



## Revisión taxonómica de “*Testudo*” *gymnesica* Bate, 1914 (Testudines, Testudinidae) a partir de la descripción del material tipo de Menorca (Islas Baleares)

Àngel H. LUJÁN<sup>1,2,3\*</sup>, Josep Antoni ALCOVER<sup>4,5</sup>, Martin IVANOV<sup>2</sup>, Enric TORRES<sup>4</sup> & David M. ALBA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICTA-ICP, Carrer de les Columnes s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España; angel.lujan@icp.cat, david.alba@icp.cat

<sup>2</sup> Masaryk University, Faculty of Sciences, Department of Geological Sciences, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic; mivanov@sci.muni.cz

<sup>3</sup> University of Fribourg, Faculty of Sciences, Department of Geosciences, Chemin de Musée 6, 1700 Fribourg, Switzerland

<sup>4</sup> IMEDEA (CSIC-UIB), Departament de Biodiversitat i Conservació, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Cr Miquel Marqués 21, 07199 Esporles, Mallorca, Balears, España; etorres@imedea.uib-csic.es, jaalcover@imedea.uib-csic.es

<sup>5</sup> Research Associate Division of Vertebrate Zoology/Mammalogy Department, American Museum of Natural History, New York, NY, USA

\* Corresponding author

Luján, À.H., Alcover, J.A., Ivanov, M., Torres, E. & Alba, D.M. 2017. Revisión taxonómica de “*Testudo*” *gymnesica* Bate, 1914 (Testudines, Testudinidae) a partir de la descripción del material tipo de Menorca (Islas Baleares). [Taxonomic revision of ‘*Testudo*’ *gymnesica* Bate, 1914 (Testudines, Testudinidae) based on the description of the type material from Menorca (Islas Baleares)]. *Spanish Journal of Palaeontology*, 32 (2), 261-278.

Manuscript received 24 November 2016

Manuscript accepted 14 March 2017

© Sociedad Española de Paleontología ISSN 2255-0550

### RESUMEN

El conocimiento sobre las tortugas gigantes fósiles de Europa se ha incrementado considerablemente en los últimos años y ha comportado la descripción del género *Titanochelon* para incluir a las especies del Neógeno europeo. Sin embargo, la inclusión de la tortuga gigante de las Islas Baleares, “*Testudo*” *gymnesica*, en este género se ha llevado a cabo solo de forma tentativa. Con el objetivo de aclarar el estatus taxonómico y la posición filogenética de esta especie, en este artículo describimos y figuramos en detalle su material tipo (lectotipo y paralectotipos), procedente de Menorca, junto con algunos restos inéditos no incluidos en la descripción original. Las notables diferencias postcraneales que presenta esta especie con respecto a *Titanochelon* spp. arrojan aún mayores dudas

### ABSTRACT

Knowledge on fossil giant tortoises from Europe has considerably increased during recent years, leading to the description of genus *Titanochelon* for the species from the European Neogene. However, the inclusion of the giant tortoise from the Balearic Islands, ‘*Testudo*’ *gymnesica*, in that genus has been made only on tentative grounds. To clarify the taxonomic status and phylogenetic position of this species, in this paper we describe and figure in detail its type material from Minorca (lectotype and paralectotypes), together with some unpublished specimens not included in the original description. The remarkable postcranial differences shown by this species compared with *Titanochelon* spp. cast additional doubts on its inclusion in this genus. A cladistic

sobre su inclusión en este género. Un análisis cladístico no resuelve sus relaciones filogenéticas. Algunos de los rasgos particulares observados en el espaldar y en los huesos del esqueleto postcranial de la tortuga fósil de Menorca son atribuibles a su evolución en condiciones de insularidad, lo que dificulta la determinación de sus relaciones filogenéticas con respecto a las especies continentales. Provisionalmente nos referimos a la especie de manera tentativa como aff. *Titanochelon gymnesica*. En el futuro, un estudio detallado del material inédito de Menorca, con énfasis en el caparazón, debería permitir una diagnosis enmendada de la especie, así como determinar de manera más definitiva su correcta adscripción genérica.

**Palabras clave:** Testudínidos, insularidad, tortugas gigantes, *Titanochelon*, revisión taxonómica.

analysis does not resolve its phylogenetic relationships. Some of the peculiar features observed in the carapace and the postcranial bones of the fossil tortoise from Menorca are attributable to its evolution under insularity conditions, which hinders the determination of its phylogenetic relationships relative to continental species. Provisionally we refer to the species tentatively as aff. *Titanochelon gymnesica*. In the future, a detailed study of the unpublished material from Minorca, with emphasis on the carapace, should enable an emended diagnosis of the species, as well as determining more conclusively its correct generic ascription.

**Keywords:** Testudinids, insularity, giant tortoises, *Titanochelon*, taxonomic revision.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Las tortugas gigantes fósiles de las Baleares

El registro fósil neógeno y cuaternario de las tortugas terrestres gigantes en las islas del Mediterráneo está restringido al género actual *Centrochelys* Gray, 1872 y al género extinto *Titanochelon* Pérez-García & Vlachos, 2014 (Turtle Extinctions Working Group, 2015). A principios del siglo XX, Dorothea Bate descubrió los primeros restos de testudínidos gigantes fósiles en la isla de Menorca (Bate, 1914a, 1914b). Estos restos procedían de un par de fisuras kársticas situadas en la zona que fue denominada “Bajoli Promontory” (Ciudadella, Menorca). Posteriormente se ha afinado en la localización geográfica y la toponimia correcta de estos yacimientos (Quintana, 1999). Estos restos fueron utilizados por Bate para erigir la especie *Testudo gymnesica* Bate, 1914, y han sido posteriormente nombrados bajo diversos nombres y adscritos a diferentes géneros por diferentes autores (ver más abajo en el texto). Desde entonces, se han localizado restos de tortugas terrestres gigantes en las cuatro islas principales del Archipiélago Balear: Cova des Coll, Cova de Cala Varques, Na Burguesa-1 y Caló d'en Rafelino, en Mallorca (Bover *et al.*, 2008, 2014; datos inéditos de los autores); Cova des Pont, Racó des Pi, Torre Vella (Cala es Pous o Punta Nati-Cala es Pous nº 11 según Quintana, 1999), Ses Truqueries (Punta Esquixador nº 16 según Quintana, 1999), Punta Nati-Cala es Pous nº 1, 3-7, 9-10, Punta Esquixador nº 18, Es Bol de ses Sirvies nº 26, y Oeste de Son Saura nº 29, y Binibeca en Menorca (Bate, 1914a; Moyà-Solà & Pons-Moyà, 1979; Mercadal & Pretus Real, 1980; Pons-Moyà *et al.*, 1981; Quintana, 1995, 1999; Quintana *et al.*, 2004, 2005, 2011; los números corresponden a la numeración de

yacimientos en Quintana, 1999); Ses Fontanelles, Cova de ca na Reia, Es Pouàs y Pedrera de Can Bessora, en Eivissa (Moyà-Solà *et al.*, 1984a, 1984b, 1999; Bour, 1985; Agustí & Moyà-Solà, 1990; Bover *et al.*, 2008, 2014); y Pujol des Fum en Formentera (Filella *et al.*, 1999; erróneamente citado como acantilados de La Mola por Bover *et al.*, 2008). La mayoría de los autores citados más arriba se han limitado a reportar la presencia de testudínidos gigantes, con la excepción del trabajo preliminar de Bour (1985), quien reportó y describió varios restos postcraneales y del espaldar del Pleistoceno Inferior de la Cova de ca na Reia (Eivissa), pendientes no obstante de un estudio más profundo.

Actualmente, la fauna actual de quelonios terrestres de las Islas Baleares se limita a las tortugas alóctonas *Testudo* (*Testudo*) *graeca* Linnaeus, 1758 y *Testudo* (*Chersine*) *hermanni* Gmelin, 1789, ambas introducidas en tiempos históricos, y cuyos caparazones no sobrepasan los 35 cm de longitud (Mayol, 2003; Pinya, 2005). Por el contrario, la presencia de testudínidos gigantes (con caparazones que debían superar los 80 cm de longitud total) en las Baleares está documentada desde el Plioceno inferior hasta el Pleistoceno Inferior. Estos restos no pueden ser atribuidos a ninguna de las especies de *Testudo* Linnaeus, 1758 antes mencionadas. Algunos autores (e.g., Pérez-García & Vlachos, 2014) consideraron que pertenecen a la especie descrita por Bate (1914a), aunque, de hecho, es actualmente incierto si todos los restos procedentes de las localidades mencionadas más arriba, y en particular los de Eivissa y Formentera, pertenecen a la misma especie descrita de Menorca. En cualquier caso, para poder realizar la determinación taxonómica de todos los materiales es imprescindible caracterizar bien al taxón nominal “*Testudo*” *gymnesica*. Desde su descripción original dentro del género *Testudo*, esta especie ha sido

atribuida a distintos géneros, comenzando por el actual *Geochelone* Fitzinger, 1835 (e.g., Auffenberg, 1974), siguiendo por el extinto *Cheirogaster* Bergounioux, 1935 (en el cual se agruparon durante mucho tiempo todas las tortugas gigantes extinguidas, a partir de Bourgat & Bour, 1983), y terminando por el también extinto *Titanochelon* (véase Pérez-García & Vlachos, 2014; Turtle Extinctions Working Group, 2015). En la actualidad, *Geochelone* incluye únicamente dos especies asiáticas de Pakistán y Myanmar (Turtle Taxonomy Working Group, 2014). Hasta hace poco se utilizaba la designación de *Cheirogaster gymnesica* (Bate, 1914a) para referirse a la tortuga gigante de Menorca o incluso del conjunto de Baleares (e.g., Quintana, 1995, 1999; Quintana *et al.*, 2011; Luján *et al.*, 2014). Sin embargo, actualmente el género *Cheirogaster* ha quedado restringido a una única especie del Eoceno de Francia (Pérez-García *et al.*, 2016).

El testudínido fósil de las Baleares fue incluido por Pérez-García & Vlachos (2014), aunque solo tentativamente mediante nomenclatura abierta, en el género *Titanochelon*. Esta inclusión de “*Testudo*” *gymnesica* en el género *Titanochelon* por Pérez-García & Vlachos (2014) se basó principalmente en las similitudes del húmero y del fémur, y fue considerada provisional por los propios autores de la nueva combinación, que ya indicaron la necesidad de revisar su adscripción genérica a partir del material disponible (Pérez-García *et al.*, 2017). De este modo, parece ser que hasta que no se realice un estudio detallado del caparazón junto con los elementos postcraneales de esta especie no será posible esclarecer completamente la posición taxonómica y filogenética de “*Testudo*” *gymnesica*, ni tampoco su distribución geográfica y cronológica. Sin embargo, vale la pena resaltar el hecho de que el material tipo, usado por Bate (1914a) en la descripción original de la especie, no ha sido vuelto a describir en detalle, ni tampoco ha sido figurado en su totalidad. El objetivo de este artículo no es otro que figurar y describir en detalle todo el material procedente de la localidad típica de la especie, incluyendo no solo el lectotipo y los paralectotipos de la especie, sino también algunos otros ejemplares previamente inéditos. A partir de estos restos, se discute el estatus taxonómico de esta especie y se lleva a cabo por primera vez un análisis cladístico para determinar sus relaciones filogenéticas con otras tortugas gigantes del Neógeno y Cuaternario de Europa.

## 1.2. Edad y geología

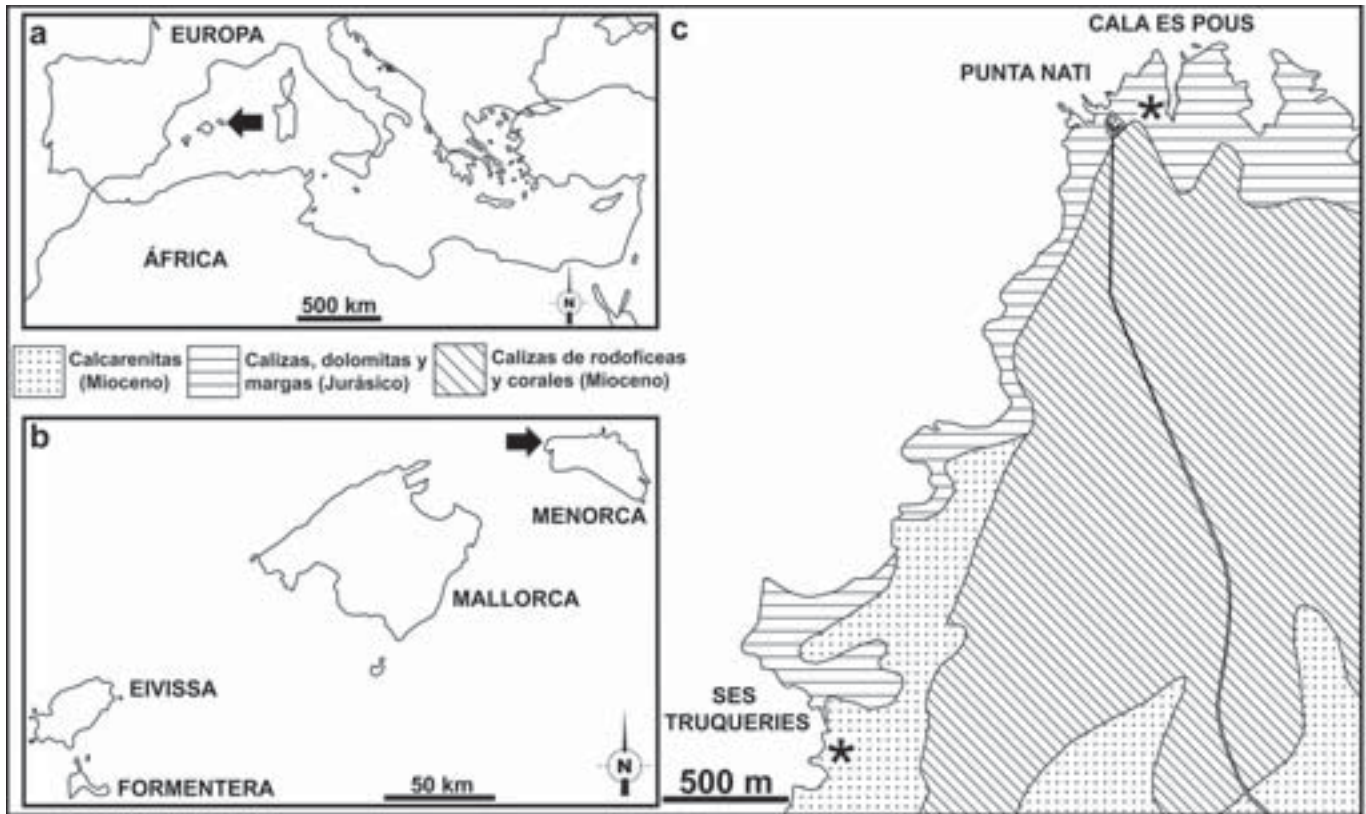
En la descripción original de la especie, Bate (1914a) solo indicó que procedían de los alrededores del “Bajoli Promontory” al norte de Ciutadella. Posteriormente Bate (1914b) especificó que procedían de una fisura kárstica llamada “Torre Vieja” (i.e., Torre Vella, según

la toponimia actual; Bate, 1914b: lámina XXV: Fig. 2), situada según esta autora en el barranco de “Cala de Pous” (i.e., Cala es Pous), y de otra fisura kárstica denominada “Sestrucaries” (i.e., Ses Truqueries) (Fig. 1). El primero de estos depósitos se conoce actualmente como Cala es Pous (Moyà-Solà & Pons-Moyà, 1979; Agustí & Moyà-Solà, 1990; Quintana, 1999; Quintana *et al.*, 2004, 2011), o más concretamente como yacimiento nº 11 de la zona de Punta Nati-Cala es Pous (Quintana, 1999) (Fig. 1). El segundo, a su vez, durante un tiempo se asimiló tentativamente a “Caló des Morts” (Cala es Morts) por Pons-Moyà *et al.* (1981), aunque posteriormente Quintana (1999) justificó que probablemente corresponda a una de las dos fisuras kársticas de la zona de Punta Esquixador (Ses Truqueries A, o yacimiento nº 16 de Quintana, 1999) (Fig. 1).

El yacimiento de Cala es Pous (en la literatura mencionado a menudo con los topónimos alternativos de “Cala es Pou” o “Cala’s Pous” (e.g., Pons-Moyà *et al.*, 1981; Agustí *et al.*, 1982; Quintana, 1995, 1999; Moyà-Solà *et al.*, 1999) se sitúa en el noroeste de la isla de Menorca, cerca del barranco de Cala es Pous, en un afloramiento de calcita travertínica, siendo la localidad más oriental del conjunto de yacimientos de la zona de Punta Nati-Cala es Pous (Quintana, 1995, 1999). En particular, los sedimentos fosilíferos afloran en un relleno emplazado en las calcarenitas messinienses, y consisten en un nivel de limos rojizos que, a su vez, está cubierto por limos rosados con intercalación de calcita travertínica del Pleistoceno (Quintana, 1999; Quintana *et al.*, 2004). El yacimiento de Ses Truqueries A se sitúa en el flanco norte del canal situado al norte de Punta Esquixador, y corresponde a depósitos de limos con numerosos cantos angulosos calcareníticos, abundantes cantos de sección redondeada formados por limos más oscuros, y otros cantos de calcita travertínica (Quintana, 1999). Los restos del testudínido gigante se encuentran en los cantos de limos más oscuros, así como en bloques decimétricos de limos rojos que se encuentran puntualmente en la parte superior del yacimiento (Quintana, 1999).

Originalmente considerados pleistocenos (e.g., Bate, 1914a, 1914b; Villalta Comella & Crusafont Pairó, 1946), posteriormente los yacimientos menorquines con tortuga gigante en general, y el de Cala es Pous en particular, se atribuyeron al Mioceno superior (Pons-Moyà *et al.*, 1981; Alcover *et al.*, 1981; Agustí *et al.*, 1982; Moyà-Solà *et al.*, 1984b; Agustí & Moyà-Solà, 1990; Quintana, 1995). En parte, ello fue debido al hecho de considerar que la localidad karstificaba un complejo arrecifal messiniense cubierto, a su vez, por otra formación arrecifal (e.g., Moyà-Solà *et al.*, 1984b; Agustí & Moyà-Solà, 1990), una interpretación que actualmente se considera incorrecta (Quintana, 1999; Quintana *et al.*, 2004). La determinación de la edad de estos yacimientos se vio dificultada por la falta de un estudio detallado de la diezmada fauna de mamíferos asociada, así como por su carácter endémico (Alcover





**Figura 1.** Mapa geográfico (a, b) y geológico (c) esquemático de las Islas Baleares, mostrando mediante un asterisco la localización de los yacimientos de Cala es Pous (la probable localidad típica de *Testudo gymnesica*) y Ses Truquieries (Punta Esquitxador nº 16). Modificado a partir de Quintana *et al.* (2011).

*et al.*, 1981, 1999; Quintana, 1999; Moyà-Solà *et al.*, 1999; Quintana *et al.*, 2004, 2011). Esta fauna incluye a dos especies de mamíferos evolucionadas en condiciones insulares, el conejo gigante *Nuralagus rex* Quintana *et al.*, 2011 y el lirón gigante *Muscardinus cyclopeus* Agustí *et al.*, 1982, además de un quiróptero (Pons-Moyà *et al.*, 1981; Alcover *et al.*, 1981; Agustí & Moyà-Solà, 1990; Quintana, 1999, 2014; Quintana *et al.*, 2004, 2011; Sevilla *et al.*, 2013), y por lo tanto, deben considerarse pliocénicos.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Muestra estudiada

La muestra estudiada, que se detalla en la Tabla 1 y se describe en los siguientes apartados, incluye todo el material tipo de *Testudo gymnesica*, así como restos inéditos procedentes de la misma recolección, todos ellos depositados en el National History Museum London del Reino Unido (NHMUK), anteriormente British Museum (Natural History) (BMNH). Estos restos fueron recolectados por Dorothea M.A. Bate, quien, tras dos

expediciones previas a Mallorca, en 1911 se trasladó a Menorca e Eivissa para recolectar nuevos restos de mamíferos pleistocénicos (Bate, 1914b). Aunque Bate (1914a) no proporcionó números de catálogo ni figuró todo el material descrito, a partir de sus descripciones puede deducirse que la colección estudiada incluye a todos los sintipos de la especie, además de tres restos postcraneales inéditos (NHMUK R4222B, NHMUK R4230 y NHMUK R4232). Desconocemos el motivo por el que estos tres especímenes no fueron incluidos en la descripción original; tal vez fue debido a su mal estado de preservación, tal vez al hecho de no estar preparados aún en ese momento (no siendo identificados, según las propias etiquetas, hasta 1981 por el paleoherpetólogo C.R. Crumly), o tal vez por proceder de una localidad distinta.

En la bibliografía previa, el yacimiento de Cala es Pous se ha considerado como la localidad típica de *Testudo gymnesica* (Moyà-Solà & Pons-Moyà, 1979; Quintana *et al.*, 2011), pero el caso es que Bate (1914a) no especificó la localidad exacta de procedencia de cada uno de los restos incluidos en la descripción original. Tal información tampoco consta en las etiquetas de museo correspondientes a ninguno de los especímenes (que solo indican su procedencia de “Menorca”; À.H.L., observación personal). Por lo tanto, con los datos disponibles actualmente, no es

**Tabla 1.** Lista de los especímenes de aff. *Titanochelon gymnesica* de Cala es Pous descritos en este trabajo. Todos los ejemplares corresponden al material tipo descrito por Bate (1914a), excepto los tres últimos (resaltados en negrita).

Número de catalogo	Descripción anatómica	Figuras
NHMUK R4214	Periférica 1 izquierda	2a–b
NHMUK R4233	Bloque con pigal y diversos fragmentos de placas del espaldar indeterminadas	2c–f
NHMUK R4216	Pigal y periféricas 10–11 izquierdas	2g–h
NHMUK R4218A	Osteodermo	3a–b
NHMUK R4218B	Osteodermo	3c–d
NHMUK R4227A	Diáfisis de húmero izquierdo	3e–f
NHMUK R4219	Húmero izquierdo	3g–j
NHMUK R4220	Húmero derecho	3k–ñ
NHMUK R4222A	Fragmento distal de húmero derecho	3o–p
NHMUK R4221	Fragmento distal de húmero derecho	3q–r
NHMUK R4223B	Fragmento distal de radio izquierdo	3s–t
NHMUK R4223A	Fragmento distal de radio derecho	3u–v
NHMUK R4224	Ulna derecha	3w–x
NHMUK R4225A	Fragmento de pubis derecho	3y–z
NHMUK R4225B	Fragmento de ilion derecho	3a'–b'
NHMUK R4232B	Fragmento distal de fibula derecha y fragmento de hueso indeterminado	3c'–d'
NHMUK R4226	Fémur derecho	3e'–h'
NHMUK R4228	Fragmento proximal de fémur derecho	3i'–l'
NHMUK R4229	Fragmento proximal de fémur derecho	3m'–p'
NHMUK R4227B	Fragmento de vértebra cervical	3q'–r'
NHMUK R4231	Falange distal	3s'–v'
<b>NHMUK R4222B</b>	Fragmento distal de húmero derecho	4a–d
<b>NHMUK R4230</b>	Fragmento proximal de radio izquierdo	4e–i
<b>NHMUK R4232</b>	Fragmento de vértebra caudal	4j–k

posible determinar si todos los sintipos (y, en particular, el lectotipo designado por Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, 1991) proceden de Cala es Pous o si, por el contrario, parte de ellos proceden de Ses Truqueries, como podría desprenderse de Bate (1914b). Por todo ello, la localidad típica de la especie debe considerarse un tanto incierta, a pesar que el material tipo se haya podido determinar con total seguridad.

El uso de nomenclatura abierta en el apartado de Paleontología Sistemática sigue los criterios de Bengtson (1988).

## 2.2. Análisis filogenético

A partir de la revisión del material tipo de “*Testudo*” *gymnesica* se ha incluido por primera vez esta especie en una matriz de caracteres (Pérez-García & Vlachos, 2014; Pérez-García *et al.*, 2016: Apéndice 1) para realizar un análisis cladístico de las tortugas gigantes de Europa. El análisis se realizó con el criterio de máxima parsimonia

mediante el programa PAUP\* 4.0 para Unix (Swofford, 2003), con el comando de búsqueda “branch-and-bound” basado en una matriz de 18 taxones y 69 caracteres (Tabla 2). Todos los caracteres se trataron como no ordenados, y los caracteres inaplicables se trataron como ausencia de datos. La robustez de los clados se evaluó mediante análisis de bootstrap (10.000 réplicas) e índices de soporte de Bremer. Para los árboles máximamente parsimoniosos se calcularon los siguientes índices: CI, índice de consistencia; RI, índice de retención; y RC, índice de consistencia reescalado. La polaridad de los caracteres se determinó mediante el método del grupo externo (*outgroup*), usando como tales a las especies extintas *Brodiechelys brodiei* (Lydekker, 1889) del Cretácico Inferior de Reino Unido, y *Palaeomys hessiaca* Schleich, 1994 del Eoceno inferior de Alemania y Francia. El grupo interno incluyó a las especies extintas de tortugas gigantes del Neógeno de Europa, además de dos especies de tortugas actuales del género *Testudo*, *T. hermanni* y *T. graeca*.

A lo largo de las descripciones, se señalan los estados de los caracteres de la matriz entre corchetes, con el

**Tabla 2.** Matriz de datos utilizada en el análisis cladístico realizado en este trabajo. Las dos primeras especies se incluyen en calidad de grupos externos. Las especies extintas se denotan con una daga (†). Los signos de interrogación (?) indican la ausencia de datos, mientras que los guiones (-) señalan los caracteres inaplicables. Las letras mayúsculas corresponden a estados de caracteres variables, de la siguiente manera: A, (0,1); B, (1,2); C, (4,5); D, (0,3); E, (1,6); F, (1,4). La matriz se basa en la definición de los caracteres propuesta por Pérez-García (2015) y las posteriores modificaciones por Pérez-García *et al.* (2016), así como en la codificación proporcionada por Pérez-García *et al.* (2016: Apéndice 1), con los cambios de codificación y definición de los caracteres señalados en el apartado de Material y Métodos.

	000000001111111122222222333333334444444455555555666666666666
	123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789
<i>Brodiechelys brodiei</i> †	00A-0133100110001000A?-000????????0000000000000A00A0010000000???
<i>Palaeoemys hessiaca</i> †	011-013310011000000000B0000????????010100100000A0A110A00010012211000
<i>Fontainechelon cassouleti</i> †	00100000??010000000000000000?????0??0110111110100011000?001001?11??1
<i>Pelorocheleon soriana</i> †	011C1AD310111000000100A1A00????????11101111111001110100011101111??1
<i>Pelorocheleon eoacaenica</i> †	01AE?01FA01110000000100AA000????????1110111111100111010001110?111??1
<i>Hadrianus corsoni</i> †	11010011101110000000A01B0A01????????11101111111100110001111001111???
<i>Hadrianus majusculus</i> †	110100111011100000000120001????????1110?111??111??10?01011001111???
<i>Cheirogaster maurini</i> †	22?2012110?1110110?010?20000????????1110?111??11--111?10??1100??11???
<i>Taraschelon gigas</i> †	2????????11100101001120101????????1110?111??11--01?0100?11001111???
“ <i>Ergilemys</i> ” <i>bruneti</i> †	11130122211000100?0001121111????????111011111111?1101A11011001111???
<i>Testudo graeca</i>	11B3012221B00010001011120111020010??11101111111110101001111001111111
<i>Testudo hermanni</i>	111301222120001000001A120101020010??11101111111011101A01111001111111
<i>Titanochelon bolivari</i> †	011301222111111001110A1211011200111011101111111--0100111011001111111
<i>Titanochelon richardi</i> †	0113A1222111111001112A12A10102101110111001111111--0100111011001111111
<i>Titanochelon vitodurana</i> †	2113112221111110011101121101????????111011111111--0100111011001111???
<i>Titanochelon perpiniana</i> †	011301222111111?0111011011011010110111011111111--?100?11?11001111111
<i>Titanochelon bacharidisi</i> †	?????????1?111??111??1111011110110111011111111--?1????1??10011111?1
aff. <i>Titanochelon gymnesica</i> †	?????????11?1??10?????????10?0?????????1?????????1?????????1???

número del carácter precedido de una almohadilla, y seguido de dos puntos y el número del estado de carácter (e.g., [#48:1]). Respecto a la definición de los caracteres de la matriz original (Pérez-García & Vlachos, 2014, con modificaciones posteriores por Pérez-García, 2015 y Pérez-García *et al.*, 2016), tan solo se ha enmendado el estado 0 del carácter #20 (“menos de 100 cm”, en vez de “menos de 70 cm”), para poder incluir especies de testudínidos con caparazones que superan los 70 cm pero que, por el contrario, no alcanzan los 100 cm, como es el caso de *Taraschelon gigas* Pérez-García, 2015 (80 cm) y “*Testudo*” *gymnesica* (85 cm). En cuanto a los taxones analizados, además de “*Testudo*” *gymnesica* se ha incluido también *Titanochelon richardi* (Bergounioux, 1938) comb. nov., considerada un sinónimo subjetivo posterior de la especie tipo del género, *Titanochelon bolivari* (Hernández-Pacheco, 1917), por Pérez-García & Vlachos (2014), pero considerada una especie distinta por Luján *et al.* (2014; véase también Luján, 2015). Finalmente, por lo que se refiere a la codificación de las distintas especies, se han realizado los siguientes cambios con respecto a la matriz de Pérez-García *et al.* (2016: Apéndice 1):

- 1) *Titanochelon bolivari*: a) forma del lóbulo anterior [#21:0]. Este carácter está sujeto a dimorfismo sexual, solo estando bien desarrollado en los machos de *Ti. richardi* (trilobulado), pero en cambio no está presente en *Ti. bolivari* (rectangular) (Luján, 2015); b) espesor de los elementos del arco zigomático [#29:1]. Estos elementos solo son delgados en *Ti. richardi* (Luján *et al.*, 2014; Luján, 2015).
- 2) *Titanochelon perpiniana* (Depéret, 1885): a) posición de la fosa orbital [#31:1]. Se sitúa claramente en posición posterior (Depéret & Donnezan, 1890; Bourgat & Bour, 1983); b) forma distal del húmero [#34:1]. Es completamente asimétrico (Depéret & Donnezan, 1890; À.H.L., observaciones personales sobre material inédito depositado en Lyon, Francia); c) espesor de los elementos del arco zigomático [#29:1]. Claramente espeso y robusto, aunque solo apreciable en el lado izquierdo (Depéret & Donnezan, 1890).
- 3) *Titanochelon bacharidisi* (Vlachos *et al.*, 2014): a) emarginación temporal ventral [#32:0]. No es extensiva, como se puede apreciar el lado izquierdo del cráneo, no deformado ni erosionado (Vlachos *et al.*, 2014); b) forma distal del húmero [#34:1]. Ambos húmeros muestran una morfología asimétrica (contra Vlachos *et al.*, 2014).



### 3. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden TESTUDINES Linnaeus, 1758

Suborden CRYPTODIRA Cope, 1868

Superfamilia TESTUDINOIDEA Batsch, 1788

Familia Testudinidae Batsch, 1788

Género *Titanochelon* Pérez-García & Vlachos, 2014

aff. *Titanochelon gymnesica* (Bate, 1914a)  
(Figs. 2–4)

1914a *Testudo gymnesicus*, Bate, pp. 102–107, Figs. 1–2.

1956 *Testudo gymnesicus*, Bataller, p. 23.

1974 *Geochelone* (?*Geochelone*) *gymnesica*, Auffenberg, p. 155.

1980 *Testudo gymnesicus*, Mercadal & Pretus Real, p. 15, Fig. 3.

1981 *Geochelone gymnesica*, Pons-Moyà *et al.*, pp. 129–130.

1981 “*Testudo*” *gymnesicus*, Alcover *et al.*, p. 188.

1983 *Testudo gymnesica*, Bourgat & Bour, p. 170.

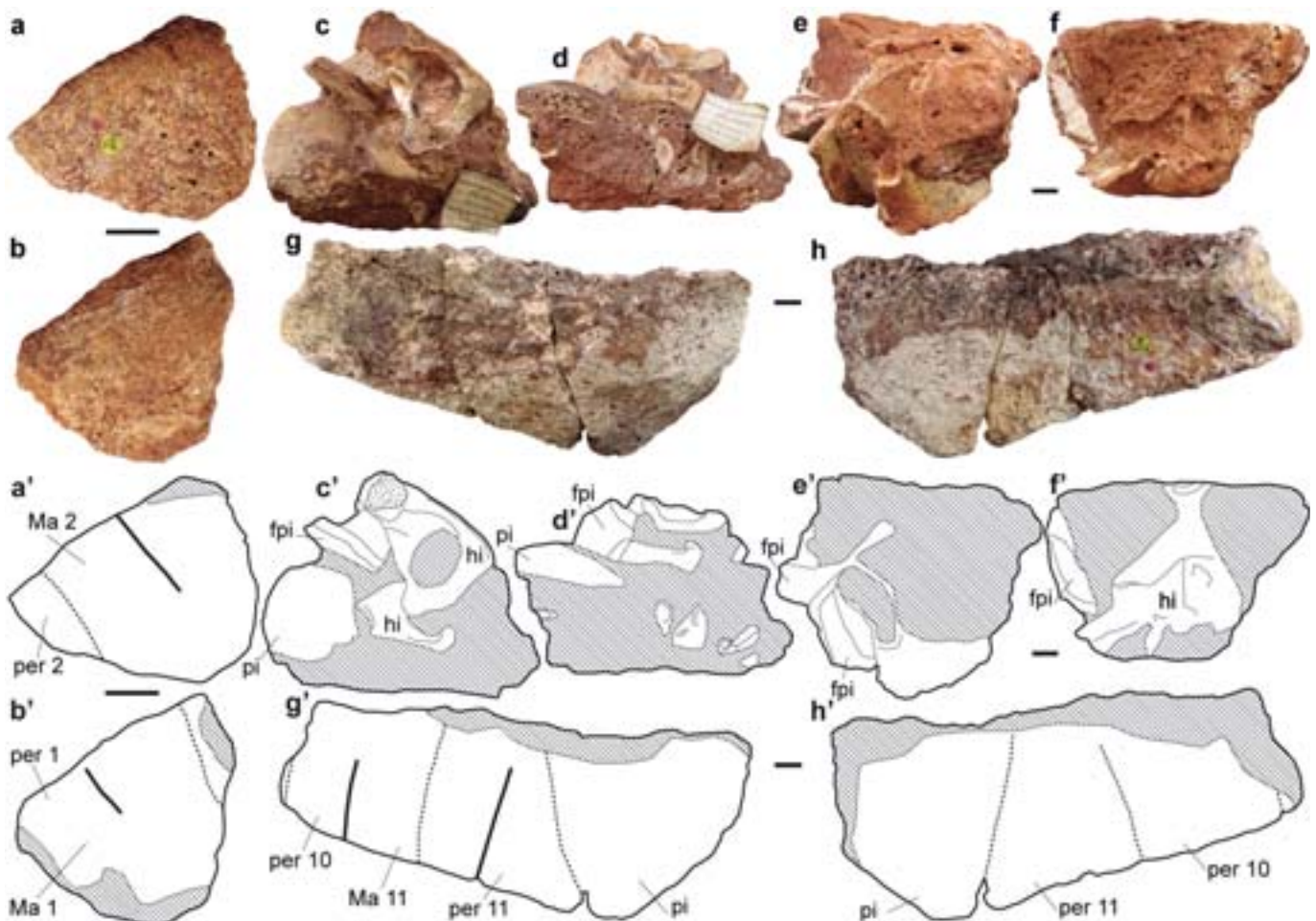
1985 *Cheirogaster gymnesica*, Bour, p. 57.

1991 ?*Cheirogaster gymnesicus*, Jiménez Fuentes & Martín de Jesús, p. 98.

2014 *Cheirogaster gymnesica*, Luján *et al.*, p. 843.

2014 cf. *Titanochelon gymnesicus*, Pérez-García & Vlachos, pp. 657, 711.

2014 cf. *Titanochelon gymnesica* [sic], Pérez-García & Vlachos, p. 707.



**Figura 2.** Restos de espaldar previamente descritos (paralectotipos no figurados) de “*Testudo*” *gymnesica*, probablemente procedentes de Cala es Pous (y/o de Ses Truquieres). **a,b**) Periférica 1 izquierda (NHMUK R4214), en vistas dorsal (**a,a'**) y ventral (**b,b'**). **c,f**) Bloque con pugal y diversos fragmentos de placas indeterminados (NHMUK R4233), en vistas externa (**c,c'**), izquierda (**d,d'**), interna (**e,e'**), y derecha (**f,f'**). **g,h**) Pugal y periféricas 10–11 (NHMUK R4216), en vistas externa (**g,g'**) e interna (**h,h'**). En la parte inferior, dibujos esquemáticos donde las líneas gruesas corresponden a los escudos dérmicos, las líneas discontinuas denotan las suturas entre placas, y líneas oblicuas denotan porciones perdidas o sedimento que se encuentra incrustado en los fósiles. Las barras de escala equivalen a 2 cm. Abreviaciones: fpi: fragmento de placa indeterminado; hi: hueso indeterminado; Ma: escudo marginal; per: placa periférica; pi: placa pugal.



**Figura 3.** Restos postcraneales previamente descritos de *Testudo gymnesica*, probablemente procedentes de Cala es Pous (y/o de Ses Truquieries). Todos los ejemplares son paralectotipos, excepto el lectotipo (NHMUK R4219); solo este último y dos de los paralectotipos (NHMUK R4228 y NHMUK R4229) habían sido figurados previamente (Bate, 1914a). **a–b)** Osteodermo (NHMUK R4218A), en vistas externa (**a**) e interna (**b**). **c–d)** Osteodermo (NHMUK R4218B), en vistas externa (**c**) e interna (**d**). **e–f)** Diáfisis de húmero izquierdo (NHMUK R4227A), en vistas dorsal (**e**) y ventral (**f**). **g–j)** Húmero izquierdo (NHMUK R4219), en vistas dorsal (**g**), ventral (**h**), anterior (**i**), y posterior (**j**). **k–ñ)** Húmero derecho (NHMUK R4220), en vistas dorsal (**k**), ventral (**l**), anterior (**m**), posterior (**n**), y distal (**ñ**). **o–p)** Fragmento distal de húmero derecho (NHMUK R4222A), en vistas dorsal (**o**) y ventral (**p**). **q–r)** Fragmento distal de húmero derecho (NHMUK R4221), en vistas dorsal (**q**) y ventral (**r**). **s–t)** Fragmento distal de radio izquierdo (NHMUK R4223B), en vistas dorsal (**s**) y ventral (**t**). **u–v)** Fragmento distal de radio derecho (NHMUK R4223A), en vistas dorsal (**u**) y ventral (**v**). **w–x)** Ulna derecha (NHMUK R4224), en vistas ventral (**w**) y medial (**x**). **y–z)** Fragmento de pubis derecho (NHMUK R4225A), en vistas dorsal (**y**) y ventral (**z**). **a'–b')** Fragmento de ilion derecho (NHMUK R4225B), en vistas anterior (**a'**) y posterior (**b'**). **c'–d')** Fragmento distal de fibula derecha y fragmento de hueso indeterminado (NHMUK R4232B), en vistas dorsal (**c'**) y ventral (**d'**). **e'–h')** Fémur derecho (NHMUK R4226), en vistas dorsal (**e'**), ventral (**f'**), anterior (**g'**), y posterior (**h'**). **i'–l')** Fragmento proximal de fémur derecho (NHMUK R4228), en vistas dorsal (**i'**), ventral (**j'**), anterior (**k'**), y posterior (**l'**). **m'–p')** Fragmento proximal de fémur derecho (NHMUK R4229), en vistas dorsal (**m'**), ventral (**n'**), anterior (**o'**), y posterior (**p'**). **q'–r')** Fragmento de vértebra cervical (NHMUK R4227B), en vistas dorsal (**q'**), y ventral (**r'**). **s'–v')** Falange distal (NHMUK R4231), en vistas dorsal (**s'**), ventral (**t'**), medial (**u'**), y lateral (**v'**). Las barras de escala equivalen a 2 cm.



2015 *Titanochelon gymnesica*, Turtle Extinctions Working Group, p. 37.

**Lectotipo.** NHMUK R4219, húmero izquierdo (Figs. 3g–j; véase también Bate, 1914a: Fig. 1), designado como tal por Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991).

**Paralectotipos.** NHMUK R4214, periférica 1 izquierda (Figs. 2a–b, 2a'–b'); NHMUK R4233, pigal y diversos fragmentos de placas del espaldar indeterminadas (Figs. 2c–f, 2c'–f'); NHMUK R4216, pigal y periféricas 10–11 izquierdas (Figs. 2g–h, 2g'–h'); NHMUK R4218A, osteodermo (Figs. 3a–b); NHMUK R4218B, osteodermo (Figs. 3c–d); NHMUK R4227A, diáfisis de húmero izquierdo (Figs. 3e–f); NHMUK R4220, húmero derecho (Figs. 3k–ñ); NHMUK R4222A, fragmento distal de húmero derecho (Figs. 3o–p); NHMUK R4221, fragmento distal de húmero derecho (Figs. 3q–r); NHMUK R4223B, fragmento distal de radio izquierdo (Figs. 3s–t); NHMUK R4223A, fragmento distal de radio derecho (Figs. 3u–v); NHMUK R4224, ulna derecha (Figs. 3w–x); NHMUK R4225A, fragmento de pubis derecho (Figs. 3y–z); NHMUK R4225B, fragmento de ilion derecho (Figs. 3a'–b'); NHMUK R4232B, fragmento distal de fibula derecha y fragmento de hueso indeterminado (Figs. 3c'–d'); NHMUK R4226, fémur derecho (Figs. 3e'–h'); NHMUK R4228, fragmento proximal de fémur derecho (Figs. 3i'–l'; véase también Bate, 1914a: Figs. 2.1–2.1a); NHMUK R4229, fragmento proximal de fémur derecho (Figs. 3m'–p'; véase también Bate, 1914a: Figs. 2.2–2.2a); NHMUK R4227B, fragmento de vértebra cervical (Figs. 3q'–r'); NHMUK R4231, falange distal (Figs. 3s'–v').

**Material inédito referido.** NHMUK R4222B, fragmento proximal de húmero derecho (Figs. 4a–d); NHMUK R4230, fragmento proximal de radio derecho (Figs. 4e–i); R4232, fragmento de vértebra caudal (Figs. 4j–k).

**Localidad tipo.** Incierta, probablemente corresponda a Cala es Pous, aunque no puede descartarse que parte del material tipo provenga de Ses Truquieries. Ambos yacimientos fueron situados erróneamente por Bate (1914a) en la zona del “Bajoli Promontory”, pero en realidad Cala es Pous se encuentra en la zona de Punta Nati-Cala es Pous (yacimiento nº 11 de Quintana, 1999; Quintana *et al.*, 2011), mientras que Ses Truquieries corresponde a la yacimiento nº 16 de la zona de Punta Esquixador (Quintana, 1999).

**Distribución temporal y geográfica.** El material tipo de la especie, así como otros restos procedentes de Menorca, se datan actualmente del Plioceno (e.g., Quintana, 1999; Quintana *et al.*, 2011). Los restos de tortuga gigante procedentes de Mallorca, Formentera y Eivissa, cuya

atribución a la misma especie está por evaluar, datarían del ?Mioceno superior al Plioceno inferior, del ?Plioceno superior/Pleistoceno Superior, y del ?Plioceno inferior al ?Pleistoceno, respectivamente (Filella *et al.*, 1999; Bover *et al.*, 2008, 2014).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Descripción

#### 4.1.1. Caparazón

La única placa de la parte anterior del espaldar (NHMUK R4214; Figs. 2a–b, 2a'–b') es una periférica 1 izquierda que incluye también una pequeña porción medial de la periférica 2. Es trapezoidal y muy delgada (menos de 4 mm de grosor), con el margen anterior ligeramente curvado y no ondulado dorsalmente. El surco entre los escudos marginales 1 y 2, bien visible en vista dorsal, es profundo y relativamente ancho [#48:1]. En margen distal de la periférica 1 no aprecia ninguna protrusión evidente [#12:1]. El surco pleuromarginal no es visible en la parte dorsal de la periférica, y por tanto coincide con la sutura costoperiférica [en placas periféricas anteriores #15:1]. De la parte posterior del espaldar se conservan las periféricas 10 y 11 izquierdas (NHMUK R4216; Figs. 2g–h, 2g'–h') y dos pigales, NHMUK R4216 (Figs. 2g–h, 2g'–h') y NHMUK R4233 (Figs. 2c–f, 2c'–f'). Estas placas también son muy delgadas (menos de 10 mm de grosor) en comparación a otras especies de *Titanochelon*. Los márgenes posteriores de las dos periféricas y las pigales no están dirigidos dorsalmente. Los surcos entre los escudos marginales 11 y la pleural 4 se sitúan en la misma región que las suturas entre las placas costales y periféricas [en placas periféricas posteriores #57:1]. En el límite entre las placas periféricas 10 y 11 no hay ninguna protrusión evidente [#13:1]. Aunque, debido a la preservación incompleta, no se puede determinar la morfología de la pigal NHMUK R4216, en NHMUK R4233 se observa que esta placa es más larga que ancha. La ausencia de un surco en la parte externa de este elemento indica la fusión de los escudo marginales 12 [#19:1]. En la parte externa de NHMUK R4216, no es posible reconocer el margen posterior del escudo vertebral 5, por lo que no debería coincidir con la sutura entre la pigal y la suprapigal.

#### 4.1.2. Vértebras

Solo se conservan dos vértebras, una cervical (NHMUK R4227B; Figs. 3q'–r') y otra caudal (NHMUK R4232; Figs. 4j–k). La primera solo incluye la parte dorsal y



**Figura 4.** Restos postcraneales inéditos de *Testudo gymnesica*, probablemente procedentes de Cala es Pous (y/o de Ses Truqueries). **a–d)** Fragmento distal de húmero derecho (NHMUK R4222B), en vistas dorsal (**a**), anterior (**b**), posterior (**c**), y distal (**d**). **e–i)** Fragmento proximal de radio izquierdo (NHMUK R4230), en vistas dorsal (**e**), ventral (**f**), medial (**g**), lateral (**h**), y proximal (**i**). **j–n)** Fragmento de vértebra caudal (R4232), en vistas dorsal (**j**), y ventral (**k**). Las barras de escala equivalen a 2 cm.

anterior, y está ligeramente deformada. Tiene forma alargada, presentando una única concavidad en la superficie articular anterior. Se observa el arco neural en la mitad anterior de la región dorsal (Fig. 3r'), pero no se han preservando las cigapófisis anteriores ni posteriores. La vértebra caudal, a su vez, solo preserva en relativo buen estado el cuerpo vertebral, y más específicamente la parte ventral, ya que la parte dorsal está fragmentada. Por razones de preservación, no se han conservado los pequeños procesos transversales. Esta vértebra es procélica, con un centro vertebral bastante corto.

#### 4.1.3. Miembro anterior

De los seis húmeros disponibles, los más completos son: el lectotipo NHMUK R4219 (Figs. 3g–j; Bate, 1914a: Fig. 1), al cual solo le falta el trocánter menor y NHMUK R4220 (Figs. 3k–ñ), al cual solo le falta la parte proximal (ambos trocánteres). A NHMUK R4221 (Figs. 3q–r), NHMUK 4222A (Figs. 3o–p) y NHMUK 4222B (Figs. 4a–d) les falta la parte proximal y las diáfisis; y a NHMUK R4227 (Figs. 3e–f) la parte proximal y distal. El húmero es más bien esbelto, con una diáfisis estrecha y extremos anchos. En vista lateral presenta una curvatura sigmoidal desarrollada a lo largo de toda su longitud [#33:1]. Los trocánteres muestran una gran diferencia de tamaño, siendo el trocánter mayor más largo que el menor. El trocánter

mayor se extiende medialmente solo un poco más allá de la altura de la cabeza humeral (Figs. 3h–l). Esta última es esférica y se desarrolla con un ángulo recto con respecto a la diáfisis (Fig. 3g). La parte distal del húmero se ensancha hasta casi dos veces el diámetro de la diáfisis. La parte distal no es simétrica, siendo el cóndilo ulnar más grande que el radial (Figs. 3h, 3l, 3p, 3r; [#34:0]). NHMUK R4220 muestra un surco ectepicondilar muy marcado en vista dorsal. De acuerdo a las dimensiones de los húmeros (más de 23 cm en NHMUK R4220), junto con las dimensiones de las placas del espaldar, los individuos habrían llegado a unos 85 cm de longitud total del caparazón [#20:0].

De los huesos del antebrazo solo se ha preservado una ulna completa (NHMUK R4224, Figs. 3w–x), aunque solo observable en vistas medial y ventral, ya que aún esta incrustada en un bloque de brecha. Se trata de un hueso alargado y esbelto, siendo su parte proximal muy estrecha, presentando una superficie articular con el húmero ligeramente cóncava (Figs. 3w–x). La parte media de este hueso presenta una sección transversal triangular, y la parte distal muestra una superficie estrecha y corta (para articular con el radio), siendo y la parte restante asimétrica. En vista ventral, la ulna está fuertemente curvada medialmente (Fig. 3w).

Del radio se han preservado dos fragmentos distales, NHMUK R4223B (Figs. 3s–t) y NHMUK R4223A (Figs. 3u–v), y uno proximal (NHMUK R4230; Figs. 4e–i).

El eje del radio tiene una sección transversal casi circular, y no es del todo recto, ya que presenta una pequeña curvatura en la parte distal (Figs. 3u–v). La región distal es amplia y muestra una superficie ligeramente cóncava para la articulación con los carpales. Su parte proximal es también ancha y elíptica en sección transversal, y el margen lateral de la superficie articular es cóncavo en vista posterior (Fig. 4i).

El único elemento de la mano es una falange distal (NHMUK R4231; Figs. 3s'–v'), que muestra la típica morfología de las tortugas terrestres en la extremidad anterior, es decir, se trata de una falange ancha y corta. Su margen anterior es redondeado, mientras que su superficie proximal articular es cóncava.

#### 4.1.4. Cintura pélvica

De la cintura pélvica solo se conserva un fragmento del ilion (NHMUK R4225B; Figs. 3a'–b') y un fragmento de pubis (NHMUK R4225A; Figs. 3y–z). El primero tiene forma alargada y está ligeramente curvado en dirección dorsal. Su parte proximal es ancha, preservando las dos facetas que conforman el acetábulo, con una morfología cóncava para articular con el isquion y el pubis. De hecho, este espécimen también incluye un pequeño fragmento de la cabeza femoral, aunque está en muy mal estado (Fig. 3a'). Aunque incompleta, la parte distal se ensancha dorsalmente. Del pubis solo está presente el proceso pectineal, el cual es alargado y se proyecta anterolateralmente (Figs. 3y–z).

#### 4.1.5. Miembro posterior

Se conservan tres fémures derechos (NHMUK R4226, NHMUK R4228 y NHMUK R4229; Figs. 3e'–p'). La diáfisis es casi recta a lo largo de su longitud, con una pequeña curvatura en dirección ventral, solo apreciable en la parte distal de este hueso. En su extremo más proximal, los trocánteres están completamente fusionados [#69:1], y la cresta intertrocanterica que los une es muy sinuosa (Fig. 3n'). La cabeza femoral es cilíndrica (NHMUK R4229) o más bien elíptica (NHMUK R4228). En este último espécimen, se aprecia que la cabeza se desarrolla con un ángulo mayor de 90° con respecto a la diáfisis [#36:0], mostrando a su vez un cuello bien desarrollado (Figs. 3k'–l', 3p'). En la parte más distal, el cóndilo tibial es mucho más prominente que el ulnar (Figs. 3f'–g'). Los dos cóndilos están conectados entre ellos por una cresta que conforma una pequeña concavidad (Fig. 3f').

De la fibula solo se dispone de un fragmento distal (NHMUK R4232B; Figs. 3c'–d') que, a su vez, está unido a un hueso indeterminado. La porción preservada muestra que la fibula es bastante recta, al menos en su parte distal. El extremo articular es ancho, y presenta una superficie

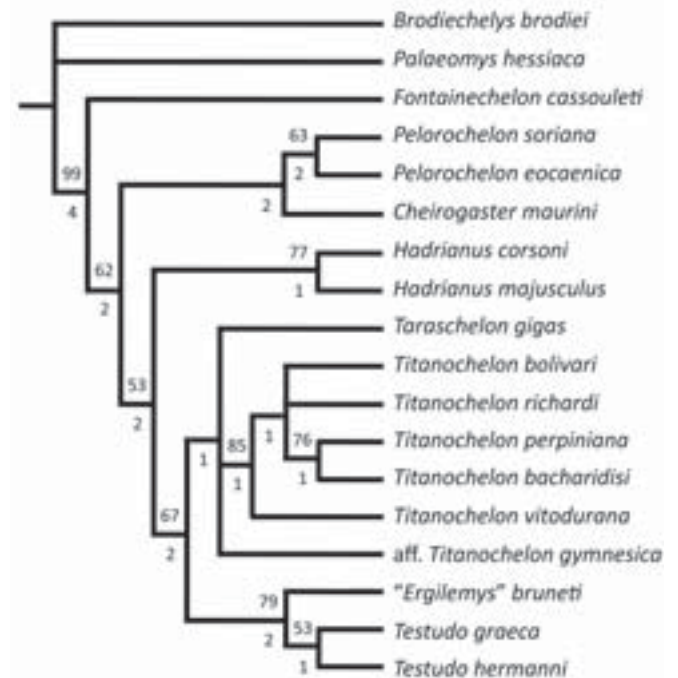
articular convexa redondeada, que articula con la superficie cóncava profunda presente en el astrágalo y el calcáneo de los testudínidos.

#### 4.1.6. Osteodermos

Se conservan dos osteodermos, NHMUK R4218A y NHMUK R4218B (Figs. 3a–d). El primero es pequeño, plano y de forma redondeada (Figs. 3a–b), mientras que el segundo es ligeramente más grande y abombado, además de alargado y presentar un extremo distal acuminado (Figs. 3c–d).

## 4.2. Análisis filogenético

El análisis filogenético resultó en seis árboles máximamente parsimoniosos de 116 pasos (CI = 0.72, o CI = 0.66 excluyendo a los caracteres no informativos; RI = 0.79; RC = 0.56), cuyo consenso se ha reproducido en la Figura 5. De los 69 caracteres empleados, 53 fueron informativos desde el punto de vista de la parsimonia (con el carácter #32 siendo constante, y los caracteres #16, #30, #33, #38, #49, #43, #52 y #62–#69 siendo no informativos). Como puede observarse en la Figura 5, excepto para el grupo



**Figura 5.** Resultados del análisis cladístico realizado en este trabajo. Se muestra el árbol consenso de los seis árboles más parsimoniosos. Los números sobre los nodos indican el porcentaje de soporte de bootstrap para el clado en cuestión (solo cuando >50%), mientras que los números bajo los nodos corresponden a los índices de Bremer.



interno, los clados resueltos por el árbol consenso no son muy robustos, dados los bajos porcentajes de bootstrap y los bajos índices de Bremer. La única posible excepción es el clado de *Titanochelon* spp. continentales (con un bootstrap del 85%, aunque con un índice de Bremer de tan solo 1) y el clado compuesto por “*Ergilemys*” *bruneti* de Broin, 1977 y *Testudo* spp. (con un bootstrap del 79% y un índice de Bremer de 2). En el árbol consenso, aff. *Titanochelon gymnesica* aparece en una tricotomía con *Taraschelon gigas* y el clado de *Titanochelon* spp., aunque cabe señalar que esta tricotomía está muy mal soportada (con un índice de Bremer de 1 y un porcentaje de bootstrap inferior al 50%). De ello se desprende que, en base a los datos disponibles actualmente, no puede confirmarse ni tan solo una relación filogenética más estrecha de la tortuga gigante de Menorca con las especies de *Titanochelon* continentales que con las especies de talla más pequeña de tortugas mediterráneas actuales.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Atribución taxonómica y consideraciones nomenclaturales

Bate (1914a) describió “*Testudo*” *gymnesica* a partir de varios fragmentos de espaldar y diversos elementos postcraneales de diferentes individuos del “Bajoli Promontory”. En la descripción original, Bate (1914a) no designó un holotipo, por lo que todos los especímenes descritos (para los cuales no proporcionó números de catálogo) deben considerarse sintipos. Posteriormente, y con el fin de aclarar la identidad taxonómica de esta especie, Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991) designaron como lectotipo al sintipo más completo, correspondiente al único húmero izquierdo (aunque tampoco proporcionaron su número de catálogo), con lo cual todos los otros restos descritos por Bate (1914a) en la publicación original de la especie deben considerarse paralectotipos. Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991) se abstuvieron de proporcionar descripciones detalladas o una diagnosis enmendada de la especie, argumentando que los restos estaban en paradero desconocido, a pesar de que Auffenberg (1974) ya había señalado que estaban depositado en el British Museum (Natural History), actualmente National History Museum London.

Como ya se anticipaba en la Introducción, a lo largo del tiempo la especie descrita por Bate (1914a) ha sido incluida en distintos géneros de testudínidos. Así, en su enumeración de especies del Terciario de España, Bataller (1956) mencionó a la especie con su denominación original, *Testudo gymnesicus*, y argumentó que este taxón era afín a las grandes tortugas de Madagascar. Posteriormente,

Auffenberg (1974; véase también Pons-Moyà *et al.*, 1981) denominó a la especie como *Geochelone gymnesica*. En cambio, Bourgat & Bour (1983) concluyeron que la especie pertenecía al mismo linaje que la especie francesa que ellos denominaron *Cheirogaster perpiniana* (actualmente en el género *Titanochelon*), aunque a diferencia de Bour (1985) no utilizaron aún la nueva combinación, *Cheirogaster gymnesica*, para la especie de Menorca. Curiosamente, en la descripción de nuevos restos de tortuga gigante de la Cova de ca na Reia (Eivissa), este mismo autor (Bour, 1985) notó sus afinidades (en particular con respecto a la tibia) con el género insular *Cylindraspis* Fitzinger, 1835 de Madagascar y se abstuvo de proporcionar una atribución taxonómica para el nuevo material.

Jiménez Fuentes & Martín de Jesús (1991) incluyeron a la tortuga de Menorca en el género *Cheirogaster*, aunque con dudas, y esta ha sido la combinación más ampliamente utilizada por los distintos autores posteriores hasta hace bien poco (Quintana, 1995, 1999; Luján *et al.*, 2014). Más recientemente, Pérez-García & Vlachos (2014) atribuyeron formalmente a esta especie no solo el material de Menorca, sino también el de Eivissa, y la incluyeron tentativamente (mediante nomenclatura abierta) en el género *Titanochelon*. Cabe señalar que estos autores, al realizar la nueva combinación, inadvertidamente usaron dos terminaciones distintas del epíteto específico: “cf. *Titanochelon gymnesicus* (Bate, 1914) comb. nov.” (p. 657), “cf. *Titanochelon gymnesica*” (p. 707) y “cf. *Titanochelon gymnesicus*” (p. 711). Aunque Bate (1914a: p. 102) describió la especie como “*Te. gymnesicus* sp. nov.” (con el nombre específico en género masculino), según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999: artículo 31.2), si un nombre de especie es un adjetivo o un participio en latín o latinizados en nominativo singular, este debe concordar en género gramatical con el nombre genérico con el que se combina. Puesto que *Testudo* es un sustantivo latín de género femenino, la combinación original correcta sería *Testudo gymnesica*. En el caso de incluir la especie en otro género, el epíteto específico debería concordar con el género gramatical de este. Pérez-García & Vlachos (2014) señalaron que “-*chelon*” procede del griego clásico *χελώνη* (*khelone*, tortuga), que no es sino una variante de la versión latinizada más habitual del término (*chelone*), de género femenino. Por lo tanto, la grafía correcta debe ser cf. *Titanochelon gymnesica* (Pérez-García & Vlachos, 2014), como ya se ha notado previamente en la bibliografía (Turtle Extinctions Working Group, 2015), y de acuerdo también con el género femenino atribuido a otros géneros descritos recientemente con la misma terminación (Pérez-García *et al.*, 2016). Pérez-García & Vlachos (2014) señalaron que el húmero y el fémur descritos por Bate (1914a) son más esbeltos y más rectos que los del resto de especies de *Titanochelon* (todas ellas continentales), pero estos autores ignoraron la información del espaldar, al no estar figurada

en la descripción original. Autores posteriores han incluido a la especie en *Titanochelon* sin nomenclatura abierta (Turtle Extinctions Working Group, 2015), aparentemente a partir solo de criterios biogeográficos, sin que tal atribución se haya justificado adecuadamente hasta la fecha. Más recientemente, Pérez-García *et al.* (2017), han mantenido la atribución de esta especie dentro del género *Titanochelon* de acuerdo a las similitudes en la morfología del fémur (diáfisis y parte distal del fémur bien curvadas), así como la presencia de un húmero con una diáfisis muy curvada. Del mismo modo, estos mismo autores han hecho notar que la ausencia de la fusión entre el astrágalo y el calcáneo en los restos de conocidos de la Cova de ca na Reia (Eivissa), difieren de los caracteres que se han diagnosticado para el género *Titanochelon*.

El material tipo (lectotipo y paralectotipos) de la especie, no descrito anteriormente después de la descripción original de la especie, y figurado en su totalidad por vez primera también aquí (junto con algunos restos de la misma colección no incluidos por Bate, 1914a), permite dar a conocer mejor las características del fémur, así como describir la morfología de las vértebras caudales. Todo ello nos capacita para reevaluar las relaciones filogenéticas y la posición sistemática de la tortuga gigante de Menorca (véase el siguiente subapartado). La discusión que sigue a continuación, sin embargo, se basa solamente en los ejemplares procedentes de la localidad tipo descritos en este artículo, a la espera que los restos inéditos de estas localidades y, especialmente, del abundante material recuperado durante la década de 1990 en Punta Nati pueda ser preparado y estudiado con mayor detalle, ya que hasta la fecha, solo se han figurado dos fémures (Pérez-García *et al.*, 2017).

## 5.2. Sistemática y filogenia

Pérez-García & Vlachos (2014) incluyeron a “*Testudo*” *gymnesica* tentativamente en el género *Titanochelon*, esencialmente basándose en las similitudes morfológicas del postcraneal (fémur y húmero), y aunque estos autores notaron algunas diferencias con respecto a otras especies del género (e.g., el húmero y el fémur son más esbeltos y más rectos), esta atribución tentativa ha sido aceptada posteriormente por otros autores (Turtle Extinctions Working Group, 2015). El género *Titanochelon* fue erigido por Pérez-García & Vlachos (2014) para englobar a todos los testudínidos gigantes del Mioceno y Plioceno de Europa, con *Titanochelon bolivari* como especie tipo. Según Pérez-García & Vlachos (2014), *Titanochelon* se caracterizaría por poseer un caparazón de más de 100 cm ([#20:0]), que sería una autapomorfia de este clado, así como por la fusión de los escudos marginales 12 ([#19:1]).

Nuestra revisión del material tipo de la especie de Menorca arroja serias dudas sobre su adscripción a nivel

genérico. En primer lugar, la fusión de las marginales 12 no solo esta presente en *Titanochelon*, sino también en el género *Centrochelys*, el cual también esta registrado en la región Mediterránea, al menos durante el Pleistoceno (Turtle Extinctions Working Group, 2015). La inclusión de la especie de Menorca en *Centrochelys* puede descartarse, como ya señalaron Gmira *et al.* (2013), debido a la posesión de un fémur marcadamente curvado, mientras que *Centrochelys* lo presenta completamente recto (un carácter autapomórfico de *Centrochelys*, según Lapparent de Broin, 2002). Sin embargo, una atribución a *Titanochelon* también resulta de lo más dudosa, dadas las notables diferencias postcraneales que presenta la tortuga de Menorca con respecto a las especies continentales del género. Así, aunque “*Testudo*” *gymnesica* sí presenta la fusión de las marginales 12 que es característica de *Titanochelon* spp. (Pérez-García & Vlachos, 2014), no parece que poseyera un caparazón de más de 100 cm. En particular, nuestra valoración de los restos del espaldar (NHMUK R4214, NHMUK R4216 y NHMUK R4233), de los húmeros (NHMUK R4219-20), y de los fémures (NHMUK R4226 y NHMUK R4228-29) indica que esta especie tendría una longitud aproximada de unos 85 cm (siendo, pues, de menor talla que el resto de especies de *Titanochelon*). La especie de Menorca también difiere de todas las especies continentales de *Titanochelon* en la posesión de un espaldar mucho más ligero y menos grueso, un trocánter mayor del húmero que solo se extiende ligeramente (siempre menos de 1 cm) por encima de la cabeza (mientras que en *Titanochelon* spp. puede llegar a desarrollarse hasta 3 cm), así como una cresta trocántérica del fémur fuertemente sinuosa (siendo completamente recta en *Titanochelon*). Finalmente, la tortuga gigante de Menorca difiere de “*Ergilemys*” *bruneti* y de las especies de *Testudo*, por la ausencia de proyecciones en las placas periféricas anteriores ([#12:1]; véase la discusión en el siguiente subapartado).

En comparación con las especies continentales de *Titanochelon*, el material de “*Testudo*” *gymnesica* se asemeja más a *Titanochelon richardi* y *Titanochelon bolivari* por el hecho de poseer un ángulo grande entre la cabeza y la diáfisis del fémur [#36:0], en lugar de perpendicular como en *Titanochelon bacharidisi* y *Titanochelon perpiniana*, no pudiéndose evaluar este carácter en *Titanochelon vitodurana* (Biedermann, 1862), una especie conocida a partir en un solo caparazón. Los resultados del análisis filogenético, en cualquier caso, indican que, con los datos disponibles actualmente, no es posible resolver las afinidades de parentesco evolutivo de la tortuga gigante de las Islas Baleares. De hecho, aunque nuestros resultados sugieren que “*Testudo*” *gymnesica* podría estar emparentada con el resto de especies de *Titanochelon*, no permiten descartar una relación más estrecha con *Taraschelon gigas*, e incluso el soporte para una relación más estrecha con todas estas especies, en lugar del clado compuesto por “*Ergilemys*” *bruneti*

y *Testudo* spp., donde este soporte es mínimo. Todo ello nos lleva a concluir que la inclusión de “*Testudo*” *gymnesica* en el género *Titanochelon* es más que dudosa, y en cualquier caso no está bien fundamentada, de manera que las diferencias mencionadas más arriba podrían indicar que se trata de un género distinto. Resultaría precipitado, sin embargo, erigir un nuevo género a partir solo del estudio de los restos descritos en este artículo, en los cuales el caparazón está representado muy parcialmente, y antes de ser capaces de resolver sus relaciones filogenéticas de manera más conclusiva. Primero, sería necesario proporcionar una diagnosis enmendada más completa de la especie, a partir del estudio de los restos inéditos procedentes de Punta Nati y, en base a esta información, realizar un nuevo análisis filogenético más completo. Provisionalmente, pues, mantenemos el uso de nomenclatura abierta en la atribución genérica, aunque dada la constatación de diferencias adicionales respecto al resto de especies del género, preferimos utilizar aff. *Titanochelon gymnesica* en lugar de cf. (como hicieron Pérez-García & Vlachos, 2014).

### 5.3. Evolución bajo condiciones de insularidad

Las tortugas fósiles insulares difieren de sus parientes continentales en una serie de rasgos que comparten con otros taxones endémicos de otras islas remotas, independientemente de la filogenia o la edad geológica (Lapparent de Broin, 2002). Estas tendencias evolutivas son resultado de presiones de selección similares bajo condiciones ecológicas parecidas, y determinadas por el régimen de insularidad. Esto implica una reducción de la disponibilidad de los recursos tróficos, un aumento de las presiones de competencia intra- e interespecífica, y una baja presión de depredación, y generalmente resulta, al menos en los mamíferos, en una optimización de los recursos energéticos, mediante cambios en el tamaño corporal y adaptaciones particulares del aparato locomotor, del aparato masticatorio, del sistema nervioso y/o de la historia vital (e.g., Sondaar, 1977; Alcover *et al.*, 1981; Lomolino, 2005; Köhler & Moyà-Solà, 2004, 2009).

En general, las tortugas gigantes adultas continentales son presa habitual de grandes reptiles como cocodrilos (Hastings *et al.*, 2014; Hastings & Hellmund, 2016), y todavía son mucho más vulnerables cuando son juveniles, siendo un recurso de fácil disponibilidad para aves u otros mamíferos (Kahlke *et al.*, 2015). Es por ello que estos testudínidos han desarrollado grandes osteodermos defensivos en sus extremidades, así como caparazones masivos con protuberancias en los márgenes anteriores y posteriores (Marmi & Luján, 2012). En cambio, bajo condiciones de insularidad, la ausencia de depredadores conduce a una relajación de las presiones selectivas que mantienen las estructuras defensivas, a la vez que las

limitaciones energéticas conducen a un ahorro en el gasto energético relacionado con la locomoción, así como a una ralentización del metabolismo (Köhler & Moyà-Solà, 2009). Todo ello explica porqué las tortugas insulares presentan una disminución en el peso de sus caparazones, una reducción de los osteodermos (hasta el extremo de ser prácticamente ornamentales), y una reducción (o incluso la práctica desaparición) de las protuberancias en las partes anterior y posterior del espaldar (Lapparent de Broin, 2002). Por lo tanto, no es sorprendente que muchos de los rasgos de aff. *Titanochelon gymnesica* también están presentes en otras tortugas, tanto actuales como fósiles, de las islas del Índico, del Pacífico y del Mediterráneo, como Malta y Sicilia (Bourgat & Bour, 1983; Bour, 1985; Turtle Extinctions Working Group, 2015).

En particular, el aligeramiento del caparazón es notorio en aff. *Titanochelon gymnesica* descrito en este artículo, se caracteriza al menos por una importante reducción del grosor del espaldar. Del mismo modo, los osteodermos preservados son más bien pequeños, planos y de forma redondeada, mientras que, en cambio, en tortugas gigantes continentales (y, sobre todo, en el resto de especies de *Titanochelon*) estos elementos son mucho más grandes y prominentes, y a menudo presentan extremos distales cónicos o puntiagudos (Lapparent de Broin, 2002; Luján *et al.*, 2014; Vlachos *et al.*, 2014; Pérez-García & Vlachos, 2014).

Aunque aff. *Titanochelon gymnesica* comparta la reducción de las protrusiones en el margen anterior del caparazón con “*Ergilemys*” *bruneti*, es remarcable que la especie de Menorca estas protusiones están completamente ausentes. A nuestro juicio, este rasgo podría interpretarse simplemente como una adaptación a las condiciones de insularidad (ausencia de depredadores). Del mismo modo, al menos una de las características postcraneales más destacables de aff. *Titanochelon gymnesica*, la presencia de una fuerte curvatura en la cresta intertrocantérica del fémur, podría ser también consecuencia directa de las condiciones insulares, ya que también se ha observado en otras tortugas fósiles insulares (À.H.L., observaciones personales), como *Centrochelys robusta* (Adams, 1877) del Mediterráneo o *Centrochelys burchardi* (Ahl, 1926) del Atlántico. La presencia de estas características postcraneales relacionadas con la insularidad en aff. *Titanochelon gymnesica*, evolucionadas de manera convergente en otras tortugas insulares, junto con la ausencia de datos más completos del caparazón, dificulta la determinación de sus afinidades filogenéticas con *Titanochelon* spp., y desaconseja, por lo tanto, la erección de un nuevo género, al menos hasta que se haya podido estudiar el material inédito disponible de manera más completa.



## 6. CONCLUSIONES

En este artículo figuramos por primera vez todo el material tipo (lectotipos y paralectotipos) de la tortuga gigante “*Testudo gymnesica*”, y lo describimos en detalle junto con otro material previamente inédito, procedente de la misma expedición (realizada por Bate en 1911) y depositado en el Natural History Museum London. Ello nos permite reevaluar las diferencias morfológicas de esta especie insular con respecto a las especies continentales del género *Titanochelon*, en el cual esta especie se había incluido recientemente de manera tentativa a partir de criterios paleobiogeográficos, además de realizar por primera vez un análisis cladístico de esta especie. Nuestros resultados indican que la tortuga gigante de Menorca, aparentemente presente también en Mallorca, Eivissa y Formentera, presenta notables diferencias postcraneales con respecto a todas las especies de *Titanochelon*, y por lo tanto arrojan aún mayores dudas por lo que se refiere a su inclusión en el género *Titanochelon*. La determinación de las afinidades filogenéticas de esta especie se ven dificultadas por el hecho de que presenta toda una serie de características convergentes con taxones de otras islas, debido a la evolución bajo condiciones de insularidad. Por ello, provisionalmente optamos por utilizar nomenclatura abierta (aff. *Titanochelon gymnesica*) para referirnos a la misma, a la espera que un estudio en mayor profundidad del caparazón (a partir de los restos inéditos de Punta Nati, Menorca) permita determinar si es necesario erigir un nuevo género para acomodar a esta especie.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación del primer autor por parte de la Sociedad Española de Paleontología (Ayudas para la investigación de la SEP, clave 002), la beca predoctoral FI-DGR 2012FI\_B1 01221 (Generalitat de Catalunya), la beca Postdoctoral «Scholarships of the Ministry of Education, Youth and Sports in Support of Foreign Nationals, Study at Public Institutions of Higher Education in the Czech Republic (No. MSMT-44726/2013)”, y el programa de movilidad DRAC-Gener2016 Formació Avançada. La investigación ha contado también con el soporte adicional de la Generalitat de Catalunya (2014 SGR 416 GRC y Programa CERCA) y el Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2016-76431-P y CGL2016-7979). Damos también las gracias a A. Martínez-Silvestre y J. Soler-Massana del Centre de Recuperació d’Amfibis i Rèptils de Catalunya (CRARC), por el préstamo temporal de especímenes actuales para su comparación; a S.D. Chapman (NHMUK), por habernos dado permiso para estudiar el material fósil

bajo su custodia; y a S. Moyà-Solà, por la discusión sobre las faunas insulares de las Baleares. Finalmente, damos las gracias a los dos revisores, Massimo Delfino y Salvador Bailon por sus comentarios y sugerencias que ayudaron significativamente a mejorar una versión anterior de este artículo.

## REFERENCIAS

- Adams, A.L. 1877. On gigantic land-tortoises and a small freshwater species from the ossiferous caverns of Malta, together with a list of their fossil fauna; and a note on chelonian remains from the rock-cavities of Gibraltar. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 33, 177-191; doi: 10.1144/GSL.JGS.1877.033.01-04.11.
- Agustí, J. & Moyà-Solà, S. 1990. Neogene-Quaternary mammalian faunas of the Balearics. In: Biogeographical Aspects of Insularity. *Atti dei Convegni Lincei*, 85, 459-468.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. & Pons-Moyà, J. 1982. Une espèce géante de *Muscardinus* Kaup, 1829 (Gliridae, Rodentia, Mammalia) dans le geisement karstique de Cala es Pou (Miocène supérieur de Minorque, Baléares). *Geobios*, 15, 783-789; doi: 10.1016/s0016-6995(82)80008-9.
- Ahl, E. 1926. Über eine ausgestorbene Riesenschildkröte der Insel Teneriffa. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 77, 575-580.
- Alcover, J.A., Moyà-Solà, S. & Pons, J. 1981. *Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats Fòssils del Plio-Quaternari de les Balears i Pitiüses*. Institució Catalana d’Història Natural, Memòria núm. 11. Editorial Moll, Palma de Mallorca.
- Alcover, J.A., Bover, P. & Seguí, B. 1999. Paleoecología de les illes. In: *Ecologia de les illes* (ed. Alcover, J.A.). Monografies de la Societat d’Història Natural de les Balears, 66, 169-204.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 18, 121-251.
- Bataller, J.R. 1956. Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada*, 3, 11-28.
- Bate, D.M.A. 1914a. Remains of a gigantic land tortoise (*T. gymnesicus* n. sp.) from the Pleistocene of Menorca. *Geological Magazine*, 1, 100-107; doi: 10.1017/S0016756800138130.
- Bate, D.M.A. 1914b. On the Pleistocene ossiferous deposits of the Balearic Islands. *Geological Magazine*, 1, 338-345; doi: 10.1017/S001675680013986X.
- Batsch, A.J.G.C. 1788. *Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien, für akademische Vorlesungen entworfen, und mit den nöthigsten Abbildungen versehen. Erster Theil. Allgemeine Geschichte der Natur; besondre der Säugthiere, Vögel, Amphibien und Fische*. Akademische Buchhandlung, Jena.

- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology*, 31, 223-227.
- Bergounioux, F.M. 1938. Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 72, 257-288.
- Biedermann, W.G.A. 1863. *Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur*. I. Schildkröten. S. Bleuler-Hausheer, Winterthur.
- Bour, R. 1985. Una nova tortuga terrestre del Pleistocè d'Eivissa: la tortuga de la cova de Ca Na Reia. *Endins*, 10-11, 57-62.
- Bourgat, R. & Bour, R. 1983. La Tortue géante de Perpignan: *Cheirogaster perpiniana* (Depéret, 1885). *Bulletin de la Société Agricole, Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales*, 91, 167-177.
- Bover, P., Quintana, J. & Alcover, J.A. 2008. Three islands, three worlds: paleogeography and evolution of the vertebrate fauna from the Balearic Islands. *Quaternary International*, 182, 135-144; doi: 10.1016/j.quaint.2007.06.039.
- Bover, P., Rofes, J., Bailón, S., Agustí, J., Cuenca-Bescós, G., Torres, E. & Alcover, J.A. 2014. Late Miocene/Early Pliocene vertebrate fauna from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean): an update. *Integrative Zoology*, 9, 183-196; doi: 10.1111/1749-4877.12049.
- Broin, F. de 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 38, 1-366.
- Cope, E.D. 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 242-300.
- Depéret, C. 1885. *Description Géologique du Bassin Tertiaire du Roussillon. Description des Vertébrés Fossiles du Terrain Pliocène du Roussillon*. G. Masson, Paris.
- Depéret, C. & Donnezan, A. 1890. Classe des reptiles. In: *Les Animaux Pliocènes du Roussillon* (ed. Depéret, C.). *Mémoires de la Société géologique de France, Paléontologie*, 3, 140-164.
- Filella, E., Gässer, Z., Garcia, J. & Ferrer, J.A. 1999. Una puesta fósil de tortuga terrestre en el Pleistoceno de Formentera (islas Pitiusas, archipiélago Balear). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 8, 67-84.
- Fitzinger, L. 1835. *Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode*. *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte*, 1, 105-128.
- Gmelin, J.F. 1789. *Caroli a Linné, Systema Naturae per Regna Tria Naturae Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Ed. 13. Tom. I. Pars III. Leipzig: G.E. Beer.
- Gmira, S., Broin, F., Geraads, D., Lefèvre, D., Mohib, A. & Raynal, J.P. 2013. Les tortues du Pliocène d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités Mio-Pliocènes avoisinantes. *Geodiversitas*, 35, 691-733; doi: 10.5252/g2013n3a9.
- Gray, J.E. 1872. *Appendix to the catalogue of shield reptiles in the Collection of the British Museum. Part I. Testudinata (Tortoises)*. British Museum, London.
- Hastings, A.K. & Hellmund, M. 2016. Evidence for prey preference partitioning in the middle Eocene high-diversity crocodylian assemblage of the Geiseltal-Fossilagerstätte, Germany utilizing skull shape analysis. *Geological Magazine*, 1, 1-28; doi: 10.1017/S0016756815001041.
- Hastings, A.K., Krigbaum, J., Steadman, D.W. & Albury, N.A. 2014. Domination by reptiles in a terrestrial food web of the Bahamas prior to human occupation. *Journal of Herpetology*, 48, 380-388; doi: 10.1670/13-091R1.
- Hernández-Pacheco, E. 1917. El problema de la investigación científica en España (año y medio de investigaciones Geológicas). *Congreso de Sevilla de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias*, 2, 74-76.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Jiménez Fuentes, E. & Martín de Jesús, S. 1991. Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Revista Española de Paleontología*, 6, 98-106.
- Kahlke, R.D., Fritz, U. & Kierdorf, U. 2015. Badger (*Meles meles*) predation on European pond turtle (*Emys orbicularis*) during the Eemian interglacial (MIS 5e). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95, 223-235; doi: 10.1007/s12549-014-0170-z.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. 2004. Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 63, 125-140; doi: 10.1159/000076239.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. 2009. Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 20354-20358, doi: 10.1073/pnas.0813385106
- Lapparent de Broin, F. 2002. A giant tortoise from the late Pliocene of Lesvos Island (Greece) and its possible relationships. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 39, 99-130.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Vol. I: *Regnum Animale*. Editio Decima, Reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, Sweden.
- Lomolino, M.V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32, 1683-1699; doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01314.x.
- Luján, À.H. 2015. *Les tortugues (Testudines) del Neogen i Quaternari de Catalunya (NE de la Península Ibèrica)*. Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Luján, À.H., Alba, D.M., Fortuny, J., Carmona, R. & Delfino, M. 2014. First cranial remains of *Cheirogaster richardi* (Testudines: Testudinidae) from the Late Miocene of Ecoparc de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula): taxonomic and phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12, 833-864; doi: 10.1080/14772019.2013.863231.

- Lydekker, R.A. 1889. On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia and a tooth of (?) *Ornithopsis*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 45, 227-246; doi: 10.1144/GSL.JGS.1889.045.01-04.16.
- Marmi, J. & Luján, À.H. 2012. An overview of the threatened phylogenetic diversity of living testudines based on a review of the complex evolutionary history of turtles. In: *Turtles: Anatomy, Ecology and Conservation* (eds. Cosgrove, M.J. & Roe, S.A.). Nova Science Publishers, New York, 117-150.
- Mayol, J. 2003. *Rèptils i Amfibis de les Balears*. Manuals d'Introducció a la Natura, 6. Editorial Moll, Palma de Mallorca.
- Mercadal, B. & Pretus Real, J.L. 1980. Nuevo yacimiento de *Testudo gymnesicus* Bate, 1914 en la isla de Menorca. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 24, 15-21.
- Moyà-Solà, S. & Pons-Moyà, J. 1979. Catálogo de los yacimientos con fauna de vertebrados del Plioceno, Pleistoceno y Holoceno de las Baleares. *Endins*, 5-6, 59-74.
- Moyà-Solà, S., Pons-Moyà, J., Alcover, J.A. & Agustí, J. 1984a. La fauna de vertebrados neógeno-cuaternaria de Eivissa (Pitiüses). Nota preliminar. *Acta Geológica Hispanica*, 19, 33-35.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J. & Pons, J. 1984b. The Mio-Pliocene insular faunas from the West Mediterranean: Origin and distribution factors. In: *Interim-Colloquium sur les paléoenvironnements continentaux en Méditerranée au Néogène et l'évolution paléoclimatique* (1983). *Paléobiologie Continentale*, 14, 347-357.
- Moyà-Solà, S., Quintana, J., Alcover, J.A. & Köhler, M. 1999. Endemic island faunas of the Mediterranean Miocene. In: *The Miocene Land Mammals of Europe* (eds. Rössner, G.E. & Heissig, K.). Verlag Fritz Pfeil, München, 435-442.
- Pérez-García, A. 2015. A new genus for '*Testudo*' *gigas*, the largest European Paleogene testudinid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1030024; doi: 10.1080/02724634.2015.1030024.
- Pérez-García, A. & Vlachos, E. 2014. New generic proposal for the European Neogene large testudinids (Cryptodira) and the first phylogenetic hypothesis for the medium and large representatives of the European Cenozoic record. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172, 653-719; doi: 10.1111/zoj.12183.
- Pérez-García, A., Ortega, F. & Jiménez Fuentes, E. 2016. Taxonomy, systematics, and diversity of the European oldest testudinids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177, 648-675; doi: 10.1111/zoj.12381.
- Pérez-García, A., Vlachos, E. & Arribas, A. 2017. The last giant continental tortoise of Europe: A survivor in the Spanish Pleistocene site of Fonelas P-1. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 470, 30-39; doi: 10.1016/j.palaeo.2017.01.011.
- Pinya, S. 2005. Mallorca. In: *La Tortuga Mediterrània a Catalunya* (eds. Soler, J. & Martínez, A.). Edicions l'Agulla de Cultura Popular, Tarragona, 54-55.
- Pons-Moyà, J., Moyà-Solà, S., Agustí, J. & Alcover, J.A. 1981. La fauna de mamíferos de los yacimientos menorquines con *Geochelone gymnesica* (Bate, 1914). Nota preliminar. *Acta Geológica Hispanica*, 16, 129-130.
- Quintana, J. 1995. Fauna malacològica associada a *Cheirogaster gymnesica* (Bate, 1914). Implicaciones biogeogràfiques. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 38, 95-119.
- Quintana, J. 1999. Aproximació a los yacimientos de vertebrados del Mio-Pleistoceno de la isla de Menorca. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 41, 101-117.
- Quintana, J. 2014. Descripció de la mandíbula, els segons molars i les incisives de *Muscardinus cyclopeus* Agustí, Moyà-Solà & Pons-Moyà, 1982 (Mammalia, Rodentia, Myoxidae). *Endins*, 36, 125-130.
- Quintana, J., Bover, P. & Alcover, J. 2004. Els vertebrats terrestres fòssils del Migjorn. In: *Història Natural del Migjorn de Menorca: el Medi Físic i l'Influx Humà* (eds. Fornós, J.J., Obrador, A. & Rosselló, V.M.). Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, 11, 291-302.
- Quintana, J., Moyà, S. & Köhler, M. 2005. El conejo gigante de los depósitos cársticos de Punta Nati-Cala's Pous (Menorca, Illes Balears). In: *Proceedings of the International Symposium "Insular Vertebrate Evolution: The Palaentological Approach"* (eds. Alcover, J.A. & Bover, P.). Monografies de la Societat d'Historia Natural de les Balears, 12, 297-308.
- Quintana, J., Köhler, M. & Moyà-Solà, S. 2011. *Nuralagus rex*, gen. et sp. nov., an endemic insular giant rabbit from the Neogene of Minorca (Balearic Islands, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 231-240; doi: 10.1080/02724634.2011.550367.
- Schleich, H.H. 1994. Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eoziänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen) (Reptilia: Crocodylia, Testudines). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 173, 79-101.
- Sevilla, P., Quintana, J. & Furió, M. 2013. Bats in islands: new data from the Pliocene-Early Pleistocene fossils from Menorca (Spain). *XXIX Jornadas de Paleontología*, 187-188.
- Sondaar, P.Y. 1977. Insularity and its effect on mammal evolution. In: *Major Patterns of Vertebrate Evolution* (eds. Hecht, M.K., Goody, P.C. & Hecht, B.M.). Plenum Press, New York, 671-707.
- Swofford, D.L. 2003. *PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other Methods) 4.0*. Sunderland, Sinauer Associates.
- Turtle Taxonomy Working Group [van Dijk, P.P., Iverson, J.B., Rhodin, A.G.J., Schaffer, H.B. & Bour, R.]. 2014. In: *Turtles of the World, 7th edition: Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution with Maps, and Conservation Status*. Chelonian Research Monographs, 5, 000.329-000.479; doi: 10.3854/crm.5.000.checklist.v7.2014.



- Turtle Extinctions Working Group [Rhodin, A.G.J., Thomson, S., Georgalis, G.L., Karl, H., Danilov, I.G., Takahashi, A., de la Fuente M.S., Bourque, J.R., Delfino, M., Bour, R., Iverson, J.B., Shaffer, H.B. & van Dijk, P.P.]. 2015. Turtles and tortoises of the world during the rise and global spread of humanity: First checklist and review of extinct Pleistocene and Holocene chelonians. In: *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group* (eds. Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B. & Mittermeier, R.A.). Chelonian Research Monographs, 5, 000e.1–000e66.
- Villalta Comella, J.F. de & Crusafont Pairó, M. 1946. Sobre el Pleistoceno de Baleares y sus nuevos yacimientos de Mamíferos. *Estudios Geológicos*, 6, 69-77.
- Vlachos, E., Tsoukala, E. & Corsini, J. 2014. *Cheirogaster bacharidisi* sp. nov., a new species of a giant tortoise from the Pliocene of Thessaloniki (Macedonia, Greece). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34, 560-575; doi: 10.1080/02724634.2013.821409.