



Las piezas que faltaban

Grandes olvidados del registro arqueológico



III Ciclo de Conferencias de **ArqueoBiología**
(7, 14, 21 de Febrero y 7 de Marzo, 2014)
Sala de Grados, Edificio de Biología (12 horas)

ARQUEOBATRACOLOGÍA

Laura Llorente Rodríguez
Arantxa Daza Perea



Organizan

Oscar Cambra Moo
Orosia García Gil



LABORATORIO
DE POBLACIONES
DEL PASADO

U.A.M.
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
DE MADRID

3^{er} Ciclo de Conferencias en ArqueoBiología.
"Esto no es lo que parece: Grandes olvidados del registro arqueológico"
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias de la UAM. [07-02-2014]

ARQUEOBATRACOLOGÍA (BROCHAZOS Y PINCELADAS)

Borja Sanchiz

Departamento de Paleobiología
Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC
mcnb105@mncn.csic.es

La Arqueobatracología es la disciplina auxiliar de la Historia que proporciona información de naturaleza forense y medioambiental deducida del estudio de los anfibios recolectados en excavaciones arqueológicas. Es una disciplina muy poco utilizada, y siguiendo la orientación general de este ciclo de conferencias se pretende divulgar su valía potencial para trabajos multidisciplinarios. En estas notas se indican algunas de las limitaciones y requisitos que condicionan estos trabajos, siguiendo para ello las distintas fases habituales de esas investigaciones. Se recomiendan fuentes documentales y normas para la interpretación de los restos, y se añaden comentarios sobre la valoración científica que reciben este tipo de estudios.

Este año 2014, el *International Council for Archaeozoology* (ICAZ), en su 12^a Conferencia Internacional que mantendrá en San Rafael (Argentina), incluye por vez primera un simposio temático sobre este tema, denominado *Archaeozoological studies of amphibians and reptiles*, cuyo resumen nos puede ayudar a encuadrar la Arqueobatracología:

Osteological remains of amphibians and reptiles (i.e., herpetofauna) make up substantial components of many faunal assemblages recovered from archaeological sites around the globe, mainly sites where fine-mesh sediment-sieving has been employed. Yet, archaeozoological research has focused primarily on mammals. Research, particularly in the last few years, has shown that herpetological assemblages can contribute every bit as much to paleoclimatic interpretation as mammal assemblages, and by virtue of their unique morphologies and life histories, they may furthermore contribute unique paleoecological data. Archaeozoological studies of herpetofauna also holds great potential for providing valuable information on past human behaviour since amphibians and reptiles have been subjected to human exploitation for mundane purposes, with various species constituting portions of humans diets, and for ritual purposes. Last but not least, amphibian and reptile habitats have been affected directly and indirectly by human colonization, in some cases leading to extirpation or extinction. Combined studies of past and present species distribution is the essential basis for establishing management and conservation programs.

Distinción terminológica

En los yacimientos arqueológicos se recuperan en ocasiones restos de anfibios, y su estudio proporciona información de interés, tanto para encuadrar el medio en el que se desarrolla la Historia humana como para temas propios de la Zoología. Aunque en la práctica toda esta información se suele publicar conjuntamente, es útil distinguir conceptualmente aquellos estudios con énfasis en aspectos arqueológicos ('*Arqueozoología*') de aquellos cuyo interés recae en mayor medida en los propios animales ('*Zoarqueología*'). Así por ejemplo, información sobre la época del año en que se formó un depósito, la inferencia de la pluviosidad o de las temperaturas en aquel tiempo y lugar etc. son potencialmente útiles al historiador. Por el contrario, si un registro está dentro o fuera del área de distribución conocida de la especie, o cuales son las patologías óseas que se detectan, son temas cuyo interés inmediato es más de índole herpetológica que histórica. En condiciones de insularidad, o en el caso de yacimientos de gran antigüedad, en los que puedan presentarse formas taxonómicas extinguidas o que difieran morfológicamente de las vivientes, hay un tercer campo de interés que es el paleobatracológico en sentido estricto. A los efectos de esta conferencia, se considera Arqueobatracología a todo estudio de restos de anfibios que hayan sido recolectados en excavaciones arqueológicas.

1. ASPECTOS HISTÓRICOS DE LA DISCIPLINA

Tanto en Paleontología en general, como en estudios de yacimientos arqueológicos, el registro de anfibios se ha considerado muy escaso y su estudio una rareza. Independientemente de que no corresponda a la realidad, esta suposición explica que el número de especialistas en esta disciplina haya sido siempre muy pequeño, en valores absolutos y en comparación con el número de investigadores dedicados a mamíferos, aves, reptiles, peces o moluscos.

La Arqueozoología en general es una disciplina principalmente desarrollada y practicada en Europa, algo menos en otras partes del mundo. Hasta ahora, los anfibios no se han considerado de mucho interés en este contexto, centrándose los estudios arqueozoológicos en macromamíferos, principalmente animales domésticos y de caza. Las identificaciones de la batracofauna no se han realizado casi nunca a niveles taxonómicos bajos (especie, género), como muestra la gran recopilación de estudios realizada por Audoin-Rouzeau (1993), en que la mayoría de las listas faunísticas que mencionan anfibios no precisan más allá de "Anura".

Los estudios de anfibios pleistocenos u holocenos se han desarrollado principalmente en el ámbito paleobatracológico, y así continúan hasta la actualidad en la mayoría de las investigaciones no europeas. Secundariamente, desde hace unos 30 años en Europa, se ha incidido en la Zooarqueología, y sólo muy reciente e incipientemente en la Arqueozoología. Una consulta al sistema gestor de conocimiento *Lisanfos KMS* (Martín & Sanchiz, 2014) sobre estudios de yacimientos del Pleistoceno y Holoceno en el último quinquenio se resume a continuación:

	PLE	HOL	P(Q)	H(Q)	REF	AUT	ESP	R-1	R-2
África	19	5	0	1	1	9	1	1	0
Asia	46	14	3	0	2	11	2	1	1
Europa	629	309	99	21	54	188	12	40	14
Norteamérica	177	60	0	0	0	0	0	0	0
Oceanía	28	55	0	0	0	0	0	0	0
Sudamérica	20	13	1	2	2	9	2	1	1
TOTAL	919	456	103	24	59	217	17	43	16

Tabla 1: Yacimientos, referencias y autores de estudios sobre batracofaunas del Cuaternario por regiones geográficas. PLE y HOL: Yacimientos del Pleistoceno y Holoceno (todos). P(Q) y H(Q): Yacimientos pleistocenos y holocenos tratados entre 2009-2013. REF: Referencias bibliográficas (2009-2013). AUT y ESP: Autores y zoobatracólogos (2009-2013), pueden repetirse entre regiones. R-1 y R-2: Estudios zooarqueológicos primarios (descriptivos) y secundarios (2009-2013).

Los resultados muestran que el número de especialistas ¹⁾ distintos en activo es actualmente del orden de 15 investigadores, generando en conjunto aproximadamente una docena de estudios al año.

2. FASES DEL ESTUDIO ARQUEOBATRACOLÓGICO

2.1- Excavación

Las excavaciones normalmente las dirigen y coordinan los arqueólogos, proporcionando éstos a cada especialista una descripción completa de los yacimientos que incluye su situación geográfica, contexto estratigráfico, aspectos geológicos, históricos culturales, cronológicos etc. No es necesario que el batracólogo participe personalmente en las labores de excavación, pues no se requiere su conocimiento especializado en esa fase.

Prácticamente la única información que el especialista debiera dar a los directores de excavación es acerca del tamaño de las mallas a utilizar para el tamizado de sedimentos. Son frecuentes las cribas con mallas con luces de 0,5 o 0,4 mm, suficientes para una mayoría de propósitos, aunque el lavado y tamizado con ese tamaño quizás no retendrá algunos de los huesos de pequeños tritones. En mallas mayores se perdería también una parte significativa del componente batracológico, ya que frecuentemente se conservan restos fragmentarios. Pueden utilizarse mallas más finas, pero el trabajo posterior de triaje se hará mucho más lento y costoso, una opción poco deseable. Como alternativa, el sedimento que haya atravesado la criba, una vez seco, puede almacenarse sin triar para futuras comprobaciones.

Actualmente el tamizado y la recuperación de microrrestos debe considerarse metodológicamente imprescindible, y así se practica habitualmente en Prehistoria, pero desafortunadamente todavía no se ha incorporado a todas las excavaciones, dejando de hacerse, y perdiéndose información, en los yacimientos históricos de edad más reciente. Por ejemplo, puede tener mucho interés detectar la inmigración de una

¹⁾ Es decir, investigadores capaces de identificar taxonómicamente los restos de batracios.

especie exótica de roedor y relacionar ese evento con alguna pandemia como la peste negra, pero para ello es imprescindible recuperar y documentar las ratas asociadas a yacimientos medievales.

2.2- Triage y preparación

El material recolectado mediante el lavado-tamizado de sedimentos está en general compuesto de piedras y restos de esqueletos, conchas, semillas etc. Se tria manualmente bajo binocular, separándose el componente orgánico. Esta fase tampoco es necesario que la realicen personalmente los arqueobiólogos, pues requiere únicamente diferenciar el componente inorgánico.

Los especialistas reciben el conjunto de restos biológicos triados, y separan cada uno los propios de su especialidad. En batracología normalmente no se consideran metacarpianos, metatarsianos ni falanges, por ser poco informativos y de identificación insegura.

Tras la selección, los restos pueden limpiarse en el laboratorio, por ejemplo sumergidos en agua en una bolsa de malla de tela en una cubeta de ultrasonidos. En este caso, y otros similares, hay que advertir que el rozamiento de la tierra y arcilla con el hueso, producida por la vibración, puede producir señales detectables al microscopio electrónico (SEM), al igual que el cepillado en seco. Por tanto, si se planifica el posterior uso de técnicas SEM son preferibles lavados más suaves o ninguno.

2.3- Patrimonio y Museología

Las leyes vigentes de Patrimonio en España ordenan que el material fósil sea depositado en los museos e instituciones que cada Autonomía establezca ²⁾, y se aplica tanto para yacimientos paleontológicos ³⁾ como arqueológicos. Esta legislación, desde un punto de vista científico, resulta en muchos aspectos inadecuada y en ocasiones hasta risible, al equiparar patrimonialmente por ejemplo cualquier fragmento de resto fósil no identificable, en yacimientos con actividad humana descartable, con un objeto arqueológico manufacturado.

Aunque a veces los museos indican las siglas a utilizar con antelación, generalmente se manejan para el estudio siglas provisionales. La catalogación definitiva del material la debe realizar el museo correspondiente una vez entregado éste y obtenida la preceptiva acta de recepción.

2.4- Selección de muestras

El número de restos recolectados es muy variable, pero no es infrecuente que se trate de centenares y aún miles. En estos últimos casos se impone ponderar, en función de la información a obtener, si resulta preciso trabajar con la totalidad de lo recolectado o limitarse a muestras significativas. En el caso de que se opte por analizar muestras, éstas pueden ser seleccionadas tomando para cada unidad de excavación una

²⁾ La legislación desarrollada al respecto es muy variable entre autonomías.

³⁾ Se hace excepción con la Paleobotánica.

fracción de lo recolectado ⁴⁾ o bien considerar solamente algunos de los elementos óseos más informativos, dejando sin estudiar el resto. Esta última opción la practican habitualmente los especialistas en micromamíferos, al centrarse únicamente en el estudio de ciertas piezas dentarias.

En el caso de los anuros, que son el componente mayoritario en Arqueobatracología, Rey & Sanchiz (2005) realizaron un estudio tafonómico sobre *Discoglossus galganoi* y *Rana temporaria* en una muestra de egagrópilas de lechuza (*Tyto alba*) totalmente disgregadas *in situ* a fin de cuantificar el valor informativo de cada elemento esquelético. Se identificaron el lado y los sectores conservados (proximal, central, distal etc.) de todos los huesos del esqueleto recuperables, bajo distintas intensidades de triaje, lo que permitió valorar numéricamente la resistencia, durabilidad y fiabilidad relativa de los distintos elementos. En general, el ilium se muestra como el elemento singular más fiable para identificación y de los más resistentes a la destrucción.

2.5- Información bibliográfica y documental

Información ecológica. Para la Península Ibérica, la información sobre aspectos ecológicos de las especies de anfibios es muy abundante. Véase por ejemplo la serie de monografías *Fauna Ibérica* (García-París, 2004; Montori & Herrero, 2004) o la *Enciclopedia virtual* editada por Salvador (2014). Información y documentación actualizada se encuentra en el portal de la Asociación Herpetológica Española (AHE) [<http://www.herpetologica.es/>].

Información paleontológica: El registro paleontológico global de anfibios, desde el Triásico, puede consultarse en Martín & Sanchiz (2014), un sistema gestor de conocimiento en línea con información sobre taxones, yacimientos, bibliografía y autores. Ver <http://www.lisanfos.mncn.csic.es/>.

Información arqueozoológica: El ICAZ, *International Council for ArchaeoZoology*, proporciona información diversa sobre esta disciplina, con grupos de trabajo temáticos. Ver <http://www.alexandriaarchive.org/icaz/>.

Información corológica: Respecto a la distribución geográfica de anfibios (y reptiles), el portal de la Asociación Herpetológica Española (AHE) proporciona también accesos a otras fuentes documentales, incluyendo el nuevo Atlas europeo de distribución *NA2RE* [<http://na2re.ismai.pt/>].

La información corológica de la distribución actual de los anfibios españoles se encuentra en el Atlas Herpetológico Nacional, desarrollado ya hace más de diez años (Pleguezuelos *et al.*, 2002), y que utiliza la resolución de la proyección UTM de 10x10 km. Este Atlas nacional, actualizado, es actualmente accesible en S.I.A.R.E. [<http://siare.herpetologica.es/bdh/distribucion>], Servidor de Información de Anfibios y Reptiles de España.

Información ambiental: La información acerca del medio físico ambiental de la Península Ibérica hay que recopilarla en múltiples fuentes, aunque en su mayor parte es de libre acceso. El *Laboratorio de Biogeografía Informática* del Museo Nacional de

⁴⁾ Salvo excepciones, no se aconseja prescindir del tamizado de todo el sedimento, aunque puede triarse sólo una parte. Además, naturalmente, deben dejarse extensos 'testigos' y áreas reservadas sin excavar.

Ciencias Naturales, CSIC ⁵⁾, asesora y facilita esta labor. Para estudios arqueozoológicos se utilizan especialmente variables meteorológicas, las relativas a pluviosidad y temperatura son muy informativas a efectos de resumir el ambiente climático en que vivieron las poblaciones humanas de entonces, como por ejemplo Precipitación anual, Precipitación estival, Temperatura media anual, Temperatura mínima invernal etc. Otras variables son también de utilidad, bien directamente (ej. insolación), o bien indirectamente como 'variables-resumen' de un conjunto medioambiental (ej. altitud). También hay información disponible sobre usos del suelo, agricultura etc., que son importantes para refinar los modelos de inferencia ecológica, ya que los muestreos faunísticos, base de las distribuciones conocidas, deben tenerlas en cuenta. Por ejemplo, una especie puede estar ausente de un lugar cuyas condiciones climáticas sean idóneas simplemente porque se ha establecido un monocultivo agrícola que hace su presencia inviable. Su 'ausencia' no es 'verdadera' a efectos del modelo de distribución climatológica que se quiere inferir.

2.6- Taxonomía e identificación

La nomenclatura, taxonomía y sistemática de los anfibios está alcanzando un buen nivel de consenso en la comunidad científica, principalmente como consecuencia de la información proporcionada por árboles filogenéticos fundamentados en la secuenciación de ADN mitocondrial y nuclear. Los principales portales de internet a este respecto son Frost (2013) y AmphibiaWeb (2013), y prácticamente suponen un estándar mundial.

Criterios de identificación ósea en anuros europeos pueden encontrarse en Bailon (1999) y Böhme (1977). Haller-Probst & Schleich (1994) dan información morfológica para urodelos. Una guía forense para la identificación de fragmentos de los anfibios europeos y norteafricanos está actualmente en fase final de edición (Buckley & Sanchiz, en preparación). Sin embargo, las identificaciones requieren del uso de material de comparación, las meras publicaciones son muchas veces insuficientes, y la variabilidad en muestras grandes excede claramente la mencionada en la literatura científica. Colecciones de esqueletos para comparaciones directas existen en diversos museos e instituciones, especialmente en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Madrid) (<http://www.mncn.csic.es/>), con facilidades para préstamo a los investigadores avalados por instituciones reconocidas. Todos los batracios españoles están expresamente protegidos por ley ⁶⁾, y no pueden colectarse para obtener esqueletos sin autorización, con trámites diversos según comunidades autónomas.

Es evidente que los distintos elementos esqueléticos no son igualmente informativos a efectos de reconocer la especie a la que pertenecen. La identificación taxonómica posible con cada fragmento puede llegar a ser de rango específico, o bien meramente genérica y aún familiar. Además, los restos se presentan fragmentados, pues muy frecuentemente se recuperan partes pequeñas del hueso y no elementos completos, lo que dificulta mucho esta parte del análisis arqueobatracológico.

⁵⁾ Accesible en dentro del portal del museo en http://www.mncn.csic.es/Menu/Investigacin/Serviciodeapoyoalainvestigacin/LabBiogeografainformtica/seccion=1258&idioma=es_ES.do

⁶⁾ La Rana verde, *Pelophylax perezi* está sujeta a otras reglamentaciones de protección y conservación.

Dadas las dificultades, es recomendable que la identificación se haga de manera global, por unidades sedimentológicas, utilizando una estrategia probabilística. Así por ejemplo, si en un nivel se recuperan elementos diversos cuya identificación posible, uno a uno, fuera "Ranidae indet.", "*Rana* sp.", "*Rana cf. temporaria*" ⁷⁾ o "*Rana temporaria*", y no hubiera evidencia de que estuviera presente ninguna otra especie del género *Rana*, puede suponerse como más verosímil que todos esos restos pertenecieran a *Rana temporaria*. De no seguirse este criterio se podría alterar sustancialmente la estimación del Número Mínimo de Individuos (NMI), y aún la propia lista faunística, dando pie a poder pensar que por ejemplo la notación "*Rana* sp." se refiere con seguridad a otra especie distinta a *Rana temporaria*.

El criterio probabilístico antes detallado debe utilizarse como una mera opción por defecto inicial y tratarse con cautela, pues la probabilidad de que en el ejemplo dado realmente existan bajo el epígrafe "*Rana* sp." o "*Rana cf. temporaria*" especies diferentes a *Rana temporaria* naturalmente es función de la proporción existente entre ambos grupos. Cuanto mayor sea la proporción de elementos con identificación específica "segura" versus "posible" en el conjunto, más alta será la probabilidad de acierto al aplicar este criterio probabilístico.

2.7- Cálculos de abundancia relativa

Para cada unidad homogénea de excavación se debe proporcionar al menos el *Número Total de Restos* batracológicos (NR), que es la totalidad de los reconocidos como pertenecientes a anfibios en las muestras correspondientes, y una estimación del *Número Mínimo de Individuos* (NMI) presentes. Para la determinación del NMI en cada unidad sedimentológica se aplican estrategias distintas en función de la magnitud de las muestras:

- a) **NR <1000**. En yacimientos con menos de unas mil piezas a estudiar, el NMI se establece para cada especie y nivel basándose en el valor máximo entre las estimaciones del NMI obtenidas para cada uno de los diferentes elementos recuperados, tomando en consideración su lado (derecho o izquierdo), parte del hueso (ej. proximal, distal, central etc.), y en ocasiones su sexo ⁸⁾. Distinguir la parte del elemento conservada permite asegurar en lo posible que no se cuenten varias veces como huesos diferentes lo que pudieran ser simplemente distintos fragmentos separados de un mismo hueso ⁹⁾. Si se tuvieran tablas que relacionaran tamaños de partes de huesos con la talla del animal, podría teóricamente afinarse más el NMI. Esta información no está disponible en la actualidad.

Cuando están incompletos, la asignación al lado derecho o izquierdo de algunos elementos, particularmente fémures y tibiofémurs de anuros, resulta laboriosa y lenta, y no siempre posible. En estos casos, el NMI que indicarían esos elementos se puede estimar dividiendo por dos el número total de fragmentos centrales recuperados (redondeando por exceso).

⁷⁾ La abreviatura "cf." (*confer*) indica que todos los rasgos observables coinciden con los de la especie mencionada, pero que éstos no son en conjunto inequívocamente diagnósticos de la misma.

⁸⁾ Detectable esporádicamente en húmeros y radioulnas de anuros.

⁹⁾ Supongamos por ejemplo que para un hueso se van a inferir por separado los NMI basándose en las regiones proximal, central y distal del mismo. Un mismo fragmento en el que se conserven las partes central y distal contabilizaría por separado en los cálculos del NMI por central y por distal.

Dada la arquitectura y robustez de los distintos huesos, se obtienen al fragmentarse algunos patrones más frecuentes, que son los más informativos para el cálculo del NMI. Particularmente habituales, entre los anuros, son los fragmentos distales de húmero, los proximales de urostilo, radioulna e ílion, y los centrales de coracoides, escápula, fémur y tibiofíbula. Por el contrario, los tibial-fibulares de anuros se fragmentan de maneras muy diversas, por lo que en la práctica no proporcionan buenas estimaciones del NMI.

- b) **NR >1000**. Cuando la muestra batracológica extraída en la excavación excede varios miles de restos conviene seguir una estrategia diferente. En estos casos, prácticamente siempre, aparecen unas pocas especies (una o dos) que suponen la inmensa mayoría del material recolectado, en tanto que otras varias están muy escasamente representadas. Para estas últimas, dada su cantidad, el NMI se calcula con todos los elementos, según lo indicado en el párrafo anterior.

Sin embargo, para las especies con muy alto número de restos procede estimar el NMI únicamente en algunos elementos y no en todos. Por su robustez y capacidad de conservación, elementos recomendables son las escápulas (fragmentos centrales), iliones (fragmentos proximales) y tibiofíbulas (fragmentos centrales). Estos elementos permiten además diferenciar claramente entre *Bufo* y *Rana*, que son los dos géneros más frecuentes y abundantes en Europa en el registro arqueobatracológico.

Un caso peculiar suponen los elementos de la columna, cuando no es posible reconocer el número de orden preciso de cada vértebra. En anuros generalmente puede asignarse rango a toda la columna, salvo excepciones en algunas especies ¹⁰⁾, pero en salamándridos y en reptiles (p. ej. serpientes) no es así para sectores columnares (dorsales, caudales etc.) relativamente largos. De ser imprescindible, el NMI puede estimarse contabilizando expresa y arbitrariamente un individuo cada "n" fragmentos vertebrales, por ejemplo de 12 vértebras dorsales por ejemplar en tritones. Por fortuna, al contrario que para reptiles, en batracios no es frecuente que sea imprescindible estimar el NMI con esos elementos.

En general, las comprobaciones a efectuar para el cálculo del NMI se deben adaptar al conjunto de taxones identificados, pues en la selección de los elementos más adecuados para esta tarea además de "fiabilidad" debe tomarse en cuenta la "validez". Por "fiabilidad" consideramos la precisión con la que cada elemento (o parte de él) es capaz de inferir el número de individuos presentes, y está relacionada con su capacidad de conservación. Por "validez" entendemos la capacidad de cada elemento para identificar su identidad taxonómica. En este sentido, escápula, ílion y tibiofíbula tienen relativamente alta fiabilidad y también alta validez, pues como ya se ha indicado discriminan con facilidad entre *Bufo* y *Rana*, que son con mucho la combinación más frecuente en el registro europeo. Sin embargo, si se pretende generalizar, la validez de escápula o tibiofíbula resulta muy inferior a la del ílion, pues en tanto que este último permite en muchas ocasiones la identificación específica, ni la escápula ni menos aún la tibiofíbula suelen alcanzar esa precisión taxonómica.

¹⁰⁾ La difícil distinción entre V_6 - V_7 es un caso frecuente.

2.8- Inferencias tafonómicas

La información tafonómica más importante para el estudio arqueozoológico supone indagar las causas por las que se presentan en el lugar de excavación los restos fosilizados. Las causas pueden agruparse conceptualmente en dos conjuntos principales, restos intrusivos y restos de depredación.

Los individuos intrusos, por hábitos fosoriales, cavadores, hibernantes etc., han llegado de manera activa, en vida, al lugar donde se les encuentra y no son necesariamente coetáneos con el sedimento correspondiente. A su vez cabe distinguir intrusos de época actual e intrusos de épocas pasadas, aquellos que se han situado estratigráficamente dentro de sedimentos aún más antiguos, o los casos en que el sedimento ha sido removido. Los primeros se reconocen con relativa facilidad, pues sus restos difieren de otros del mismo nivel en colorido (no están tan teñidos por la arcilla circundante), textura ¹¹⁾, o por aparecer en conjuntos (articulados o no) reconocibles como de un mismo individuo. El intrusismo antiguo, por su parte, es de difícil determinación, y ha de examinarse en el contexto de circunstancias y peculiaridades de cada yacimiento. Por su parte, la muerte natural sin depredación ni acción de necrófagos se considera casi inexistente por lo excepcional del caso, la muerte natural al hibernar sería la mayor excepción, y si esos restos quedaran incorporados al sedimento coetáneo sería un paradójico 'intrusismo', por parecer intrusos sin serlo verdaderamente.

El intrusismo es un componente pequeño, la mayoría de los anfibios encontrados en yacimientos arqueológicos son restos de depredación, especialmente los ubicados a la entrada de cuevas o abrigos, lugares que pudieron funcionar como cubiles o comederos de rapaces. Sin embargo, para cada resto individual no se dispone aún de criterios cualitativos, cuantitativos ni analíticos lo suficientemente precisos como para identificar con seguridad al depredador, aunque en ocasiones son posibles inferencias relativamente fiables. Para este tipo de análisis tafocenótico se utiliza la información y criterios proporcionados por Fernández-Jalvo & Andrews (1992), Pinto Llona & Andrews (1999) y pronto Andrews & Fernández-Jalvo (en preparación), basados en microimágenes de alteraciones en hueso observables y cuantificables mediante microscopía electrónica de barrido (SEM). Debe también tenerse en cuenta que otros muchos procesos post-mortem producen alteraciones en el hueso, como por ejemplo señales de raíces, ácidos húmicos etc.

El estudio tafonómico debe plantearse a nivel de la totalidad de la fauna, pues a este respecto son particularmente informativos los micromamíferos, ya que en Europa el consumo de anfibios y reptiles en las cadenas tróficas de aves y mamíferos es casi siempre pequeño, y para muchos depredadores meramente esporádico. Por ello, las inferencias de esta índole debieran ser coordinadas por la dirección de la excavación, reuniendo a los diferentes especialistas en Arqueobiología, pero desafortunadamente al parecer no es todavía frecuente esta línea de trabajo.

La tafonomía también permite inferir otros datos de interés arqueológico, como estacionalidad ¹²⁾, distancia máxima de procedencia de los restos según depredadores

¹¹⁾ Incluso pueden retener el componente graso.

¹²⁾ Por ejemplo deducida mediante estudios de esqueletocronología.

¹³⁾ etc., y en general se coordina con la sedimentología con el fin de inferir la historia del depósito

Especial interés supone la posibilidad de que el consumidor de anfibios pueda haber sido el mismo ser humano. Aunque sumamente infrecuentes, se han documentado convincentemente casos en esa línea (ej. Kyselý, 2008).

2.9- Inferencias paleoambientales

Para realizar inferencias paleoclimáticas en el Cuaternario basadas en la batracofauna se han venido utilizado hasta el momento distintos procedimientos básicos. Todos ellos relacionan información medioambiental de espacios geográficos con la distribución espacial de las especies. Las limitaciones e imprecisiones iniciales derivan, en el primer aspecto, de la heterogeneidad ambiental, ya que se asignan a todos los km² de cada cuadrícula los mismos valores de temperatura, pluviosidad etc. Sin embargo, incluso a resoluciones relativamente altas como las disponibles de 10x10 km, la heterogeneidad ambiental puede ser grande, especialmente en zonas montañosas con fuertes cambios de altitud.

En el aspecto corológico, los sesgos provienen de distintas causas. Un primer factor a considerar son las diferencias en la intensidad de la prospección faunística, con frecuentes 'falsas ausencias', por escaso número de muestreos o por realizarse en épocas inadecuadas del año etc. También pueden sesgar los resultados las 'cuasi-presencias', registros constatados únicamente en una zona muy pequeña de la cuadrícula que se extrapola a toda ella. Estos componentes son controlables experimentalmente y mediante un adecuado tratamiento estadístico.

Un segundo factor potencialmente distorsionador de la inferencia paleoambiental radica en la propia naturaleza histórica de la distribución corológica. Lo que interesa, y se asume como fundamento de estas inferencias, es que son las variables ambientales analizadas las que delimitan ecofisiológicamente la distribución de la especie. Sin embargo, es evidente que este supuesto puede no cumplirse por causa de la propia historia biogeográfica. Por ejemplo, una capacidad de dispersión diferencial puede hacer que especies con mayor movilidad hayan recolonizado después de la glaciación zonas que todavía no han alcanzado otras de similares requerimientos ecológicos. El caso de la herpetofauna de Gran Bretaña e Irlanda es muy revelador por haberse establecido barreras marinas que han impedido a los taxones más 'lentos' colonizar esas zonas (Sanchiz, 2002). Extinciones diferenciales, competencia, distribuciones parapátricas, hibridación etc. pueden sumarse a las muchas causas históricas que inducen a error en la inferencia paleoambiental por corología inadecuada, pero que son en cierta medida controlables una vez conocida la historia filogeográfica de las especies en cuestión.

Otro fundamento inherente a estos métodos es presuponer que los anfibios de épocas pasadas, de la misma especie, hayan estado delimitados corológicamente por los mismos factores ecofisiológicos que lo hacen hoy día. Por ejemplo, según investigaciones de Balcells (1975), la distribución de *Rana temporaria* en el Pirineo español viene limitada aproximadamente por una temperatura media de +5° en enero, ya que la maduración de los espermatozoides requiere temperaturas continuadas

¹³⁾ Por ejemplo, un resto en egagrópila de lechuga pudo haber sido capturado en un radio de 5 km.

inferiores a $+6-7^{\circ}$ durante 2-3 semanas, lo que sucede dentro de esa isoterma. Estos valores habría que considerarlos válidos, por ejemplo, para esa especie durante el Würm III. La objeción a este actualismo es teóricamente válida, pues no cabe descartar que se desarrollaran en el pasado adaptaciones fisiológicas (que no han perdurado) que permitieran la supervivencia o colonización de zonas con características ambientales con las que actualmente esas especies serían incompatibles. Sin embargo, tal como analiza por ejemplo Holman (2000), el caso de los anfibios es particularmente resistente a esta objeción metodológica, pues el registro paleontológico de los batracios ha demostrado que mantuvieron durante el Cuaternario una estabilidad evolutiva y corológica muy superior a la de los mamíferos.

Los procedimientos de inferencia menos precisos, antiguamente los únicos posibles ¹⁴⁾, son los derivados de la información procedente de las distribuciones generalizadas de los taxones, cuya intersección delimita un área donde *grosso modo* pudieran convivir todos ellos. La figura 1 por ejemplo, tomada de un informe arqueozoológico inédito realizado por el autor en 1980 sobre la Cueva de Las Grajas, muestra la intersección de las distribuciones de las diferentes especies allí encontradas, que en conjunto delimitan medioambientalmente gran parte de la Iberia mediterránea. Esta estrategia se utilizó posteriormente a fines de la década de 1980 en Norteamérica con micromamíferos, y tiene una precisión baja, aunque en ocasiones todavía aporta datos significativos incluso en casos como las aves litorales (Tyrberg, 1999).

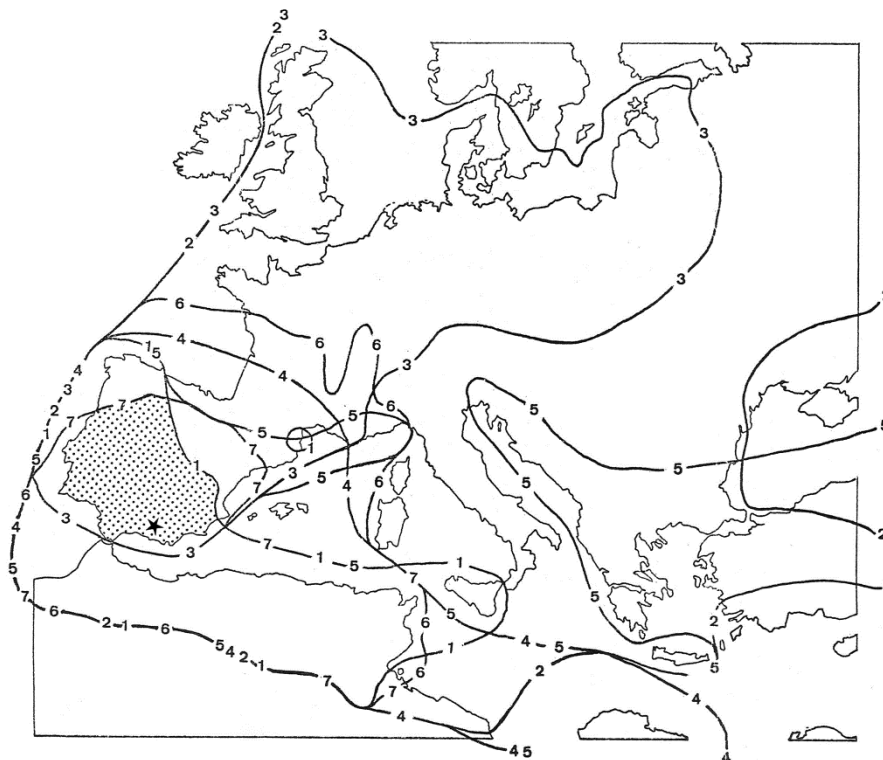


Figura 1. La intersección de las áreas de distribución generalizadas de diferentes especies (números) encontradas en el Pleistoceno Medio de la Cueva de las Grajas (estrella) en Archidona (Málaga), delimita un área con este nivel de resolución donde todas pudieron convivir.

¹⁴⁾ Son actualmente los utilizados en paleoclimatología basada en taxones extinguidos, cuya información deriva de las distribuciones de los grupos taxonómicos mayores (ej. familias) a los que pertenecen. Ver por ejemplo <http://www.paleo.uni-tuebingen.de/index.php?id=3&L=1>

El equivalente actual es utilizar las cuadrículas con presencias constatadas de todas las especies, por ejemplo el caso de Ambrona representado en la figura 2, y permite ver el incremento de precisión en estas investigaciones conceptualmente homólogas durante 25 años. Se parte de la información medioambiental asociada a las cuadrículas UTM que proporcionan los atlas herpetológicos de distribución, donde se indican las presencias conocidas de cada especie. La resolución de estos atlas es un UTM de 10x10 km en España, y de 50x50 km el completo de Europa, que ahora ha pasado también a 10x10 km en muchas de sus regiones. Como se ha indicado, un primer inconveniente del método surge al requerirse el supuesto de que los atlas de distribución son básicamente completos, o al menos que los lugares con "presencias" constatadas sean una muestra aleatoria de las distribuciones reales. No se ha cuantificado aún el sesgo derivado del incumplimiento de este supuesto en Herpetología, pero a priori no parece excesivo en el caso ibérico dado el protocolo de muestreo seguido (Pérez-Mellado & Cortázar, 2002) y los resultados se aceptan como una primera aproximación aceptable.

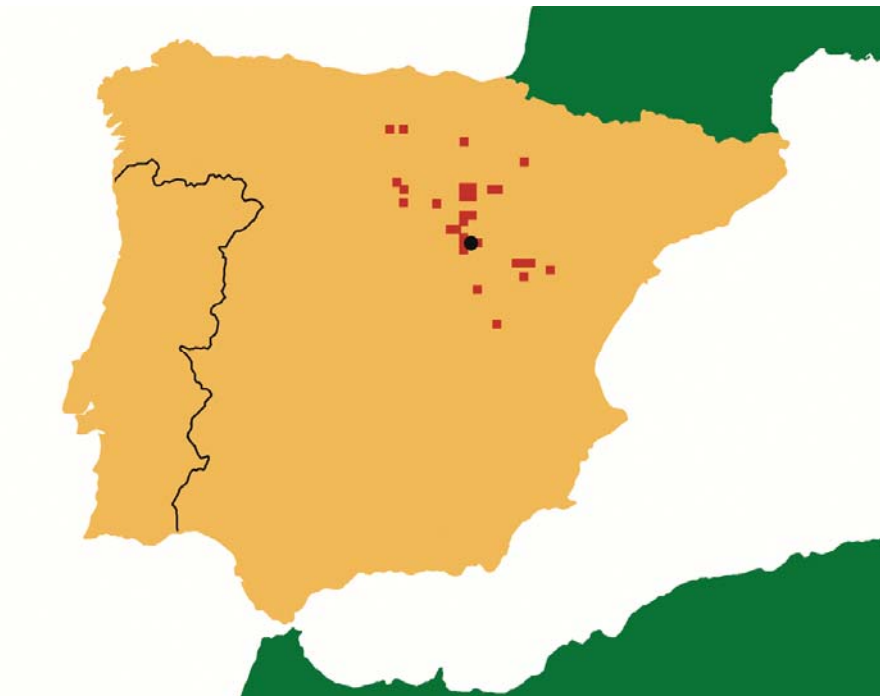


Figura 2. Cuadrículas UTM 10x10 km (en rojo) en las que las prospecciones han encontrado todas las especies detectadas en un nivel del Pleistoceno Medio de Ambrona (Soria) (punto negro). Tomado de Martínez-Solano & Sanchiz (2005).

La información ambiental de estas cuadrículas puede compararse estadísticamente con la existente actualmente en el lugar del yacimiento, detectándose así la existencia o inexistencia de diferencias significativas. Es éste el gran aporte potencial de las investigaciones en Arqueobatracología, pero una correcta selección del conjunto de lugares geográficos de los que se extrae la información a comparar es decisiva para establecer la solidez de la inferencia.

Utilizar únicamente los lugares de presencias constatadas observacionalmente, como se ha mencionado, es un inconveniente metodológico, pues puede que éstas no se

correspondan con las reales. Esta limitación puede soslayarse mediante la confección previa de modelos potenciales de distribución, como los realizados por ejemplo por Sanchiz & Lobo (2006) para los niveles aurifiacienses de El Castillo (Asturias). En el ejemplo de la figura 3 se compara la distribución conocida de una especie con los lugares donde el modelo elaborado de idoneidad ambiental predice que pudiera habitar, con el nivel de probabilidad seleccionada que se haya adoptado.

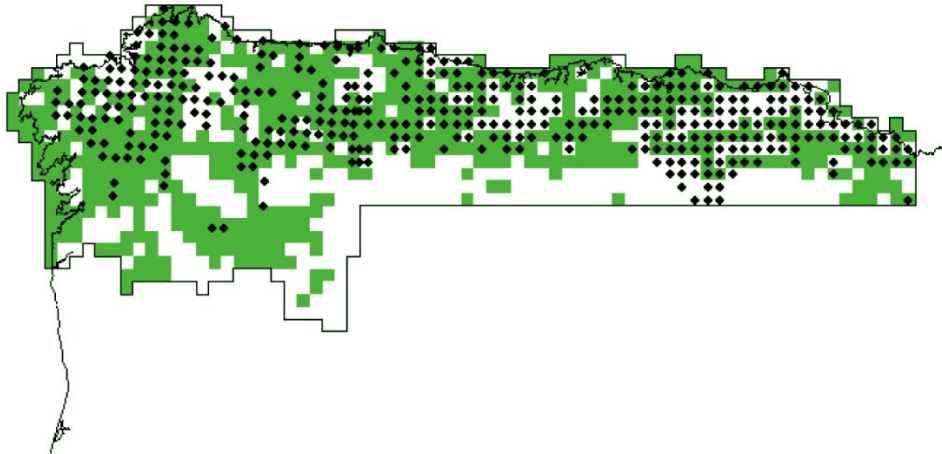


Figura 3. Presencias constatadas de *Rana temporaria* (puntos negros) en la cornisa cantábrica según el Atlas Nacional de Herpetología y cuadrículas (en verde) en las que el modelo de distribución potencial para esa especie predice probabilidades >0.6 de que viva en ellas (tomado de Sanchiz & Lobo, 2006).

Puede utilizarse ese modelo de distribución potencial, de precisión estadística conocida, para extraer su componente climático. Las inferencias tienen así un nivel de significación cuantificable y son potencialmente más 'realistas' que la mera prospección humana.

Sin embargo, en vez de inferir el paleoambiente mediante una única especie, es preferible hacerlo creando entes virtuales que agrupen varios taxones. La distribución constatada de estos entes virtuales es el conjunto de espacios donde se haya observado la presencia conjunta de todas esas especies. La información ambiental de ese conjunto se compara con aquella del conjunto de lugares donde no se han encontrado todas esas especies, y también con la del conjunto donde no se haya encontrado ninguna de ellas. En el ejemplo de la figura 4 se presenta el mapa potencial de distribución de un taxón virtual compuesto por *Bufo bufo* y *Rana temporaria* en la cornisa cantábrica. Los valores medioambientales a considerar se seleccionan en función de la precisión que se desee, adoptando un umbral u otro en el nivel de probabilidad de presencia potencial.

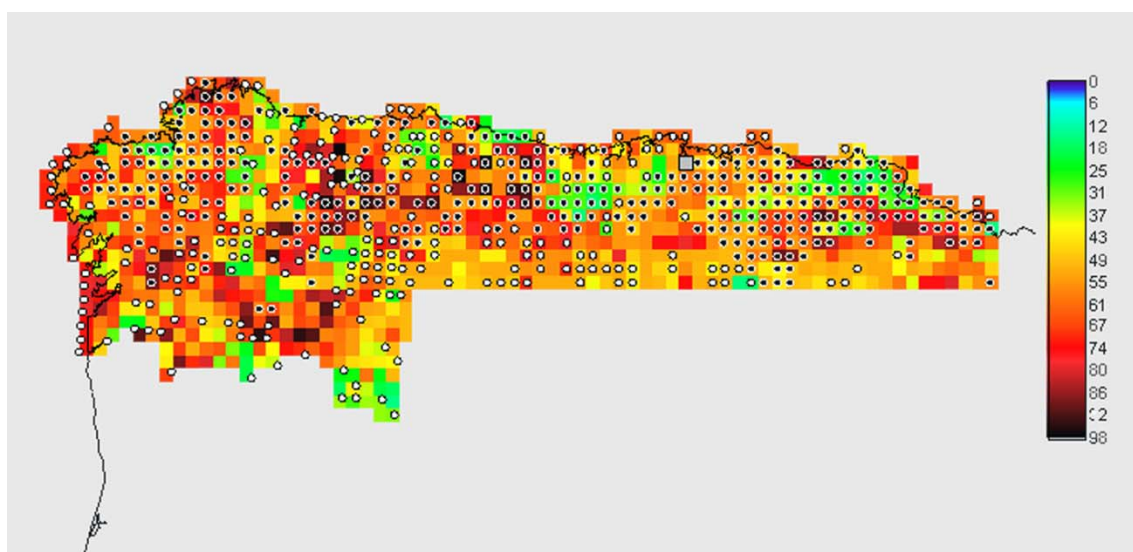


Figura 4. Probabilidad de presencia conjunta de *Bufo bufo* y *Rana temporaria* (escala 0-100) según el modelo predictivo de un taxón hipotético virtual (*B. bufo* + *R. temporaria*). Puntos negros: Presencia constatada de ambas especies. Puntos blancos: lugares en los que no se ha encontrado ninguna de las dos. Basado en Sanchiz & Lobo (2006).

Las tablas 2 y 3 comparan, por ejemplo, los resultados de este proceso cuando se utilizan lugares de presencias o ausencias conjuntas según las prospecciones, o bien cuando se utilizan distribuciones potenciales. Las diferencias significativas entre grupos son mucho más netas en el segundo caso (Sanchiz & Lobo, 2006).

Grupo	Variable	N	Media	Mínimo	Máximo	SD	Tp
PC	precipitación (mm)	348	1259,41	462,94	2336,73	312,47	
	temperatura (°C)	348	10,82	5,00	13,80	1,99	
	altitud (m)	348	690,87	6,00	1924,00	451,72	
	insolación	348	1992,55	1583,92	2381,17	109,50	
AC	precipitación (mm)	228	1033,33	399,88	1800,12	366,38	≤0,001
	temperatura (°C)	228	10,96	6,50	14,80	1,56	>0,05
	altitud (m)	228	716,49	7,00	1620,00	348,88	>0,05
	insolación	228	2001,85	1671,42	2258,33	79,05	>0,05

Tabla 2. Valores de las variables ambientales estudiadas para las cuadrículas en cuya prospección se ha constatado la presencia conjunta (PC), o la ausencia conjunta (AC) de *Bufo bufo* y *Rana temporaria* en la Iberia atlántica. N: Tamaño de la muestra. SD: Desviación estándar. Tp: probabilidad de que las medias difieran (T de Student). Tomado de Sanchiz & Lobo (2006).

Cuadrículas	N	Media	Mínimo	Máximo	SD	Tp
Modelo potencial (HS>50)						
precipitación (mm)	640	1164,42	419,44	2090,30	349,67	
temperatura (°C)	640	10,68	5,00	14,50	1,86	
altitud (m)	640	757,65	5,00	1994,00	416,39	
insolación	640	2001,13	1583,92	2313,58	98,16	
Modelo potencial (HS< 50)						
precipitación (mm)	355	1071,20	399,88	2336,73	400,72	≤0,001
temperatura (°C)	355	11,54	5,80	14,80	1,49	≤0,001
altitud (m)	355	590,23	4,00	1730,00	344,23	≤0,001
insolación	355	1998,08	1606,25	2381,17	82,61	>0,05

Tabla 3. Valores de las variables ambientales estudiadas para las cuadrículas con probabilidad alta ($p>50$) de presencia conjunta de *Bufo bufo* y *Rana temporaria* en la Iberia atlántica y para las cuadrículas con bajas probabilidades de presencia conjunta ($p<50$) según un modelo de idoneidad potencial (*Habitat Suitability* HS). N: Tamaño de la muestra. SD: Desviación estándar. Tp: probabilidad de que las medias difieran (T de Student). Tomado de Sanchiz & Lobo (2006).

Estas estrategias de inferencia paleoambiental son de utilidad para el estudio histórico, y es aconsejable que los arqueólogos las integren en sus investigaciones. Por ejemplo, siguiendo el caso del nivel auriñaciense de El Castillo (Sanchiz & Lobo, 2006), los intervalos de confianza (95 %) de Precipitación y Temperatura media anuales son respectivamente de 1135-1192 mm y 10,53-10,83 °C para el conjunto de cuadrículas con alta probabilidad potencial de que convivan *Bufo bufo* y *Rana temporaria*. Dado que en la actualidad la cuadrícula donde se encuentra El Castillo tiene una precipitación anual media de 1539 mm y una temperatura anual media de 13,1 °C, podemos inferir que en época auriñaciense la precipitación allí debió ser inferior a 1192 mm y la temperatura no superior a los 10,8 °C. Estos resultados cuantitativos son científicamente más aprovechables para investigaciones futuras que meramente apuntar que el clima era entonces más seco y frío.

El estudio de los anfibios se muestra de utilidad para investigaciones sobre cambios climáticos durante el Cuaternario, en zonas continentales terrestres, y supone una ventaja de estos animales frente a otros grupos taxonómicos recuperados en excavaciones arqueológicas. Algunos ejemplos recientes, entre otros, de este tipo de investigaciones pueden ser Blain *et al.* (2009, 2012, 2013a,b), López-García *et al.* (2013) o Sanchiz *et al.* (2012).

3. ASPECTOS COMPARATIVOS DE LA ARQUEOBATRACOLOGÍA

Todos los grupos animales que se encuentran en yacimientos arqueológicos pueden aportar información de interés para su comprensión histórica, pero cada uno de ellos lo hace de manera diferente. Entre los vertebrados, al ser fisiológicamente ectotérmicos y

muchas veces conductualmente poiquilotérmicos ¹⁵⁾, los anfibios mantienen una relación estrecha con las variables climáticas de su entorno, y por ello sus distribuciones corológicas pueden proporcionar mejores inferencias paleoclimáticas terrestres que mamíferos o aves. Lo mismo cabe decir de moluscos como los gasterópodos, aunque la endemidad de muchos de los taxones y el muestreo geográfico aún incompleto dificulta la tarea.

En los yacimientos arqueológicos los anfibios y los reptiles casi siempre se estudian conjuntamente, y las inferencias que se hacen se fundamentan en ambos. En general, al menos en los yacimientos ibéricos del Pleistoceno, los anfibios suelen ser más abundantes que los reptiles. Este hecho quizás se deba a que el material de anuros proceda con más frecuencia de la depredación de rapaces nocturnas, en cuyas cadenas tróficas los reptiles (diurnos) y los urodelos están poco o nada representados. Por el contrario, la depredación por mamíferos incorpora esporádicamente urodelos y reptiles, pero pocos anuros.

Los micromamíferos, y en mayor medida las aves, quizás sean menos informativos en el aspecto paleoclimático que anfibios y reptiles, o al menos sus especialistas no han usado estrategias de inferencia como las detalladas anteriormente. Para los mamíferos ibéricos se dispone también de atlas de distribución UTM de 10x10 km, y esas informaciones ambientales son ciertamente aprovechables, aunque quizás sus distribuciones estén menos condicionadas por factores climáticos dada su endotermia. Por el contrario, los micromamíferos son mejores indicadores del biotopo y de los ecosistemas circundantes que anfibios y reptiles. Junto a los restos vegetales, proporcionan datos particularmente valiosos de los cambios medioambientales entre las diferentes fases temporales representadas por los estratos excavados.

Al ser acuáticos, la presencia de peces implica que han llegado a los yacimientos, la mayoría de sedimentación no fluvial, mediante transporte. Sea por depredación o por acarreo humano, el estudio de este componente es de la mayor importancia histórica, pero sus inferencias apuntan a temas muy alejados de los abordados por la Arqueobatracología.

4. ASPECTOS SOCIOLÓGICOS DE LA ESPECIALIDAD

Los estudios arqueobatracológicos publicados entre 2009-2013, según *Lisanfos KMS* (Martín & Sanchiz, 2014), corresponden a 25 publicaciones distintas que precedidas por su Factor de Impacto de 5 años ¹⁶⁾ se indican en la tabla 4. Esta relación de trabajos está seguramente sesgada a favor de publicaciones científicas acreditadas en bases de datos internacionales, faltando probablemente libros y monografías de ámbito local, así como algunas revistas de humanidades.

¹⁵⁾ Al contrario que muchos reptiles ibéricos, ectotérmicos que conductualmente regulan en mayor medida que los anfibios la temperatura interna.

¹⁶⁾ (*)= Factor de Impacto únicamente de 2012

IF	PUBLICACIÓN	N	R-1	R-2
0,000	Monografías diversas	9	8	1
0,000	<i>Kobie. Serie Paleoantropología</i>	1	1	0
0,000	<i>Quartär</i>	1	1	0
0,000	<i>Revista de la Sociedad Geológica de España</i>	1	0	1
0,000	<i>Sautuola</i>	1	0	1
0,000	<i>Treballs del Museu de Geologia Barcelona</i>	1	0	1
0,703	<i>Bollettino della Società Paleontologica Italiana (*)</i>	2	2	0
0,833	<i>Quaternaire</i>	4	3	1
1,070	<i>Comptes Rendus Palevol</i>	2	2	0
1,161	<i>Geobios</i>	2	2	0
1,194	<i>Historical Biology (*)</i>	1	1	0
1,228	<i>Geodiversitas</i>	1	1	0
1,724	<i>Palaeontographica (A: Palaeozoology Stratigraphy)</i>	1	1	0
1,746	<i>Geological Journal</i>	1	0	1
1,878	<i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>	2	2	0
2,150	<i>Quaternary International</i>	11	8	3
2,391	<i>Naturwissenschaften</i>	1	1	0
3,215	<i>Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology</i>	1	1	0
3,312	<i>Journal of Quaternary Science</i>	2	1	1
4,231	<i>Climate of the Past</i>	1	1	0
4,530	<i>Journal of Human Evolution</i>	7	3	4
4,660	<i>Geology</i>	1	0	1
5,040	<i>Quaternary Science Reviews</i>	3	1	2
10,020	<i>Nature Communications</i>	1	0	1
10,583	<i>Proceedings of the National Academy of Science USA</i>	1	0	1

Tabla 4: Publicaciones con un componente arqueobatracológico según el Sistema Gestor de Conocimiento *Lisanfos KMS* durante 2009-2013. IF: Índice de Impacto según el *Journal Citation Report* de la *ISI Web of Knowledge*. N: Número de trabajos. R-1 y R-2: Estudios zooarqueológicos primarios (con identificaciones) y secundarios.

Con todo, el listado de la tabla probablemente refleje las siguientes características:

- Al menos una cuarta parte (23,7%) de los estudios, probablemente mayor número, se publican en monografías sobre los yacimientos, en forma de libros o utilizando volúmenes monográficos de revistas. En mi opinión esta manera de dar a conocer los resultados es actualmente inadecuada, aunque en el pasado ciertamente fuera útil. Por una parte esas monografías no incluyen toda la información disponible sobre la propia excavación ¹⁷, y por otra las conclusiones científicas más generales que hubiere quedan 'escondidas' en publicaciones con muy baja difusión.
- La Arqueobatracología se puede integrar en equipos multidisciplinares y acceder a revistas que son claramente competitivas con los vigentes estándares de evaluación curricular para científicos, lo que no es así para monografías. En el caso que nos ocupa, estas revistas están principalmente en los ámbitos de los estudios sobre el Cuaternario y en la Paleoantropología. Debe señalarse, sin embargo, que la incorporación de una parte arqueobatracológica en las revistas de muy alto impacto relacionadas en la tabla 2 es meramente anecdótica, por ser un componente mínimo de esos estudios, y no imprescindible.
- Puede hacerse una distinción entre trabajos R-1 y R-2, es decir, entre estudios en los que el componente arqueobatracológico incluye identificaciones primarias de la batracofauna, y aquellos en que meramente se utiliza esa lista de fauna para otros

¹⁷ Todos los detalles de las excavaciones y muestras 'testigo' debieran archivararse museológicamente en formatos adecuados para futura referencia. Téngase en cuenta que toda excavación arqueológica supone la destrucción de parte de un yacimiento.

objetivos no paleontológicos. La distinción no es completa, pues hoy en día con mayor frecuencia que antes, hay estudios R-1 que tienen un fuerte componente R-2, lo cual es posible porque la facilidad de identificación del material permite incorporarlo brevemente en otro tipo de artículos. Con todo, la diferencia en el Factor de Impacto (IF) medio entre ambos tipos de estudios es notable, un IF medio ¹⁸⁾ de 1,63 para R-1 frente a un 3,46 para estudios R-2.

- Esta disciplina es minoritaria, y siquiera a tiempo parcial la practican muy pocos investigadores y equipos de investigación. En el quinquenio 2009-2013 que se ha considerado, sobre una muestra de 59 trabajos, el Dr. H. A. Blain ¹⁹⁾ ha participado en 31 (52,5 %), y el Dr. S. Bailon ²⁰⁾ en 17 (28,8 %) de ellos, algunos conjuntamente, los restantes especialistas aportan porcentajes inferiores al 7%. Entre las contribuciones de grupos de investigación, la mayor con diferencia es la procedente de los relacionados con los proyectos a realizar en la Sierra de Atapuerca en Burgos.

REFERENCIAS

- AmphibiaWeb. (2013). Information on amphibian biology and conservation. Web application accessible at <http://amphibiaweb.org/>. Berkeley, California. [consultada 2 enero 2014].
- Audoin-Rouzeau, F. (1993). Hommes et animaux en Europe de l'époque antique aux temps modernes. Corpus de données archéozoologiques et historiques. Dossiers de Documentation Archéologique n° 16, CNRS Éditions, Paris, France. 530 pp.
- Balcells, E. (1975). Observaciones en el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental, C.S.I.C.*, Jaca. 7 (2): 55-153.
- Bailon, S. (1999). *Diférenciation ostéologique des anoures (Amphibia, Anura) de France*. Fiches d'Osteologie Animale pour l'Archeologie (Serie C: Varia). 1: 41 pp.
- Blain, H.A.; Bailon, S.; Cuenca-Bescós, G.; Arsuaga, J.L.; Bermúdez de Castro, J.M.; Carbonell, E. (2009). Long-term climate record inferred from early-Middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*. 56: 55-65.
- Blain, H.A.; Cuenca-Bescós, G.; Burjachs, F.; López-García, J.M.; Lozano-Fernández, I.; Rosell, J. (2013a). Early Pleistocene palaeoenvironments at the time of the Homo antecessor settlement in the Gran Dolina cave (Atapuerca, Spain). *Journal of Quaternary Science*. 28 (3): 311-319.
- Blain, H.A.; Gleed-Owen, C.P.; López-García, J.M.; Sebastián Carrión, J.; Jennings, R.; Finlayson, G.; Finlayson, C.; Giles, F. (2013b). Climatic conditions for the last neanderthals: Herpetofaunal record of Gorham's Cave, Gibraltar. *Journal of Human Evolution*. 64: 289-299.

¹⁸⁾ Es decir, $\sum (IF \cdot R-1) / \sum R-1$ y $\sum (IF \cdot R-2) / \sum R-2$

¹⁹⁾ Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), Tarragona [hablain@iphes.cat]

²⁰⁾ Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris [salvador.bailon@mnhn.fr]

- Blain, H.A.; Panera, J.; Uribelarrea, D.; Rubio-Jara, S.; Pérez-González, A. (2012). Characterization of a rapid climate shift at the MIS 8/7 transition in central Spain (Valdecarros II, Autonomous Region of Madrid) by means of the herpetological assemblages. *Quaternary Science Reviews*. 47: 73-81.
- Böhme G. (1977). Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe*. 36 (3): 283-300.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. (1992). Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*. 19: 407-428.
- Frost, D.R. (2013). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, U.S.A. [consultada 2 enero 2014]
- García-París, M. (2004). Orden Anura En: M. García-París, A. Montori & P. Herrero, *Amphibia, Lissamphibia*. Fauna Ibérica, volume 24. M.A. Ramos et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 640 pp. :275-480.
- Haller-Probst, M. & Schleich, H.H. (1994). Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens (Amphibia: Urodela, Salamandridae, Proteidae). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 173: 23-77.
- Holman, J.A. (2000). Pleistocene Amphibia: Evolutionary stasis, range adjustments, and recolonization patterns. En: H. Heatwole & R.L. Carroll (eds.), *Amphibian Biology. Volume 4. Palaeontology. The evolutionary history of amphibians*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia. :1445-1458.
- Kysely, R. (2008). Frogs as part of the Eneolithic diet. Archaeozoological records from the Czech Republic (Kutna Hora-Denemark site, Rivnác Culture). *Journal of Archaeological Science*. 35 (1): 143-157.
- López-García, J.M.; Blain, H.A.; Bennàsar, M.L.; Sanz, M.; Daura, J. (2013). Heinrich event 4 characterized by terrestrial proxies in southwestern Europe. *Climate of the Past*. 9: 1053-1064.
- Martín, C. & Sanchiz, B. (2014). Lisanfos KMS. Version 1.2. Online reference accessible at <http://www.lisanfos.mncn.csic.es/>. Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC. Madrid, Spain. [consultada 2 enero 2014].
- Martínez-Solano, I.; Sanchiz, B. (2005). Anfíbios y reptiles del Pleistoceno medio de Ambrona. *Zona Arqueológica*. 5: 231-239.
- Montori, A. & Herrero, P. (2004). Orden Caudata. En: M. García-París, A. Montori & P. Herrero, *Amphibia, Lissamphibia*. Fauna Ibérica, volume 24. M.A. Ramos et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 640 pp. :43-275.
- Pérez-Mellado, V. & Cortázar, G. 2002. Bases metodológicas del Atlas de los anfibios y reptiles de España. En: J.M. Plequezuelos, R. Márquez & M. Lizana (eds.), *Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & Asociación Herpetológica Española, Madrid. (2ª reimpression). 587 pp. :23-32.

- Pinto Llona, A.C. & Andrews, P.J. (1999). Amphibian taphonomy and its application to the fossil record of Dolina (Middle Pleistocene, Atapuerca, Spain). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 149: 411-429.
- Plequezuelos, J.M.; Márquez, R. & Lizana, M. (eds.). (2002). *Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & Asociación Herpetológica Española, Madrid. (2ª reimpresión). 587 pp.
- Rey, J.M. & Sanchiz, B. (2005). Differential anuran bone preservation in a taphocenotic sample of Barn owl pellets. *Munibe (Antropología-Arkeología)*. 57: 505-509.
- Salvador, A. & García-París, M. (2001). *Anfibios españoles. Identificación, Historia Natural y Distribución*. Canseco Editores, Talavera de la Reina. 271 pp.
- Salvador, A. (ed.) (2014). Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles. <http://www.vertebradosibericos.org/>. Portal de información en línea sobre la historia natural de los vertebrados españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales MNCN-CSIC & Sociedad de Amigos del MNCN-CSIC, Madrid.
- Sanchiz, B. & Lobo, J.M. (2006). Restos herpetológicos de niveles aurñacienses de la cueva de El Castillo (Puente Viesgo, Cantabria) En: V. Cabrera, F. Bernaldo de Quirós & J.M. Maíllo (eds.), *En el centenario de la Cueva de El Castillo: El ocaso de los neandertales*. Centro Asociado a la Universidad Nacional de Educación a Distancia en Cantabria, Santander. 537 pp. :403-416.
- Sanchiz, B. (2002) La herpetofauna de la Atlántida: un ensayo crítico sobre paleobiología espacial *Revista Española de Herpetología*. (volumen especial): 5-15.
- Sanchiz, B.; Lobo, J.M.; Bailon, S. (2012). The Holocene herpetofauna of El Mirón Cave. In: L.G. Straus & M.R. González Morales (eds.), *El Mirón Cave, Cantabrian Spain*. University of New Mexico Press, Albuquerque, NM, U.S.A. 444 pp. :250-261.
- Tyrberg, T. (1999). Seabirds and the late Pleistocene marine environments in the Northeast Atlantic and the Mediterranean. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 89: 139-157.