrons (que contenen els processos inguinals) i, finalment, dos xifiplastrons (Fig. 2.8B). Algunes famílies de quelonis presenten una xarnera entre els hio- i els hipoplastrons, que permet a l'animal tancar-se gairebé del tot (Pritchard & Trebbau, 1984). Pel que fa a la nomenclatura dels escuts, a la part més anterior del plastró hi ha un parell d'escuts gulars, seguits d'un parell de pectorals, d'abdominals, de femorals i d'ansals (Fig. 2.8B). A la part més anterior del plastró també hi pot haver un escut intergular, que és típic dels pleurodirs, i que correspondria a un total de tretze escuts, a diferència dels criptodirs, que en presenten només dotze (Fig. 2.8B; Zangerl, 1969).

**2.4.5. La resta de l'esquelet postcranial.** A banda de la closca, l'esquelet postcranial inclou tots els ossos situats darrere del crani. En podem distingir dues parts principals: l'esquelet axial (que inclou les costelles i la columna vertebral) i l'esquelet apendicular (que inclou les extremitats anterior i posterior, a més de les cintures, escapular i pelviana respectivament, que les connecten amb l'esquelet axial). La columna vertebral dóna suport al crani, les costelles i les extremitats, i la poden subdividir en cinc regions, alguna de les quals pot mostrar un nombre diferent de vèrtebres segons els grups. D'anterior a posterior, aquestes regions de la columna són les següents (Carroll, 1988): cervical (8 vèrtebres), toràcica (8), sacra (2) i caudal (16–18). A diferència de tota la resta dels amniotes, en les tortugues les costelles formen part de la closca i tanquen les cintures escapular i pelviana (Zangerl, 1969).

L'extremitat anterior s'articula amb la columna vertebral a través de l'escàpula i, més específicament, amb el procés dorsal de l'escàpula. La cavitat glenoïdal (formada pel coracoide i l'escàpula) s'articula amb el cap de l'húmer, que alhora presenta un parell de trocànters (major i menor) ben desenvolupats. Distalment, l'húmer s'articula amb el radi i l'ulna, formant l'articulació del colze. Les proporcions i la curvatura de l'húmer permeten inferir l'hàbitat per als tàxons fòssils (Joyce & Gauthier, 2004). Generalment, l'húmer és l'os més llarg de l'extremitat anterior, mentre que el radi és l'os de l'avantbraç que principalment suporta el pes de l'animal (Thomson, 1932). El radi i l'ulna s'articulen entre



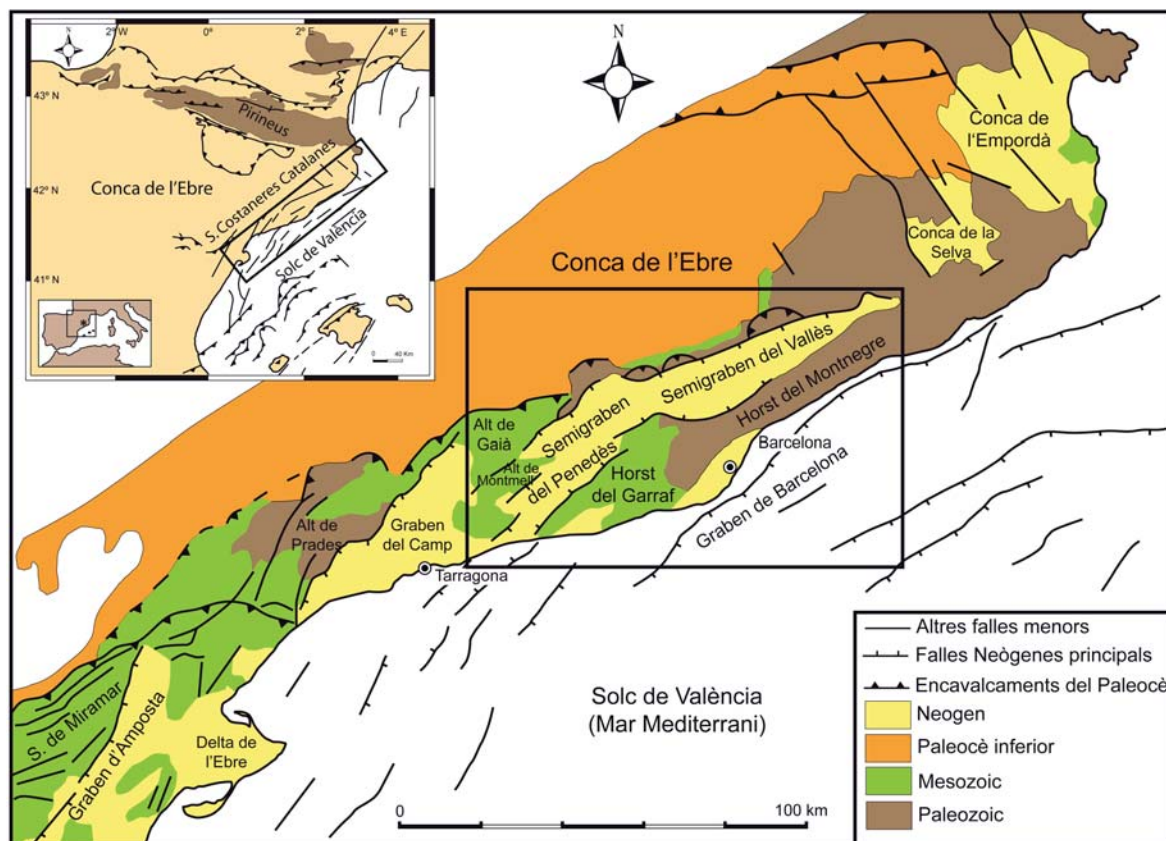
si, tant a la part proximal (on també s'articulen amb l'húmer), com a la part distal (en què també s'articulen amb el carp). Els ossos del carp (intermedi, ulnar, central lateral, central medial, radial i pisiforme) constitueixen l'articulació del canell. En general hi ha cinc metacarpians i tres falanges (proximal, mitjana i distal) per cada dígit, tot i que la fusió de carpals i la reducció de falanges és molt habitual entre els Testudininae (Crumly & Sánchez-Villagra, 2004). A més, les falanges distals dels Testudinidae són còniques, mentre que en la resta de testudins són més aviat punxegudes (Hitschfeld et al., 2008). Pel que fa a l'extremitat posterior, aquesta s'articula amb la columna vertebral a través de la cintura pelviana, que inclou l'isqui, el pubis i l'ili, els quals connecten amb el cap del fèmur. Mentre que, en els pleurodirs, la pelvis està totalment fusionada a la closca, en els criptodirs, en canvi, la pelvis és flotant (Romer, 1956; Zangerl, 1969). Així, el fèmur és l'os més massiu de l'esquelet dels quelonis, i presenta un cap hemisfèric que s'articula amb l'acetàbul, a més de dos trocànters característics, que en alguns grups com els Testudinidae poden estar fusionats (Thomson, 1932). El fèmur s'articula mitjançant dos còndils distals amb la tibia i la fíbula, formant l'articulació del genoll. La tibia és molt més gruixuda i robusta que la fíbula, i mostra una secció transversal triangular. En canvi, la fíbula és molt més prima i té una secció transversal subcilíndrica. Distalment, la tibia s'articula amb el tars i, més específicament, amb l'astràgal i el calcani (el primer molt més gran que el segon). Els metacarpians, situats entre el tars i les falanges, generalment s'assemblen als metacarpians però són una mica més llargs (Thomson, 1932). Finalment, les falanges del peu també són molt similars a les de la mà, excepte en algunes espècies de Testudinidae, que a les extremitats posteriors només tenen quatre en comptes de cinc dits (Crumly & Sánchez-Villagra, 2004). Pel que fa la presència d'osteoderms, aquests estan molt desenvolupats als Testudinidae, especialment a les extremitats i la cua, en els quals tenen una funció defensiva davant dels depredadors (Reisz & Head, 2008).

### **CAPÍTOL 3. CONTEXT GEOGRÀFIC I GEOLÒGIC**

#### **3.1. La conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona**

**3.1.1. Situació geogràfica.** La conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona estan situats al NE de la península Ibèrica. La primera es troba situada entre les serralades Costaneres Catalanes (Litoral i Prelitoral), mentre que el pla de Barcelona es troba limitat per la serralada Litoral i el mar Mediterrani. Pel que fa a l'extensió, la conca del Vallès-Penedès es desenvolupa per les comarques de l'Alt Penedès, l'Alt Camp, l'Anoia, el Baix Camp, el Baix Llobregat, el Baix Penedès, el Tarragonès, el Vallès Occidental i el Vallès Oriental (províncies de Barcelona i Tarragona), mentre que el pla de Barcelona només s'estén pel Baix Llobregat, el Barcelonès, el Garraf i el Maresme (província de Barcelona). De manera molt general, els jaciments de vertebrats més important del Miocè es troben a la conca del Vallès-Penedès, dins dels municipis de Subirats (l'Alt Penedès), els Hostalets de Pierola i Piera (l'Anoia), al sector del Penedès de la conca, i de Barberà del Vallès, Rubí, Sabadell, Sant Cugat del Vallès, Sant Quirze del Vallès, Terrassa i Viladecavalls (el Vallès Occidental) i Martorell (el Baix Llobregat), al sector del Vallès. Els jaciments més importants del Plistocè, al seu torn, es troben a Terrassa (Cal Guardiola i Vallparadís Estació) dins la conca del Vallès-Penedès, tot i que el material estudiat en aquest tesi prové d'un jaciment situat al pla de Barcelona, dins del municipi de Barcelona (el Barcelonès).

**3.1.2. Context geològic i història tectonosedimentària.** La col·lisió progressiva d'Europa i l'Àfrica durant el Mesozoic va generar diverses conques marginals terciàries, com a resultat d'un procés de subducció de la Mediterrània occidental (Roca & Guimerà, 1992; Roca, 1994). La conca catalanobalear o solc de València és una d'aquestes conques marginals; està dominada per falles longitudinals amb orientació general de NE-SW a ENE-WSW, i es caracteritza per estructures compressives al SE del marge de la conca, mentre que les estructures extensives són predominants al NE (Fig. 3.1). Durant l'orogènia alpina, aquestes falles prengueren un comportament de *strike-slip* sinistre amb

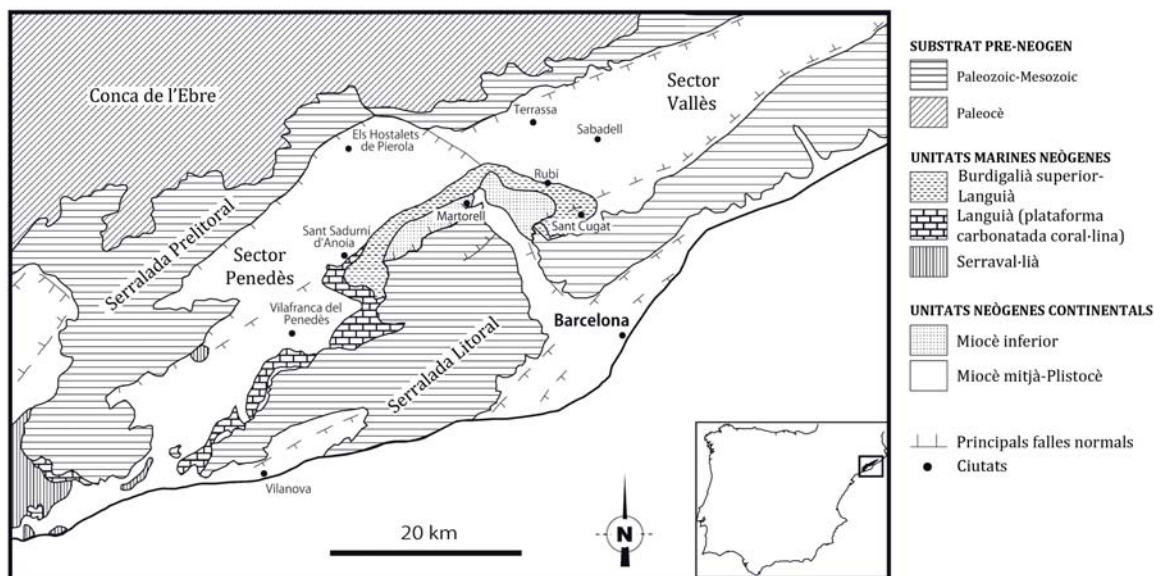


**Figura 3.1.** Mapa geològic de les serralades Catalanes Costaneres, on s'hi assenjala la ubicació de l'àrea d'estudi respecte a la península Ibèrica (a dalt a l'esquerra), així com la situació de les diferents conques miocenes amb les dues àrees d'estudi emmarcades (a baix a la dreta): el graben de Barcelona i el semigraben del Vallès-Penedès. Modificat a partir de Baqués (2012).

transpressió local (Roca & Guimerà, 1992; Bartrina et al., 1992). Així, a l'Oligocè, el solc de València era una conca a col·libè (*piggy-back*) en règim compressiu (Parcerisa, 1999). Durant l'extensió neògena, algunes d'aquestes falles foren reactivades com a falles normals (per exemple, la falla del Vallès-Penedès i la falla del Camp), i aparegué una nova família de falles transversals de *strike-slip* amb orientació NW-SE (la falla del Llobregat i la falla de Capellades-Vallcarca), les quals afectaren puntualment al conjunt de falles longitudinals (Roca & Guimerà, 1992; Bartrina et al., 1992; de Gibert & Casanovas-Vilar, 2011). A causa d'aquest règim extensiu, al solc de València es constituïren diverses subconques sedimentàries de tipus graben (Vallès-Penedès, Barcelona, Selva, l'Empordà, Camp i Amposta; Fig. 3.1), separades per elevacions estructurals o horsts (Montnegre, Garraf i Prades; Fig. 3.1), les quals formen les actuals serralades Costaneres Catalanes, és a dir, la serralada Litoral i la serralada Prelitoral (Roca & Guimerà, 1992; Bartrina et al., 1992; Parcerisa, 1999; de Gibert & Casanovas-Vilar 2011; Baqués, 2012). Després d'aquest episodi de distensió, es va produir un refredament cortical en aquesta àrea, que

va anar precedit d'una fase de subsidència tèrmica (Casanovas-Vilar et al., 2011c). Finalment, el rebliment tant de la conca del Vallès-Penedès com del graben de Barcelona es va iniciar aproximadament al Miocè inferior (20-17 Ma), i va esdevenir irregular a causa de la taxa de subsidència i la quantitat de sediment procedent de les àrees font.

Les serralades Costaneres Catalanes estan formades per una cobertura d'edat mesozoica discordant sobre un sòcol hercinià (Fig. 3.2; Baqués, 2012). Mentre que el sòcol està format per roques metamòrfiques i metasedimentàries del Paleozoic i per granits tardihercinians, la cobertura mesozoica (del Triàsic, Juràssic i Cretaci), en canvi, està constituïda bàsicament per roques sedimentàries carbonàtiques (calcàries i dolomies) i, en menor mesura, per roques silicoclàstiques i evaporítiques (Fig. 3.2; Parcerisa, 1999).



**Figura 3.2.** Mapa geològic esquemàtic amb les principals unitats litostratigràfiques de la conca del Vallès-Penedès i el pla de Barcelona.

A la part central de les serralades Costaneres Catalanes hi ha dos gràbens neògens: el semigraben del Vallès-Penedès i el graben de Barcelona, tot i que gran part d'aquest darrer actualment roman submergida sota les aigües del Mediterrani (Parcerisa, 1999; de Gibert & Casanovas-Vilar 2011; Baqués, 2012). La conca del Vallès-Penedès és un semigraben d'orientació NNE-SSW, d'aproximadament 100 km de longitud i 12–14 km d'amplada, que està limitat per la serralada Prelitoral al N, i per la Litoral al S. Aquesta conca es pot subdividir en dos sectors: el més oriental, o sector del Vallès, i el més

occidental, o sector del Penedès (Fig. 3.2). Al seu torn, el graben de Barcelona mesura aproximadament 60 km de longitud i 16 km d'amplada, i està limitat al N per la serralada Litoral i al NW per una falla extensional lístrica amb cabussament cap al SE i un enfonsament que sobrepassa els 6 km (Fig. 3.2); el marge SW està format per diverses falles normals de salt hectomètric (Bartrina et al., 1992; Álvaro-de-Buergo & Meléndez-Hevia, 1994). Ambdues conques estan separades entre si pels horsts del Garraf i de Collserola-Montnegre (Fig. 3.2).

### 3.2. Principals unitats estratigràfiques de la conca del Vallès-Penedès

Els dipòsits del Miocè de la conca del Vallès-Penedès s'han subdividit clàssicament en quatre unitats estratigràfiques (Agustí Ballester & Cabrera, 1980; Agustí et al., 1985; Casanovas-Vilar et al., 2011a; de Gibert & Casanovas-Vilar, 2011). La morfologia d'aquestes unitats és asimètrica, ja que depèn de la zona de la conca, tot assolint un gruix màxim de més de 2.500 m a la banda de la serralada Prelitoral, i entre 1.000–2.000 m prop de la serralada Litoral (Agustí et al., 1985; Cabrera & Calvet, 1990; Casanovas-Vilar, 2007; Casanovas-Vilar et al., 2011a,c; de Gibert & Casanovas-Vilar, 2011). Les unitats que en formen part són les següents (Agustí et al., 1985; Cabrera & Calvet, 1990; Casanovas-Vilar et al., 2011a,c):

**(1) Unitat de Bretxes Basal:** La sedimentació d'aquesta unitat va començar durant el Miocè inferior (20-17 Ma) i va acabar aproximadament al Miocè mitjà (14,8 Ma; Agustí et al., 1985). Aquesta unitat es compon, principalment, de conglomerats, bretxes i argiles (Agustí et al., 1985), i aparentment corresponen a fàcies proximals de ventall al·luvial. La presència de localitats paleontològiques continentals es restringeix a la localitat del Turó de les Forques (Fig. 3.3; Casanovas-Vilar et al., 2011a).

**(2) Complex Continental Inferior (CCI).** Aquest complex té una potència aproximada d'1,5 km en algunes àrees com Martorell, i es va dipositar des del Burdigalià inferior fins al Languià inferior (Agustí et al., 1985). La seva litologia consisteix en terrígens majoritàriament de color vermellós, com conglomerats, que corresponen a fàcies de proximals a distals de ventall al·luvial. Els dipòsits del CCI, al seu torn, es poden subdividir en les tres unitats diferents (Agustí et al., 1985; Casanovas-Vilar et al., 2011a,c):

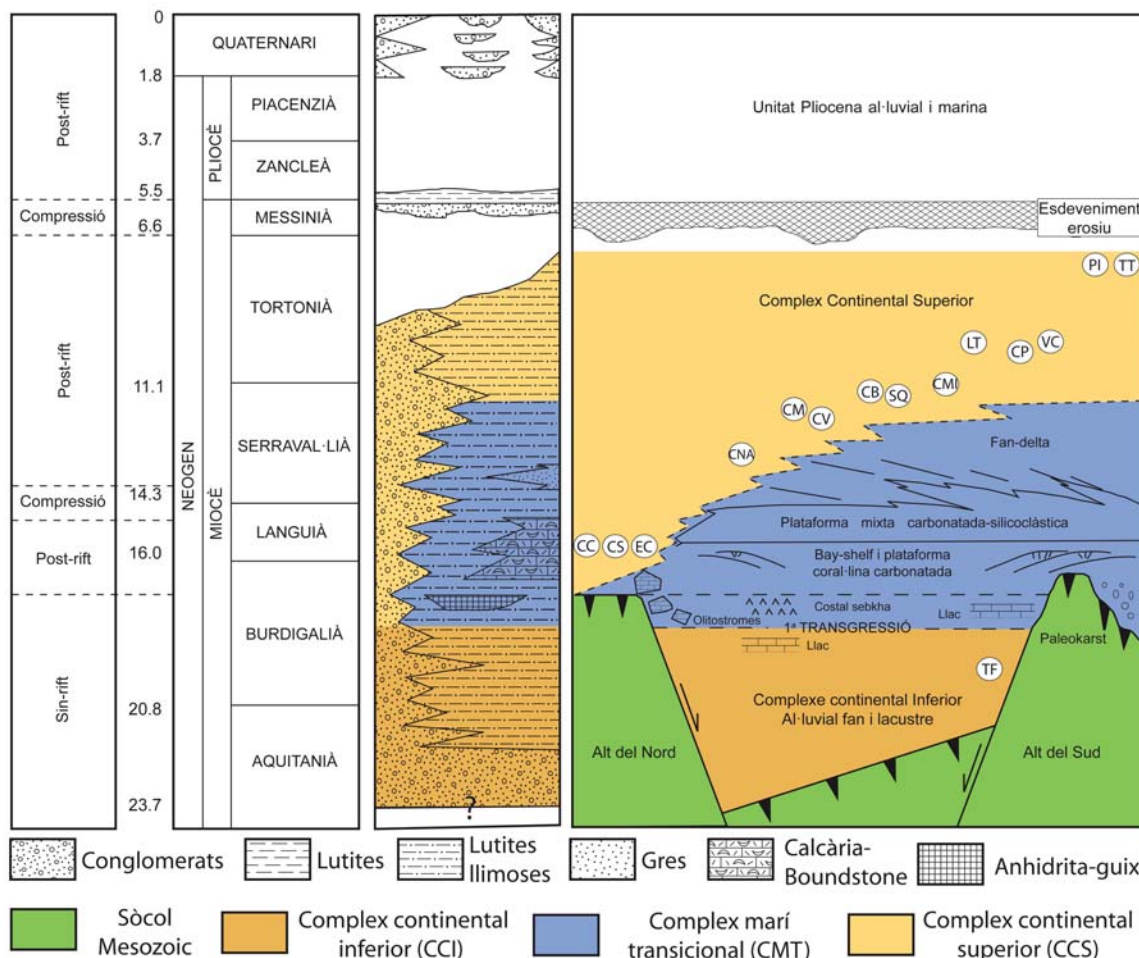
**(2.a) Unitat Detrítica Inferior (UDI):** És la unitat més baixa d'aquest complex, i està composta per bretxes vermelles de gra gruixut. Aquests materials estan coberts per dipòsits de canal, que consisteixen en intercalacions de conglomerats, sorres i lutites de color vermell, que són interpretats com fàcies proximals i mitjanes de ventall al·luvial.

**(2.b) Unitat Detrítica-Carbonatada (UDC):** Aquesta és una unitat discontinua que arriba a tenir un gruix màxim d'aproximadament 150 m, la litologia de la qual consisteix en una successió de carbonats i d'argiles, puntualment intercalades amb capes de guix fi. Hi són habituals els afloraments amb restes fòssils de vertebrats en diversos punts de la conca (Casanovas-Vilar et al., 2011c; Luján et al., 2014a), com per exemple Can Canals, Els Casots i El Canyet (Fig. 3.3).

**(2.c) Unitat Detrítica Superior (UDS):** Es compon de conglomerats de color vermell-taronja, sorres i lutites, i assoleix un gruix màxim d'aproximadament 580 m, amb una gran continuïtat lateral. La part superior d'aquesta unitat inclou fòssils de mol·luscos marins dins dels conglomerats, que evidencien processos de retreballament en un ambient de transició.

**(3) Complex Marí i de Transició (CMT):** Aquests dipòsits estan relacionats amb les transgressions marines que van tenir lloc des del final del Burdigalià fins al Languià (Agustí et al., 1985; Casanovas-Vilar et al., 2011a). La litologia d'aquest complex varia en funció del sector de la conca, així com de les seves particulars condicions deposicionals locals. Aquestes transgressions van venir des del marge SW de la conca, en diferents esdeveniments que diferiren en intensitat i en extensió, i que en el nivell màxim de transgressió arribaren a les ciutats actuals de Sant Cugat i de Cerdanyola al sector del Vallès. Durant aquest màxim, des de finals del Burdigalià fins a principis del Serraval·lià, la sedimentació va ser silicoclàstica, i va crear dipòsits terrígens i carbonatats en moltes zones de l'actual Penedès i del Camp de Tarragona. Alhora, es van generar esculls ben desenvolupats, com el de Sant Pau d'Ordal o Sant Sadurní d'Anoia, els quals només van proliferar en àrees protegides i aïllades de les fonts silicoclàstiques (Agustí et al., 1985; Navas et al., 1994). Al final del Burdigalià, es van desenvolupar algunes formacions evaporítiques en àrees restringides del Baix Penedès (per exemple, els guixos de Vilobí), a causa de la presència de llacunes residuals (de Gibert & Casanovas-Vilar, 2011). A causa de les transgressions marines i la manca de sedimentació continental durant aquest lapse

de temps, la presència de jaciments paleontològics continentals es limita probablement a la localitat de Ca n'Almirall (Fig. 3.3; Casanovas-Vilar et al., 2011a).



**Figura 3.3.** Mapa del reblliment de la conca del Vallès-Penedès al llarg de les quatre etapes d'evolució tectònica, des de l'Oligocè superior fins al present. Els cercles mostren la ubicació de les següents localitats: CB, Castell de Barberà; CC, Can Canals; CM, Can Mata; CMI, Can Missert; CNA, Ca n'Almirall; CP, Can Poncic; CS, Els Casots; CV, Can Vila; E, El Canyet; LT, La Tarumba; PI, Piera; SQ, Sant Quirze; TF, Turó de les Forques; TT, Torrentet de Traginers; VC, Viladecavalls. Modificat a partir de Cabrera & Calvet (1996), Roca et al. (1999b) i Baqués (2012).

**(4) Complex Continental Superior (CCS):** La sedimentació d'aquest complex va començar durant el Languià i va finalitzar durant el Tortoniana. Aquests dipòsits arriben a tenir una potència màxima d'uns 1.000 m (Agustí et al., 1985), i són molts semblants en composició al CCI. Dintre del CCS, hi ha quatre ventalls al·luvials destacables en relació a les principals localitats fossilíferes de vertebrats (Cabrera & Calvet, 1990; Garcés Crespo, 1995), dels quals els tres primers corresponen al sector del Vallès, i el quart al sector del Penedès; són els següents:



**(4.a) Sistema d'Olesa–Les Fonts:** Aquest sistema inclou un ventall al·luvial d'un radi d'uns 14 km, amb una litologia formada per una gran varietat de clastos metamòrfics del Paleozoic i sedimentaris del Mesozoic i Paleogen (Agustí et al., 1997). Aquest sistema té el seu origen al NE de la conca, i abasta tant el sector del Penedès com el del Vallès; és en les fàcies distals d'aquest últim sector on es troben les localitats paleontològiques més importants, com per exemple Can Poncic i Viladecavalls (Fig. 3.3).

**(4.b) Sistema de Terrassa–Viladecavalls:** Aquest sistema es va desenvolupar de forma coetània al sistema d'Olesa–Les Fonts, però a diferència d'aquest últim, el sistema de Terrassa–Viladecavalls té un radi més petit, de menys de 10 km (Agustí et al., 1997). Les fàcies proximals estan compostes principalment per bretxes i clastos del Paleozoic (Agustí et al., 1985, 1997). Igual que en el sistema d'Olesa–Les Fonts, és en les fàcies distals del sistema de Terrassa–Viladecavalls on afloren els principals jaciments paleontològics de vertebrats, com per exemple Can Missert i La Tarumba (Fig. 3.3).

**(4.c) Sistema de Castellar del Vallès:** Aquest sistema té l'àrea font a poca distància de Castellar del Vallès i de Matadepera, i es caracteritza per clastos del Paleozoic i lutites grises i ocres cap a les seves fàcies distals (Casanovas-Vilar, 2007). Aquest sistema és coetani als de Terrassa–Viladecavalls i d'Olesa–Les Fonts, però se'n diferencia pel fet de tenir un radi més gran, com a mínim d'uns 20 km. Els seus jaciments principals són, entre d'altres, Castell de Barberà, Can Llobateres i Sant Quirze (Fig. 3.3).

**(4.d) Sistema dels Hostalets de Pierola:** Aquest sistema al·luvial té un radi curt, d'uns 10 km, i l'àrea font prové del marge NW de la conca, molt a prop dels Hostalets de Pierola (Moyà-Solà et al., 2009; Alba et al., 2011). Es caracteritza per seqüències sedimentàries que abasten des de l'Aragonià superior (Abocador de Can Mata) i el Vallesià inferior (Ecoparc de Can Mata), fins al Turolità, com Torrentet de Traginers i altres localitats de Piera (Fig. 3.3; Casanovas-Vilar et al., 2011a).

### **3.3. Principals unitats estratigràfiques del graben de Barcelona**

Al graben de Barcelona s'hi defineixen fins a deu unitats estratigràfiques, segons les diferències deposicionals i geomètriques existents (Cabrera et al., 1991, 2004; Roca et al., 1999a,b; Gómez-Gras et al., 2001; Parcerisa, 1999, Parcerisa, 2008; Velasco et al., 2013;



Salvany, 2013). Aquestes unitats es poden agrupar en tres conjunts litostratigràfics:

**(1) Conjunt Inferior.** És el més recent i data de l'Eocè superior a l'Oligocè superior, segons criteris regionals i estudis de caròfits (Cabrera et al., 1991, 2004; Roca et al., 1999a,b). Aquest conjunt litostratigràfic es divideix en quatre subunitats (O1–O4), que consisteixen en successions al·luvials i lacustres amb algunes interdigitacions marines localitzades al SW del pla de Barcelona. Aquestes successions presenten diferències significatives pel que fa al gra, que són degudes als diferents dipòsits al·luvials, que van des de fàcies més proximals a més distals. Al seu torn, les successions marines es troben principalment al NE i al SO de la conca, on es dipositaren sulfats, clorurs i evaporites.

**(2) Conjunt Mitjà.** Aquest conjunt incorpora dues unitats, O5 i M1, que mostren canvis significatius i freqüents de potència, alhora que es troben sovint afectats per les falles. L'edat mitjana del conjunt només està ben limitada per a la unitat M1, ja que conté fòssils marins de l'Oligocè superior (Aquitanià; Cabrera et al., 1991, 2004; Roca et al., 1999a,b). En canvi, per a la unitat O5 s'ha inferit una edat oligocena a partir de les edats de les unitats supra- i subjacents. Ambdues unitats (O5 i M1), són al·luvials i estan formades principalment per dipòsits terrígens de plataforma i de talús, i localment també per plataformes carbonàtiques (Roca et al., 1999a,b).

**(3) Conjunt Superior.** Aquest conjunt inclou les unitats M2, M3, M4 i PQ, les quals es disposen subhoritzontalment (suaument inclinades cap al SE). A diferència de l'edat dels dos conjunts anteriors, l'edat de les unitats del Conjunt Superior està ben establerta gràcies a les datacions mitjançant foraminífers planctònics (Cabrera et al., 1991, 2004; Roca et al., 1999a,b): M2, Burdigalià; M3, Languià-Serraval·lià, M4, Tortonià; PQ, Plio-Quaternari. Des d'un punt de vista sedimentològic, el conjunt M2 es caracteritza per episodis transgressius-regressius, que van donar lloc a la formació de deltes al·luvials. En canvi, les unitats M3, M4 i PQ es caracteritzen pel desenvolupament de sistemes progradacionals de plataforma-talús, en detriment de la sedimentació de carbonats (Roca et al., 1999a,b). Respecte a la unitat més moderna, PQ, conté un dels jaciments paleontològics més importants, la Cova de Gràcia, corresponent al Plistocè mitjà (Delfino et al., 2012a).

## **CAPÍTOL 4. MATERIALS I MÈTODES**

### **4.1. Mostra estudiada**

**4.1.1. Material descrit.** Com s'explica al capítol 2, en aquesta tesi s'ha revisat tot el material de testudins del Miocè de la conca del Vallès-Penedès i del Plistocè del pla de Barcelona (en total, més de 1.400 restes estudiades), tot i que només s'ha descrit part del material més representatiu i ben conservat (ja que està més enllà de l'abast d'aquesta tesi descriure totes les restes existents). A continuació, es descriu de manera concisa la mostra estudiada (vegeu els capítols 5–10 per a més detalls). La majoria de restes de testudins d'aquestes conques es troben dipositades a les col·leccions de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP, Sabadell i Universitat Autònoma de Barcelona), i en menor mesura al Museu de Geologia del Seminari de Barcelona, al Museu de Geologia de Barcelona (Museu de Ciències Naturals de Barcelona), i al Muséum National d'Histoire Naturelle de París (França). En total, a partir dels resultats presentats en aquesta tesi (vegeu el capítol 10), des del Miocè fins al Plistocè en totes dues conques conjuntament s'enregistren fins a tretze espècies diferents, pertanyents a tres famílies i cinc gèneres de testudins.

Aquest treball se centra principalment en l'estudi del material cranial i de closques (o fragments de closques), tot i que, per a alguns tàxons, també se'n descriu material postcranial. L'èmfasi en les restes cranials més completes i les closques senceres o parcials, per damunt de la resta de material postcranial i plaques aïllades, és degut als motius següents:

(1) Els processos tafonòmics afavoreixen la preservació de les closques en comparació a la resta del material postcranial (Brand et al., 2000, 2003; Bertini et al., 2006; Marmi et al., 2012a), ja que després de la mort, i especialment en medis aquàtics, el crani i les extremitats se separen ràpidament de la closca, i, per tant, són aquestes últimes les que amb més freqüència es preserven al registre fòssil.

(2) Les closques i els cranis proporcionen més informació taxonòmica que no pas la resta de l'esquelet postcranial.

(3) La prioritització de la preparació dels elements cranials o closques relativament senceres, en detriment de plaques i elements postcranials aïllats, per les raons exposades

més amunt.

Cal tenir en compte que molts dels fòssils estudiats en aquest treball procedeixen de les intervencions paleontològiques de control preventiu (seguiment de màquines) i d'excavació realitzades a l'Abocador de Can Mata (ACM) i l'Ecoparc de Can Mata (ECM). Això vol dir que durant la feina de camp es va haver de prioritzar la recuperació de restes fòssils, mentre que el procés posterior de preparació de les restes recuperades (realitzat als laboratoris de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont) només s'ha pogut dur a terme per a una petita porció de les restes recuperades. Com a resultat, per als testudins de l'ACM i ECM pràcticament només s'han pogut preparar fins ara alguns cranis o closques senceres, mentre que la majoria de restes postcranials, closques i altres fragments encara romanen sense preparar (la qual cosa n'impedeix l'estudi). En conjunt, tots aquests factors esmentats més amunt expliquen perquè en aquesta tesi només s'han descrit amb detall unes poques restes postcranials d'alguns tàxons.

**4.1.2. Material de comparació.** El material descrit s'ha comparat tant amb testudins actuals com fòssils. La mostra de comparació actual estudiada inclou exemplars de les següents institucions: Centre de Recuperació d'Amfibis i Rèptils de Catalunya (CRARC), Espanya; Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, Espanya; Naturhistorisches Museum Wien (NMW), Àustria; Museu de Zoologia (Museu de Ciències Naturals de Barcelona) (MGB), Espanya; i Muséum National d'Histoire Naturelle de París (MNHN), França (incloses les Col·leccions Zoològiques de Rèptils i Amfibis, la Col·lecció de Rèptils Actuals, i les Col·leccions d'Anatomia Comparada d'aquesta institució). Pel que fa a la mostra de comparació fòssil (inclosos no només exemplars originals sinó també rèpliques), a banda de les institucions esmentades més amunt, també s'ha consultat material dels següents museus i universitats: Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, Espanya; Naturhistorisches Museum Wien (NMW), Àustria; Natural History Museum [anteriorment British Museum (Natural History)] (BMNH), Regne Unit; Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (BSP), Alemanya; Haus der Natur Salzburg (HNS), Àustria; Musée des Beaux-Arts et d'Archéologie de Libourne (MBAAL), França; Museu de Geologia del Seminari de Barcelona (MGSB), Espanya;

Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT), França; Museo Nacional de Ciencias Naturales–CSIC (MNCN) de Madrid, Espanya; Muséum National d'Histoire Naturelle de París (MNHN), França (Col·leccions Paleontològiques); Magyar Természettudományi Múzeum (MTM), Hongria; Paläontologische Institut und Museum Universität Zurich (PIMUZ), Suïssa; Royal Belgian Institute of Natural Sciences (RBINS) de Brussel·les, Bèlgica; Senckenberg Museum Frankfurt (SMF), Alemanya; Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS), Alemanya; i Université Claude Bernard Lyon 1 (UCBL1), França (Col·leccions de Geologia).

Els espècimens fòssils originals i rèpliques examinats, pel que fa a closques, corresponen a les següents espècies: *Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935; *Cheirogaster gigas* (Bravard, 1844); *Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935); *Ptychogaster (Ptychogaster) emydoides* Pomel, 1847; *Ptychogaster (Ptychogaster) grepiacensis* (Bergounioux, 1935); *Ptychogaster (Ptychogaster) laurae* (Förster & Becker, 1888); *Ptychogaster (Ptychogaster) ronheimensis* Groessens-Van Dyck & Schleich, 1985; *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1903); *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931); *Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis* Lydekker, 1889; *Ptychogaster (?Temnoclemmys) francofurtanus* Reinach, 1900; *Testudo (Chersine) antiqua* Bronn, 1831; *Testudo (Chersine) burgenlandica* Bachmayer & Mlynarski, 1983; *Testudo (Chersine) catalaunica* Bataller, 1926; *Testudo (Chersine) csakvarensis* Szalai, 1934; *Testudo (Chersine) lunellensis* Almera & Bofill, 1903; *Testudo (Chersine) opisthoklita* Schleich, 1981; *Testudo (Chersine) promarginata* Reinach, 1900; *Testudo (Paleotestudo) canetoniana* (Lartet, 1851); *Testudo (Testudo) marmorum* (Gaudry, 1862); *Titanchelon eury sternum* (Gervais, 1848); *Titanchelon ginsburgi* (de Broin, 1977); *?Titanchelon gymnesica* (Bate, 1914); *Titanchelon leberonensis* (Depéret & Donnezan, 1890); *Titanchelon perpiniana* (Depéret, 1885); *Titanchelon schafferi* (Szalai, 1931); *Titanchelon steinbacheri* (Hans-Volker, 1996); i *Titanchelon vitodurana* (Biedermann, 1863). Pel que fa a cranis, es va estudiar material de les següents espècies fòssils: *Testudo (Chersine) pyrenaica* Depéret & Donnezan, 1890; *Testudo (Chersine) steinheimensis* Staesche, 1931; *Titanchelon bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917); i *Titanchelon richardi* (Bergounioux, 1938). Per altres tàxons fòssils inclosos en les comparacions, només es va consultar la literatura publicada; són els

següents: *Ptychogaster (Temnoclemmys) bardenensis* Murelaga et al., 1999; *Testudo (Agrionemys) bessarabica* Riabinin, 1918; *Testudo (Agrionemys) turgaica* Riabinin, 1926; *Testudo (Chersine) kalkburgensis* Toula, 1896; *Testudo (Chersine) amiatae* Pantanelli, 1893; *Testudo (Paleotetsudo) angustihyoastralis* (Gemel, 2002); *Testudo (Testudo) kenitrensis* Gmira, 1993; *Testudo (Testudo) oughlamensis* Gmira et al., 2013; i *Titanchelon bacharidisi* (Vlachos et al., 2014).

## **4.2. Metodologia**

**4.2.1. Nomenclatura anatòmica.** La terminologia emprada per a la closca en aquesta tesi segueix principalment les recomanacions de Zangerl (1969) i de Broin (1977). Pel que fa a l'anatomia cranial i postcranial, la nomenclatura principalment segueix Gaffney (1972). Quant a la sistemàtica dels testudins actuals, aquest treball segueix en gran mesura les recomanacions de Fritz & Havaš (2007), excepte pel que fa a *Geochelone sulcata* (Miller, 1779), que s'inclou al gènere *Centrochelys* segons Lapparent de Broin (2002).

**4.2.2. Mesures.** Les variables mesurades en el material descrit van ser preses a partir de diverses publicacions (Crumly, 1984; Reynoso & Montellano-Ballesteros, 2004). Les mesures cranials es van realitzar mitjançant un peu de rei digital, seguint les recomanacions generals de Crumly (1984) i Reynoso & Montellano-Ballesteros (2004). Per a les closques, les mesures es van prendre amb un peu de rei digital o bé amb una cinta mètrica, segons els casos, seguint les recomanacions proporcionades per Reynoso & Montellano-Ballesteros (2004).

**4.2.3. Taxonomia.** Aquesta tesi en conjunt s'ajusta a les disposicions del *Codi Internacional de Nomenclatura Zoològica* (ICZN, 1999), el qual regula l'ús de la nomenclatura zoològica fins al rang del grup de família. Tanmateix, amb l'excepció dels capítols que ja han estat publicats en diverses revistes, cap dels continguts d'aquesta tesi estan destinats a ser considerats com una publicació en el sentit del *Codi* (ICZN, 1999: Articles 7–9). Cal destacar que en aquesta tesi no s'utilitza l'anomenada nomenclatura

filogenètica, sinó que es fa servir una taxonomia més tradicional (i força més útil) basada en rangs linneans. De fet, aquesta tesi està força més dedicada a l'alfa-taxonomia (descripció i erecció de tàxons), que no pas a la sistemàtica a nivells taxonòmics superiors (Carroll, 1988). Tanmateix, tant des del punt de vista de la reconstrucció filogenètica (vegeu el següent subapartat) com de la sistemàtica, aquest treball sí que adopta un punt de vista cladístic, segons el qual l'ús de tàxons parafilètics (que no inclouen tots els descendents d'un avantpassat comú) s'ha d'evitar sempre que sigui possible a favor dels tàxons estrictament monofilètics (especialment pel que fa als rangs supragenèrics).

**4.2.4. Reconstrucció filogenètica.** A més de l'alfa-taxonomia, aquest treball també se centra en l'estudi de les relacions filogenètiques de diversos tàxons de testudins. Com ja s'ha esmentat més amunt, la reconstrucció filogenètica s'ha dut a terme mitjançant una metodologia cladística, que consisteix a calcular l'arbre (cladograma) més parsimoniós (que implica menys canvis) i considerar que és el que millor representa les relacions filogenètiques entre els tàxons analitzats, malgrat no tenir en compte hipòtesis d'ancestre-descendent (Felsenstein, 2004; Swofford & Sullivan, 2009). Així doncs, els cladogrames preferits es basen en el principi de màxima parsimònia, segons el qual les hipòtesis filogenètiques que requereix menys canvis en els caràcters han de prevaldre sobre les que requereixen més transicions d'estats de caràcters. El qualsevol cas, s'ha de tenir en compte que els cladogrames màximament parsimoniosos no deixen de ser hipòtesis provisionals, que s'han de testar posteriorment a mesura que disposem de més dades o anàlisis. Atès que aquesta tesi tracta sobre organismes extints, les anàlisis cladístiques es basen necessàriament en dades morfològiques. En principi, per a cada organisme es pot definir un nombre infinit de caràcters, la definició dels estats dels quals depèn, en gran mesura, de les habilitats de l'investigador com a morfòleg i taxònom. En conseqüència, sempre hi ha certa subjectivitat inherent a les anàlisis cladístiques. Tanmateix, aquest tipus d'anàlisis tenen l'avantatge que són repetibles, ja que els caràcters es defineixen de forma explícita, de manera que altres investigadors poden sotmetre'ls a escrutini i afegir els tàxons que considerin pertinents.

**4.2.5. Tomografia computada.** Aquesta tesi es basa principalment en l'estudi de la

morfologia externa de fòssils, però en un determinat cas (*Titanchelon richardi*; vegeu el capítol 6) també va caldre avaluar-ne l'anatomia cranial interna. Això es va poder realitzar mitjançant tècniques de tomografia computada (CT), que no són invasives ni destructives, ja que es fonamenten en rajos X. D'aquesta manera s'obtenen radiografies axials (tècnicament anomenades "talls" o "llesques") que mostren en dues dimensions la morfologia interna, i que al seu torn s'utilitzen, mitjançant un programari especialitzat, per a reconstruir digitalment la morfologia interna i externa en tres dimensions (Herman, 2009). Les tomografies de les restes fòssils estudiades van ser realitzades a l'Hospital Mútua de Terrassa (Barcelona, Espanya) amb un tomògraf Siemens Medical Sensacions 16 (vegeu el capítol 6 per als detalls tècnics) i es van processar utilitzant el programari MIMICS (Materialise, Bèlgica).

II.

RESULTATS



