

Carmen Núñez Lahuerta

Evolución de las faunas fósiles de aves del Cuaternario de Aragón y del norte de la península Ibérica

Director/es

Cuenca Bescós, Gloria

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606





Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral

EVOLUCIÓN DE LAS FAUNAS FÓSILES DE AVES
DEL CUATERNARIO DE ARAGÓN Y DEL NORTE
DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Autor

Carmen Núñez Lahuerta

Director/es

Cuenca Bescós, Gloria

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
Escuela de Doctorado

2019

TESIS DOCTORAL

EVOLUCIÓN DE LAS FAUNAS FÓSILES DE AVES DEL CUATERNARIO DE ARAGÓN Y DEL NORTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Carmen Núñez Lahuerta



Directora:
Gloria Cuenca Bescós

Tesis Doctoral

**EVOLUCIÓN DE LAS FAUNAS FÓSILES DE AVES
DEL CUATERNARIO DE ARAGÓN Y DEL NORTE
DE LA PENÍNSULA IBÉRICA**

Carmen Núñez-Lahuerta

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Directora:

Gloria Cuenca-Bescós



Instituto Universitario de Investigación
en **Ciencias Ambientales**
de Aragón
Universidad Zaragoza



**Grupo
aragosaurus**



**Universidad
Zaragoza**

1542



**Facultad de Ciencias
Universidad Zaragoza**

Ilustración de portada:

Izaskun Gaspar Ibeas

www.izaskun.fr

Memoria presentada por Dña. **Carmen Núñez Lahuerta** para optar al título de Doctor en Ciencias, por la Universidad de Zaragoza, bajo la dirección de la doctora **Gloria Cuenca Bescós** (Profesora Titular del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza)

A mi familia.

Esta Tesis por compendio de publicaciones se compone de los siguientes trabajos:

Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2016. Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain. *Historical Biology* 28(16), 774-786.

Historical Biology, Factor de Impacto (JCR) en 2016: 1.556. Área temática: Paleontology.

Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016. First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain). *Quaternary International* 421, 12-22.

Quaternary International, Factor de Impacto (JCR) en 2016: 2.199. Área temática: Geosciences-Multidisciplinary.

Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Cuenca-Bescos, G., 2018. The role of birds in Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe. *Quaternary International* 481, 113-122.

Quaternary International, Factor de Impacto (JCR) en 2017: 2.163. Área temática: Geosciences-Multidisciplinary.

Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., 2018. Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees. *Quaternary International* 481, 123-134.

Quaternary International, Factor de Impacto (JCR) en 2017: 2.163. Área temática: Geosciences-Multidisciplinary.

ÍNDICE

Índice	xi
Estructura formal y unidad temática	xv
Resumen	xxi
Abstract	xxiii
CAPÍTULO 1. Introducción	1
1 La Clase Aves Linnaeus, 1758	2
2 Aves fósiles en la península ibérica: antecedentes	4
3 Objetivos de la tesis	10
4 Metodología	10
CAPÍTULO 2. Las aves del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, España)	21
1 Introducción	22
2 La Sima del Elefante	23
3 Material y métodos	26
4 Resultados y discusión	27
5 Conclusiones	54
CAPÍTULO 3. <i>Corvus cf. pliocaenus</i> en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca)	57
1 Introducción	58
2 Material y métodos	61
3 Resultados	65
4 Discusión	86
5 Conclusiones	88
CAPÍTULO 4. Avian eggshell remains from the level TD6 of Gran Dolina (Atapuerca)	93
1 Introduction	94
2 Material and Methods	98
3 Results	100
4 Discussion	107
5 Conclusions	110

CAPÍTULO 5. The role of birds in the Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe	113
1 Introduction	114
2 Material and methods	115
3 Results	117
4 Discussion	120
5 Conclusions	129
CAPÍTULO 6. Avian remains from the upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain	133
1 Introduction	134
2 Material and Methods	136
3 Results and discussion	140
4 Conclusions	148
CAPÍTULO 7. Bird remains from the MIS3 levels of Llonin cave (Peñamellera Alta, Asturias)	151
1 Introduction	152
2 Methodology	154
3 Results and discussion	156
4 Conclusions	169
CAPÍTULO 8. Aves del Cuaternario del País Vasco: nuevos datos	173
1 Introducción	174
2 Material y métodos	176
3 Resultados y discusión	178
4 Conclusiones	189
CAPÍTULO 9. Avian remains from new upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees	191
1 Introduction	192
2 Pyrenees sites	192
3 Material and methods	198
4 Taphonomic remarks	199
5 Results and discussion	201
6 Conclusions	210

CAPÍTULO 10. Discusión	213
1 Origen de las acumulaciones de aves	215
2 Aportaciones al registro de aves en el Cuaternario del norte de la península ibérica	216
3 Aplicaciones de las aves en reconstrucción paleoclimática y paleoambiental	225
CAPÍTULO 11. Conclusiones/Conclusions	229
1 Conclusiones generales	230
2 Cambios en la distribución geográfica y estratigráfica de las aves	230
3 Paleoambiente y paleoclima	232
1 General Conclusions	234
3 Changes in the geographic and stratigraphic distribution of birds	234
4 Paleoenvironment and paleoclimate	236
Bibliografía	239
Índice de figuras y tablas	272
ANEXO 1	289
ANEXO 2	305
ANEXO 3	317
ANEXO 4	329
Agradecimientos	342

ESTRUCTURAL FORMAL Y UNIDAD TEMÁTICA

Esta Tesis Doctoral se presenta en la modalidad de compendio de publicaciones. El volumen se compone de un resumen, once capítulos y cuatro anexos. Además, todos los capítulos incluyen un breve resumen en castellano al inicio. El Capítulo 1 corresponde con la introducción general a la Tesis. Los Capítulos 2 a 9 son manuscritos de trabajos científicos. Los Capítulos 5, 6 y 9 están publicados en revistas internacionales indexadas, incluidas en el Journal Citation Reports (JCR). El Capítulo 2 es una ampliación de un trabajo también publicado en una revista del JCR junto con material inédito. El Capítulo 7 se encuentra en revisión en una revista del JCR. Los demás capítulos están inéditos y en preparación, y serán enviados en los próximos meses. Los Capítulos 10 y 11 corresponden con la discusión y las conclusiones generales de la Tesis. Finalmente los Anexos 1, 2, 3 y 4 corresponden a los artículos publicados en la revistas *Historical Biology* (Anexo 1), y *Quaternary International* (Anexo 2, 3 y 4). Los capítulos correspondientes con publicaciones (salvo el 2, que incluye el artículo publicado e información inédita) están escritos en inglés, así como el capítulo 7, enviado ya a una revista, y el capítulo 4 que será enviado próximamente. Se trata de una tesis con solicitud de mención internacional, por lo que el resumen y las conclusiones están escritas tanto en castellano como en inglés.

Capítulo 1: Introducción

Escrito en castellano. En este capítulo se presenta una introducción general a la temática de la tesis. Se explica brevemente el origen biológico, las relaciones filogenéticas con otros grupos y las principales características de la Clase Aves. Se incluyen unos antecedentes sobre el registro paleontológico y arqueológico de las aves en la península ibérica. Se presentan los objetivos de la tesis y la metodología general común a todos los capítulos posteriores.

Capítulo 2: Las aves del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, España)

Escrito en castellano. En este capítulo se incluye el artículo incluido en el Anexo 2, publicado en 2016 en la revista *Quaternary International* y se amplía con información correspondiente a material inédito. En él se analizan sistemáticamente los restos de aves recuperados en los niveles de la Sima del Elefante, se estudia el origen de su acumulación y se realizan una aproximación paleoambiental mediante el uso del método de Ponderación de Hábitats aplicado a la asociación de aves. Los datos obtenidos se comparan además con los obtenidos mediante el estudio de otros grupos de vertebrados.

Capítulo 3: *Corvus cf. pliocaenus* en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca)

Escrito en castellano. Manuscrito inédito. En este capítulo se presenta un estudio y una descripción detallada de las características morfológicas y biométricas de los cuervos recuperados en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante. Además se realiza una comparación con otras

especies y poblaciones de cuervos tanto del Pleistoceno como de la actualidad. La relación de los cuervos de la Sima del Elefante con estas especies es discutida.

Capítulo 4: Cáscaras de huevos de ave del nivel TD6 de Gran Dolina (Atapuerca)

Escrito en Inglés. Manuscrito inédito. En este capítulo realiza un estudio completo de las cáscaras de huevos de aves recuperadas en la Gran Dolina. Este estudio aplica de forma novedosa la metodología típica de la paleoología, representando el primer estudio profundo de cáscaras de huevos de aves en un yacimiento del Cuaternario de la península ibérica. El análisis permite identificar a los productores de las cáscaras y el origen e historia tafonómica de las mismas.

Capítulo 5: El papel de las aves en la reconstrucción del límite Eurosiberiano-Mediterráneo en el Pleistoceno Superior de Europa Occidental

Escrito en inglés. Este capítulo corresponde al artículo publicado en 2018 en la revista científica *Quaternary International*, incluido en el Anexo 3. En él se presenta un análisis de correspondencia (DCA) de las asociaciones de aves del Pleistoceno Superior en base a las proporciones en los yacimientos de una serie de especies clásicamente consideradas buenas indicadoras climáticas. Se discuten los resultados obtenidos con el hábitat actual de dichas especies, la localización de los yacimientos y las reconstrucciones del paisaje existentes para el Pleistoceno Superior de Europa Occidental.

Capítulo 6: Restos de aves del Pleistoceno Superior (MIS3) de Aguilón P-7, sur del Río Ebro, España

Escrito en inglés. Este capítulo corresponde al artículo publicado en 2016 en la revista científica *Historical Biology*, incluido en el Anexo 1. En él se presenta el análisis sistemático de la asociación de aves recuperada en el yacimiento de Aguilón P-7. Se realiza además un análisis del origen de la acumulación y una aproximación paleoambiental (mediante el uso del método del Rango Ecográfico Mutuo). Se comparan los resultados de la misma con los obtenidos mediante el estudio de otros grupos de vertebrados.

Capítulo 7: Restos de aves del Pleistoceno Superior (MIS3) de la cueva de Llonin (Peñamellera Alta, Asturias)

Escrito en Inglés. El capítulo corresponde al manuscrito en revisión en la revista *Journal of Iberian Geology*. En este capítulo se presenta un análisis sistemático de la asociación de aves de tres niveles de la cueva de Llonin, correspondientes al Estadio Isotópico Marino 3. Se realiza un análisis del origen de la acumulación y se realiza una aproximación paleoclimática y paleoambiental. Se aplica además la metodología presentada en el Capítulo 5. Los resultados obtenidos se comparan con los proporcionados por otras faunas presentes en la asociación.

Capítulo 8: Aves del Cuaternario del País Vasco: nuevos datos

Escrito en castellano. Manuscrito inédito. En este capítulo se identifican los restos

de aves recuperadas en cuatro yacimientos del País Vasco. Se comparan las asociaciones identificadas con las de otros yacimientos de la zona y se analiza la presencia de especies actualmente ausentes en la región.

Capítulo 9: Restos de aves de nuevos yacimientos del Pleistoceno Superior y Holoceno en el Pirineo español

Escrito en inglés. Este capítulo corresponde al artículo publicado en 2018 en la revista científica *Quaternary International*, incluido en el Anexo 4. En él se identifican los restos fósiles y subfósiles de aves recuperados en cinco cuevas de alta montaña en el Pirineo aragonés. Se comparan las asociaciones con las de otros yacimientos de la zona y se analizan las diferencias en la distribución vertical de los taxones en los yacimientos y en la actualidad y sus posibles implicaciones paleoambientales.

Capítulo 10: Discusión

Escrito en castellano. En este capítulo se discuten las aportaciones de la tesis y se proponen futuras líneas de investigación relacionadas con los objetivos obtenidos. Se discuten las aportaciones al conocimiento de las faunas de aves en el norte de la península en el Pleistoceno, la ampliación del registro (bioestratigráfico y geográfico) de varias especies identificadas en la tesis y el uso de las aves como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales.

Capítulo 11: Conclusiones

Escrito en castellano y en inglés. Se presentan las principales conclusiones obtenidas en el desarrollo de la tesis.

FORMAL STRUCTURE AND THEMATIC UNIT

This PhD dissertation is presented as a compendium of scientific papers. The volume is composed by an abstract, eleven chapters and four appendices. Also each chapter have a brief abstract in the beginning written in Spanish. Chapter 1 is the general introduction of the dissertation. Chapters 2 to 9 are the manuscripts of original scientific papers. Chapters 5, 6 and 9 are already published in international scientific journals, included in the Journal Citation Reports. Chapter 2 is an extension of an already published paper plus unpublished material. Chapter 7 has been submitted to a JCR journal and is currently under review. The other chapters are unpublished and in preparation, they will be submitted in the next months. Chapters 10 and 11 are the discussion and the general conclusions of the dissertation. Appendices 1, 2, 3 and 4 correspond to the works published in Historical Biology (Appendix 1) and Quaternary International (Appendices 2, 3 and 4). Chapters of already published manuscripts are written in English (except for Chapter 2, which includes the published manuscript and unpublished data), Chapter 7, already submitted to a journal, and Chapter 4, ready to be submitted, are written in English to, and will be submitted soon. This is a dissertation with request for international mention, for this reason the abstract and conclusions are written both in Spanish and English.

Chapter 1: Introduction

Written in Spanish. In this chapter a general introduction to the dissertation topic is presented. The biological origin and phylogenetic relationships with other groups, and the main characteristics of the Aves Class are briefly explained. Antecedents of the paleontological and archaeological record of the Aves in the Iberian Peninsula are included in the chapter. The objectives of the thesis and the general methodology of all the chapters are presented.

Chapter 2: The birds in the Early Pleistocene site of Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, Spain)

Written in Spanish. This chapter corresponds to the paper included in Appendix 2, published in 2016 in Quaternary International plus new data about unpublished material. The bird remains recovered in the Sima del Elefante levels are systematically analyzed, also the origin of the accumulation is studied, and a palaeoenvironmental approximation is performed by using the Habitat Weighting method in the Aves association. The obtained results are compared with those corresponding to other vertebrate groups of the Sima del Elefante association.

Chapter 3: *Corvus cf. pliocaenus* in the Early Pleistocene of the Sima del Elefante (Atapuerca)

Written in Spanish. Unpublished manuscript. In this chapter a detailed study and description of the morphologic and biometric characteristics of the ravens recovered in the Early Pleistocene of the Sima del Elefante are presented. The obtained data are compared with

other species of extinct Pleistocene and extant ravens, and the relationship of the Sima del Elefante ravens with these taxa is discussed.

Chapter 4: Avian eggshell remains from the level TD6 of Gran Dolina (Atapuerca)

Written in English. Unpublished manuscript. In this chapter a complete analysis of the avian eggshells recovered in the Gran Dolina is performed. In this work the classic paleology methodology is applied for first time to eggshells recovered in a Pleistocene site in the Iberian Peninsula. The analysis allows the identification of the eggshells producers, as well as the origin and taphonomic history of the eggshells.

Chapter 5: The role of birds in the Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe

Written in English. This chapter corresponds to the paper included in Appendix 3, published in 2018 in Quaternary International. A correspondence analysis (DCA) performed in the Aves assemblages based on the proportions of several climatic indicator taxa in Late Pleistocene sites is presented. The obtained results are discussed along to the current habitat preferences of the taxa, the geographical location of the sites and the extant palaeoenvironmental reconstruction of the Western Europe Late Pleistocene.

Chapter 6: Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

Written in English. This chapter corresponds to the paper included in Appendix 1, published in 2016 in Historical Biology. In this chapter a systematic analysis of the bird assemblage recovered in the Aguilón P-7 site is presented. An analysis of the origin of the accumulation and a palaeoenvironmental approach (by applying the Mutual Climatic Range methodology) are performed. The results are compared with the results of the other vertebrate group analysis.

Chapter 7: Bird remains from the Upper Pleistocene (MIS3 levels) of Llonin cave (Peñamellera Alta, Asturias)

Written in English. This chapter correspond to the paper under review in the Journal of Iberian Geology. In this chapter a systematic analysis of the bird assemblages from three levels of the Llonin Cave is presented. The levels belong to the MIS3. An analysis of the origin of the accumulation and a palaeoenvironmental approach are performed. For the palaeoenvironmental approach the methodology presented in Chapter 5 is applied. The obtained results are compared with the data of the other faunas of the assemblage.

Chapter 8: Quaternary Aves from the Basque Country: new data

Written in Spanish. Unpublished manuscript. In this chapter the bird remains recovered from four different sites in the Basque Country are identified. The assemblages are compared with those from other sites of the north of the Iberian Peninsula; the presence on

the studied assemblages of taxa currently absent from the area is also analyzed.

Chapter 9: Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees

Written in English. This chapter corresponds to the paper included in Appendix 4, published in 2018 in Quaternary International. In this chapter the fossil and subfossil remains recovered from five high mountain caves of the Aragonese Pyrenees are identified. The assemblages are compared with other assemblages recovered in sites of the same area. The differences in the vertical range distribution of the taxa in the sites and in the present are analyzed and discussed, also the potential palaeoenvironmental implications are discussed.

Chapter 10: Discussion

Written in Spanish. In this chapter the main contributions of the dissertation are discussed, and future potential research topics related the obtained results are proposed. The discussed aspects are: the contribution to the knowledge of the bird faunas in the north of the Iberian Peninsula during the Pleistocene, the enlargement of the geographical and temporal record of several taxa identified in the thesis and the use of birds as palaeoenvironmental proxies.

Chapter 11: Conclusions

Written in Spanish and English. In this chapter the main conclusions obtained during the thesis are presented.

RESUMEN

Las aves son vertebrados con adaptaciones al vuelo activo. Se trata del grupo de vertebrados más diverso de la actualidad y aparecen en todos los ecosistemas del planeta. Los restos fósiles de aves son comunes en los yacimientos del Cuaternario. Además juegan un papel principal en la formación de los mismos, ya que actúan como acumuladores de pequeños vertebrados. En esta tesis se analizan los restos fósiles de aves de trece yacimientos localizados en la mitad norte de la península ibérica. Dos de esos yacimientos se sitúan en Atapuerca (Burgos), y pertenecen al Pleistoceno Inferior: Sima del Elefante y Gran Dolina. Siete de los yacimientos datan del Pleistoceno Superior: Aguilón P-7 (Valle del Ebro), Los Batanes C-4 (Pirineo de Huesca), Llonin (Asturias), Abittaga, Axlór, Koskobilo y Atxuri I (País Vasco). Cuatro yacimientos localizados en el Pirineo de Huesca pertenecen al Holoceno: La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2.

Esta tesis se presenta como compendio de trabajos publicados en revistas internacionales, e incluye además trabajos preparados para su publicación. El Capítulo 1 es una introducción donde se hace un repaso de los antecedentes del estudio de las aves fósiles de la península ibérica. También se presentan los objetivos y la metodología general a todos los capítulos.

Los Capítulos 2 y 3 tratan sobre los restos fósiles de aves recuperados en el yacimiento de la Sima del Elefante, en Atapuerca (Pleistoceno Inferior). El Capítulo 2 es un análisis general de la avifauna del yacimiento, revelando el registro más antiguo de varias especies en la península ibérica y una asociación similar a la presente en otros yacimientos europeos de la época. El Capítulo 3 es un análisis detallado de la anatomía del cuervo presente en el mismo, que permite asignar los restos a *Corvus* cf. *pliocaenus*. En el Capítulo 4 se presenta de forma novedosa el primer análisis paleológico de cáscaras de huevos de ave llevado a cabo en Atapuerca, realizado sobre fragmentos de cáscaras del Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina (Atapuerca), se identifican tres taxones de aves distintos. En el Capítulo 5 se presenta un análisis de las asociaciones de aves de yacimientos de Europa occidental en base a las proporciones entre el número de restos de especies de aves consideradas como buenas indicadoras paleoambientales. Los resultados apuntan a una migración hacia el sur del límite entre las zonas climáticas Mediterránea y Eurosiberiana y a la presencia de parches de bosque en Europa a lo largo del Pleistoceno Superior. En los Capítulos 6 a 9 se presentan los análisis de las asociaciones de aves de varios yacimientos del Pleistoceno Superior (Aguilón P-7 en el Capítulo 6, Llonin en el Capítulo 7, Abittaga, Axlór, Koskobilo y Atxuri I en el Capítulo 8 y Los Batanes en el Capítulo 9) y del Holoceno (Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2 en el Capítulo 9). Los análisis revelan asociaciones similares a las identificadas en otros yacimientos de la época del norte de la península ibérica y la presencia de especies actualmente ausentes la zona.

En el Capítulo 10 se realiza una discusión general de los resultados de los trabajos, y en el Capítulo 11 se presentan las conclusiones de la Tesis Doctoral.

ABSTRACT

Aves are vertebrates with adaptations for active flying. They are the most diverse vertebrate group nowadays, and they appear throughout every ecosystem. Fossil bird remains are common in the Quaternary sites; also they play a key role in the origin of the sites, as they can be the main accumulators of small vertebrates. In this thesis the fossil bird remains of thirteen sites located in the north of the Iberian Peninsula are analyzed. Two of these sites belongs to the Early Pleistocene: Sima del Elefante and Gran Dolina; seven sites belongs to the Upper Pleistocene: Aguilón P-7 (Ebro Valley), Los Batanes C-4 (Huesca Pyrenees), Llonin (Asturias), Abittaga, Axlor, Koskobilo and Atxuri I (Basque Country); and four sites belongs to the Holocene: Brecha del Rincón B-9, B-8, C15 and D-2 (Huesca Pyrenees).

This thesis is a compendium of published works in international journals, it also includes works ready to be published. Chapter 1 is an introduction in which the background of the fossil bird studies made in the north of the Iberian Peninsula is discussed. The objectives and methodology of the thesis are also presented.

Chapters 2 and 3 face the fossil remains recovered in the Sima del Elefante, in Atapuerca (Early Pleistocene). Chapter 2 is an analysis of the avifauna of the site; it reveals the oldest record in the Iberian Peninsula of several species, the avian assemblage is similar to those identified in other same age European sites. Chapter 3 is the detailed analysis of the anatomy of the raven remains recovered in Sima del Elefante; the analysis allows the assignation of the remains to *Corvus cf. pliocaenus*. In Chapter 4 the first paleologic analysis carried out in avian eggshells of Atapuerca, it is performed on eggshell fragments from the Early Pleistocene of the Gran Dolina, three avian taxa are identified. In Chapter 5 an analysis of the avian assemblages from Upper Pleistocene Western European sites based on the proportions of the number of remains of several bird taxa, considered good climatic indicators, is presented. The results points to a southwards migration of the Mediterranean and Eurosiberian climate areas limit and to the presence of forest patches during the Late Pleistocene. Chapters 6 to 9 present the analysis of the avian association of several Upper Pleistocene (Aguilón P-7 in Chapter 6, Llonin in Chapter 7, Abittaga, Axlor and Atxuri I in Chapter 8 and Los Batanes C-4 in Chapter 9) and Holocene (Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 and D-2 in Chapter 9) sites. The results reveal assemblages similar to those from other same age north Iberian sites, and the presence in the assemblages of species currently absent from the north of the Iberian Peninsula.

In the Chapter 10 a general discussion of the thesis results is performed, and in Chapter 11 the main conclusions of the thesis are presented.

Introducción



1

Las aves son vertebrados terrestres con adaptaciones al vuelo activo, se trata del grupo de vertebrados mas diverso en la actualidad, y sus representantes están presentes en todos los ecosistemas. También aparecen representados en el registro fósil junto con otros vertebrados, especialmente en yacimientos del Cuaternario, donde además tienen un papel principal en la acumulación de aves y otras faunas. Por otro lado las aves también pueden utilizarse como indicadores paleoambientales. Estos factores hacen de su estudio paleontológico un campo de gran interés. El registro de aves en la península ibérica se remonta al Jurásico Superior, pero se hace mas abundante a partir del Pleistoceno. En el Capítulo 1 se presentan las características biológicas de las aves y sus relaciones filogenéticas, se hace un repaso al conocimiento existente sobre las aves fósiles en la península y se presentan los objetivos de la tesis y la metodología general empleada.

1 LA CLASE AVES LINNAEUS, 1758

1.1 Contexto filogenético de la clase Aves

Las aves son el grupo de vertebrados más diverso de la actualidad, con alrededor de 10.000 especies determinadas morfológicamente y 18.000 por estimaciones estadísticas (Barrowclough *et al.*, 2016). Formalmente las aves son animales cordados vertebrados gnatostomados, tetrápodos estrictos, amniotas arcosaurios, ornithodiros, dinosaurios, saurisquios y terópodos. Son vertebrados terrestres, de sangre caliente, bípedos y con plumas asimétricas, fúrcula, esternón con quilla y adaptaciones al vuelo activo en sus extremidades anteriores (aunque no todos los miembros de la clase son voladores) (Gill, 2007).

El clado Avialae Gauthier 1986 incluye a los taxones más cercanos a *Passer* que a *Dromaeosaurus* (Averaptora en Agnolin & Novas, 2013), aparece en el Jurásico Medio (Godefroit *et al.*, 2013). En el Jurásico Superior de Solnhofen aparece *Archaeopteryx lithographica* considerada clásicamente como la primera ave (**Fig. 1**).

Durante el Cretácico el grupo experimenta una importante diversificación, donde aparecen de forma independiente en distintos grupos prácticamente todas las adaptaciones a los medios que presentan actualmente (O'Connor *et al.*, 2011). Las aves modernas, denominadas Neornithes aparecen a inicios del Cenozoico, aunque hay algunos representantes a finales del Cretácico Superior (Hope, 2002) (**Fig. 2**).

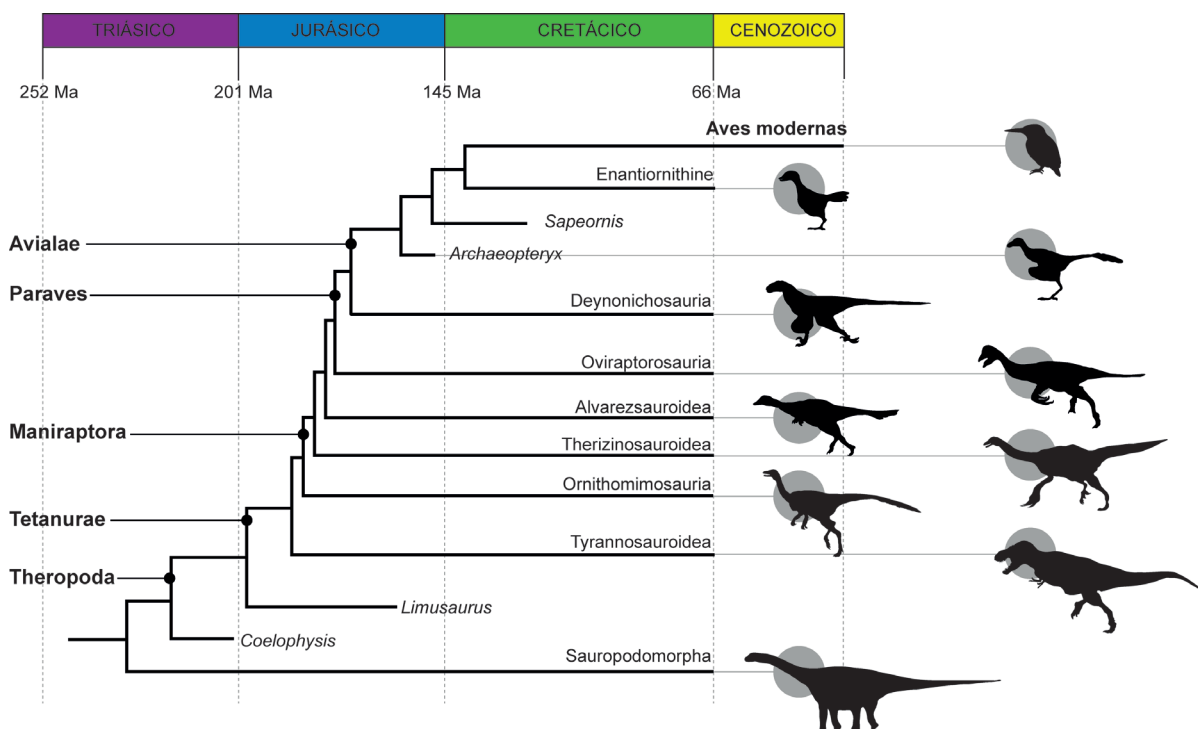


Fig. 1: Cladograma calibrado de las aves modernas y su distribución temporal. Modificado de Zheng *et al.*, 2018.

1.2 Las aves en la actualidad

Actualmente existen numerosas familias y órdenes de aves (**Fig. 2**), cuyas relaciones filogenéticas están aún bajo estudio. En base a su anatomía se han descrito 9159 especies (Wood *et al.*, 1986). Están adaptadas a todos los medios, tanto en los polos, como el pingüino emperador *Aptenodytes forsteri*, como en zonas desérticas, como el correcaminos *Geococcyx californianus*. Su longevidad es muy variable, y presentan gran variedad de formas de desarrollo, alimentación, formas de cría, etc (Gill, 2007).

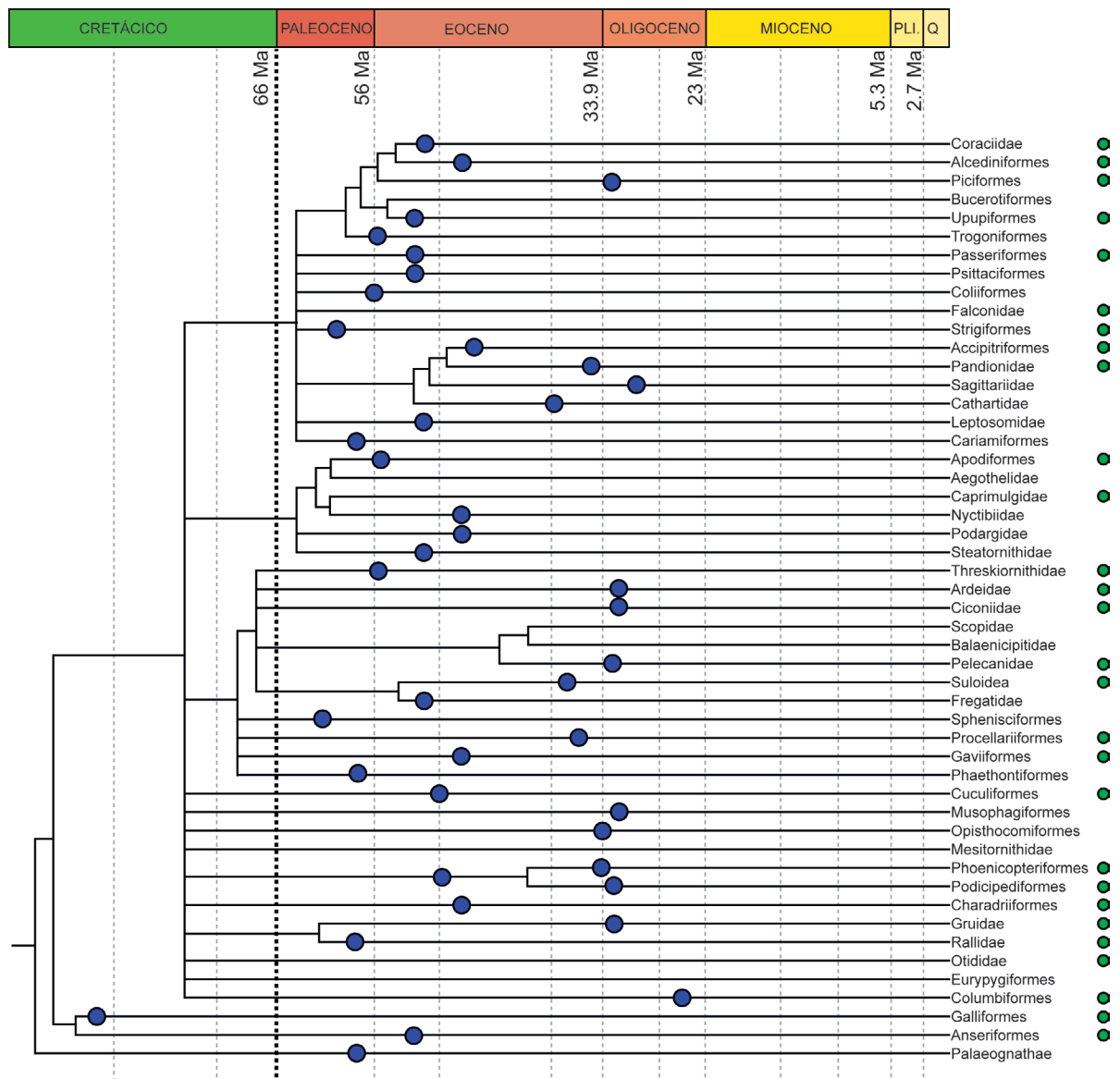


Fig. 2: Cladograma calibrado de Neornithes y extensión temporal. Los puntos azules indican el registro fósil más antiguo. Los puntos verdes indican las familias u órdenes presentes actualmente en Europa. Extraído y modificado de Mayr, 2014.

Muchas aves son migradoras, se ha propuesto que la presencia de ciertas proteínas en la retina les permite detectar los campos magnéticos (Günther *et al.*, 2018; Pinzón-Rodríguez *et al.*, 2018), incluso algunas utilizan sistemas de ecolocalización (Gill, 2007). Gracias a su capacidad de vuelo su movilidad es mucho mayor que la del resto de vertebrados terrestres, por ello su respuesta a los cambios en el clima o el paisaje es diferente.

2. AVES FÓSILES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA: ANTECEDENTES.

Actualmente habitan la península ibérica cerca de 600 especies de aves, y la mayoría de ellas pertenecen al Orden Passeriformes (Gutiérrez *et al.*, 2012). Su registro fósil en la península ibérica es abundante, varios trabajos han afrontado la tarea de revisar los yacimientos donde han sido identificadas. Destacan los trabajos de Harlé (1912) para el Cuaternario de España. Villalta para el Mioceno (1963) y para el Cuaternario (1964), Elorza (1990) para el Cuaternario del país Vasco, Hernández-Carrasquilla (1993, 1994) para el Cuaternario de toda la península, Sánchez-Marco para el Terciario de península y Baleares (1999b), y para el Cuaternario (2001, 2018a) y Pimenta y colaboradores (2015) para el Cuaternario de Portugal.

En total se conocen más de 300 yacimientos arqueológicos y/o paleontológicos con restos de aves en la península ibérica (**Fig. 3, 4, 5, 6**), la mayoría de ellos correspondientes al Pleistoceno Superior y Holoceno. Su registro más antiguo se remonta al Jurásico Superior de Guimarota, con la presencia de dientes (Zinke, 1998) y al Cretácico Inferior, en yacimientos como Las Hoyas (Sanz & Ortega, 2002), donde se han descrito diversas especies de aves, o Laño, del Cretácico Superior (Buffetaut *et al.*, 2015). El registro de aves en el Paleógeno de la península ibérica es escaso. Por el momento no hay registro de aves en el Paleoceno, y solo se conoce una localidad en el Eoceno de Portugal, Silveirinha (Harrison, 1983). Existen seis citas de aves en el Oligoceno peninsular, incluyendo tanto restos directos como icnitas. El registro en el Neogeno es mucho más abundante, con cerca de 40 yacimientos miocenos y 10 pliocenos, incluyendo restos de huesos, icnitas y cáscaras de huevo (**Fig. 3**). Dos especies han sido descritas en el Neogeno de la península, como *Megalocoturnix cordoni* en Layna, y *Palaeocryptonyx novaki* en Higuieruelas (Sánchez-Marco, 2009)

Dentro del Cuaternario las aves han sido citadas en más de 10 yacimientos del Pleistoceno Inferior, conduciendo incluso a la descripción de especies, como *Bonasa nini* en la Sima del Elefante, Atapuerca (Sánchez-Marco, 2009), o *Bubo ibericus* en Cal Guardiola (Meijer *et al.*, 2016). Del Pleistoceno Medio se conocen 8 yacimientos con restos de aves (**Fig. 4**). El registro de este grupo en el Pleistoceno Superior es mucho más abundante, con citas en un centenar de yacimientos repartidos en la península, mostrando una mayor densidad en áreas de macizos carbonatados, donde la presencia de cavidades ha favorecido el registro (**Fig. 5**). En esta época también se ha descrito una especie en la península ibérica, *Aegyptius prepyrenaicus* en Gabasa I (Hernández-Carrasquilla, 2001). En el Holoceno el número de yacimientos con citas de aves supera al del resto de épocas, con más de 170 localidades. Se incluyen análisis de yacimientos desde mesolíticos hasta de época moderna (**Fig. 6**).

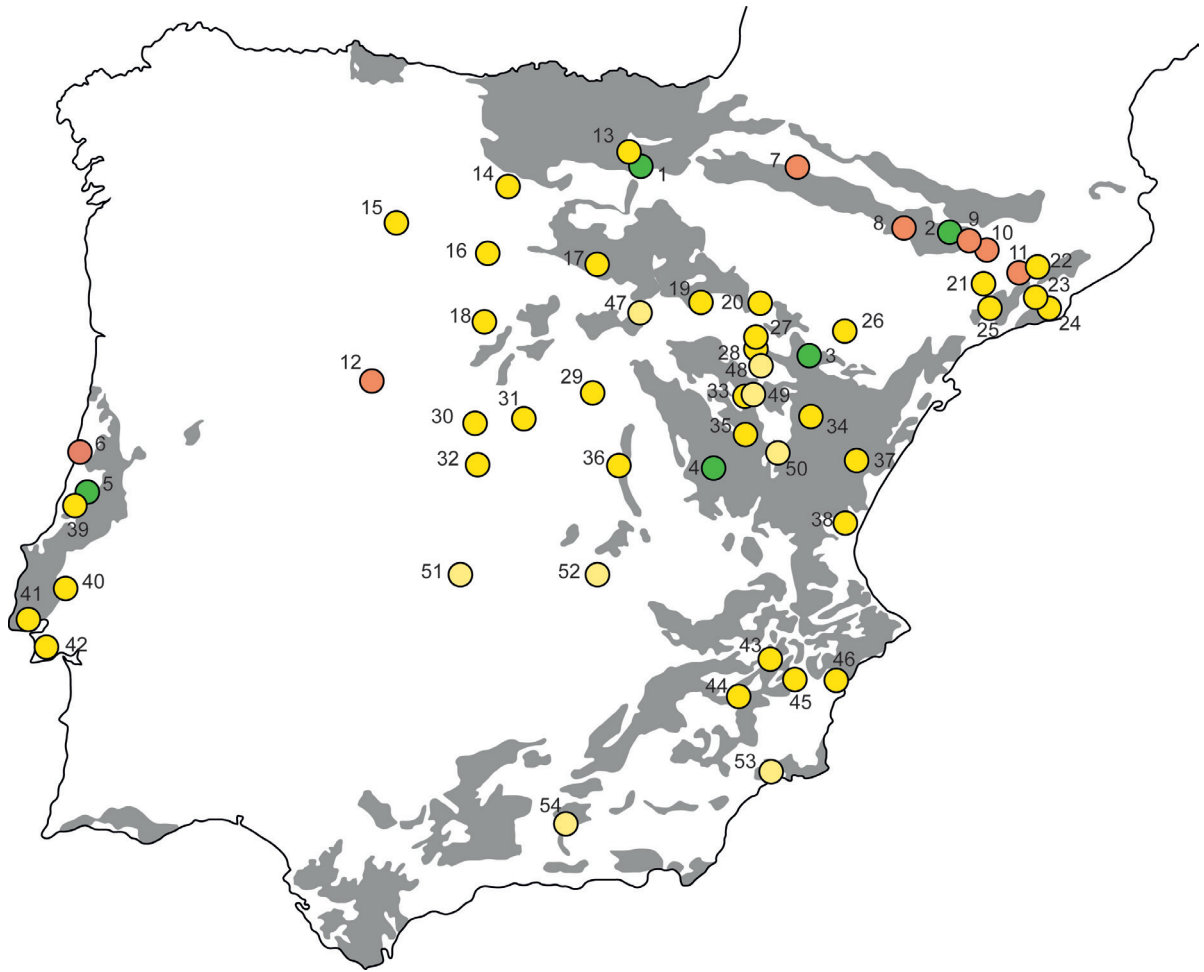


Fig. 3: Localización de los yacimientos con restos fósiles de aves de la península ibérica del Cretácico, Eoceno, Oligoceno, Mioceno y Plioceno. En gris los macizos carbonatados. Yacimientos del Cretácico: **1**-Laño (Buffetaut *et al.*, 2015); **2**-Pedrera del Montsec (Lacasa-Ruiz, 1981); **3**-La Cantalera (Canudo *et al.*, 2010); **4**-Las Hoyas (Sanz & Ortega, 2002); **5**-Guimarota (Rauhut, 2000). Yacimientos del Eoceno: **6**-Silveirinha (Harrison, 1983). Yacimientos del Oligoceno: **7**-Liédena (Icnitas)(Raaf *et al.*, 1965); **8**-Peralta de la Sal (Icnitas)(Hernández-Pacheco, 1929); **9**-Agramunt (Icnitas)(Santamaría *et al.*, 1989-1999); **10**-Tárrega (Sánchez-Marco, 1999b); **11**-Súria (Sánchez-Marco, 1999b); **12**-Los Barros (Sánchez-Marco, 1999b). Yacimientos del Mioceno: **13**-Salinas de Añana (Antón *et al.*, 1993); **14**-Cuesta del Rey (Sánchez-Marco, 1999b); **15**-Cerro del Otero (Lambrecht, 1933); **16**-Cevico de la Torre (Cáscaras de huevo)(Amo *et al.*, 2000); **17**-Escobosa de Calatañazor (Sánchez-Marco, 1999b); **18**-Valles de Fuentidueña (Villalta & Crussafont, 1950); **19**-La Artesilla (Sánchez-Marco, 1999); **20**-Toril (Sánchez-Marco, 2006); **21**-Hostales de Piérola (Sánchez-Marco, 2006); **22**-Viladecaballs (Sánchez-Marco, en prensa); **23**-El Fallol (Sánchez-Marco, en prensa); **24**-Can Mas (Sánchez-Marco, 2006); **25**-Els Casots (Sánchez-Marco, 1999b); **26**-Jatiel (Cáscaras de huevo)(Amo *et al.*, 2000); **27**-Navarrete (Adrover, 1975); **28**-Daroca (Cáscaras de huevo)(Amo *et al.*, 1999); **29**-Córcoles (Sánchez-Marco, 1999b); **30**-Estación Imperial (Sánchez-Marco, 1999b); **31**-Paracuellos 3 y 5 (Sánchez-Marco, 1995b); **32**-Cerro de los Batallones (Sánchez-Marco, 2017); **33**-Aljezar B (Cheneval & Adrover, 1993), Puente Minero, Concud 1, Valdecebro (Sánchez-Marco, 1999b), Mansuetos (Villalta, 1963); **34**-Alto de Ballester (Sánchez-Marco, 1999b); **35**-Libros (Anadón *et al.*, 1989); **36**-La Retama (Sánchez-Marco, 1999b); **37**-Ribesalbes (Plumas)(Sánchez-Marco, 1999b); **38**-Venta del Moro (Morales & Aguirre, 1976); **39**-Amôr (Antunes & Mein, 1981); **40**-Aveiras do Baixo (Sánchez-Marco, 1999b); **41**-Lisboa (Sánchez-Marco, 1999b); **42**-Setúbal (Sánchez-Marco, 1999b); **43**-Jumilla (Cáscaras de huevo)(Amo *et al.*, 2000); **44**-Canteras del Embalse de Cenajo (Sánchez-Marco, 1999b); **45**-Crevillente (Cáscaras de huevo)(Sánchez-Marco, 2018a); **46**-Torrellano (Bravo *et al.*, 2009). Yacimientos del Plioceno: **47**-Layna (Sánchez-Marco, 2009); **48**-Orrios III (Sánchez-Marco, 1999b); **49**-La Gloria 4 (Cáscaras de huevo)(Mein *et al.*, 1995), El Arquillo III (Adrover *et al.*, 1978), Escoriuhela (Sánchez-Marco, 1999b); **50**-Cerro de los Espejos (Sánchez-Marco, 1999b); **51**-Las Higuieruelas (Sánchez-Marco, 2005); **52**-Puebla de Almoraid (Hernández-Pacheco, 1921); **53**-Mazarrón (Sánchez-Marco, 1999b); **54**-Moreda (Sánchez-Marco, 1999b).



Fig. 4: Localización de los yacimientos con restos fósiles de aves de la península ibérica del Cuaternario (Pleistoceno Inferior y Pleistoceno Medio). En gris los macizos carbonatados. Yacimientos del Pleistoceno Inferior: **1-** Sima del Elefante, Gran Dolina (Sánchez-Marco, 2005); **2-** Incarcal I (Garcia i Petit, 2002); **3-** Bobila Ordís (Mayr & Gregor, 1999); **4-** Cal Guardiola (Meijer *et al.*, 2016); **5-** Barranc de la Boella (Pineda *et al.*, 2017b); **6-** Puebla de Valverde (Gautier & Heintz, 1974); **7-** Jarama VI (Sánchez-Marco, 2005); **8-** Casablanca (Almenara I)(Sánchez-Marco, 2005); **9-** Quibas (Sánchez-Marco, 2005); **10-** Cueva Negra del Estrecho del Río Quipar (Walker, 2001); **11-** Huéscar I (Sánchez-Marco, 2005); **12-** Venta Micena (Martínez-Navarro, 1992); **13-** Cueva Victoria (Sánchez-Marco, 2005). Yacimientos del Pleistoceno Medio: **1-** Gran Dolina, Galería (Sánchez-Marco, 2005); **14-** Torralba (Sánchez-Marco, 2005), Ambrona (Sánchez-Marco, 2005); **15-** Villacastín (Arribas, 1994); **16-** Áridos I (Mourér-Chauviré, 1980); **17-** Pinilla del Valle (Bocheński, 2007); **18-** Galería Pesada (Trinkaus *et al.*, 2003).

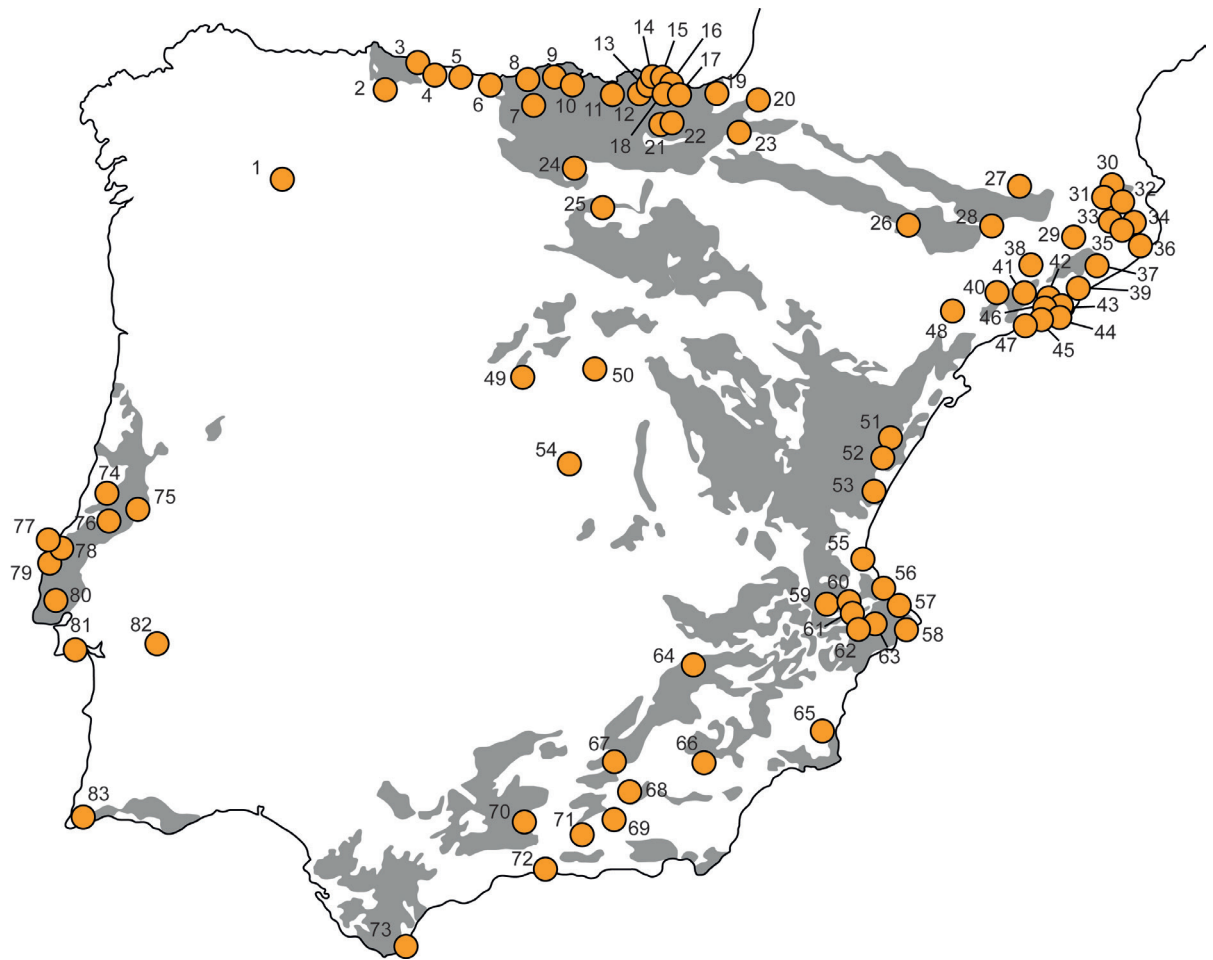


Fig. 5: Localización de los yacimientos con restos fósiles de aves de la península ibérica del Cuaternario (Pleistoceno Superior). En gris los macizos carbonatados. **1**-Pala da Vella (Fernández-Rodríguez *et al.*, 1996); **2**-Cueva del Conde (Altuna, 1977); **3**-La Cueva (Sánchez-Marco, 1986); **4**-Cueto de la Mina (Sánchez-Marco, 2005); **5**-La Riera (Sánchez-Marco, 2005); **6**-Cueva del Esquilleu (Baena *et al.*, 2005); **7**-El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b); **8**-Altamira (Hernández-Carrasquilla, 1993); **9**-Cueva de Hornos de la Peña (Harlé, 1912); **10**-Cueva de El Pendo (Fuentes, 1980); **11**-Cueva de La Arenaza (Elorza, 1990); **12**-Urratxa (Elorza, 1997); **13**-Santimamiñe (Elorza, 1990); **14**-Santa Catalina (Elorza, 2014); **15**-Lumentxa (Elorza, 1990); **16**-Laminak II (Hernández-Carrasquilla, 1993); **17**-Praileaitz I (Moreno-García, 2017); **18**-Ermittia (Elorza, 1993), Ekain (Eastham, 1984), Amalda (Eastham, 1989b), Erralla (Eastham, 1989c); **19**-Aitzbitarte IV (Elorza, 1990), Cueva de la Torre (Barandiarán, 1971); **20**-Berroberria (Diez Fernández-Lomana *et al.*, 1995); **21**-Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018), Lezetxiki (Elorza, 1990); **22**-Labeko Koba (Elorza, 2000); **23**-Abauntz (Altuna *et al.*, 2002); **24**-Cueva de Juan Berchmans, Cueva del Caballón (Wolf, 1939-41); **25**-Valdegoba (Sánchez-Marco, 2004); **26**-Gabasa I (Hernández-Carrasquilla, 2001); **27**-Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2005); **28**-Cueva del Parco (Hernández-Carrasquilla, 1993); **29**-Balma del Gai (García i Petit, 2005); **30**-Cova dels Ermitons (García i Petit, 2005); **31**-Cueva de S'Espasa (Estévez, 1975-1976); **32**-Mollet I (Estévez, 1979); **33**-Davant Pau (García i Petit, 2002); **34**-Reclau Viver (García i Petit, 2002); **35**-Cau del Duc d'Ulla (Sánchez-Marco, 2005); **36**-L'Arbreda (García i Petit, 2002), El Roc de la Melca (Vilette, 1983); **37**-Cueva del Toll (Sánchez-Marco, 2005), Cueva de las Tuxuneras (Villalta, 1964); **38**-Abric Romani (Sánchez-Marco, 2004); **39**-Brechas de la Cantera de l'Altissent (Daura & Sanz, 2003); **40**-Font Voltada (García i Petit, 2005); **41**-Cueva de la Guineu (García i Petit, 2005); **42**-Avenc del Gegant (Sánchez-Marco, 2004); **43**-Coll Verdaguer (Daura *et al.*, 2017); **44**-Terrases de la Riera dels Canyars (Daura *et al.*, 2013); **45**-Cova Foradada (Rodríguez-Hidalgo, 2018); **46**-Cova del Rinoceront (Daura *et al.*, 2015); **47**-El Muscle (Sánchez-Marco, 2005); **48**-Els Colls (García i Petit, 2005); **49**-Karst de Prádena (Sánchez-Marco, 2002); **50**-Pontón de la Oliva (Sánchez-Marco, 2000); **51**-Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005); **52**-Matutano (Eastham, 2001); **53**-Cova de Blaus (Villaverde *et al.*, 1998); **54**-Jarama II (Sánchez-Marco, 2005); **55**-Cueva del Volcán del Faro (Davidson, 1989); **56**-Parpalló (Davidson, 1989); **57**-Cova Foradà (Eastham, 2001); **58**-Covas de Cendres (Sánchez-Marco, 2004); **59**-Mallaetes (Davidson, 1989); **60**-Cova Negra de Bellús (Eastham, 2005); **61**-Cova Bolumini (Tortosa *et al.*, 2002); **62**-Tossal de la Roca (Sánchez-

Marco, 2005); **63**-El Salt (Eastham, 2001); **64**-Cueva del Niño (Eastham, 2001); **65**-Sima de las Palomas del Cabezo Gordo (Walker, 2001); **66**-Cueva de Ambrosio (Sánchez-Marco, 2005); **67**-La Carihuela (Sánchez-Marco, 2005); **68**-Cueva de la Campaña del Pinar (Koby & Spahni, 1956); **69**-Las Yedras (Ruiz-Bustos, 1978); **70**-Zafarraya (Eastham, 1989a); **71**-El Padul (Fuentes & Meijide, 1970); **72**-Cueva de Nerja (Eastham, 1986a); **73**-Genista Cave, Gorham's Cave, Devil's Cave, Vanguard Cave, Ibex Cave (Cooper, 2005), Cuevas, Beefsteak (Cortés *et al.*, 1980); **74**-Abrigo do Lagar Velho (Moreno-García & Pimenta, 2002); **75**-Gruta do Gruta do Caldeirão (Davis, 2002); **76**-Lapa do Picareiro (Hockett & Haws, 2009); **77**-Gruta da Furninha (Brugal *et al.*, 2012), Casa da Moura (Domingues-Figueiredo, 2010); **78**-Lapa do Suão (Haws & Valente, 2006), Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figueiredo, 2010); **79**-Lapa da Rainha (Regala & Gomes, 2002); **80**-Gruta do Pego do Diabo (Zilhão *et al.*, 2010); **81**-Gruta da Figueira Brava (Mourer-Chauviré & Antunes, 2000); **82**-Gruta do Escoural (Deville, 1996); **83**-Vale de Boi (Manne *et al.*, 2012).

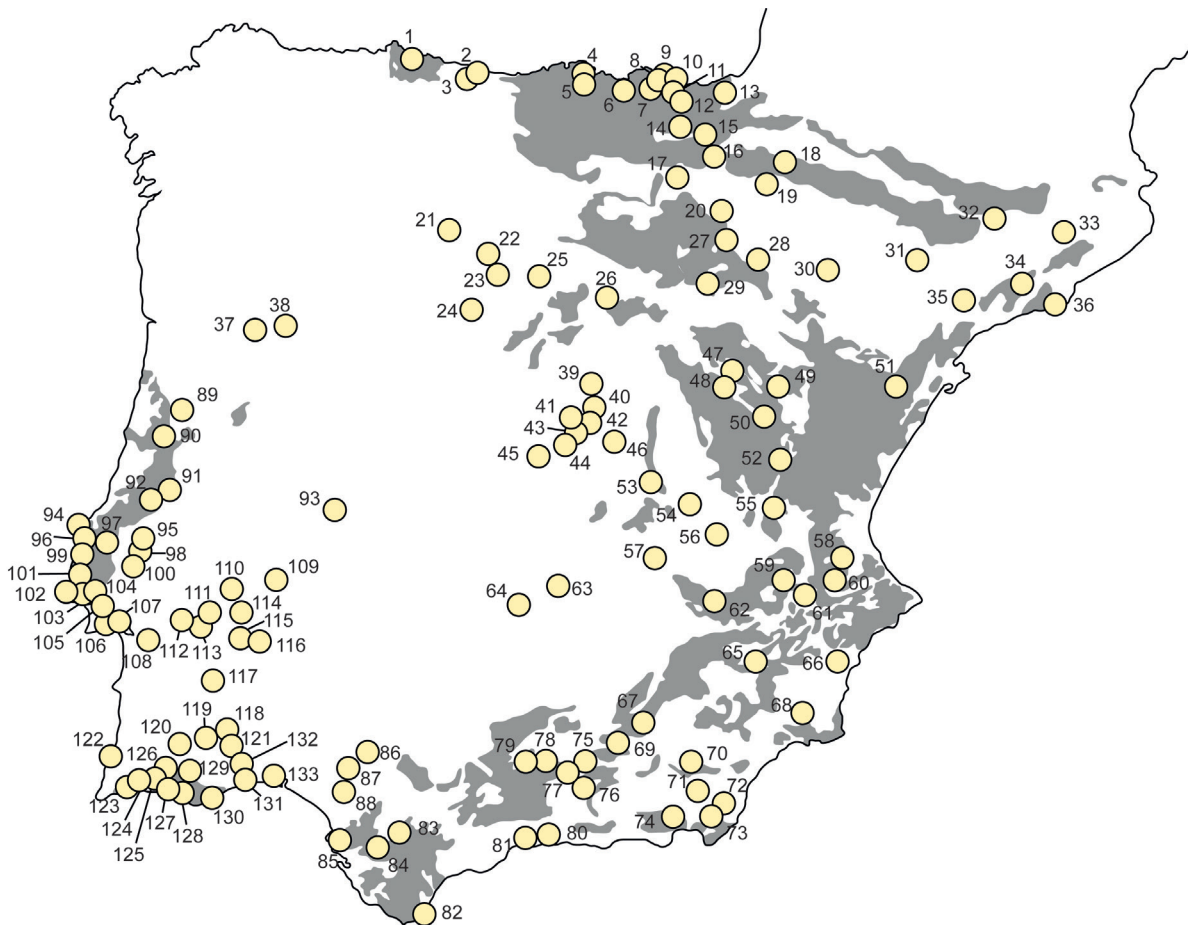


Fig. 6: Localización de los yacimientos con restos fósiles de aves de la península ibérica del Cuaternario (Holoceno). En gris los macizos carbonatados. **1**-Plaza del Marqués (Hernández-Carrasquilla, 1994); **2**-La Riera (Sánchez-Marco, 2005); **3**-Cueva de Mazaculos II (Hernández-Carrasquilla, 1993); **4**-Cubío Redondo (Sánchez-Marco, 2001); **5**-Cueva de El Pendo (Fuentes, 1980); **6**-Cueva de la Arenaza (Elorza, 1990); **7**-Urratxa III (Elorza, 1997); **8**-Santimamiñe (Elorza, 1990); **9**-Santa Catalina (Elorza, 2014); **10**-Herriko Barra (Sánchez-Marco, 2005), Lumentxa, Urtiaga (Elorza, 1990); **11**-Ermittia (Elorza, 1993), Ekain (Eastham, 1984), Amalda (Eastham, 1989b); **12**-Urtao II (Elorza, 1989); **13**-Aitzbitarte IV (Elorza, 1990); **14**-Castillo de Aitzorrotz (Mariezkurrena & Altuna, 1981); **15**-Jentilén-Lahioa (Altuna, 1974); **16**-Muru-Astrain (Castaños, 1988b); **17**-Cerro de Santa Ana (de Miguel & Morales, 1983); **18**-El Puyo, Apardues (Castaños, 1988a); **19**-La Rada (Hernández-Carrasquilla, 1993); **20**-La Hoya (Altuna & Mariezkurrena, 1983); **21**-Sacaosjos (Driesch & Boessneck, 1980); **22**-Fuenteungrillo (Hernández-Carrasquilla, 1993); **23**-El Soto de la Medinilla (Hernández-Carrasquilla, 1993); **24**-La Mota (Hernández-Carrasquilla, 1993); **25**-Melgar de Abajo (Hernández-Carrasquilla, 1993); **26**-Tiemres II (Hernández-Carrasquilla, 1993); **27**-Añamaza (Cáscaras de huevo) (Sancho *et al.*, 2015); **28**-Moncín (Harrison *et al.*, 1987); **29**-Bilbilis (Castaños *et al.*, 2006); **30**-Los Castellazos (Hernández-Carrasquilla, 1993); **31**-Zafrañales (Castaños, 1988c); **32**-Cueva del Parco (Hernández-Carrasquilla, 1993); **33**-Cingle Vermell (Vilette, 1983); **34**-Cueva de la Guineu (García i Petit, 2005); **35**-Sant Gregori (Hernández-Carrasquilla, 1993); **36**-Alorda

Park (Hernández-Carrasquilla, 1992); **37**-Castanheiro do Vento (Costa, 2008); **38**-Freixo de Numão (Costa, 2009); **39**-Cerro Redondo (Hernández-Carrasquilla, 1993); **40**-Villa de Hyppolytus (Hernández-Carrasquilla, 1994), El Burgalés (Hernández-Carrasquilla, 1993); **41**-Angosta de los Mancebos, San Isidoro, Cava Baja, Plaza del Rollo (Hernández-Carrasquilla, 1993); **42**-San Antonio (Hernández-Carrasquilla, 1993); **43**-Tinto de Juan de la Cruz (Hernández-Carrasquilla, 1994); **44**-Torrecilla de Iván Crispín (Hernández-Carrasquilla, 1993); **45**-Calatalifa (Hernández-Carrasquilla, 1993); **46**-Villarejo de Salvanes (Hernández-Carrasquilla, 1993); **47**-El Castro de la Coronilla (Sánchez & Cerdeño, 1992); **48**-Recopolis (Hernández-Carrasquilla, 1993); **49**-Poblado de San Esteban (Castaños, 1981); **50**-Torre del Andador (Hernández-Carrasquilla, 1993), Castillo de Albarracín (Hernández-Carrasquilla, 1994); **51**-Cova Fosca (Vilette, 1983); **52**-Cueva de Pedro Fernández (de Miguel, 1987); **53**-Pico de la Muela (de Miguel & Morales, 1985); **54**-Fuente de la Mota (Morales, 1981); **55**-Reillo (Hernández-Carrasquilla, 1993); **56**-Cueva del Cuco (de Miguel, 1987); **57**-Morra de Quintanar (Hernández-Carrasquilla, 1993); **58**-Cova del Barranc Fondo (de Miguel, 1987); **59**-El Amarejo (Aguilar, 1990); **60**-Cueva de la Sarsa (Driesch & Boessneck, 1980); **61**-El Acequión (Hernández-Carrasquilla, 1993); **62**-Cabezo Redondo (Driesch & Boessneck, 1969); **63**-Azuer, Los Palacios (Driesch & Boessneck, 1980); **64**-Calatrava la Vieja (Hernández-Carrasquilla, 1993); **65**-Begastri (Hernández-Carrasquilla, 1993); **66**-Los Saladares (Driesch, 1973); **67**-Castellón Alto, Loma de la Balanuca (Milz, 1986), Cerro del Real (Boessneck, 1969), Cerro de la Virgen (Driesch, 1972); **68**-La Bastida de Totana (Hernández-Carrasquilla, 1993); **69**-Terrera del Reloj (Milz, 1986); **70**-Terrera Ventura (Driesch & Morales, 1977); **71**-El Tarajal (Morales, 1976); **72**-Fuente Álamo (Driesch *et al.*, 1985); **73**-El Barranquete (Driesch, 1975); **74**-Los Millares (Peters & Driesch, 1990); **75**-Cuesta del Negro (Lauk, 1976); **76**-Cerro de la Encina (Friesch, 1987); **77**-Cueva del Coquino (Ruiz-Bustos, 1992); **78**-Cueva Horá (Fuentes & Meijide, 1975); **79**-Castillejos de Montefrío (Ziegler, 1990), Cerro de los Castellones (Driesch & Kokabi, 1977); **80**-Toscanos (Boessneck, 1973), Nerja (Eastham, 1986a); **81**-Cerro de la Tortuga (Uerpmann & Uerpmann, 1973); **82**-Gorham's Cave (Cooper, 2005), Genista Cave (Hernández-Carrasquilla, 1993), Sevels (Wolf, 1939-1941); **83**-Cueva de la Dehesilla (Boessneck & Driesch, 1980); **84**-Cueva del Parralejo (Boessneck & Driesch, 1980); **85**-Castillo de Doña Blanca (Hernández-Carrasquilla, 1993); **86**-Munigua (Boessneck & Driesch, 1980); **87**-Cerro de las Cabezas (Driesch, 1982); **88**-Cerro Macareno (Amberger, 1985), Celda del Prior en la Cartuja (Hernández-Carrasquilla, 1990); **89**-M. de Santa Clara-a-Velha (Moreno-García & Detry, 2008); **90**-Conímbriga (Moreno-García & Pimenta, 2004); **91**-Gruta do Caldeirão (Davis, 2002); **92**-Abrigo da Pena d'Água (Valente, 1998); **93**-Botijas (Morales, 1976); **94**-Vale de Frade (Araújo *et al.*, 2014); **95**-Convento de São Francisco (Moreno-García & Davis, 2001), Alcáçova de Satarém (Davis, 2006); **96**-Concheiro de Toledo (Moreno-García, 2011); **97**-Algar do Bom Santo (Pimenta, 2014); **98**-Cabeço da Arruda, Cabeço da Amoreira (Lentacker, 1986), Moita do Sebastião (Roche & Ferreira, 1967); **99**-Castro do Zambujal (Driesch & Boessneck, 1976); **100**-Cabeço Dos Morros (Detry, 2008); **101**-Penedo do Lexim (Moreno-García & Sousa, 2013); **102**-Palacio de Sintra (Amaro, 1992); **103**-Frielas (Costa & Brás, 2007), Leceia (Gourichon & Cardoso, 1995); **104**-Núcleo Arqueológico da Rua dos Correios (Bugalhão *et al.*, 2008), Sé de Lisboa (Moreno-García & Davis, 2001); **105**-C. de São Vicente de Fora (Évora, 2004), Palacio Centeno (Davis, 2009); **106**-Gruta da Figueira Brava (Mourer-Chauviré & Antunes, 2000); **107**-Tróia (Nabais, 2014); **108**-Caselo de Alcácer do Sal (Moreno-García & Davis, 2001); **109**-Quinta das Longas (Cardoso & Detry, 2005); **110**-Castelo de Évoramonte (Costa, 2012); **111**-Paço dos Lobos da Gama (Costa & Lopes, 2012); **112**-Gruta do Escoural (Deville, 1996); **113**-Praça do Giraldo (Antunes, 2004); **114**-São Pedro (Davis & Mataloto, 2012); **115**-Perdigões (Cabaço, 2011); **116**-Mercador (Moreno-García & Valera, 2007); **117**-Silos de Beja (Pimenta & Moreno-García, 2008); **118**-Mértola: Biblioteca (Pimenta *et al.*, 2015), Barrio Islámico (Moreno-García & Pimenta, 2004), Casa II (Antunes, 1996); **119**-Alcaira Longa (Antunes, 1996); **120**-Mesas do Castelinho (Cardoso, 1993); **121**-Cacela (Pimenta & Moreno-García, 2006); **122**-Ribat de Arrifana (Antunes, 2011); **123**-Monte Molião (Detry & Arruda, 2013); **124**-Necrópolis de Alacalar (Veiga, 1886); **125**-Alcaira de Arge (Moreno-García *et al.*, 2007); **126**-Portela 3 (Pimenta *et al.*, 2015), Silves (Antunes, 1997), Castelo de Silves (Pimenta *et al.*, 2009), Silves-Lixeira (Davis *et al.*, 2008), Silves-Arrabalde (Gonçalves, 2005); **127**-Gruta do Quinta do Ribeiro (Antunes *et al.*, 2001-2002); **128**-Convento das Bernardas (Covaneiro & Cavaco, 2010); **129**-Castelo de Salir (Martins, 2011), Serro da Pedra (Veiga, 1886); **130**-C. de Nossa Senhora da Graça (Covaneiro *et al.*, 2004), Quinta do Marim (Antunes & Mourer-Chauviré, 1992); **131**-Castro Marim (Davis, 2007); **132**-Alcairas de Odeleite (Pereira, 2012), Castelo do Paderne (Pereira, 2013); **133**-La Tiñosa (Morales, 1978), Puerto 10 (Hernández-Carrasquilla, 1993), Puerto 6 (Aguilar & Hernández, 1989), Cabezo de San Pedro (Driesch, 1973).

3. OBJETIVOS DE LA TESIS

El objetivo principal de esta tesis es conocer la evolución de las asociaciones de aves durante el Cuaternario del norte de la península ibérica. Para ello se ha desarrollado la investigación en cinco fases:

1-Análisis sistemático de los restos de huesos de aves presentes en 12 yacimientos: La Sima del Elefante del Pleistoceno Inferior, Aguilón P-7, Llonin, Abittaga, Axlor, Koskobilo, Atxuri, Los Batanes C-4 del Pleistoceno Superior, y La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2 del Holoceno (**Fig. 7**).

2-Estudio sistemático y morfológico de las cáscaras de huevos de aves del nivel TD6 del Pleistoceno Inferior del yacimiento de la Gran Dolina (**Fig. 7**).

3-Análisis del origen de la acumulación de los restos de aves en dichos yacimientos

4-Estudio paleontológico del cuervo grande presente en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante.

5-Análisis de las asociaciones y aplicación del análisis de las aves como indicador paleoambiental utilizando diversas metodologías y comparación de los resultados con los obtenidos por otros medios. Análisis de la presencia de especies actualmente ausentes en la península.

YACIMIENTO	CRONOLOGÍA	DATACIÓN (ka BP)	Referencia
Sima del Elefante	Pleistoceno Inferior	890 - 1220	Arnold & Demuro, 2015
Gran Dolina	Pleistoceno Inferior	886±89 / 953±95	Moreno <i>et al.</i> , 2015
Aguilón P-7	Pleistoceno Superior	46.3	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2016b
Llonin	Pleistoceno Superior	43.5± 2.4	Sanchis <i>et al.</i> , 2019
Abittaga	Pleistoceno Superior	(MIS2)	González-Sainz, 1986
Axlor	Pleistoceno Superior	47.5	Rios-Garaizar, 2017
Koskobilo	Pleistoceno Superior	(MIS5-3)	Vallespí & Ruiz de Gaona, 1970
Atxuri I	Pleistoceno Superior	(MIS2)	Gárate, 2012
Los Batanes C-4	Pleistoceno Superior	15.2±0.2	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
Brecha del Rincón B-9	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
B-8	Holoceno	7.7±0.1	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
C15	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
D-2	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b



Fig. 7: Datación y localización de los yacimientos estudiados en esta tesis.

4 METODOLOGÍA

En este apartado se presenta una descripción de la metodología común utilizada en la tesis, referida a la recuperación del material, el procesado de las muestras y el trabajo de laboratorio. En los distintos apartados de esta tesis se han utilizado metodologías concretas, diferentes a las de otros capítulos de la misma. Esas metodologías son explicadas en cada apartado.

4.1 Trabajo de campo

El material aquí analizado tiene dos orígenes, por un lado procede directamente de las excavaciones, restos extraídos en el proceso y a los que se asignan coordenadas x,y,z. El resto, de menor tamaño, menor de 1-2cm, procede del lavado de muestras de sedimento. En este caso reciben las coordenadas del saco o bolsa donde se ha recogido el sedimento procedente de la excavación. Durante las excavaciones los equipos de paleontólogos y arqueólogos extraen los restos del sedimento en el yacimiento (**Fig. 8a**). Estos restos reciben una sigla donde se incluyen el nombre del yacimiento y el nivel. En algunos casos, como en los yacimientos de Atapuerca, se incluyen además el cuadro, subnivel, la profundidad y coordenadas.

Para recuperar los restos de menor tamaño se ha procedido al lavado-tamizado de estas muestras recuperados en las excavaciones. Cada una de estas muestras se procesa de manera independiente (**Fig. 8c**). En los casos en los que se procesa un gran volumen de sedimento procedente de diferentes yacimientos las muestras se separan por yacimientos y se sitúan en cuadrículas que replican las cuadrículas originales de las excavaciones (**Fig. 8b**). De este modo se evita la mezcla de muestras.

Posteriormente se procede a remojar las muestras para facilitar la disgregación de las arcillas. En los casos en los que el sedimento se extrae húmedo se deja secar previamente. El remojo, dependiendo de la litología de la matriz, dura entre 5 y 24 horas (**Fig. 8d**). Durante todo el procesado se mantiene el etiquetado de las muestras (**Fig. 8c**).

Una vez que el sedimento está disgregado se procede al lavado-tamizado del mismo, utilizando una columna de tamices (con luces de maya descendientes de 10 a 0,5 milímetros en el caso de Atapuerca) (**Fig. 8f**). El agua se extrae de una masa de agua cercana al punto de la excavación (y se devuelve al mismo) mediante el uso de una bomba de agua adaptada a esta función. En el caso de Atapuerca se utiliza un montaje de mangueras sobre andamios con varios puestos de lavado (**Fig. 8e**), en el caso de los restos recuperados en los Pirineos, se utilizaban tamices más pequeños y en lugar de bomba se utilizó la corriente de los cuerpos de agua cercanos a los yacimientos.

La corriente de agua arrastra la matriz arcillosa de las muestras y deja en los tamices un concentrado (levigado) compuesto por clastos y restos fósiles. Este concentrado se divide en dos fracciones, recogidas en los diferentes tamices (grueso en la luz de maya de 10mm y fino en la luz de maya de 0,5mm). El concentrado se deja secar (**Fig. 8g**) y se almacena manteniendo siempre la sigla original de la muestra. Parte del material se procesa durante las campañas

de campo. Este proceso es reflejado en un cuaderno de campo donde se especifica distintas observaciones. (Fig. 8h).



Fig. 8: Metodología utilizada para el procesado de muestras y la recuperación de restos durante las campañas de campo. **a)** Excavación sistemática en la Sima del Elefante (Atapuerca); **b)** muestras de sedimento organizados en las cuadrículas duplicadas de cada yacimiento (Atapuerca); **c)** etiqueta con la sigla en una muestra en remojo; **d)** muestras puestas en remojo para facilitar la disgregación de arcillas (cada agrupación de cubos se corresponde con una muestra); **e)** estructura de andamiaje con varios puestos de lavado en Atapuerca; **f)** columna de tamices utilizada para eliminar la matriz arcillosa y separar las fracciones; **g)** secado de muestras; **h)** procesado de muestras durante el trabajo de campo.

4.2 Trabajo de laboratorio

Para estudiar los restos de aves incluidos en esta tesis se ha procedido a analizar restos de aves actuales y fósiles obtenidos en las excavaciones y en las colecciones de anatomía comparada. Para ello se han visitado los centros donde los restos están depositado (especificado en cada capítulo). Para el trabajo de laboratorio se ha hecho uso de las instalaciones del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza y de las instalaciones de los centros donde el material se encuentra depositado.

También se ha llevado a cabo al triado de los levigados procedentes de los yacimientos de Aguilón, Atapuerca y los Pirineos. Para ello se ha hecho uso de una lupa binocular Olympus SZ61. Para su análisis el material ha sido medido mediante un calibre digital (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX, con precisión teórica de 0.01 milímetros) (**Fig. 9a**) o el software ImageJ y fotografiado. En el caso de restos pequeños se fotografió con una cámara LC20 acoplada a la lupa binocular Olympus SZ61 (**Fig. 9b**). En el caso de los restos de mayor tamaño, estos fueron fotografiados con una cámara réflex Sony α -100.

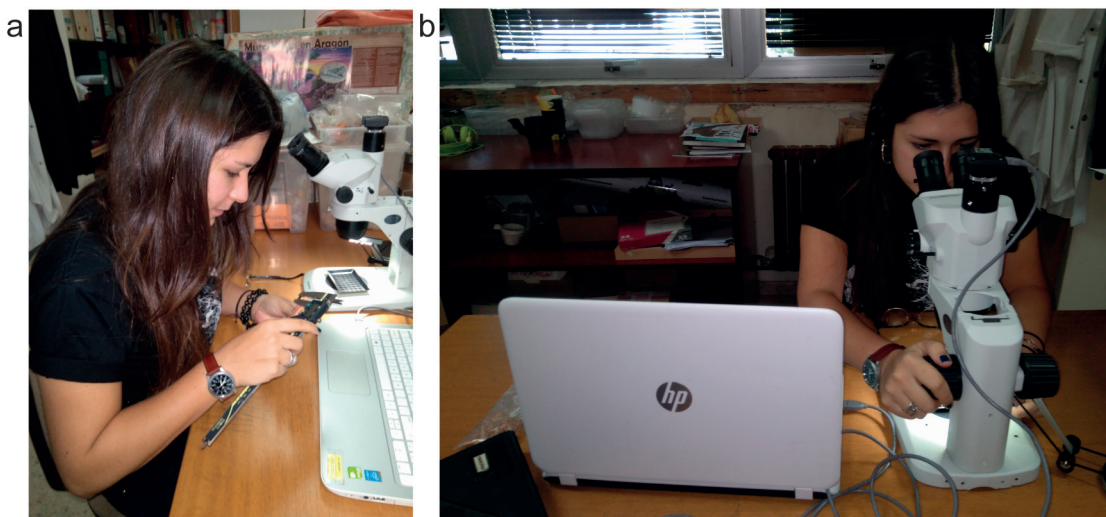


Fig. 9: Trabajo de laboratorio en el Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza. **a)** Medición de los restos mediante el uso de calibre digital; **b)** fotografiado de muestras de pequeño tamaño mediante el uso de una lupa binocular y una cámara acoplada.

Para llevar a cabo la identificación de los restos se han utilizado diversas claves de identificación y manuales. Para el estudio de la anatomía de las aves se ha utilizado el trabajo de Baumel (1993). Los análisis osteológicos de Woolfenden (1961), Woelfle (1967), Kraft (1972), Fick (1974), Langer (1980), Gilbert y colaboradores (1981), Jánossy (1983a), Moreno (1985), Cohen y Serjeantson (1996), Solti (1996), Tomek y Bocheński (2000, 2009), Wójcik (2002) y Bocheński y Tomek (2009) han sido utilizados. La nomenclatura utilizada en esta tesis es la proporcionada por los autores mencionados (**Fig. 10, 11, 12**).

Durante el desarrollo de esta tesis varias colecciones de anatomía comparada han sido visitadas: la colección de la Sezione di Scienze Preistoriche e Antropologiche del

Dipartimento di Studi Umanistici dell'Università di Ferrara (Italia), la colección del Muséum National d'Historie Naturelle de Paris (Francia), la colección de la Estación Biológica de Doñana (España) y la colección del Laboratório de Arqueociências de Lisboa (Portugal). En estas visitas se han fotografiado y medido más de 200 ejemplares (**Tab. 1**).

Para el análisis tafonómico de los restos se ha seguido la metodología descrita por Bocheński (2005), incluyendo el análisis de las proporciones entre elementos de la pata y del ala (Ericson, 1987), elementos proximales y distales (Bocheński & Nekrasov, 2001) y elementos del esqueleto axial y apendicular (Bramwell, 1987). Además se ha procedido al análisis de presencia de marcas de digestión, señales de actividad de carnívoros y rapaces y de marcas de corte en los restos.

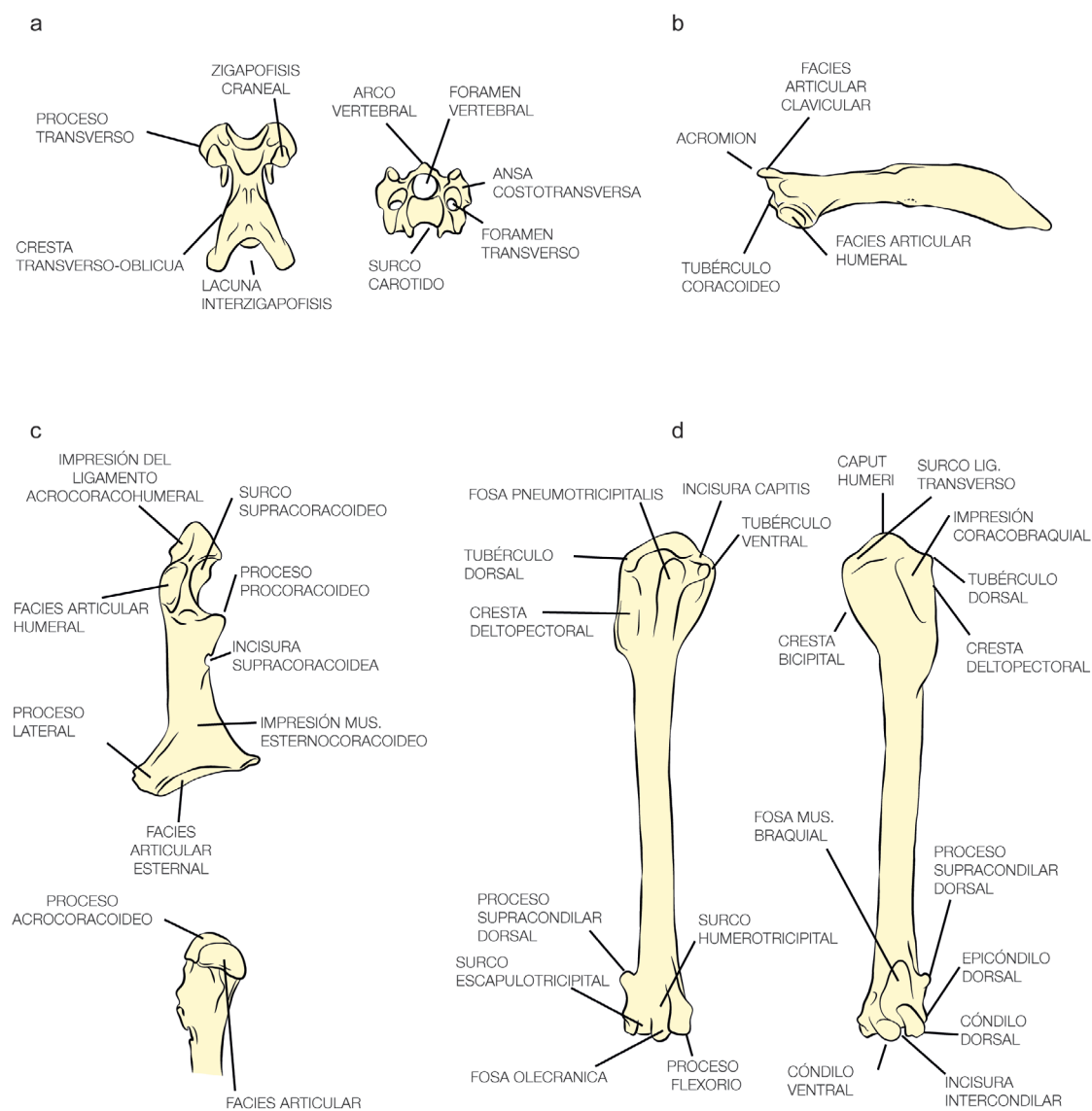


Fig. 10: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. **a)** Vértebra, vistas dorsal y craneal; **b)** escápula, vista lateral; **c)** coracoides, vistas dorsal y medial; **d)** húmero, vistas caudal y craneal. Basado y modificado de Baumel, 1993.

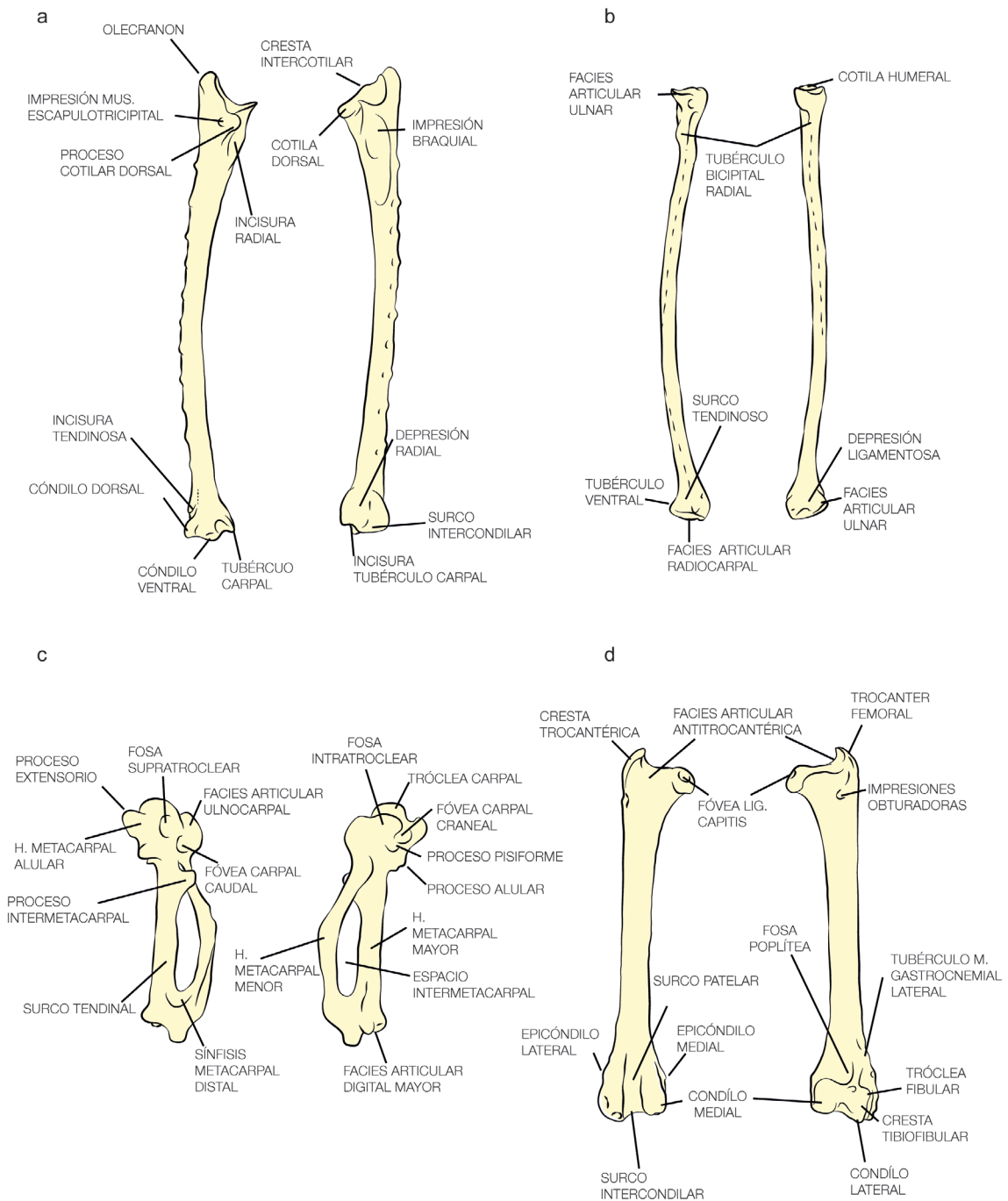


Fig. 11: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. **a)** Ulna, vistas dorsal y ventral; **b)** radio, vistas dorsal y ventral; **c)** carpometacarpo, vistas dorsal y ventral; **d)** fémur, vistas craneal y caudal. Basado y modificado de Baumel, 1993.

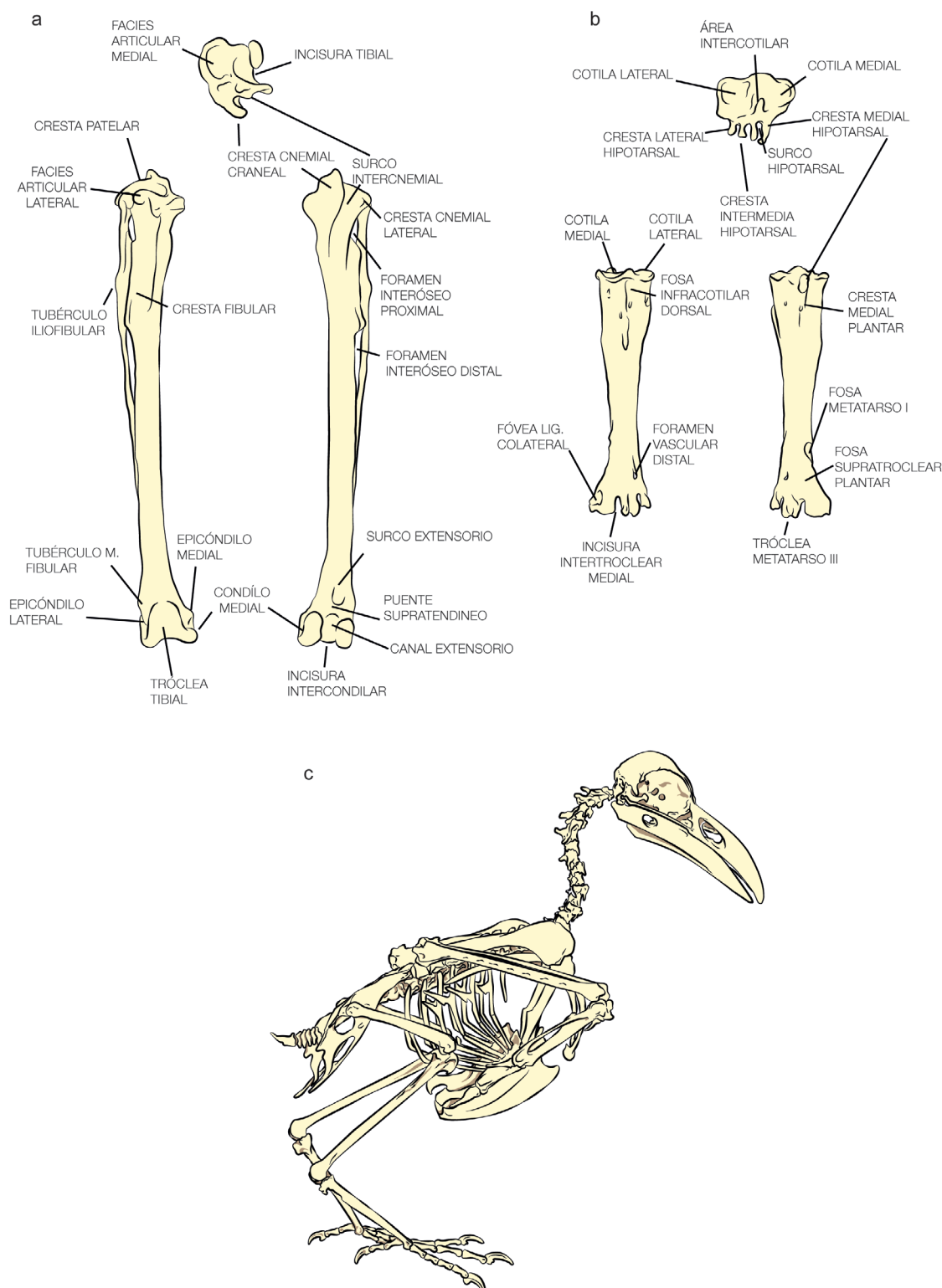


Fig. 12: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. **a)** Tibiotarso, vistas proximal, caudal y craneal; **b)** tarsometatarso, vistas proximal, dorsal y plantar; **c)** aspecto del esqueleto de un ave en conexión anatómica. a , b basados y modificado de Baumel, 1993.

Tab. 1: Relación de ejemplares fotografiados y medidos en las diferentes colecciones anatomía comparada visitadas durante la tesis (nombre de la especie en orden alfabético, y sigla de cada centro). EBD: Estación Biológica de Doñana; MNHN: Muséum National d'Historie Naturelle de Paris; LARC: Laboratorio de Arqueociências de Lisboa; UNIFE: Sezione di Scienze Preistoriche e Antropologiche del Dipartimento di Studi Umanistici dell'Università di Ferrara. (Páginas siguientes).

EBD			
<i>Accipiter gentilis</i>	EBD 24818A	<i>Falco subbuteo</i>	EBD 19584A
<i>Accipiter gentilis</i>	EBD 24862A	<i>Falco tinnunculus</i>	EBD 16215A
<i>Accipiter nisus</i>	EBD 17515A	<i>Fulica atra</i>	EBD 18192A
<i>Accipiter nisus</i>	EBD 17683A	<i>Gallinula chloropus</i>	EBD 18000 A
<i>Aegypius monachus</i>	EBD 25654A	<i>Geronticus (Ibis) eremita</i>	EBD 22820A
<i>Alcedo atthis</i>	EBD 2531A	<i>Grus grus grus</i>	EBD 12077A
<i>Anas clypeata</i>	EBD 13590A	<i>Gypaetus barbatus</i>	EBD 24616A
<i>Anas crecca</i>	EBD 19631A	<i>Gypaetus barbatus</i>	EBD 26398A
<i>Anas crecca</i>	EBD 18199A	<i>Gyps fulvus</i>	EBD 11811A
<i>Anas platyrhynchos</i>	EBD 17666A	<i>Gyps fulvus</i>	EBD 17856A
<i>Anser albifrons</i>	EBD 16406A	<i>Hieraetus pennatus</i>	EBD 13601A
<i>Anser caeruloscens</i>	EBD 24230A	<i>Hieraetus pennatus</i>	EBD 13599A
<i>Anser erythropus</i>	EBD 24221A	<i>Marmaronetta angustirostis</i>	EBD 19825A
<i>Apus melba</i>	EBD 19214A	<i>Melanitta nigra</i>	EBD 16246A
<i>Aquila adalberti</i>	EBD 17705A	<i>Mergus albellus</i>	EBD 24238A
<i>Aquila adalberti</i>	EBD 17980A	<i>Merops apiaster</i>	EBD 13914A
<i>Aquila adalberti</i>	EBD 24275A	<i>Milvus migrans</i>	EBD 13923A
<i>Aquila adalberti</i>	EBD 22292A	<i>Milvus milvus</i>	EBD 22978A
<i>Aquila chrysaetos</i>	EBD 23724A	<i>Milvus milvus</i>	EBD 22978A
<i>Aquila chrysaetos</i>	EBD 15228A	<i>Neophron percnopterus</i>	EBD 24243A
<i>Aquila clanga</i>	EBD 26414A	<i>Otis tarda</i>	EBD 23722A
<i>Aquila fasciata</i>	EBD 15226A	<i>Otis tetrax</i>	EBD 19514A
<i>Ardea cinerea</i>	EBD 4980A	<i>Pandion haliaetus</i>	EBD 22093A
<i>Ardea cinerea</i>	EBD 18688A	<i>Pandion haliaetus</i>	EBD 23148A
<i>Ardea purpurea</i>	EBD 17610A	<i>Pernis apivorus</i>	EBD 24209A
<i>Ardea purpurea</i>	EBD12509A	<i>Phalacrocorax carbo</i>	EBD 3089 A
<i>Ardeola ralloides</i>	EBD 19415A	<i>Phoenicopterus ruber</i>	EBD 19213A
<i>Asio otus</i>	EBD 24861A	<i>Pipile pipile</i>	EBD 23877A
<i>Athene noctua</i>	EBD 6516A	<i>Platalea leucordia</i>	EBD 19560A
<i>Aythya ferina</i>	EBD 19598A	<i>Plegadus falcinellus</i>	EBD 23389A
<i>Aythya fuligula</i>	EBD 19527A	<i>Porphyrio porphyrio</i>	EBD 14485A
<i>Aythya nyroca</i>	EBD 16666A	<i>Porphyrio porphyrio</i>	EBD 18679A
<i>Botaurus stellaris</i>	EBD 23847A	<i>Porzana pusilla</i>	EBD 25446A
<i>Botaurus stellaris</i>	EBD 14361A	<i>Pozana porzana</i>	EBD 22222 A
<i>Branta canadensis</i>	EBD 21074A	<i>Rallus aquaticus</i>	EBD 19428A
<i>Branta canadensis</i>	EBD 9267A	<i>Strix aluco</i>	EBD 18584A
<i>Bubo bubo</i>	EBD 19677A	<i>Tadorna tadorna</i>	EBD 17796A
<i>Buteo buteo</i>	EBD 15213A	<i>Tyto alba</i>	EBD 12822A
<i>Ciconia ciconia</i>	EBD 19556a		
<i>Ciconia ciconia</i>	EBD 17706A	MNHN	
<i>Ciconia nigra</i>	EBD 24524A	<i>Accipiter gentilis</i>	MNHN-1994.19
<i>Ciconia nigra</i>	EBD 19168A	<i>Accipiter nisus</i>	MNHN-1993.105
<i>Circaetus gallicus</i>	EBD 24814A	<i>Actitis hypoleucos</i>	MNHN-1996.50
<i>Circus aeruginosus</i>	EBD 19583A	<i>Aegypius monachus</i>	MNHN-1995.159
<i>Circus cyaneus</i>	EBD 22218A	<i>Alectoris rufa</i>	MNHN-1997.1125
<i>Clangula hyemalis</i>	EBD 18367A	<i>Anas acuta</i>	MNHN-1986.35
<i>Crex crex</i>	EBD 25173A	<i>Anas clypeata</i>	MNHN-2000.494
<i>Crex crex</i>	EBD 22921A	<i>Anas crecca</i>	MNHN-1997.237
<i>Egretta grazetta</i>	EBD 12335A	<i>Anas penelope</i>	MNHN-1997.1148
<i>Elanus caeruleus</i>	EBD 21016A	<i>Anas platyrhynchos</i>	MNHN-1996,65
<i>Falco biarmicus</i>	EBD 26150A	<i>Anas querquedula</i>	MNHN-1997.239
<i>Falco cherrug</i>	EBD 23839A	<i>Anser anser</i>	MNHN-1993.93
<i>Falco colombarius</i>	EBD 18133A	<i>Aquila audax</i>	MNHN-1886.40
<i>Falco naumanni</i>	EBD 19335A	<i>Aquila chrysaetos homeyeri</i>	MNHN-1996.45
<i>Falco peregrinus</i>	EBD 22020A	<i>Aquila fasciata</i>	MNHN-1999.138
<i>Falco rusticolus</i>	EBD 19523A	<i>Asio otus</i>	MNHN-1997.462
<i>Falco sparverius</i>	EBD 26151A	<i>Athene noctua</i>	MNHN-2013.353
		<i>Bubo bubo</i>	MNHN-1997.945
		<i>Bubo scandiacus</i>	MNHN-2000.30

<i>Bubo scandiacus</i>	MNHN-1994.63	<i>Corvus corone</i>	LARC-227
<i>Buteo buteo</i>	MNHN-1997.1105	<i>Corvus corone</i>	LARC-1577
<i>Buteo lagopus</i>	MNHN-1995.236	<i>Corvus corone</i>	LARC-1545
<i>Calidris alba</i>	MNHN-1997.1077	<i>Haliaeetus albicilla</i>	LARC-250
<i>Calidris alpina</i>	MNHN-1996.30	<i>Merops apiaster</i>	LARC-1624
<i>Calidris canutus</i>	MNHN-2004.637	<i>Pluvialis apricaria</i>	LARC-1962
<i>Calidris pugnax</i>	MNHN-1885.141	<i>Pluvialis squarrotola</i>	LARC-1437
<i>Circaetus gallicus</i>	MNHN-1995.243	<i>Tetrao urogallus</i>	LARC-2712
<i>Circus aeruginosus</i>	MNHN-1992.11	<i>Tetrao urogallus</i>	LARC-2715
<i>Circus cyaneus</i>	MNHN-1993.109	<i>Upupa epops</i>	LARC-1560
<i>Corvus albicollis</i>	MNHN-1997.543	<i>Vanellus vanellus</i>	LARC-2473
<i>Corvus corax</i>	MNHN-1931.292	UNIFE	
<i>Corvus corax</i>	MNHN-1939.384	<i>Aegithalos caudatus</i>	UNIFE 476/1
<i>Corvus corax</i>	MNHN-1995.285	<i>Alcedo atthis</i>	UNIFE 306/2
<i>Corvus corax</i>	MNHN-1997.949	<i>Anas crecca</i>	UNIFE 63/1
<i>Corvus corone</i>	MNHN-1994.97	<i>Apus apus</i>	UNIFE 302/4
<i>Corvus corone</i>	MNHN-1997.1088	<i>Apus apus</i>	UNIFE 302/2
<i>Corvus monedula</i>	MNHN-1994.80	<i>Carduelis carduelis</i>	UNIFE 498/1
<i>Coturnix coturnix</i>	MNHN-2008.7	<i>Carduelis chloris</i>	UNIFE 496/1
<i>Falco biarmicus</i>	MNHN-1997.314	<i>Carduelis flammea</i>	UNIFE 501/1
<i>Falco colombarius</i>	MNHN-1997.317	<i>Carduelis spinus</i>	UNIFE 497/1
<i>Falco naumanni</i>	MNHN-1997.318	<i>Cisticola juncidis</i>	UNIFE 389/1
<i>Falco peregrinus</i>	MNHN-1997.319	<i>Coracias garrulus</i>	UNIFE 310/1
<i>Falco rusticolus islandicus</i>	MNHN-A4049	<i>Corvus frugilegus</i>	UNIFE 370/1
<i>Falco sparverius</i>	MNHN-1875.889	<i>Cuculus canorus</i>	UNIFE 280/1
<i>Falco subbuteo</i>	MNHN-2004.638	<i>Dendrocopos major</i>	UNIFE 314/1
<i>Falco tinnunculus</i>	MNHN-2011-360	<i>Emberiza cia</i>	UNIFE 512/2
<i>Falco vespertinus</i>	MNHN-1994.20	<i>Ficedula hipoleuca</i>	UNIFE 427/1
<i>Gallinago gallinago</i>	MNHN-2004.645	<i>Fringilla coelebs</i>	UNIFE 489/1
<i>Gypaetus barbatus</i>	MNHN-1994.21	<i>Fringilla montifringilla</i>	UNIFE 490/1
<i>Haliaeetus albicilla</i>	MNHN-1851.471	<i>Hippolais polyglotta</i>	UNIFE 395/1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	MNHN-1944.95	<i>Lagopus muta</i>	UNIFE 137/1
<i>Harpia harpyja</i>	MNHN-1878.577	<i>Monticola saxatilis</i>	UNIFE 440/1
<i>Himantopus himantopus</i>	MNHN-1986.41	<i>Monticola solitarius</i>	UNIFE 441/1
<i>Lagopus lagopus</i>	MNHN-1997.96	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	UNIFE 366/1
<i>Lagopus lagopus</i>	MNHN-1997.97	<i>Panurus biarmicus</i>	UNIFE 477/1
<i>Limosa lapponica</i>	MNHN-1997.414	<i>Parus ater</i>	UNIFE 474/1
<i>Lymnocyptes minimus</i>	MNHN-2009.809	<i>Passer domesticus</i>	UNIFE 485/1
<i>Milvus migrans</i>	MNHN-1997.295	<i>Passer montanus</i>	UNIFE 487/1
<i>Milvus milvus</i>	MNHN-1997.942	<i>Perdix perdix</i>	UNIFE 147/1
<i>Numenius arquata</i>	MNHN-2000.74	<i>Phoenicurus ochrurus</i>	UNIFE 444/1
<i>Pandion haliaetus</i>	MNHN-1996.46	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	UNIFE 442/1
<i>Perdix perdix</i>	MNHN-2007-186	<i>Pica pica</i>	UNIFE 365/3
<i>Pernis apivoryus</i>	MNHN-1997.309	<i>Picus viridis</i>	UNIFE 312/1
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	MNHN-1997-1154	<i>Prunella collaris</i>	UNIFE 376/1
<i>Recurvirostra avosseta</i>	MNHN-1985.63	<i>Pyrrhocorax graculus</i>	UNIFE 368/1
<i>Scolopax rusticola</i>	MNHN-1997.383	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	UNIFE 491/1
<i>Tetrastes bonasia</i>	MNHN-1997.1163	<i>Regulus regulus</i>	UNIFE 425/1
LACL		<i>Saxicola torquata</i>	UNIFE 439/1
<i>Alcedo atthis</i>	LARC-950	<i>Sylvia atricapilla</i>	UNIFE 402/1
<i>Columba livia</i>	LARC-106	<i>Sylvia communis/curruca</i>	UNIFE 403/1
<i>Columba palumbus</i>	LARC-20	<i>Sylvia curruca</i>	UNIFE 404/1
<i>Coracias garrulus</i>	LARC-889	<i>Troglodytes troglodytes</i>	UNIFE 375/1
<i>Corvus corax</i>	LARC-449	<i>Turdus iliacus</i>	UNIFE 462/1
<i>Corvus corax</i>	LARC-1813	<i>Turdus merula</i>	UNIFE 458/1
<i>Corvus corax</i>	LARC-1336	<i>Turdus philomelos</i>	UNIFE 463/2
<i>Corvus corone</i>	LARC-1885	<i>Turdus pilaris</i>	UNIFE 465/1
<i>Corvus corone</i>	LARC-1316	<i>Upupa epops</i>	UNIFE 311/1

Las Aves del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, España)

2

El yacimiento de la Sima del Elefante (TE), en Atapuerca, Burgos, presenta un relleno del Pleistoceno Inferior y Medio dividido en 16 unidades estratigráficas (TE7 a TE21). En el Capítulo 2 se presenta el análisis de 9553 restos de aves procedentes de los niveles TE7 a TE16, de edad Pleistoceno Inferior. 31 taxones han sido identificados: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Musciapidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *pliocoenus*, y *Coccothraustes coccothraustes*. El registro en la Sima del Elefante de varias de las especies identificadas representa el registro mas antiguo de las mismas en la península ibérica. El análisis tafonómico de los restos refleja un probable origen mixto de la acumulación, con los cuervos (90% los restos) muriendo de forma natural en la cueva, y las aves con menor representación siendo acumuladas por la acción de depredadores. La reconstrucción paleoambiental realizada en base a las aves apunta aun paisaje formado por cuerpos de agua y áreas boscosas y abiertas.

1. INTRODUCCIÓN

Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, localizados en Burgos (**Fig. 1a**) son conocidos por su registro arqueológico y paleontológico completo del Cuaternario, cubriendo más del último millón de años de historia de la Tierra (Carbonell *et al.*, 1995, 2008; López-García *et al.*, 2010b; Rodríguez *et al.*, 2011; Arsuaga *et al.*, 2014; Cuenca-Bescós *et al.*, 2015, 2016; Expósito *et al.*, 2017). Entre los sitios que conforman el complejo de yacimientos de Atapuerca se encuentran varios yacimientos internacionalmente conocidos del Pleistoceno Inferior y Medio, como la Gran Dolina, Galería, La Sima de los Huesos y la Sima del Elefante. Este último, el yacimiento con los restos más antiguos del complejo, es el objeto de este capítulo.

Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca quedaron expuestos como resultado de la construcción de una trinchera para un ferrocarril en el siglo 19. Estos yacimientos se encuentran en el sistema kárstico de Las Torcas. La Sima del Elefante se encuentra en el nivel intermedio (de tres niveles) del complejo de Cueva Mayor (**Fig. 1b**), y se trataba de un punto de salida para el flujo de aguas subterráneas (Ortega *et al.*, 2013).

Miles de restos de vertebrados se han recuperado en la Sima del Elefante, incluyendo mamíferos, reptiles, anfibios y aves (Rosas *et al.*, 2001, 2004, 2006; Blain *et al.*, 2011; Cuenca-Bescós *et al.*, 2010b, 2013, 2015). También se han recuperado restos humanos e industria lítica (Carbonell *et al.*, 2008; Cuenca-Bescós *et al.*, 2013; Huguet *et al.*, 2013; Lorenzo *et al.*, 2015). Los restos humanos recuperados son una mandíbula incompleta con algún diente y una falange asignados a la especie *Homo* sp., datados en 1.2-1.1 millones de años (Carbonell *et al.*, 2008; Bermúdez de Castro *et al.*, 2011).

La asociación faunística identificada en la Sima del Elefante aporta información cronológica. Aparecen taxones típicos del Plio-Pleistoceno y del Pleistoceno Inferior. Además los microvertebrados son primitivos comparados con los de otros yacimientos datados entre 1 y 0.6 Ma. Por ejemplo, la morfología del primer molar de los *Allophaiomys* recuperados en la Sima del Elefante es similar a la de yacimientos como Fuente Nueva 3 o Pirro Nord. La evolución de la asociación de insectívoros sugiere un clima cálido y húmedo, con variaciones de temperatura (Carbonell *et al.*, 2008).

Las aves de los yacimientos del Pleistoceno son restos directos y también aparecen como acumuladores principales de pequeños vertebrados. Algunas aves son el principal agente acumulador de pequeños vertebrados (Andrews, 1990), así como de otras aves (Laroulandie, 2002b; Bocheński, 2005). Los restos de aves del Pleistoceno Inferior y Medio han sido profundamente estudiados en Europa (Mourer-Chauviré, 1975, 2004; Sánchez-Marco, 2005; Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013; Meijer *et al.*, 2016; entre otros muchos). Las aves del Pleistoceno Inferior y Medio de los yacimientos de Atapuerca también han sido extensamente analizadas (Sánchez-Marco, 1987, 1995a, 1999a, c). Las aves de los niveles TE9 a TE14 de la Sima del Elefante han sido analizadas: *Anas* sp., *Haliaeetus albicilla*, *Falco* cf. *tinnunculus*, *Lagopus muta*, *Perdix palaeoperdix*, *Coturnix coturnix*, *Vanellus vanellus*, *Lymnocyptes minimus*, *Columba livia/oenas*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus* spp., *Acanthis*

flammea, *Carduelis carduelis*, *Carduelis chloris*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Corvus corax/fragilegus* y *Corvus antecorax* (Sánchez-Marco, 2004). La lista faunística más actualizada dada por el autor incluye *Anas* sp., *Haliaeetus albicilla*, *Falco tinnuculus*, *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa nini*, *Perdix palaeoperdix*, *Coturnix coturnix*, *Columba livialoenas*, *Carduelis chloris* y *Corvus antecorax* (Sánchez-Marco, 2018a). La especie *Bonasa nini* es una nueva especie de grévol descrita en la Sima del Elefante de la que se ha recuperado un tibiotarso (Sánchez-Marco, 2009). El objetivo de este trabajo es analizar nuevos restos recuperados en los niveles TE7 a TE16 del yacimiento y completar la lista faunística de aves de la Sima del Elefante.

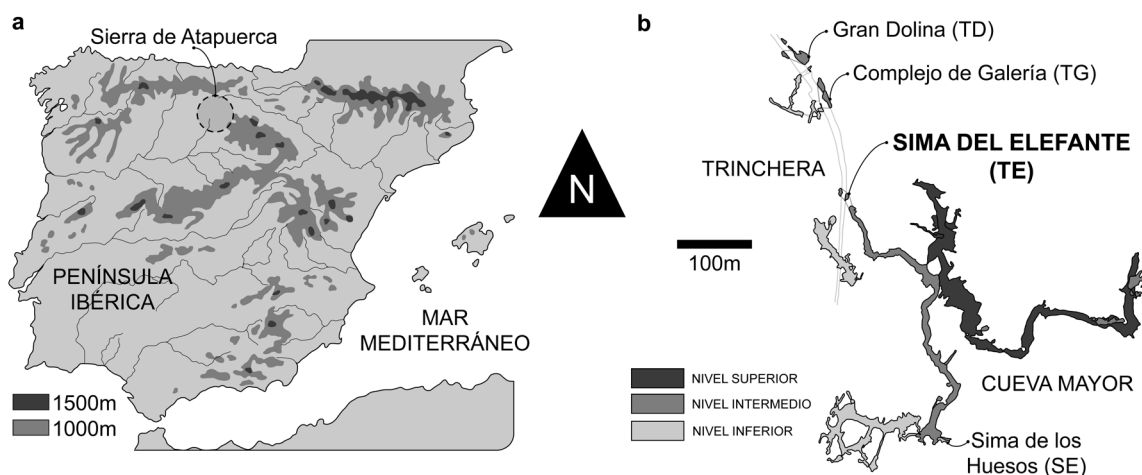


Fig. 1: Contexto geográfico de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. **a)** Situación geográfica de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; **b)** plano esquemático del sistema kárstico de Atapuerca. Modificado de Ortega *et al.*, 2013.

2. LA SIMA DEL ELEFANTE

La Sima del Elefante (TE, Trinchera Elefante) presenta un relleno con una potencia de 25 metros y una anchura de 15, con una sección expuesta en la Trinchera del Ferrocarril (Huguet *et al.*, 2017). El relleno está compuesto por 16 unidades estratigráficas, denominadas, de más antigua a más moderna TE7 a TE21 (**Fig. 2**).

Los análisis paleomagnéticos reflejan un cambio de polaridad en la base de unidad TE17. Los sedimentos de las unidades inferiores tienen polaridad inversa y han sido asignados al cron Matuyama, por lo que tienen una edad más antigua de 780ka. El subnivel TE9c ha sido datado mediante bioestratigrafía, paleomagnetismo e isótopos cosmogénicos con una edad de entre 1,3 y 1,1 millón de años (Huguet *et al.*, 2017). Las unidades de TE7 a TE14 representan el intervalo entre 1,5 y 1,1 millón de años (Cuenca-Bescós *et al.*, 2001, 2013). La asociación de pequeños mamíferos registrada en estos niveles corresponde con la biozona definida por la coexistencia varias especies del género *Allophaiomys*, anterior al subcron Jaramillo (Cuenca-Bescós *et al.*, 2015, 2016). Las edades para TE17 y TE16, por encima de TE14, obtenidas mediante TT-OSL, son de 789 ± 47 y 890 ± 70 ka respectivamente (Arnold & Demuro, 2015). Los análisis biocronológicos han permitido atribuir as unidades TE18-TE19 al Pleistoceno Medio (250-350ka, OIS9-8) (Rosas *et al.*, 2006; López-García *et al.*, 2011).

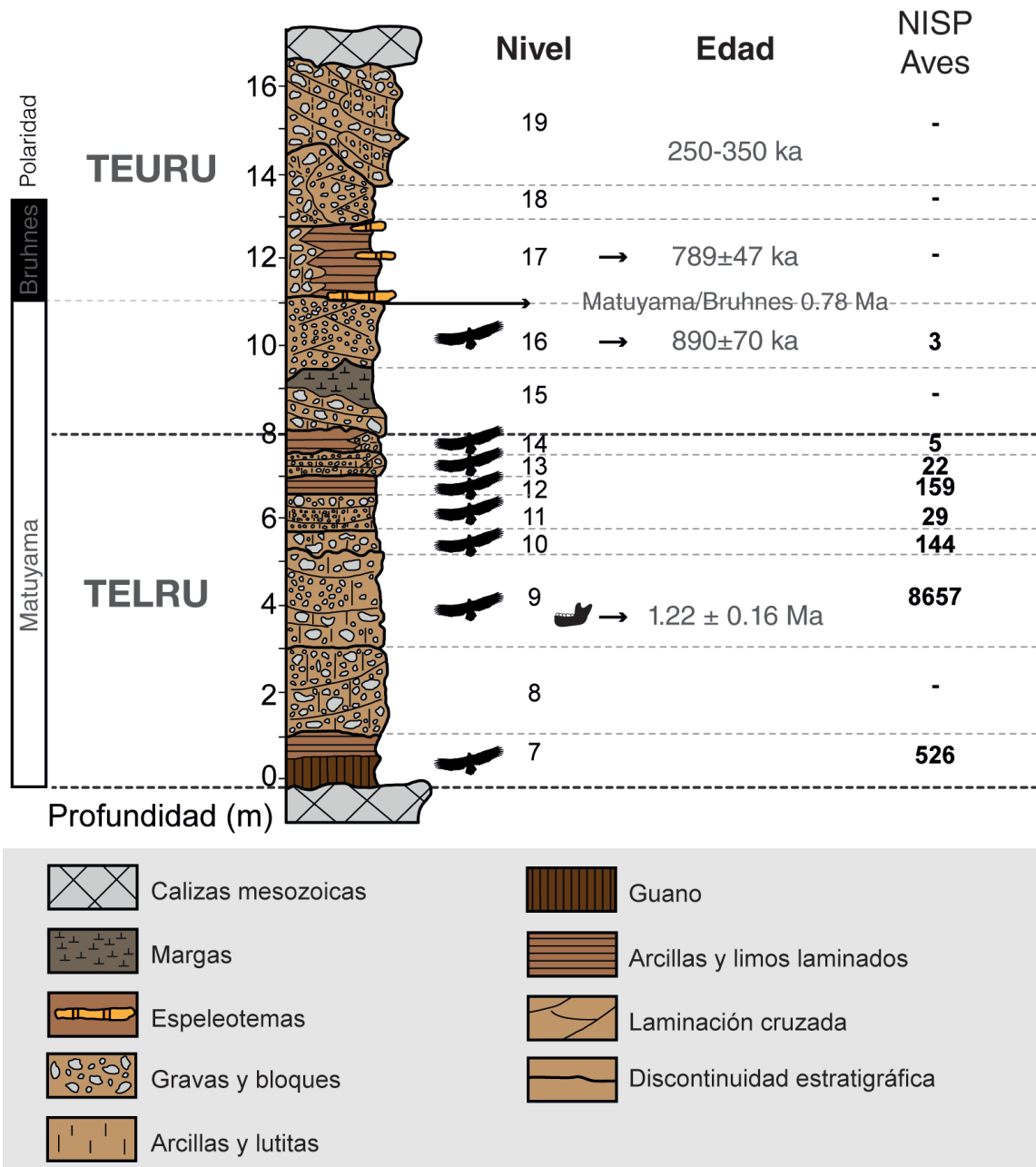


Fig. 2: Columna estratigráfica sintética de la sección centro-norte de la Sima del Elefante. Las siluetas marcan los niveles en los que se han recuperado restos de aves. Modificado de Carbonell *et al.*, 2008. Dataciones de López-García *et al.*, 2011; Arnold & Demuro, 2015; Cuenca-Bescós *et al.*, 2015.

2.1 Estratigrafía

Las unidades estratigráficas de TE están divididas en tres fases sedimentarias. La fase más antigua abarca los niveles TE7 a TE14, se denomina TELRU por sus siglas en inglés TE Lower Red Unit (Trinchera Elefante Unidad Baja Inferior). La fase intermedia abarca las unidades TE15 a TE19 (TEURU, TE Upper Red Unit, Unidad Roja Superior), y finalmente la fase superior abarca las unidades TE20 y TE21 (Rosas *et al.*, 2006; Cuenca-Bescós *et al.*, 2011b, 2016).

Los sedimentos de la primera fase (TE7-TE14) son alóctonos y muestran inclinación

hacia el norte geográfico (**Fig. 3**), la pendiente se va suavizando hacia las unidades superiores. TE9 y TE10 están formados por arcillas depositadas gravitacionalmente formando un cono (Rosas *et al.*, 2006), y a techo de TE10 hay un cambio a un régimen hídrico (Huguet, 2007).

La unidad TE9 está dividida en cinco etapas, TE9a, TE9b, TE9c, TE9d y TE9e, formadas por coladas arcillosas detríticas con cantos angulosos, divididas por bandas de arcilla sin clastos (Huguet, 2007). TE10 está formada por bloques y cantos en contacto y sin estructura, con matriz arcillosa (Huguet, 2007). TE11 presenta aportes de diversos orígenes. TE12 es de nuevo una sucesión de coladas detríticas, que erosionan el nivel anterior. Esta unidad presenta cambios laterales de facies bruscos, grandes bloques con cada vez más contenido de arcillas hasta que desaparecen los clastos. TE13 está compuesta por gravas con estratificación cruzada de bajo ángulo, con poca matriz (Huguet, 2007). TE14 se divide en 3 subniveles, el inferior está formado por una colada de matriz arenosa con clastos medianos, el medio está formado por arcillas rojas laminadas y el superior es una colada arcillosa con clastos grandes (Huguet, 2007).

La segunda fase va del nivel TE15 al TE19. En la base de la segunda fase aparece una estructura erosiva correspondiente a un colapso de una parte del depósito y el relleno de la zona. Los tres primeros niveles presentan un sedimento alóctono de origen hidrodinámico y formación de espeleotemas. El nivel TE15 forma una estructura de cut & fill que afecta a casi todos los niveles de la fase 1, rellena con bloques con matriz margosa (Huguet, 2007). La unidad TE16 está formada por flujos detríticos con matriz arcillosa. TE17 está formado por limos carbonatados y espeleotemas, sin aportes exteriores.

Finalmente TE18 y TE19 están formados por la sedimentación de flujos de gravedad, con gravas que pasan lateralmente a materiales de menor tamaño (Huguet, 2007). La fase 3 está formada por los niveles TE20 y 21 y está compuesta por un conducto vertical relleno de detritos (Huguet, 2007).

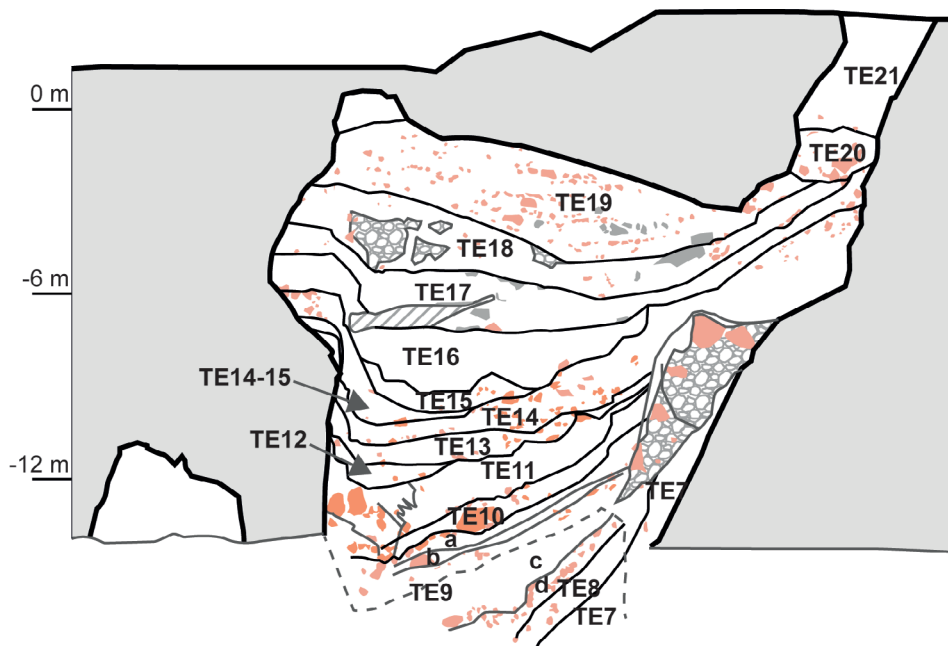


Fig. 3: Perfil topográfico de la Sima del Elefante. Modificado de Huguet *et al.*, 2017.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

El material estudiado consiste en restos procedentes de todo el esqueleto de aves recuperados del nivel TE7 al TE16 de la Sima del Elefante entre durante las campañas de excavación realizadas todos los veranos entre 1998 y la actualidad. Los restos han sido fotografiados y medidos usando un calibre digital (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX) o bien el software libre ImageJ.

3.1 Análisis sistemático

Los análisis osteológicos de Woolfenden (1961), Woelfle (1967), Kraft (1972), Fick (1974), Langer (1980), Gilbert y colaboradores (1981), Jánossy (1983a), Moreno (1985), Cohen y Serjeantson (1996), Solti (1996), Tomek y Bocheński (2000, 2009), Wójcik (2002) y Bocheński y Tomek (2009) se han utilizado a la hora de realizar la identificación de los restos. Para analizar el registro paleontológico de las especies analizadas los trabajos de síntesis de Mlíkovský (2002), Tyrberg (1998), Hernández-Carrasquilla (1993, 1994) y Pimenta y colaboradores (2015) se han utilizado. El trabajo de gabinete se ha llevado a cabo en las instalaciones del Centro Nacional de Investigación Sobre Evolución Humana (CENIEH), el Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza y el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ). El material se encuentra depositado en el CENIEH, el IPHES y el MPZ. Las colecciones de referencia utilizadas son las del Laboratorio de Arqueociencias de Lisboa y la de la Estación Biológica de Doñana.

3.2 Análisis tafonomico

El estado de los restos ha sido analizado, con el objetivo de inferir el origen de la acumulación de restos de aves en el yacimiento. Para ello la presencia de digestión o marcas de manipulación antrópica ha sido analizada. Los parámetros de elementos del ala vs elementos de la pata (wing vs leg, Ericson, 1987), elementos proximales vs distales (proximal vs distal, Bocheński & Nekrasov, 2001) y elementos del esqueleto axial vs elementos del esqueleto apendicular (core vs limb, Bramwell *et al.*, 1987) han sido analizados también. Estos datos se han comparado con los resultados de los análisis tafonómicos realizados sobre otros grupos faunísticos.

3.3 Reconstrucción paleoambiental

Diversos trabajos han abordado la reconstrucción paleoambiental de las unidades inferiores de la Sima del Elefante, denominadas TELRU. Con el objetivo de comparar la evolución de la asociación de aves con estos trabajos el método de Ponderación de Hábitats

ha sido aplicado (Evans *et al.*, 1981; Andrews, 2006). Para ello se han utilizado los tipos de hábitats descritos por Blain y colaboradores (2010) ya que son los que se han utilizado en trabajos anteriores concernientes a la Sima del Elefante. Estos cinco hábitats son: áreas de bosque o de borde de bosque (WO por sus siglas en inglés), áreas abiertas húmedas (OH), áreas abiertas áridas (OD), roquedos (RO) y zonas de aguas continentales (WA). A cada especie se le ha dado un valor máximo de 1, desglosado en las 5 categorías proporcionalmente a las preferencias actuales de las especies (Blain *et al.*, 2010). Para ello se han utilizado la base de datos de la International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) y el trabajo de Svensson y colaboradores (2010). A las especies extintas pertenecientes a linajes existentes actualmente se les ha dado la proporción de sus representantes actuales. Los taxones que no han podido ser definidos a nivel de especie no han sido incluidos, salvo en los casos en los que las posibles especies compartan tipo de hábitat. Los resultados de la ponderación de hábitat de las aves han sido comparados con los publicados en los trabajos de Blain y colaboradores (2010), que estudia la evolución de la asociación de herpetofauna a lo largo del TELRU, con el trabajo de Rodríguez y colaboradores (2011), donde se incluye la herpetofauna y los pequeños mamíferos y el trabajo de Galán y colaboradores (2016a) que aplica esta metodología a la asociación de quirópteros. Para hacer los resultados comparables los hábitats de áreas abiertas y secas y roquedos se han unido (OD y RO) igual que ocurre en el trabajo de Rodríguez y colaboradores (2011), con este fin también se ha distinguido entre el nivel TE9a y TE9a+. Los resultados también se han comparado con los datos obtenidos mediante el estudio de los palinomorfos del TELRU (Expósito *et al.*, 2017).

3.4 Abreviaturas

TE-Sima del Elefante; TELRU-Sima del Elefante Lower Red Unit, Unidad roja inferior de la Sima del Elefante; TEURU-Sima del Elefante Upper Red Unit, Unidad roja superior de la Sima del Elefante; NMI-número mínimo de individuos; NISP-número de elementos identificado; NME-número mínimo de elementos.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Sistemática

9553 restos de treinta y un taxones de aves han sido identificados en los niveles TE7, TE9, TE10, TE11, TE12, TE13, TE14 y TE16 y en muestras sin nivel adscrito, correspondientes al Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante en este trabajo: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes

indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Musciapidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *pliocenus*, *Coccothraustes coccothraustes* (Tab. 1).

	TE (sn)	TE16	TE14	TE13	TE12	TE11	TE10	TE9a	TE9b	TE9c	TE9d	TE9e	TE9	TE7	TOTAL
Aves				3			8	13	5	221	4	2		141	397
Anseriformes indet.								1		4			1	1	7
<i>Anas</i> sp.					2(1)				1	3				1	7
Galliformes indet.								1		1	2			5	9
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i>				1		1	4(1)	2(2)	3	37(5)	1		1	1	52
<i>Bonasa</i> sp.										2					2
<i>Coturnix coturnix</i>					1									4(1)	5
Accipitridae indet.					4	1	14	7	4	34	19		2	10	95
<i>Haliaeetus albicilla</i>					4(1)		4(1)	1	25(1)	78(5)	7(2)		6(1)	27(2)	152
<i>Aquila</i> sp.					2(1)		2(1)			1	14(2)			1	20
<i>Aquila</i> cf. <i>beliaca</i>								17(2)		10(2)	15(1)				42
<i>Falco</i> sp.														2	2
<i>Falco peregrinus</i>										1					1
<i>Falco tinnunculus</i>										1					2
<i>Rallus aquaticus</i>				1						3(2)					3
<i>Gallinula chloropus</i>										1					1
Charadriiformes indet.															1
<i>Calidris</i> sp.										1					1
<i>Gallinago</i> sp.										1					1
<i>Columba livia/oenas</i>							2(1)		1	1					2
<i>Bubo</i> sp.	8(1)			4(2)			2(1)			8(2)	1			1	18
<i>Athene noctua</i>									1	2			1		8
Passeriformes indet.									5	46	3		2	85	174
Alaudidae indet.					16	3	7	5	5					3	3
Motacillidae indet.														2	2
<i>Turdus</i> sp.				1	2				1	1				6(6)	11
Muscicapidae indet.														1	1
Paridae indet.										2(2)					2
Corvidae indet.				1	1		6	6		311	19		3	17	364
<i>Corvus</i> cf. <i>pliocenus</i>		3(2)		11(1)	127(12)	24(2)	97(7)	219(15)	135(12)	6868(367)	324(19)	25(2)	113(8)	218(16)	8164
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>										1					1
TOTAL	8	3	5	22	159	29	144	273	181	7638	409	27	129	526	9553

Tab. 1: Restos de aves en los distintos niveles de la Sima del Elefante, TE, en Atapuerca, expresado como número de restos identificados, entre paréntesis número mínimo de individuos (sn-sin nivel adscrito).

Se han recuperado restos de casi todas las partes anatómicas en los niveles de la Sima del Elefante (**Tab. 2**). En general su estado de conservación es bueno en el yacimiento, apareciendo la mayoría de los elementos completos, no obstante las características del sedimento y las características propias de los restos de aves, muy frágiles, hace prácticamente imposible la extracción de los fósiles completos. Esto ha impedido poder identificar muchos restos más allá de la categoría de aves (**Tab. 1**).

4.1.1 Orden Anseriformes Wagler, 1831

Anseriformes indet.

Material: **TE7**: 1 resto; **TE9**: 1 resto; **TE9c**: 4 restos; **TE9a**: 1 resto.

Hábitat actual y observaciones: las especies pertenecientes al orden Anseriformes están asociadas a cuerpos de agua, adaptadas en general a nadar y a alimentarse en la superficie del agua (Svensson *et al.*, 2010) (**Fig. 4a**).

Género *Anas* Linnaeus, 1758

Anas sp.

Material: **TE7**: 1 resto (húmero proximal); **TE9c**: 3 restos (húmero proximal, carpometacarpo distal, tarsometatarso proximal); **TE9b**: 1 resto (ulna distal); **TE12**: 2 restos (coracoides distal y ulna distal).

Descripción: los restos asignados a este taxón se caracterizan por presentar la morfología típica de anátidas del género *Anas* siguiendo el trabajo de Woelfle (1967). El coracoides no presenta foramen supracoracoideo, y el límite ventral de la facies articular humeral se proyecta ventralmente más allá de la diáfisis (**Fig. 4b**). El húmero presenta una fosa neumoanconea bien desarrollada y abierta (Woolfenden, 1961), y la cresta deltopectoral no se extiende dorsocranealmente, la inserción del músculo supraspinatus es bien visible y bordea la fosa neumoanconea (**Fig. 4c**). El tarsometatarso proximal presenta cuatro crestas hipotarsales (Bocheński & Tomek, 2009).

En el análisis preliminar del material (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a) se asignó el resto a la especie *Anas crecca* por criterios métricos, pero el estado de conservación de los restos no permite asignar los restos a ninguna especie en concreto dentro del género, ya que no ha sido posible medir suficientes parámetros.

Hábitat actual y observaciones: Este taxón ha sido identificado también en el material de la Sima del Elefante analizado por Sánchez-Marco (Sánchez-Marco, 2018a). En general las especies del género *Anas* se caracterizan por habitar y alimentarse en zonas de agua dulce (Svensson *et al.*, 2010).

4.1.2 Orden Galliformes Temminck, 1820

Galliformes indet.

Material: **TE7**: 5 restos; **TE9d**: 2 resto; **TE9c**: 1 resto; **TE9a**: 1 resto.

Género *Palaeocryptonyx* Depéret, 1892

Palaeocryptonyx donnezani Depéret, 1892

Material: **TE7**: 1 resto (fémur distal); **TE9**: 1 resto (tarsometatarso completo); **TE9d**: 1 resto (carpometacarpo completo); **TE9c**: 36 restos (cinco coracoides completos, un coracoides distal, tres húmeros completos, un húmero distal, una ulna completa, dos ulnas distales, tres carpometacarpos completos, dos carpometacarpos proximales, un tibiotarso distal, ocho tarsometatarsos completos, cuatro tarsometatarsos proximales, cinco tarsometatarsos distales); **TE9b**: 3 restos (coracoides distal, dos tarsometatarsos distales); **TE9a**: 3 restos (un tarsometatarso completo y dos distales); **TE10**: 4 restos (carpometacarpo distal, fémur completo, tarsometatarso completo y uno distal); **TE11**: 1 resto (carpometacarpo derecho); **TE13**: 1 resto (tarsometatarso distal); **TE14**: 1 resto (fragmento de coracoides).

Descripción: la morfología de los restos coincide con la de los Galliformes (Bocheński & Tomek, 2009). Esta especie perteneciente a la familia Perdicinae ya ha sido identificada en la Sima del Elefante en el material analizado por Sánchez-Marco (2009), se han medido los mismos parámetros que en dicho trabajo en el nuevo material revisado, y estas coinciden por las dadas por este autor. El coracoides tiene la facies articular clavicular inclinada ventralmente (**Fig. 4f**). El húmero presenta una cresta deltopectoral poco desarrollada (**Fig. 4g**), la ulna es relativamente recta y presenta un cóndilo ventral prominente y un tubérculo carpal poco desarrollado. La depresión muscular interna del carpometacarpo es profunda (**Fig. 4h; Tab. 3**). El surco extensorio del tarsometatarso es estrecho (**Fig. 4; Tab. 4**).

Hábitat actual y observaciones: Es una especie relativamente común en el Plioceno y el Pleistoceno Inferior europeo, estando presente en varios yacimientos, como Perpignan, donde fue descrita (Depéret, 1987), Chlum 6 (Mlíkovský, 1996a), Deutsch-Altenbburg (Mlíkovský, 1998), Quibas (Sánchez-Marco, 2009), Cava Sud (Pavia & Bedetti, 2013) o Pirro Nord (Bedetti & Pavia, 2013).

Género *Bonasa* Stephens, 1819

Bonasa sp.

Material: **TE9c**: 2 restos (húmero distal y tibiotarso distal).

Descripción: tibiotarso con la morfología general de un Galliforme (Kraft, 1972), con el puente supratendineo estrecho y el surco extensorio en una posición relativamente central. Solo se han podido tomar las anchuras distales del tibiotarso (6,3mm) (**Fig. 4d**) y del húmero (10,3mm), por ello no se ha podido asignar el resto más allá del nivel de género.

Hábitat actual y observaciones: Una nueva especie de grévol ha sido identificada en la Sima del Elefante *Bonasa nini* (Sánchez-Marco, 2009) aunque la escasez de material no ha permitido asignar los restos a esta especie. Actualmente el grévol (*Bonasa bonasia*) vive habita bosques

cerrados en áreas húmedas (Svensson *et al.*, 2010). Los registros más antiguos del género *Bonasa* procedían de los yacimientos de Kozi Grzbiet, en Polonia, datado como Pleistoceno Medio (Bocheński, 1984) y Stránská Skála en República checa (Mlíkovský, 1995), de la biozona datada por diversos métodos MQ4, entre 470.000 y 780.000 años (ver Cuenca-Bescós *et al.*, 2010). Por lo tanto el registro fósil de *Bonasa* en la Sima del Elefante representa el registro más antiguo del mismo (Sánchez-Marco, 2009).

NIVEL	GRUPO	COR		SCA		RAD		HUM		ULN		CMC		FEM		TBT		TMT		CRA	MAN	VER	PDA	PEL	STE	FAL	F.UN	CUA	FUR	
		NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME	NISP	NME											
TE7	Anseriformes							1	1																					
	Galliformes							2	2						3	2	2	2	3	3							9	12		
	Rapaces diurnas	3	3	1	1	1	1	2	2				1	1			5	4	4	4				1	1					
	Columbiformes							1	1																					
	Otros	19	11	7	7	2	2	31	22	44	30	21	14	17	11	25	14	24	14				10	5	5	1	6	9		1
TE9	Anseriformes							1	1																					
Galliformes																			1	1										
Rapaces diurnas	3	2									1	1														1	1	1	1	
Strigiformes																	1	1												
Córvidos	8	6	6	6	1	1	9	7	10	5	21	14	10	7	14	12						6	1	1		6	7	5		
Otros											1	1																		
TE9e	Córvidos	5	3	1	1	2	2	2	2	6	4	3	2	2	2										1				1	
Otros								1	1								1	1												
TE9d	Galliformes											1	1	1	1	1	1													
	Rapaces diurnas	2	2	1	1	2	2	2	2	1	1	2	2	4	4	2	2	8	8							1	16	15		
	Columbiformes																													
	Córvidos	23	18	6	6	8	6	41	21	69	36	53	31	32	24	29	19	36	21	4	2	8	10	3	1	6	4	3	4	
	Otros							4	4	2	2			2	2	2	2													
TE9c	Anseriformes	1	1					1	1			1	1	1	1							1								
	Galliformes	6	6					6	6	3	3	5	2			2	2	17	14											
	Rapaces diurnas	9	8	3	3	4	2	9	6	9	7	9	8	2	2	5	4	13	11			9				25	28	2	1	
	Charadriiformes							5	5			1	1																	
	Columbiformes	1	1					2	2			3	3																	
	Strigiformes																	1	1											
	Otros	519	352	243	241	121	92	653	454	1236	721	923	576	689	414	691	565	949	628	6	16	366	148	41	44	233	170	93	37	
TE9b	Anseriformes																													
Galliformes	1	1																												
Rapaces diurnas	3	2																												
Charadriiformes																														
Córvidos	11	10			1	1	12	12	35	23	17	9	12	7	16	13	18	13				2	3			2	6			
Otros							2	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	1												
TE9a	Galliformes														1	1														
	Rapaces diurnas														1	1	3	3	1	1								5	8	
	Charadriiformes	1	1																											
	Córvidos	26	14	3	3	1	1	18	15	35	20	29	19	16	11	24	20	34	27				13	4		4	6	5	2	
	Otros	5	4					3	2			1	1	3	3	3	3	2	2			1								1
TE10	Galliformes																													
	Rapaces diurnas	1	1																											
	Columbiformes																													
	Córvidos	8	6	7	7	3	2	7	5	14	10	8	5	3	2	16	13	20	13			1				3	3	5	2	
	Otros			1	1			2	2	3	3	3	3			3	2	3	2											
TE11	Galliformes																													
	Rapaces diurnas																													
	Córvidos	1	1					3	3	5	3	1	1	3	3	2	2	3	2				1	2				1	1	
	Otros	1	1																											
TE12	Anseriformes	1	1																											
	Galliformes																													
	Rapaces diurnas																													
	Otros	10	7	4	4	1	1	13	10	29	19	16	10	12	10	13	12	16	11				3	3		2	2	3		1
TE13	Galliformes																													
	Rapaces diurnas																													
	Columbiformes	2	2																											
	Otros	1	1					1	1	1	1																			
TE14	Galliformes	1	1																											
	Columbiformes																													
	Otros																													
TE16	Córvidos												2	2	1	1														

Tab. 2: Tabla de representación anatómica de los distintos grupos presentes en la asociación de aves de la Sima del Elefante. Rapaces diurnas incluye a Accipitriformes y Falconiformes. NISP: número de restos identificados, NME: número mínimo de elementos. COR: coracoides, SCA: escápula, RAD: radio, HUM: húmero, ULN: ulna, CMC: carpometacarpo, FEM: fémur, TBT: tibiotarso, TMT: tarsometatarso, CRA: cráneo, MAN: mandíbula, VER: vértebra, PDA: falange alular, PEL: pelvis, STE: esternón, FAL: falange, F.UN: falange ungueal, CUA: cuadrado, FUR: fúrcula.

Género *Coturnix* Garsault, 1764

Coturnix coturnix Linnaeus, 1758

Material: **TE7**: (húmero proximal, húmero distal, dos tarsometatarsos distales); **TE12**: 1 resto (húmero completo).

Descripción: Restos con morfología de Galliforme (Kraft, 1972). La talla de los mismos es pequeña, claramente inferior a *Perdix paleoperdix* y similar pero también inferior a *Palaeocryptonyx donnezani*. El húmero presenta el lado ventral de la fosa neumotricipital débilmente neumatizado y una incisura capitatis más ancha. El caput humeri y el proceso supracondilar son además más apuntados en *Coturnix* que en *Palaeocryptonyx* como apuntan Pavia y colaboradores (2012a) (**Fig. 4e**).



Fig. 4: Restos de Anseriformes y Galliformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE). **a**) Anseriformes indet., pico, vista superior (TE9c); **b**) *Anas* sp., coracoides izquierdo, vista dorsal (TE12); **c**) *Anas* sp., húmero derecho, vista posterior (TE9c); **d**) *Bonasa* sp., tibiotarso izquierdo, vista proximal (TE9c); **e**) *Coturnix coturnix*, húmero izquierdo, vista posterior (TE12). Restos de *Paleocryptonyx donnezani*: **f**) coracoides derecho, vista ventral (TE9c); **g**) húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); **h**) carpometacarpo derecho, vista ventral (TE9c); **i**) fémur izquierdo, vista posterior (TE10); **j**) tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE9); **k**) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE9c); **l**) tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE9a); **m**) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE10).

Hábitat actual y observaciones: Esta especie ya ha sido citada en la Sima del Elefante (Sánchez-Marco, 2018a). La codorniz habita áreas abiertas con presencia de hierba (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de *Coturnix coturnix* procede del yacimiento de la Pedrera

CORACOIDES	Longitud desde Ang. medialis hasta el final	Mínima anchura diáfisis	Anchura de la facies articularis humeralis	Longitud de facies articularis humeralis al top	Longitud de la faceta esternal	Anchura del extremo proximal	Profundidad del extremo proximal
<i>Plioperdix ponticus</i> ¹			2,2	9			
<i>Francolinus capeki</i> ²	25,1-28,8 (14)				7,2-8,8 (32)	5,3-6,4 (46)	3,9-4,5 (40)
<i>Chauvieria balcanica</i> ³	27,6-28,2					5,4-6	3,5-7
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁷							
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	32	3,1	2,9	10,7	7,9	5,9	4,2
<i>Palaeocryptonyx novaki</i> (Higueruelas)*		3	2,5	9,1		5,7	3,2
<i>P. donnezani</i> TE9c I29	34,5						
<i>P. donnezani</i> TE9c J30	33,5						
<i>P. donnezani</i> TE9c K29	33,5						

HÚMERO	Longitud máxima	Anchura proximal	Anchura distal	Profundidad distal	Anchura del condilo ulnar	Anchura de la diáfisis en la mitad
<i>Plioperdix ponticus</i> ¹			6,9-7,1 (4)	3,8-4,2 (5)	2,3-2,5 (5)	
<i>Francolinus capeki</i> ²	40-43,4 (7)	10,8-12 (8)	7-8,6 (7)			3,7-4,6 (8)
<i>Chauvieria balcanica</i> ³	39,2-44,6 (9)	10,1-11,3(39)	6,8-8,1(53)			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁵		11,4	8,2			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁴	43,1	11,9	8,8			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ³	38,2	9,8-10,3	7,1-8,3 (4)	3,9-4,9 (4)		3,3-3,7
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Quibas)*	39,3	11,2	7,8	4,5		3,8
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Quibas)*	38,4	10,9	7,3	3,8		3,8
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Quibas)*			7,3	4,1		3,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*		11,5				4,1
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*		11,8				
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*			7,6	4,4	2,6	3,5
<i>Perdix palaeoperdix</i> ⁶	47,5 (108)	12,9 (106)	9,6 (106)			4,7 (108)
<i>P. donnezani</i> TE9c I29 (1)	42					
<i>P. donnezani</i> TE9c I29 (2)	41,8	11,2	8			
<i>P. donnezani</i> TE9c J29			7,8			

CARPOMETACARPO	Longitud máxima	Diametro troclea carpal	Anchura extremo proximal	Anchura extremo distal	Anchura del mertacarpal majus en la mitad
<i>Plioperdix ponticus</i> ¹	20,9	2,3-2,5	5,6-5,7		
<i>Francolinus capeki</i> ²	23,3-24 (3)		6,6-6,8 (3)	4-4,8 (3)	2,2-2,3 (3)
<i>Chauvieria balcanica</i> ³	20,3-22,8 (27)		6,1-7 (40)	3,9-4,6 (31)	1,8-2,2 (45)
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁵	22,4-26,1 (3)		6,6-7,4 (4)	4,2-5,4 (3)	
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁴	24		6,9		
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ³	21,6		5,9	4,1	1,9
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	22,9	3,4	6,8	4,8	2,2
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	22,9	3,4	6,6	4,1	2,3
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	23,1	3,5	6,7	4,7	2,2
<i>Perdix palaeoperdix</i> ⁶	26,1 (112)		7,5 (110)	5,2(110)	2,4(112)
<i>Coturnix coturnix</i> (Elefante)*	19,6	2,4	5,1	3,2	1,8
<i>P. donnezani</i> TE9 G29	21,9				
<i>P. donnezani</i> TE9d H24	23,4		7		

Tab. 3: Medidas de coracoides húmeros y carpometacarpos de distintas especies de Galliformes y de los restos de *Palaeocryptonyx donnezani* recuperados en la Sima del Elefante. Las medidas están expresadas en mm. El número entre paréntesis expresa el número de medidas tomadas. Modificado de Sánchez-Marco, 2009. (1)Bocheński & Kurochkin, 1987; (2) Jánossy, 1974; (3) Boev, 1997; (4) Mlíkovský, 1996a; (5) Mlíkovský, 1998); (*) medidas publicadas por Sánchez-Marco, 2009. Las siglas de los restos presentados aquí reflejan el nivel, subnivel y cuadro en el que se han recuperado.

de s'Onix (Alcover *et al.*, 1981). En la península está presente en el Pleistoceno Inferior de Quibas (Sánchez-Marco, 2009).

4.1.3 Orden Accipitriformes Vieillot, 1816

Familia Accipitridae Vieillot, 1816

Accipitridae indet.

Material: **TE7:** 10 restos; **TE9:** 2 restos; **TE9d:** 19 restos; **TE9c:** 34 restos; **TE9b:** 4 restos; **TE9a:** 7 restos; **TE10:** 14 restos; **TE11:** 1 resto; **TE12:** 4 restos.

TARSOMETATARSO	Longitud maxima	Anchura de la epifisis proximal	Profundidad de la epifisis proximal	Anchura de la epifisis distal	Anchura de la diáfisis en la mitad	Profundidad mínima de la diáfisis	Profundidad de la diáfisis en la mitad
<i>Plioperdix ponticus</i> ¹	28,4	5,2		5,2-5,5 (3)	2,3	1,4-1,6 (5)	
<i>Francolinus capeki</i> ²	36-39,2 (4)	5,8-6,7 (3)		7-7,6 (15)	3-4,2 (4)		
<i>Chauvieria balcanica</i> ³	27-29,9 (6)	5,2-6 (33)		5,1-6,2 (25)			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁴				7,7			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ⁵				7,9-8,1			
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> ³	ca 34,5	7,1			3,4		2,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Quibas)*				6,2	3,6	2	2,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	35,7	6,3		7	3,2	2,2	2,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*	35,3	5,9	5,8	6,4	2,9	2	2,2
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*		6,2	6,3		2,9	2,1	2,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*		6,5	6				
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*				7		2,1	
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*				6,9		2	2,4
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i> (Elefante)*				6,8			
<i>Perdix palaeoperdix</i> ⁶	41,3 (112)	7,4 (110)	7,3 (53)	8(101)	3,5(112)		
<i>P. donnezani</i> TE9 F30	36,4			7	3,1		
<i>P. donnezani</i> TE9c F30	36			6,7			
<i>P. donnezani</i> TE9c G30 (1)	35,5	6		6,5	2,9		
<i>P. donnezani</i> TE9c G30 (2)		6,5					
<i>P. donnezani</i> TE9c I28	38,2			7,2			
<i>P. donnezani</i> TE9c I29 (1)				6,6			
<i>P. donnezani</i> TE9c I29 (2)	36,4	6,5		6,8	3		
<i>P. donnezani</i> TE9c I29 (3)	35,5	6,4		6,6			
<i>P. donnezani</i> TE9c J29		6,3					
<i>P. donnezani</i> TE9c J30	37,5	6,5		6,7			
<i>P. donnezani</i> TE9c K30	35	6,7		6,7			
<i>P. donnezani</i> TE9b L30 (1)				6,7			
<i>P. donnezani</i> TE9b L30 (2)				6,7			
<i>P. donnezani</i> TE9a+ J31	37,5			6,8	3		
<i>P. donnezani</i> TE10 K31	38			7			

Tab. 4: Medidas de los tarsometatarsos de distintas especies de Galliformes y de los restos de *Palaeocryptonyx donnezani* recuperados en la Sima del Elefante. El número entre paréntesis expresa el número de medidas tomadas. Modificado de Sánchez-Marco, 2009. (1)Bocheński & Kurochkin, 1987; (2) Jánossy, 1974; (3) Boev, 1997; (4) Mlíkovský, 1996a; (5) Mlíkovský, 1998; (*) medidas publicadas originalmente en Sánchez-Marco, 2009. Las siglas de los restos presentados aquí reflejan el nivel, subnivel y cuadro en el que se han recuperado. Medidas expresadas en milímetros.

Género *Haliaeetus* Savigny, 1809

Haliaeetus albicilla Linnaeus, 1753

Material: **TE7:** 27 restos (dos coracoides completos, una escápula completa, un húmero completo, un húmero distal, un radio distal, un carpometacarpo completo, una falange alular, un fragmento de pelvis, un tibiotarso distal, un tarsometatarso proximal y dos distales, seis falanges y ocho falanges ungueales); **TE9:** 5 restos (dos coracoides proximales, uno distal, un fragmento de esternón, un cuadrado y una ulna distal); **TE9d:** 7 restos (tres tarsometatarsos proximales, dos tarsometatarsos distales, dos falanges); **TE9c:** 78 restos (un coracoides completo, dos proximales y cuatro distales, tres escápulas proximales, un radio distal, dos húmeros proximales y uno distal, dos ulnas proximales y tres distales, cuatro carpometacarpos proximales y uno distal, dos fémures proximales, dos tibiotarsos distales, dos tarsometatarsos completos, dos proximales y cuatro distales, dos cuadrados, veintiséis falanges, dieciséis falanges ungueales, un fragmento de fúrcula y ocho vértebras); **TE9b:** 25 restos (un fragmento de coracoides y uno proximal, un fragmento de esternón, un fragmento de húmero, uno distal y uno proximal, un fragmento de ulna, una proximal y una distal, un carpometacarpo completo, uno proximal y uno distal, un tarsometatarso distal, ocho falanges, tres falanges ungueales); **TE9a:** 1 resto (falange ungueal); **TE10:** 4 resto (ulna distal, carpometacarpo proximal, fémur proximal, tarsometatarso proximal); **TE12:** 4 restos (tibiotarso proximal, tibiotarso distal, tarsometatarso completo, falange).

Descripción: Los restos corresponden morfológicamente con un ave de la familia Accipitridae de gran tamaño (Bocheński & Tomek, 2009). El coracoides es robusto, con un proceso acrocoracoideo fino (**Fig. 5b**). En vista posterior el cóndilo dorsal de la ulna tiene una forma más redondeada que en *Aquila*. El proceso extensorio del carpometacarpo es más irregular que en *Aquila*, y el proceso pisiforme es más pequeño. La fosa presente en el cótilo lateral de la parte proximal del tarsometatarso del género *Aquila* está ausente aquí (**Fig. 5c**). El tamaño de los restos y las características morfológicas permiten asignar los restos a la especie *Haliaeetus albicilla* (**Tab. 5**). Las medidas de la falange I del dedo II (longitud y anchura proximal) concuerdan con las dadas en la bibliografía para esta especie (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2018) (**Fig. 5h, 6; Tab. 6**).

Hábitat actual y observaciones: El pigargo ya había sido citado en la secuencia de la Sima del Elefante (Sánchez-Marco, 2018a). Se trata de una gran ave rapaz, que generalmente se alimenta de peces aunque presenta hábitos oportunistas, ya que también puede preñar sobre otras aves o aprovechar carcasas abandonadas. Nidifica y se alimenta cerca de grandes cuerpos de agua (Svensson *et al.*, 2010). Su registro más antiguo procede del Pleistoceno Inferior (MN17) de Tegelen, en Holanda (Junge, 1953). La presencia de *Haliaeetus albicilla* en el nivel 7 de la Sima del Elefante representa el registro más antiguo de la especie en la península ibérica.



Fig. 5: Restos de aves rapaces recuperados en de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE). **a)** *Haliaeetus albicilla*, húmero derecho, vista posterior (TE7); **b)** *Haliaeetus albicilla*, coracoides derecho, vista ventromedial (TE7); **c)** *Haliaeetus albicilla*, tarsometatarso izquierdo, vistas proximal y dorsal (TE12); **d)** *Aquila* cf. *heliaca*, tarsometatarso izquierdo, vistas proximal y dorsal (TE9c); **e)** *Falco peregrinus*, húmero derecho, vista anterior (TE9c); **f)** *Bubo* sp., tibiotarso derecho, vista anterior; **g)** *Bubo* sp., tarsometatarso izquierdo, vista dorsal; **h)** *Haliaeetus albicilla*, falange I del dedo II, vista superior (TE9c); **i)** *Aquila* cf. *heliaca*, falange I del dedo II, vista superior (TE9d); **j)** *Falco tinnunculus*, húmero izquierdo, vista anterior (TE9c); **k)** *Athene noctua*, tarsometatarso derecho, vista dorsal (9c).

Género *Aquila* Brisson, 1760

Aquila sp.

Material: **TE7** 1 resto (tarsometatarso completo); **TE9d**: 14 restos (húmero distal, carpometacarpo distal, fémur proximal, tibiotarso distal, tarsometatarso distal, dos falanges, dos falanges ungueales/coracoides distal, ulna distal, radio distal, carpometacarpo proximal, fémur proximal); **TE9c**: 1 resto (tarsometatarso completo); **TE10**: 2 restos (falange digiti majoris alae, ulna distal); **TE12**: 2 restos (tarsometatarso completo y falange ungueal).

Descripción: varios restos se han asignados al género *Aquila* (ver algunos caracteres morfológicos en la descripción de *Aquila* cf. *heliaca*), aunque las medidas de los mismos no ha permitido clasificarlos a nivel de especie.

Aquila cf. *heliaca* Brisson, 1760

Material: **TE9d**: 15 restos (tarsometatarso distal, nueve falanges, cinco falanges ungueales); **TE9c**: 10 restos (tres carpometacarpos proximales, una ulna distal, un tarsometatarso distal, tres falanges, dos falanges ungueales); **TE9a**: 17 restos (una ulna, un radio, un carpometacarpo proximal, dos tibiotarsos distales, un tarsometatarso, cuatro falanges, siete falanges ungueales).

Descripción: la morfología y el tamaño de los restos concuerdan con los de un ave rapaz diurna de la familia Accipitridae (Bocheński & Tomek, 2009). En contraposición a los restos recuperados de *Haliaeetus albicilla*, en este caso el coracoides es menos robusto, con una facies articular esternal menos sobresaliente. La ulna en vista posterior muestra un cóndilo dorsal menos redondeado. En el carpometacarpo el proceso extensorio es más redondeado, con un proceso alular más marcado. En el tarsometatarso se observa una pequeña fosa en el cótilo lateral (**Fig. 5d**). Estos caracteres han permitido asignar los restos a una especie del género *Aquila*. Las medidas de la falange I del dedo II (**Fig. 5i**) concuerdan con las dadas en la bibliografía para las de águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2018) (**Fig. 6; Tab. 6**). Las medidas del resto de huesos concuerdan con las de *Aquila heliaca* y *A. adalberti* (**Tab. 5**).

Hábitat actual y observaciones: El águila imperial oriental (*Aquila heliaca*) habita en la mayor parte del palearctico (Ueta & Ryabtsev, 2001), ocupando áreas boscosas y húmedas, cerca de cuerpos de agua (Katzner *et al.*, 2003). El águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) aparece en la península ibérica, y ocupa áreas abiertas con arbolado disperso, donde suele anidar (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de *Aquila* cf. *heliaca* procede del Pleistoceno Inferior (MNQ20) Somssich-hégy 2, Hungría (Jánossy, 1983b). El registro de la especie con asignación completa (excluyendo asignaciones con cf. o aff.) procede del Pleistoceno Medio de la localidad china de Zhoukoudian (Hou, 1993), y su siguiente registro aparece en el inicio del Pleistoceno Superior de Binagady, Azerbaiyán (Panteleyev & Burchak-Abramovich, 2000). El registro de *Aquila adalberti* es mucho más moderno, hasta hace poco databa del Holoceno (referencias en González, 2008), aunque recientemente Rodríguez-Hidalgo y colaboradores han adelantado la presencia de *Aquila adalberti* (cf. *Aquila adalberti*) al Pleistoceno Superior (Châtelperroñense) en Cova Foradada (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2018).

Aquila adalberti se consideró inicialmente una subespecie de *Aquila heliaca*, más tarde

	Longitud total	Anchura proximal	Anchura de la diáfisis en la mitad	Anchura distal
<i>Gypaeus barbatus</i> ¹	93,4-98,6			
<i>Aegypius monachus</i> ¹	119,5-141,3			
<i>Gyps fulvus</i> ¹	104,3-120,0			
<i>Haliaeetus leucocephalus</i> ²	84,9-97,2	19,4-23,7		23-25,6
<i>Haliaeetus albicilla</i> ³	93,0-106,0	19,5-24	10,0 -12,0	22,2-27,5
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Oahu-Molokai) ⁴	90,4		12,9	25,2
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Maui) ⁴	90,6	21,4	12,4	24,2
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Formentera) ⁵	95,64	22,5		24,5
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Es Pouas) ⁶	102,7-107-2			
<i>Haliaeetus albicilla</i> ⁷	92-107,7			
<i>Aquila chrysaetos</i> ²	95,9-106,9	20,9-24,5		22,9-28,8
<i>Aquila chrysaetos</i> ⁸	95-112,1	19-25,6	8,4-12,5	21,8-27,3
<i>Aquila chrysaetos</i> ¹	101-121,4			
<i>Aquila adalberti</i> ¹	90,9-100,5			
<i>Aquila heliaca/adalberti</i> ⁸	92-95,6	17,8-21,1	8,4-10,2	19,5-23,1
<i>Aquila fasciata</i> ¹	94,6-107			
<i>Aquila fasciata</i> ⁸	92,8-105,6	17-19,8	7,8-10	18,7-21,9
<i>Aquila nipaloides</i> ⁸	104-120	19,6-24	9,8-11,3	22,3-24,8
<i>Aquila nipalensis</i> ⁸	90,3-103,4	17,9-21,3	8,4-10,4	19,5-23,1
<i>Aquila rapax</i> ⁸	80,8-81,2	15,1-15,9	7,5	16,9-18,9
<i>Circus gallicus</i> ¹	86,3-100,8			
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9d F26)				22,1
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9d G26)				25,6
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9d G27)				25
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9d I31)		21		
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9c I31)		21		
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9c J31)				24,6
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE9c K29)		23,4		
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE10 I22)		23,4		
<i>Haliaeetus albicilla</i> (TE12 E30)	102	23	11,5	25,9
<i>Aquila</i> sp. (TE9c K30)				24,9
<i>Aquila</i> sp. (TE12 G30)	122	22	11,3	
<i>Aquila</i> cf. <i>heliaca</i> (TE9d G30)				20,5
<i>Aquila</i> cf. <i>heliaca</i> (TE9a K30)	97	19,5	10,5	20

Tab. 5: Medidas de los tarsometatarsos de Accipitriformes recuperados en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca.. (1) García-Matarranz, 2013; (2) McNall (On line); (3) Boessneck, 1985; (4) Olson & James, 1991; (5) Alcover *et al.*, 2004; (6) Guerra-Rodríguez, 2015; (7) Jánossy, 1985; (8) Louchart *et al.*, 2005.

algunos autores apoyaron la idea de que se trataba de una especie diferente (Hiraldo *et al.*, 1976; González *et al.*, 1989; González, 2012). Los análisis genéticos sitúan la separación de las dos especies a finales del Pleistoceno Superior o inicios del Holoceno, habiéndose producido hibridación posteriormente (Martínez-Cruz & Godoy, 2007). Estos análisis junto con el estudio del registro paleontológico de las dos especies apoyan de nuevo la teoría de que *Aquila adalberti* sea una subespecie de *Aquila heliaca* (González, 2008). El registro de este taxón en la Sima del Elefante representaría la señal más antigua de presencia de águila imperial en la península ibérica. Siendo prácticamente contemporánea al primer indicio de la presencia de la especie en Somssich-hégy 2. Estos dos registros podrían corresponder con un ancestro común del complejo *Aquila heliaca/adalberti*.

	Longitud	Anchura proximal	Taxón	nº en el gráfico
TE7 H23	32,5	17	<i>Haliaeetus albicilla</i>	1
TE7c L28	30	14,5	<i>Aquila cf. heliaca</i>	2
TE9d G27	32	17	<i>Haliaeetus albicilla</i>	3
TE9d G29 (1)	31,1	14	<i>Aquila cf. heliaca</i>	4
TE9d G29 (2)	31,9	15	<i>Aquila cf. heliaca</i>	5
TE9d H29	31,5	14,5	<i>Aquila cf. heliaca</i>	6
TE9c I26	33	17,5	<i>Haliaeetus albicilla</i>	7
TE9c K29	34,5	18,9	<i>Haliaeetus albicilla</i>	8
TE9a K30	27	12,5	<i>Aquila cf. heliaca</i>	9
TE9b L31	33	18	<i>Haliaeetus albicilla</i>	10
TE10 G27	26,7	13	<i>Aquila cf. heliaca</i>	11

Tab. 6: Medidas de las falanges I del dedo II del pie de los restos fósiles de las aves rapaces de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Las medidas se expresan en mm.

4.1.4 Orden Falconiformes Sharpe, 1874

Género *Falco* Linnaeus, 1758

Falco sp.

Material: **TE7:** 2 restos (tibiotarso proximal, tarsometatarso distal).

Falco peregrinus Tunstall, 1771

Material: **TE9c:** 1 resto (húmero distal).

Descripción: el húmero tiene la morfología típica los Falconiformes, con la inserción del músculo pronator brevis cerca del margen anterior del epicóndilo ventral, y la impresión del músculo braquial amplia y orientada paralelamente a la diáfisis del hueso (Bocheński & Tomek, 2009). La morfología del húmero y sus dimensiones junto con el uso de anatomía comparada han permitido asignar los restos a esta especie (**Fig. 5e**).

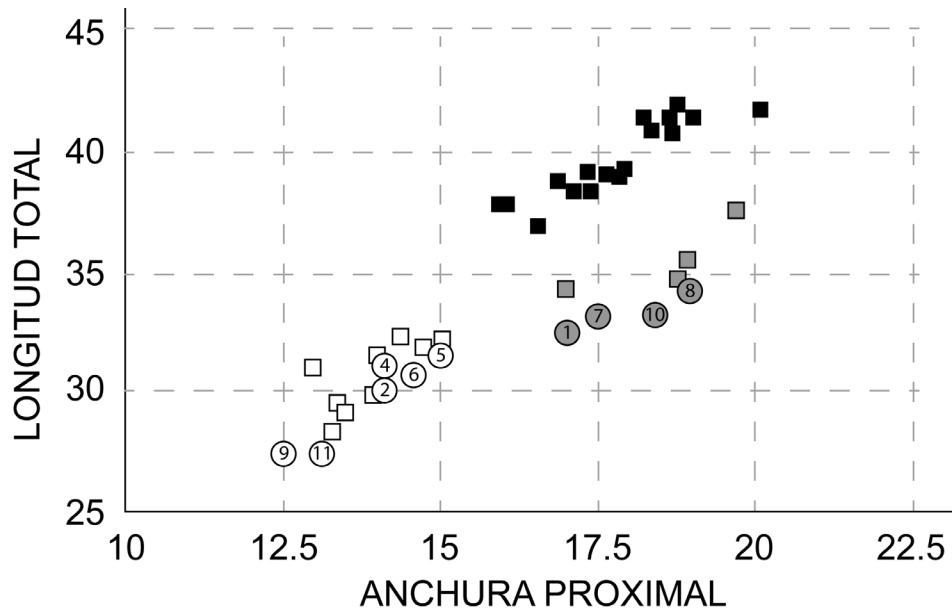
Hábitat actual y observaciones: el halcón peregrino aparece en áreas abiertas, y cría en zonas de acantilados (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de la especie procede del yacimiento rumano de Betfia 2 (Čapek, 1917) con una edad similar al de los niveles inferiores de la Sima del Elefante.

Falco tinnunculus Linnaeus, 1758

Material: **TE9c:** 1 resto (húmero distal); **TE13:** 1 resto (ulna distal).

Descripción: los restos tienen la morfología típica de las aves rapaces de pequeño tamaño, concretamente de los falconiformes, la ulna presenta un tubérculo carpal y un cóndilo ventral grandes, y un cóndilo dorsal más pequeño que en otras rapaces pequeñas (Solti, 1996). La morfología de los restos y sus dimensiones (anchura distal de la ulna 6.3mm y anchura distal del húmero 10mm), junto con el uso de anatomía comparada han permitido asignar los restos a esta especie (**Fig. 5j**).

Hábitat actual y observaciones: Especie ya identificada en la secuencia de la Sima del Elefante por Sánchez-Marco (2018a). El cernícalo vulgar habita áreas abiertas con arbolado disperso y matorral, también en zonas abruptas (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de la especie procede del yacimiento de Beremened 15 (MN16), en Hungría (Jánossy, 1987). Es



□ *A. adalberti* ■ *H. albicilla* ■ *A. chrysaetos*

Fig. 6: Diagrama con las medidas de longitud total y anchura proximal de las falanges I del dedo II de *Aquila* y *Haliaeetus* de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca, comparadas con medidas tomadas en ejemplares actuales (números correspondientes con la Tabla 6). Extraído y modificado de Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2018. Medidas expresadas en milímetros.

una especie común en el Pleistoceno Superior de la península ibérica (Tyrberg, 1998), pero el registro de la Sima del Elefante supone el más antiguo de la especie en la misma.

4.1.5 Orden Gruiformes Bonaparte, 1854

Género *Rallus* Linnaeus, 1758

Rallus aquaticus Linnaeus, 1758

Material: **TE9c:** 3 restos (un húmero completo y dos distales).

Descripción: húmeros con la morfología típica de lo Rallidae, la epífisis distal es estrecha, el proceso flexorio se extiende más distalmente que el cóndilo ventral (Gilbert *et al.*, 1981) el final de la cresta que bordea la impresión del músculo braquial está marcado por un pequeño tubérculo (Cohen & Serjeantson, 1996). El tamaño de los restos (longitud total del húmero 39,9mm) y el uso de anatomía comparada han permitido asignar los restos a este taxón (**Fig. 7a**).

Hábitat actual y observaciones: el rascón habita áreas de aguas continentales poco profundas, con presencia de carrizales (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de la especie procede del MN15 del yacimiento húngaro de Csarnóta 2 (Jánossy, 1979). Hasta ahora el registro más antiguo de la península ibérica de *Rallus aquaticus* procedía de otro yacimiento de la sierra de Atapuerca, Galería, del Pleistoceno Medio (Sánchez-Marco, 1999a), por lo tanto el registro de esta especie en la Sima del Elefante representa el registro más antiguo en la península ibérica.

Género *Gallinula* Brisson, 1760

Gallinula chloropus Linnaeus, 1758

Material: **TE9c**: 1 resto (húmero distal).

Descripción: Al igual que en el caso anterior la morfología general corresponde con la de la familia Rallidae, dentro del orden Gruiformes (**Fig. 7c**). El uso de anatomía comparada ha permitido asignar este resto a *Gallinula chloropus*.

Hábitat actual y observaciones: la polla de agua aparece en zonas cercanas a cuerpos de agua con densa cobertura vegetal (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo de la especie procede del MN16 de Bobila Ordis (Mayr & Gregor, 1999).

4.1.6 Orden Charadriiformes Huxley, 1867

Charadriiformes indet.

Material: **TE9a**: 1 resto.

Género *Calidris* Merrem, 1804

Calidris sp.

Material: **TE9c**: 1 resto (carpometacarpo completo).

Descripción: carpometacarpo con la morfología estrecha y aplanada de los Charadriiformes (Cohen & Sergeantson, 1996) (**Fig. 7d**). El uso de la anatomía comparada ha permitido asignar el carpometacarpo al género *Calidris*.

Hábitat actual y observaciones: los correlimos son aves que suelen habitar cerca de zonas de agua (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo del género procede del Mioceno de la República Checa (Mlíkovský, 2002). En la península ibérica el registro más antiguo procedía del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería, también en Atapuerca (Sánchez-Marco, 1999a). Por lo tanto, la presencia de *Calidris* sp. en la Sima del Elefante supone el registro más antiguo del género en la península ibérica.

Género *Gallinago* Brisson, 1760

Gallinago sp.

Material: **TE9c**: 1 resto (húmero distal); **TE9b**: 1 un resto (húmero distal).

Descripción: húmeros distales con la morfología típica de los Charadriiformes, el proceso supracondilar dorsal es prominente, y la fosa braquial es poco profunda (Cohen & Serjeantson, 1996) (**Fig. 7b**). La talla y la anatomía comparada han permitido asignar los húmeros a al género *Gallinago*.

Hábitat actual y observaciones: las agachadizas son aves típicas de prados húmedos (Svensson *et al.*, 2010). Los primeros registros del género proceden del Mioceno de Hungría (Mlíkovský, 2002). El registro del género más antiguo de la península procedía del Pleistoceno Medio de Atapuerca, en Galería (Sánchez-Marco, 1999a), la identificación del género *Gallinago* en la Sima del Elefante adelanta su presencia en la península hasta el Pleistoceno Inferior.



Fig. 7: Restos de Gruiformes, Charadriiformes y Columbiformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. **a)** *Rallus aquaticus*, húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); **b)** *Gallinago* sp., húmero izquierdo, vista anterior (TE9c); **c)** *Gallinula chloropus*, húmero derecho, vista anterior (TE9c); **d)** *Calidris* sp., carpometacarpo derecho, vista anterior (TE9c). Restos de *Columba livia/oenas*: **e)** coracoides izquierdo, vista ventral (TE13); **f)** húmero derecho, vista posterior (TE10); **g)** carpometacarpo derecho, vista anterior (TE9c); **h)** tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE13).

4.1.7 Orden Columbiformes Latham, 1790

Género *Columba* Linneus, 1758

Columba livia/oenas Gmelin, 1789/Linnaeus, 1758

Material: **TE7:** 1 resto (húmero distal); **TE9d:** 1 resto (ulna completa); **TE9c:** 8 restos (coracoides completo, húmero proximal y húmero distal, carpometacarpo completo, fragmento de esternón, dos fémures distales y tarsometatarso distal); **TE10:** 2 restos (húmero y ulna completos); **TE13:** 4 restos (coracoides completo, coracoides distal, ulna completa, tarsometatarso completo); **TE14:** 2 restos (carpometacarpo distal y tarsometatarso distal).

Descripción: Los restos recuperados son morfológicamente similares a los de la familia Columbidae (Fick, 1974). En el coracoides la facies articular clavicular forma un gancho en vista ventral, y en vista medial el límite del proceso procoracoideo no sobresale más que el límite de la facies articular clavicular (**Fig. 7e**). El húmero presenta una epífisis proximal ensanchada, con una cresta deltopectoral triangular (**Fig. 7f**). El olecranon en la ulna es recto, sin inflexión en el contacto con el cótilo ventral. El lado ventral del hueso metacarpal menor está separado del borde de la tróclea carpal en el carpometacarpo, y la parte distal del surco tendineo está cerca del espacio intermetacarpal (**Fig. 7g**). En el tarsometatarso la tróclea metatarsal II se estrecha medialmente (**Fig. 7h**). Las dimensiones de los restos han permitido asignarlos a *Columba livia/oenas* (Tomek & Bocheński, 2009).

Hábitat actual y observaciones: Este taxón ya había sido identificado en la Sima del Elefante (Sánchez-Marco, 2018a). La paloma bravía (*Columba livia*) cría en cuevas y acantilados y la paloma zurita (*Columba oenas*) lo hace preferiblemente en zonas arboladas, aunque eventualmente también puede hacer uso de acantilados (Svensson *et al.*, 2010). El registro más antiguo del género *Columba* en la península ibérica procede del yacimiento de las Higuieruelas (Sánchez-Marco, 2009).

4.1.8 Orden Strigiformes Wagler, 1830

Género *Bubo* Linnaeus, 1758

Bubo sp.

Material: **TE (sin nivel)**: 8 restos (un tibiotarso proximal y uno distal, dos tarsometatarsos distales, dos falanges y dos falanges ungueales).

Descripción: los restos recuperados corresponden con los de una rapaz nocturna de gran tamaño (Bocheński & Tomek, 2009). El tibiotarso no presenta puente supratendineo sobre el canal extensorio (**Fig. 5f**), en el tarsometatarso la tróclea metatarsal III tiene una longitud similar a la de las otras trócleas (**Fig. 5g**). El tamaño de los restos y el uso de anatomía comparada han permitido asignarlos al género *Bubo*.

Hábitat actual y observaciones: el búho real reside en áreas de bosque con presencia de roquedos y acantilados (Svensson *et al.*, 2010). Una especie extinta de búho ha sido descrita en el Pleistoceno Inferior de la península ibérica, en el yacimiento de Cal Guardiola: *Bubo ibericus*, además otra especie diferente está presente en el Pleistoceno Inferior de Italia (Meijer *et al.*, 2016). Estas especies están descritas en base a tarsometatarsos completos, y los recuperados en la Sima del Elefante son fragmentos distales, lo que hace difícil su comparación. En la península ibérica el registro más antiguo hasta ahora del género *Bubo* procedía de Huéscar (Sánchez-Marco, 1989).

Género *Athene* Boie, 1822

Athene noctua Scopoli, 1769

Material: **TE9**: 1 resto (tibiotarso distal); **TE9c**: 2 restos (tarsometatarso completo y

tarsometatarso distal); **TE9b**: 1 resto (tarsometatarso distal).

Descripción: los restos recuperados corresponden con los de una rapaz nocturna de pequeño tamaño (Bocheński & Tomek, 2009). Sus características son similares a las antes descritas para este orden, el tibiotarso no presenta puente supratendineo y en el tarsometatarso la troclea del metatarso III tiene una longitud similar a la de las otras trócleas. El uso de anatomía comparada ha permitido asignar los restos a *Athene noctua* (**Fig. 5k**).

Hábitat actual y observaciones: el mochuelo habita principalmente en áreas abiertas (Svensson *et al.*, 2010). En los yacimientos de Atapuerca se ha identificado en el Pleistoceno Medio de Galería (Sánchez-Marco, 1999a), su presencia en la Sima del Elefante supone el registro más antiguo de la especie en la península ibérica.

4.1.9 Orden Passeriformes Linnaeus, 1758

Material: **TE7**: 85 restos; **TE9**: 2 restos; **TE9d**: 3 restos; **TE9c**: 46 restos; **TE9b**: 5 restos; **TE9a**: 5 restos; **TE10**: 7 restos; **TE11**: 3 restos; **TE12**: 16 restos; **TE14**: 2 restos.

Familia Alaudidae Vigors, 1825

Material: **TE7**: 3 restos (tres humeros proximales)

Descripción: en análisis preliminar de los restos (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a) los restos fueron asignados a *Galerida cristata* y *Lullula arborea*, no obstante al revisar el material se ha decidido asignar estos restos únicamente a nivel de familia debido a su estado de conservación. Los humeros presentan una fosa neumoaconeal bien desarrollada, y una fosa tricpital reducida. La fosa neumoaconeal está pneumatizada, característica de la familia Alaudidae (Jánossy, 1983a).

Familia Motacillidae Horsfield, 1821

Material: **TE7**: 2 restos (dos humeros proximales)

Descripción: En la primera revisión del material estos humeros proximales se asignaron a las especies *Anthus campestris* y *Motacilla cinerea* (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a), al revisar el material, debido a su estado de conservación, se ha decidido asignar el material simplemente a nivel de familia. Los humeros presentan dos fosas completamente unidas, característica de varios grupos de passeriformes (Fringillidae, Motacillidae, Prunellidae, Remizidae, Aegithalidae) (Jánossy, 1983a). El tamaño y la morfología de los restos permite asignarlos a la familia Motacillidae.

Familia Turdidae Rafinesque, 1815

Género *Turdus* Linnaeus, 1758

Turdus sp.

Material: **TE7**: 6 restos (6 humeros proximales); **TE9c**: 1 resto (húmero completo); **TE9b**: 1 resto (húmero completo); **TE12**: 2 restos (dos humeros proximales); **TE13**: 1 resto (húmero

completo).

Descripción: humeros con una barra medial reducida, que no separa por completo las dos fosas (Jánossy, 1983a). El tamaño de los restos permite asignarlos al género *Turdus*. No obstante asignar métricamente los restos a una de las especies de *Turdus* no ha sido posible, debido a su alto grado de solapamiento en el tamaño (Wójcik, 2002).

Hábitat actual y observaciones: los túrdidos son aves que aparecen generalmente en áreas arboladas o de bosque (Svensson *et al.*, 2010). Los registros más antiguos del género *Turdus* proceden del Mioceno de Hungría (Mlíkovský, 2002).

Familia Muscicapidae Flemming, 1822

Material: **TE7**: 1 resto (húmero proximal).

Descripción: este fragmento de húmero fue asignado en un primer análisis a *Muscicapa* sp. (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a), pero debido a su estado de conservación se ha decidido dejar la asignación a nivel de familia. El húmero presenta las dos fosas bien desarrolladas separadas por la barra medial. La fosa tricipitales menos profunda que la fosa neumoaonea (Jánossy, 1983a).

Familia Paridae Vigors, 1825

Material: **TE9c**: 2 restos (dos húmeros proximales).

Descripción: los húmeros presentan las dos fosas bien desarrolladas, presentando la tricipital pneumatización, separadas por la barra medial (Jánossy, 1983a).

Familia Corvidae Leach, 1820

Material: **TE7**: 17 restos; **TE9**: 3 restos; **TE9d**: 19 restos; **TE9c**: 311 restos; **TE9a**: 6 restos; **TE10**: 6 restos; **TE12**: 1 resto; **TE13**: 1 resto.

	COR	SCA	RAD	HUM	ULN	CMC	FEM	TBT	TMT	MAN	VER	PDA	PEL	STE	FAL	F.UN	CUA	FUR
TE7	19	7	2	35	45	22	19	23	19		10	5	5	1	1	3	1	1
TE9	7	6	1	9	10	20	10	13	11		6	1	1		6	7	5	
TE9e	5	1	2	2	6	3	2		2					1			1	
TE9d	23	6	8	41	69	53	32	29	36		4	6			10		3	4
TE9c	475	236	114	614	1223	893	671	673	939	15	322	143	41	39	203	147	87	33
TE9b	11	1		12	35	17	12	16	18		2	3			2	6		
TE9a	26	3	1	18	35	28	16	24	34		13	4		4	6	5	2	
TE10	7	6	3	6	14	8	3	15	19			3		3	3	5	2	
TE11	1			3	5	1	3	2	3		1	2			1	1	1	
TE12	10	4	1	13	29	16	12	13	15		3	3		2	2	3		1
TE13					2	2	2	1	1						2			
TE16							2	1										

Tab. 7: Restos de *Corvus* cf. *pliocoenus* recuperados en cada uno de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Expresados en número de restos identificados. COR: coracoides, SCA: escápula, RAD: radio, HUM: húmero, ULN: ulna, CMC: carpometacarpo, FEM: fémur, TBT: tibiotarso, TMT: tarsometatarso, CRA: cráneo, MAN: mandíbula, VER: vértebra, PDA: falange alular, PEL: pelvis, STE: esternón, FAL: falange, F.UN: falange ungual, CUA: cuadrado, FUR: fúrcula.

Género *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus pliocaenus (Portis, 1889)

Corvus cf. *pliocaenus*

Material: **TE7**: 218 restos; **TE9**: 113 restos; **TE9e**: 25 restos; **TE9d**: 324 restos; **TE9c**: 6868 restos. **TE9b**: 135 restos; **TE9a**: 219 restos; **TE10**: 97 restos; **TE11**: 24 restos; **TE12**: 127 restos; **TE13**: 11 restos; **TE16**: 3 restos. (Tab. 7).

Descripción: En un primer análisis del material se asignó parte de los restos del nivel TE7 a las especies *Corvus frugilegus*, *Corvus frugilegus/corone* y *Corvus corax antecorax* debido a su tamaño (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a), un estudio profundo de todo el material de la serie ha permitido ver que se trata de restos de un mismo taxón, *Corvus* cf. *pliocaenus*.

Se trata de un córvido de talla grande, menor que *C. corax antecorax* y mayor que *C. corone* y *C. frugilegus*, con un tarsometatarso inusualmente largo (Fig. 8). El tamaño medio de los restos es similar en general a los descritos en Pirro Nord (Bedetti & Pavia, 2013) y Cava Sud (Pavia & Bedetti, 2013) de la especie *C. pliocaenus* del Pleistoceno Inferior de Italia. No obstante la ausencia de un tarsometatarso completo en estos yacimientos impide la asignación completa de los restos de la Sima del Elefante a esta especie. Una descripción detallada de los cuervos de la Sima del Elefante se presenta en el Capítulo 3.

Hábitat actual y observaciones: El primer registro de *Corvus pliocaenus* procede del Pleistoceno Inferior italiano de Valdarno (Portis, 1889), posteriormente se describió una subespecie en Francia (Mourer-Chauviré, 1975), *Corvus pliocaenus janossy*. La especie fue puesta en sinonimia con *Corvus corone*, por razones únicamente de tamaño (Mlíkovský, 2002), pero recientemente se ha descrito material perteneciente a *Corvus pliocaenus* en Italia, reforzando la validez de la especie (Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013). El registro de *Corvus pliocaenus* en Elefante supone el primer y único registro de la especie en la península ibérica. Un análisis más detallado del registro de la especie se presenta en el Capítulo 3.



Fig. 8: Restos de Passeriformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. *Corvus* cf. *pliocaenus*: **a**) coracoides derecho, vista ventral (TE9c); **b**) húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); **c**) ulna izquierda, vista ventral (TE9c); **d**) carpometacarpo izquierdo, vista posterior (TE9c); **e**) fémur izquierdo, vista posterior (TE9c); **f**) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE9c); **g**) *Coccothraustes coccothraustes*, mandíbula, vista inferior (TE9c).

Familia Fringillidae Leach, 1820

Género *Coccothraustes* Brisson, 1760

Coccothraustes coccothraustes Linnaeus, 1758

Material: **TE9c**: 1 resto (mandíbula).

Descripción: mandíbula robusta, con fenestra mandibular y un perfil muy característico, descrito por Moreno (1985) (**Fig. 8g**).

Hábitat actual y observaciones: el picogordo es un ave típica de bosques maduros (Svensson *et al.*, 2010). Su registro más antiguo procede del yacimiento de la Pedrera de s'Onix (Alcover *et al.*, 1981). En la península su aparición en la Sima del Elefante supone el registro más antiguo.

4.2 Tafonomía

La mayor parte de los restos recuperados en la Sima del Elefante están fracturados, pero estas fracturas se producen durante la excavación y extracción de los mismos, debido al cambio de las condiciones y a la naturaleza frágil, que dificulta en muy alto grado la recuperación óptima de los mismos (Huguet, 2007). La mayor parte de los restos de ave aparecen completos en el yacimiento, incluso en conexión o semiconexión anatómica (**Fig. 9**). Por esta razón



Fig. 9: Restos de *Haliaeetus albicilla* en el nivel TE7 en la Sima del Elefante en semiconexión anatómica. Fotografía de Xosé Pedro Rodríguez del Equipo de Investigación de Atapuerca.

los parámetros de proporciones entre elementos completos y fracturados no ha sido aplicado, y se ha calculado el número mínimo de elementos para cada elemento de cada taxón a la hora de aplicar los ratios de elementos del ala vs elementos de la pata, elementos distales vs elementos proximales y elementos del esqueleto axial vs elementos del esqueleto apendicular.

Dentro de los córvidos solo un taxón de ha sido identificado a nivel de especie, *Corvus cf. pliocaenus*. Muchos restos han sido asignados a Corvidae indet., ya que debido a la problemática de recuperación descrita en el anterior párrafo. Debido a que el único taxón identificado es *Corvus cf. pliocaenus* y los restos que no han sido asignados a nivel de especie tienen un tamaño similar podemos afirmar que probablemente los restos de córvidos no asignados a ninguna especie pertenezcan a *Corvus cf. pliocaenus*. Por ello a la hora de realizar los análisis tafonómicos se les a

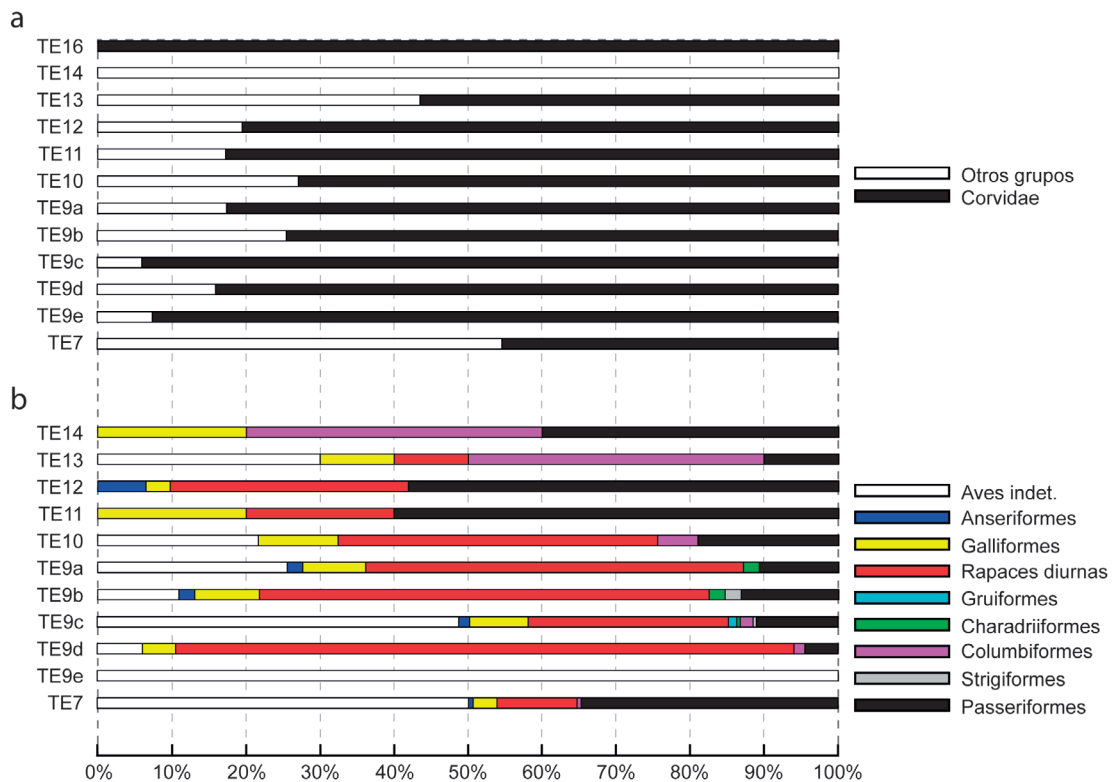


Fig.10: Abundancia relativa de los grupos de aves presentes en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. **a)** Abundancia relativa de los córvidos respecto a todos los demás grupos de aves en los diferentes niveles analizados; **b)** abundancia relativa de los grupos de aves sin la representación de los córvidos a lo largo de los niveles analizados. El grupo “rapaces diurnas” incluye a los Accipitriformes y Falconiformes, el grupo “Passeriformes” incluye a todos los passeriformes no córvidos.

tratado como un solo grupo.

Los córvidos son con mucha diferencia el grupo más abundante en la secuencia de la Sima del Elefante, llegando a representar el 94% de los restos en el subnivel TE9c (**Fig. 10a**). En TE16 representan el 100% y sólo están ausentes en las unidades TE14 y TE15, aunque en estos tres niveles superiores el número de restos de ave recuperados es muy bajo (menos de 10 restos), y por ello no se pueden extraer conclusiones al respecto de la diversidad de la asociación o al origen de la acumulación.

El siguiente grupo en abundancia son las rapaces diurnas (Accipitriformes y Falconiformes), seguido de las Columbiformes (**Fig. 10b**). Tanto los córvidos como los Columbiformes tienden a formar colonias en cavidades y las aves rapaces también tienden a anidar en zonas de acantilados, esta puede ser una de las razones de que sean tan abundantes en la asociación.

Algunos de los restos presentan pátinas negras producidas por la precipitación de óxidos de manganeso (**Fig. 11c**), proceso relacionado con la presencia de humedad en la cueva (Courty *et al.*, 1989). No se han encontrado marcas de corte en restos de aves durante el desarrollo de este trabajo, pero la presencia de las mismas sí está registrada en el nivel TE9 (Huguet, 2007). Aisladamente (en menos del 10% de los restos) se han hallado en los restos de ave marcas producidas por la acción de depredadores, bien por mordiscos de carnívoro o

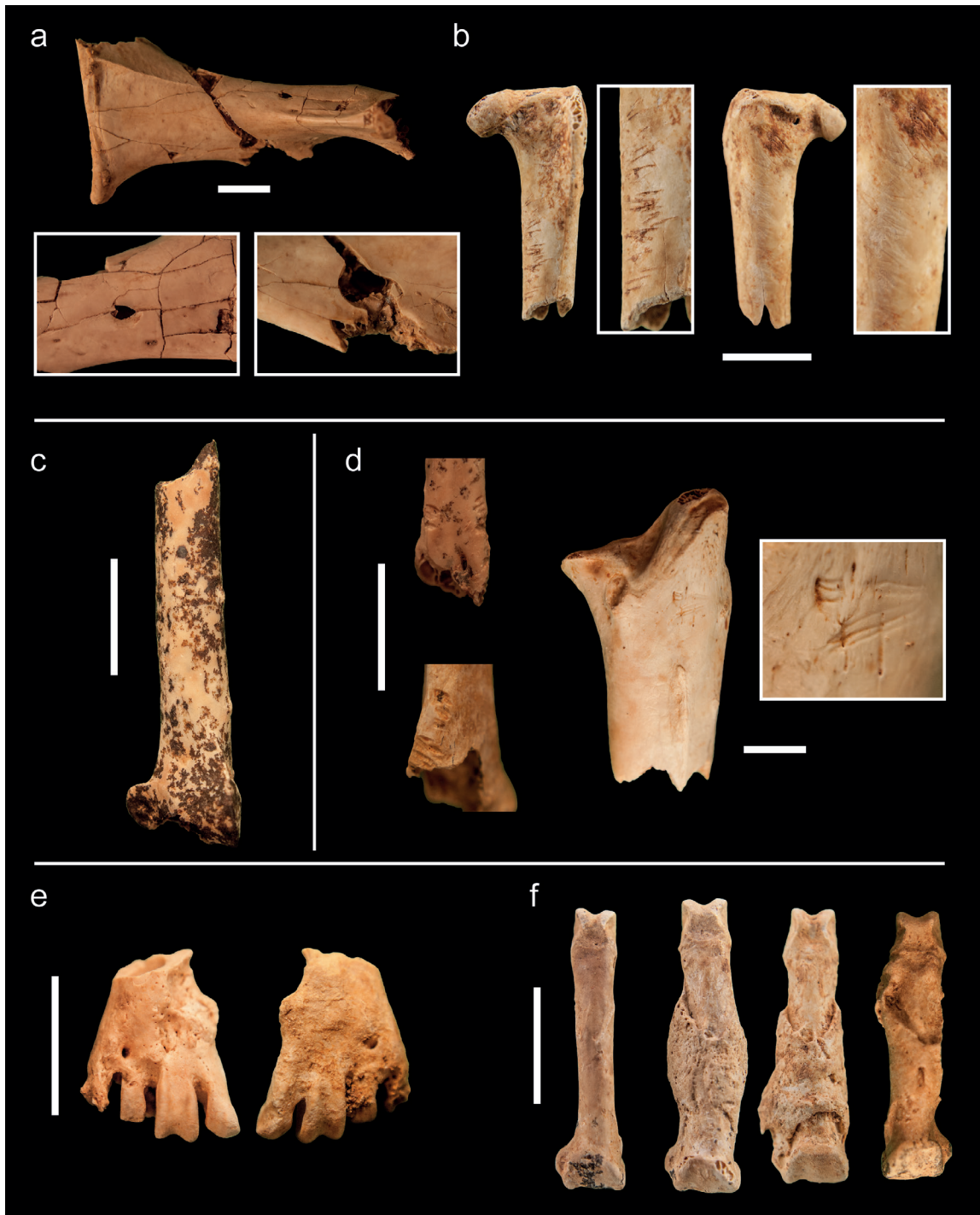


Fig. 11: Observaciones tafonómicas y patologías en los restos fósiles de Aves de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. **a)** Coracoides de rapaz con una punción producida por un mordisco o picotazo; **b)** fémur proximal de cuervo con marcas indeterminadas; **c)** ulna distal de cuervo con pátina negra de óxidos de manganeso; **d)** marcas de roedores sobre huesos largos de ave, y sobre una ulna proximal de pigargo; **e)** tarsometatarso de cuervo posiblemente afectado por polidactilia; **f)** falanges con recrecimientos anómalos de hueso (junto a una falange no patológica). La escala representa 1cm en todos los casos.

picotazos de rapaces (**Fig. 11a**). También en un escaso porcentaje de la muestra (inferior al 10%) aparecen marcas producidas por roedores (**Fig. 11d**), afectando tanto a restos pequeños, probablemente pertenecientes a cuervos, como a restos más grandes pertenecientes a *Haliaeetus albicilla*. Por último se ha identificado la presencia de estrías finas sobre las diáfisis de algunos

huesos, su presencia ha sido citada ya en el yacimiento en la tesis de Huguet (2007) y su origen es desconocido (**Fig. 11b**).

Han sido identificados restos afectados por patologías. Tres falanges presentan crecimientos anómalos de hueso (**Fig. 11f**) y se ha hallado un tarsometatarso distal de cuervo que podría estar afectado por polidactilia (**Fig. 11e**), patología relacionada con momentos de estrés durante el desarrollo del embrión o con la presencia de mutaciones en los progenitores (Crosta *et al.*, 2002).

Los análisis de proporciones entre grupos de elementos se han realizado por un lado contabilizando los elementos de todas las aves recuperadas y por otro contabilizando únicamente los cuervos. Cuando el número de restos lo ha permitido se han analizado también los restos de todas las aves menos los córvidos por separado, aunque estos son relativamente escasos en la secuencia. El objetivo de la repetición del análisis es observar posibles diferencias en el origen de la acumulación de los diferentes grupos.

El análisis de elementos de las alas (húmeros, ulnas y carpometacarpos) vs elementos de las patas (fémures, tibiotarsos y tarsometatarsos) (Ericson, 1987) refleja diferencias entre los diferentes niveles de la Sima del Elefante, pero no hay diferencias significativas entre los diferentes grupos (**Fig. 12**). En los niveles TE7, TE9b, TE9c, TE9d y TE12 los elementos de las alas predominan ligeramente sobre los de las patas, aunque estos no dominan de forma clara (no aparecen nunca en un porcentaje superior al 65%). Estos valores serían compatibles con la acumulación de egagrópilas de búho real y de restos no ingeridos de águila real. En el caso de los niveles TE9a y TE10 dominan ligeramente los elementos de las patas, aunque también aparecen en un porcentaje muy similar a los elementos de las alas (**Fig. 12**). Estos valores serían similares a los relacionados con la acumulación de egagrópilas de águila imperial.

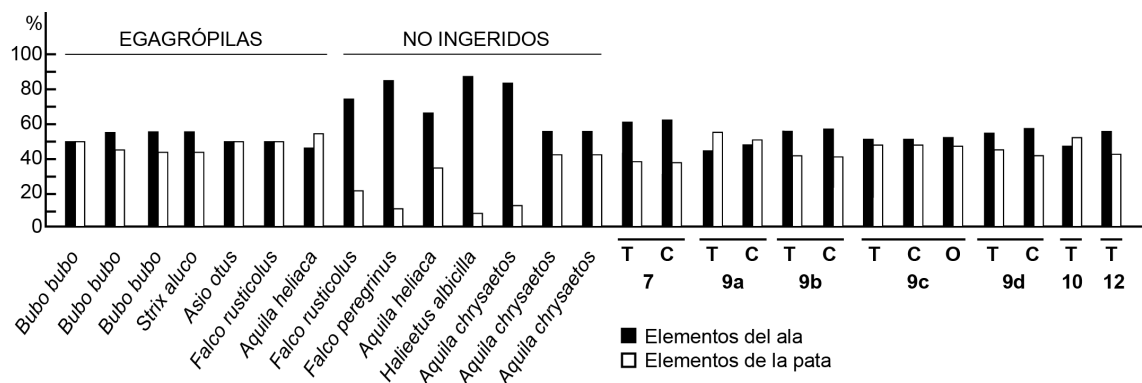


Fig. 12: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos de las alas y los elementos de las patas en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. T-todos, C-córvidos, O-otros (incluye todos los restos menos los córvidos). Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Laroulandie, 2000, 2002; Bocheński *et al.*, 1993, 1998, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg, 2003; Mlíkovský, 1996b; Bramwell *et al.*, 1987.

En el caso de los elementos proximales (escápulas, coracoides, húmeros, fémures y tibiotarsos) y los elementos distales (ulnas, radios, carpometacarpos y tarsometatarsos) (Bocheński & Nekrasov, 2001) los resultados no reflejan grandes diferencias entre los grupos, salvo en el caso del nivel TE9c, donde si se observa una importante diferencia entre el resultado

de los restos de córvidos y no córvidos (**Fig. 13**).

En todos los niveles la proporción entre elementos proximales y distales se acerca mucho al 50%-50%, valores compatibles con una acumulación del grupo I (Bocheński, 2005), que incluye egagrópilas de halcones y de águila imperial. La única señal que se sale de esta norma es la de los no córvidos del nivel TE9c, donde la proporción de elementos proximales es claramente superior a la de elementos distales, siendo compatible con la acumulación de restos no ingeridos por parte tanto de rapaces nocturnas como diurnas.

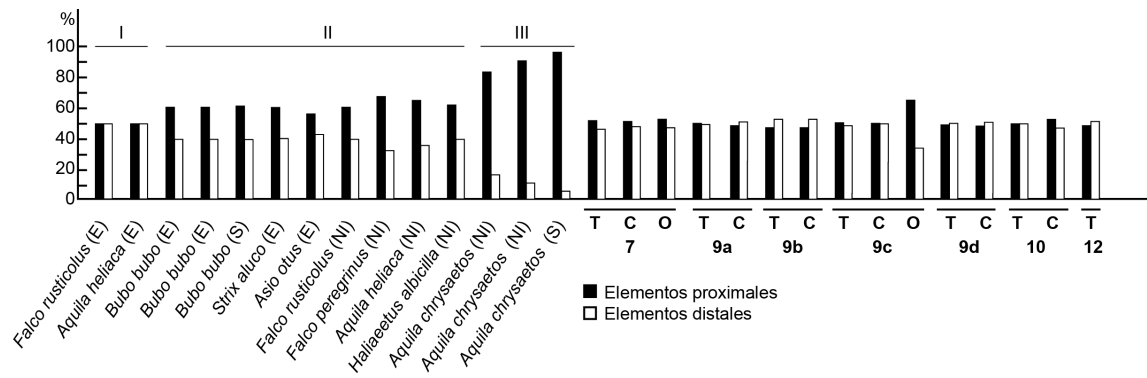


Fig. 13: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos proximales y los elementos distales en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. E-egagrópilas, S-subfósil, NI-no ingeridos, T-todos, C-córvidos, O-otros (incluye todos los restos menos los córvidos). Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Bocheński *et al.*, 1993, 1997, 1998, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg 2003; Mlíkovský, 1996b; Bramwell *et al.*, 1987.

En el caso de la proporción entre elementos del esqueleto axial y el esqueleto apendicular no se observan diferencias clara entre ninguno de los niveles de la secuencia, ni entre diferentes grupos (**Fig. 14**). En todos ellos la proporción de elementos del esqueleto apendicular es claramente superior a los elementos del esqueleto axial. Estos valores son compatibles con la acumulación de egagrópilas de rapaces nocturnas, halcones y águila imperial (Bocheński, 2005). No obstante es importante tener en cuenta que el análisis de los restos recuperados mediante lavado tamizado está en curso, y estos valores podrían estar relacionados con un sesgo metodológico, ya que restos de menor tamaño como las vértebras podrían encontrarse en una proporción mucho mayor durante el proceso de triado.

La acumulación de aves en la Sima del Elefante parece tener un origen variado, probablemente con varios agentes acumuladores, como halcones, águilas y rapaces nocturnas actuando en el ecosistema. La acción de rapaces diurnas, probablemente águilas ya había sido apuntada por Huguet (2007). La asociación de aves rapaces presentes en la Sima del Elefante es congruente con estos resultados.

Por otro lado la grandísima abundancia de los córvidos y su preservación podrían apuntar a la presencia de colonias de cría en la misma o en las cercanías, ya que no se observan prácticamente modificaciones en los restos y pueden aparecer en conexión o semiconexión anatómica (**Fig. 9**) (Laroulandie, 2010). Son aves carroñeras pero también cazadoras activas, pudiendo preñar prácticamente sobre todos los tipos de vertebrados, incluyendo otras aves. Aunque no hay trabajos donde se analice el estado de conservación de los restos de aves en egagrópilas o restos no ingeridos de cuervo no se puede descartar que parte de la acumulación

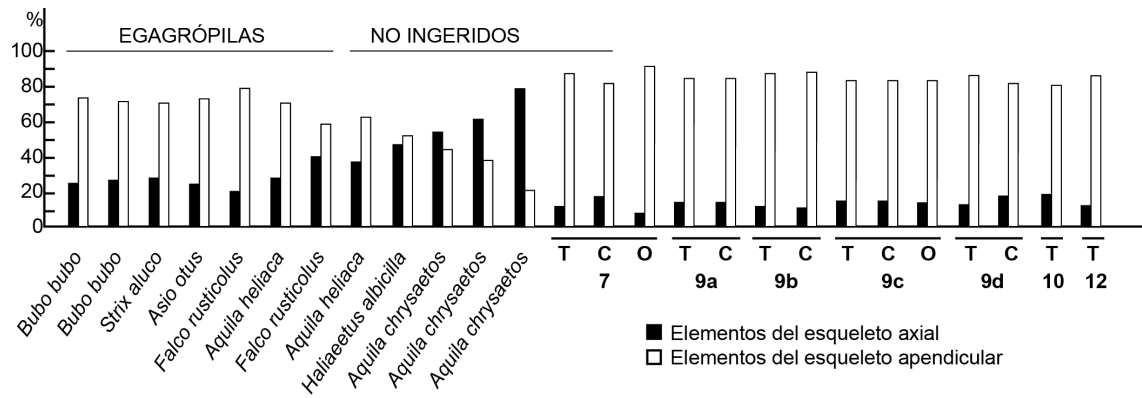


Fig. 14: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos del esqueleto axial y el esqueleto apendicular en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. T-todos, C-córvidos, O-otros (incluye todos los restos menos los córvidos). Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Laroulandie, 2000, 2002; Bocheński *et al.*, 1993, 1998, 1997, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg, 2003; Mlíkovský, 1996b; Bramwell *et al.*, 1987.

de aves pueda ser debida a la acción de los cuervos.

El origen tafonómico de otros grupos abundantes en la asociación de la Sima del Elefante es variado. En el caso de los anfibios y reptiles parece que la acumulación se debe principalmente a su muerte dentro de la cueva (Blain *et al.*, 2010). La acumulación de los quirópteros tiene el mismo origen, debiéndose a la muerte de murciélagos de forma natural dentro de la cueva que habitaban (Galan *et al.*, 2016a).

Los demás pequeños mamíferos presentan un origen distinto, el culpable de la acumulación en el nivel TE9 parece ser *Strix aluco* (interactuando en ocasiones con otros predadores) (Bennàsar *et al.*, 2016). En el nivel TE10 el responsable sería de nuevo *Strix aluco*, mientras que en los niveles TE11 y TE12 el responsable sería *Bubo bubo* (Bennàsar, 2010). En general la asociación faunística de la Sima del Elefante es congruente con la acción de las rapaces presentes (los abundantes conejos podrían haber sido acumulados por el águila imperial, entre otros, y los peces por el pigargo). En este punto sería importante de nuevo tener en cuenta a los cuervos como posibles acumuladores de microfauna ya que se trata de su predador potencial más abundante de la Sima del Elefante. Egagrópilas de cuervo grande (*Corvus corax*) con micromamíferos si han sido analizadas tafonómicamente (Laudet & Selva, 2005). Los resultados reflejan que el cuervo grande quedaría dentro de las categorías 1 a 3 de Andrews (1990), es decir, que el patrón de señales que dejan sobre los restos de microvertebrados es similar al dejado por rapaces nocturnas (Laudet & Selva, 2005), grupo considerado responsable de la acumulación de la microfauna en los niveles inferiores de la Sima del Elefante. Por ello sería interesante barajar en futuros análisis de tafonomía sobre pequeños mamíferos en este yacimiento al cuervo como potencial predador.

La presencia de grupos de aves nidificando en la cueva o sus cercanías se refleja en la presencia de cáscaras de huevos, el análisis de las mismas permitirá conocer que grupo o grupos nidificaban en las cercanías u ocupaban la Sima del Elefante.

4.3 Reconstrucción paleoambiental

La asociación de aves identificada en los niveles inferiores de la Sima del Elefante refleja la presencia de cuerpos de agua cercanos a la cueva, al igual que ocurre con otros vertebrados analizados en los mismos niveles. Destaca la presencia de aves fuertemente relacionadas con el agua en prácticamente todos los niveles analizados (por ejemplo Anseriformes, Charadriiformes o *Haliaeetus albicilla*). Esta presencia de agua queda reflejada también por la presencia de mamíferos fuertemente asociados a este medio, como hipopótamos (Rosas *et al.*, 2004) y castores (Cuenca-Bescós *et al.*, 2017) entre otros.

El método de Ponderación de Hábitats (Evans *et al.*, 1981; Andrews, 2006) ha sido aplicado a las asociaciones de aves de los niveles analizados. Los valores otorgados a cada especie se reflejan en la **Tabla 8**.

	OD	OH	WO	RO	WA
<i>Anas</i> sp.					1
<i>Aquila</i> cf. <i>heliaca</i>	0,5		0,5		
<i>Haliaeetus albicilla</i>			0,2	0,1	0,7
<i>Falco peregrinus</i>	0,8			0,2	
<i>Falco tinnunculus</i>	0,8		0,2		
<i>Gallinago</i> sp.		0,3			0,7
<i>Gallinula chloropus</i>			0,1		0,9
<i>Rallus aquaticus</i>		0,1			0,9
<i>Bonasa</i> sp.			1		
<i>Coturnix coturnix</i>	1				
<i>Athene noctua</i>	0,5	0,5			
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>			1		
<i>Corvus</i> cf. <i>pliocaenus</i>			0,7	0,3	

Tab. 8: Preferencias de hábitat para cada taxón utilizado en la ponderación de hábitats.

Al igual que ocurre con los quirópteros los resultados de la ponderación de hábitats reflejan también la presencia de bosques de forma más abundante que en los resultados para herpetofauna y micromamíferos (**Fig. 15**). En el caso de los quirópteros la razón de esta diferencia es, en primer lugar, que al ser los bosques las principales áreas de forrajeo de los murciélagos europeos este hábitat aparece sobrerrepresentado en este tipo de análisis, y en segundo lugar a que la asociación de quirópteros no es una representación proporcional de la paleocomunidad, al ser mucho más abundantes los murciélagos de cueva que murieron dentro de la cavidad, y que presentan una gran preferencia por las áreas boscosas (Galán *et al.*, 2016a).

En el caso de las aves la sobrerrepresentación de las áreas boscosas podría tener una razón similar, al ser el cuervo el taxón más abundante en casi todos los niveles (llegando a representar más del 90% de la asociación en el TE9c por ejemplo). Al cuervo se le han aplicado unos valores para la ponderación de hábitats similares a los que tendría la especie actual *Corvus corax*. Esta especie a pesar de preferir áreas boscosas y de roquedo es capaz de ocupar prácticamente cualquier hábitat. Además la relación filogenética del córvido grande la Sima del Elefante con la especie actual *Corvus corax* es tentativa. Otras especies de grandes

córvidos, como *Corvus frugilegus* tienen preferencia por áreas más abiertas (Svensson *et al.*, 2010).

Los resultados del nivel TE7 reflejan un dominio de las zonas boscosas, por encima de la presencia de zonas abiertas y áridas, y algo de agua. Sólo los quirópteros han sido analizados en el nivel TE7, proporcionando unos datos muy similares en proporción de bosque y áreas abiertas áridas. Ninguna de las especies identificadas de quiróptero presencia preferencias por hábitats acuáticos (Galán *et al.*, 2016a).

El nivel TE8 no ha proporcionado restos de aves, y el nivel TE9d no había sido analizado en otros trabajos. Presenta unas proporciones muy similares a las del nivel TE7. El nivel TE9c es el más rico en restos de fauna de todo el yacimiento (Huguet, 2007). Refleja un pequeño aumento en la proporción de bosque, a costa de las zonas de agua. Esto se debe seguramente a la altísima proporción de cuervo, ya que es el nivel en el que aparece más diversidad de taxones relacionados con zonas acuáticas. Hacia el TE9b se observa un pequeño descenso en la proporción de bosques que puede verse también en los casos de la herpetofauna y los micromamíferos, no así en los quirópteros. En el TE9a se observa una recuperación de los bosques, pero desaparece la señal del agua, en este subnivel no se ha registrado la presencia de *Haliaeetus albicilla*. En el TE9a+ se recupera la señal del agua, que aumenta también en el caso de la herpetofauna y los micromamíferos.

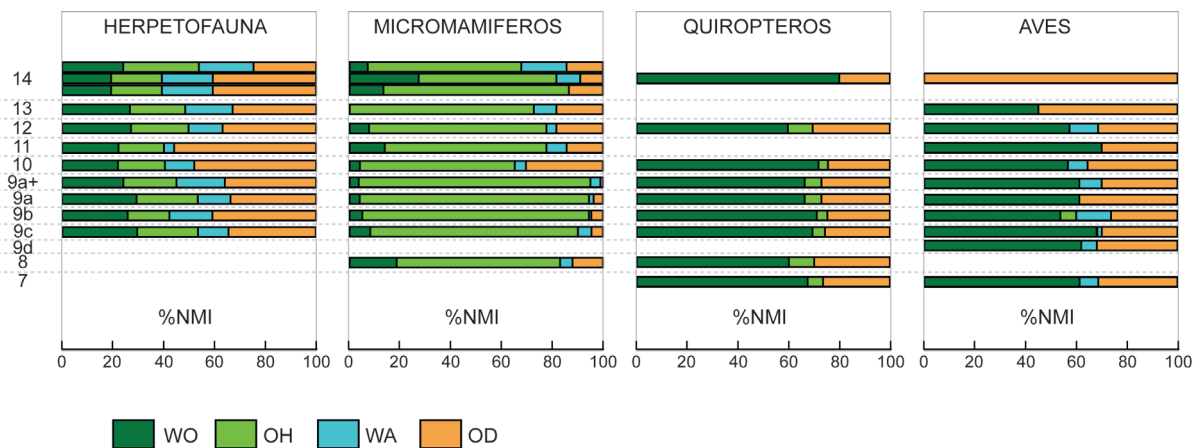


Fig. 15: Resultados de los análisis de ponderación de hábitats en faunas de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Datos de herpetofauna y micromamíferos extraídos de Rodríguez *et al.*, 2011, datos de quirópteros extraídos de Galán *et al.*, 2016a.

En el nivel 10 la asociación apunta hacia un medio más árido que en TE9a+, con más zonas abiertas secas. Esto ocurre también en herpetofauna y micromamíferos. La herpetofauna refleja la presencia de aún más zonas áridas en el TE11, pero esta evolución no se observan ni en los micromamíferos ni en las aves, donde se reduce la proporción de las mismas. Lo que si se observa en las aves es la desaparición de la señal de los cuerpos de agua.

En los niveles TE12, TE13 y TE14 la asociación de aves refleja un aumento gradual de la aridez en la secuencia, este aumento no se observa de forma tan clara en ninguno de los demás grupos. Los datos obtenidos mediante palinomorfos apuntan también en esta dirección. Con unas condiciones más húmedas entre los niveles TE7 y TE10, y un aumento de la aridez

en los niveles superiores (Expósito *et al.*, 2017).

Las diferencias en los resultados de la ponderación de hábitats entre los distintos grupos puede deberse a diferentes factores. En primer lugar al origen de la acumulación, que puede provocar sesgos en favor de alguno de los taxones, sobredimensionando la señal que este proporciona sobre la del resto de la asociación (Andrews, 2006). También es necesario tener en cuenta el rango de movimiento que tienen los diferentes grupos, en el caso de las aves y los murciélagos el área que pueden cubrir durante una jornada para alimentarse es muy superior a la que puede cubrir la herpetofauna u otros pequeños mamíferos, aunque también podrían haber sido cazados por los acumuladores en zonas lejanas a la de depósito.

5. CONCLUSIONES

Este trabajo añade nuevos datos a lo que se conocía de las asociaciones de aves del Pleistoceno Inferior de la península ibérica, concretamente al conocimiento de la Sima del Elefante, en la Sierra de Atapuerca. 9553 restos de treinta y un taxones de aves han sido identificados en este trabajo. Los restos proceden de los niveles TE7, TE9, TE10, TE11, TE12, TE13, TE14 y TE16 y de muestras sin nivel adscrito, todo ello correspondiente al Pleistoceno Inferior. Los taxones identificados son: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Musciapidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *plioaenus*, y *Coccythraustes coccythraustes*. La presencia de algunas de estas especies ya había sido citada en el material analizado por otros autores, y por análisis previos de parte del material aquí presentado.

La presencia de varias especies en la Sima del Elefante representa su registro más antiguo en la península ibérica, es el caso de *Haliaeetus albicilla*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Athene noctua*, *Corvus* cf. *plioaenus* y *Coccythraustes coccythraustes*. Se trata también del registro más antiguo de águila imperial en la península, previo a la separación de las poblaciones oriental (*Aquila heliaca*) e ibérica (*Aquila adalberti*). Además, los materiales de la Sima del Elefante representan también el registro más antiguo de grévol (*Bonasa*) en el mundo.

El análisis tafonómico refleja un origen mixto para la acumulación de los restos de aves fósiles en la Sima del Elefante. Por un lado los restos de las especies de Aves con menor representación numérica pudieron ser resultado de la predación y posible acumulación por alguna de las aves rapaces que aparecen también registradas en la asociación, sin descartar tampoco al cuervo como posible agente acumulador de aves. Por otro lado las aves rapaces y los cuervos, que aparecen en semiconexión anatómica en el yacimiento y prácticamente sin modificaciones en sus restos, indican que podrían encontrarse ocupando la cueva en

el momento de su muerte y sus restos quedaron enterrados rápidamente. Es posible que el análisis de las cáscaras de huevo recuperadas en el yacimiento pueda arrojar luz sobre este asunto. Destaca el cuervo, *Corvus cf. pliocaenus*, sobre el resto de grupos, que representa el 90% de la asociación.

En cuanto a la reconstrucción paleoambiental los resultados obtenidos con las aves son ligeramente diferentes a los obtenidos con otros grupos. Refleja un paisaje principalmente formado por cuerpos de agua, áreas boscosas y áreas abiertas secas. No obstante es necesario tener en cuenta que el área representada por cada uno de los grupos analizados es diferente. En general la asociación de aves de la Sima del Elefante refleja una tendencia hacia paisajes mas abiertos durante el depósito de los materiales.

Corvus cf. pliocaenus en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca)



En los niveles del Pleistoceno Inferior del yacimiento de la Sima del Elefante (TE), en Atapuerca, Burgos se han recuperado 8164 restos de cuervo. Los restos recuperados en todos los niveles comparten los caracteres morfológicos y biométricos, pero únicamente en el nivel TE9c se ha recuperado un número de restos suficientemente grande como para realizar un análisis profundo. En el Capítulo 3 se ha llevado a cabo un análisis biométrico de los restos de cuervo del nivel TE9c, que se ha asignado al taxón *Corvus cf. pliocaenus*. Se trata de un cuervo de tamaño grande, similar al de otras especies descritas en el Pleistoceno Inferior y Medio europeo, menor que *Corvus corax* y mayor que *Corvus corone*. El análisis osteológico revela que se trata de una especie distinta a *Corvus corax antecorax* y *Corvus pliocaenus janossy*, y que es similar a *Corvus pliocaenus*. La asignación a este taxón no se ha podido realizar de forma completa, ya que no hay datos de tarsometatarsos completos de *C. pliocaenus*, y es este elemento el que presenta unas proporciones que diferencian más claramente a los cuervos de la Sima del Elefante de *C.c. antecorax* y *C. p. janossy*. Estas diferencias en las proporciones de los tarsometatarsos pueden deberse a distintas adaptaciones al medio.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 El yacimiento de la Sima del Elefante

La Sima del Elefante se encuentra dentro del complejo de yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) (**Fig. 1**), conocidos internacionalmente por su completo registro del Cuaternario, tanto arqueológico como paleontológico (Carbonell *et al.*, 1995, 2008; López-García *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Arsuaga *et al.*, 2014; Cuenca-Bescós *et al.*, 2015, 2016; Huguet *et al.*, 2017; entre muchos otros). Este complejo de yacimientos aparece en el sistema kárstico de las Torcas, desarrollado sobre un macizo carbonatado de rocas cretácicas (Ortega *et al.*, 2013). Los niveles inferiores de la Sima del Elefante contienen los fósiles más antiguos de Atapuerca. Presenta un relleno de 25 metros, dividido en 16 unidades (de TE7 a TE21) (Carbonell *et al.*, 2008) (**Fig. 2**). Una descripción detallada del yacimiento se presenta en el Capítulo 2.

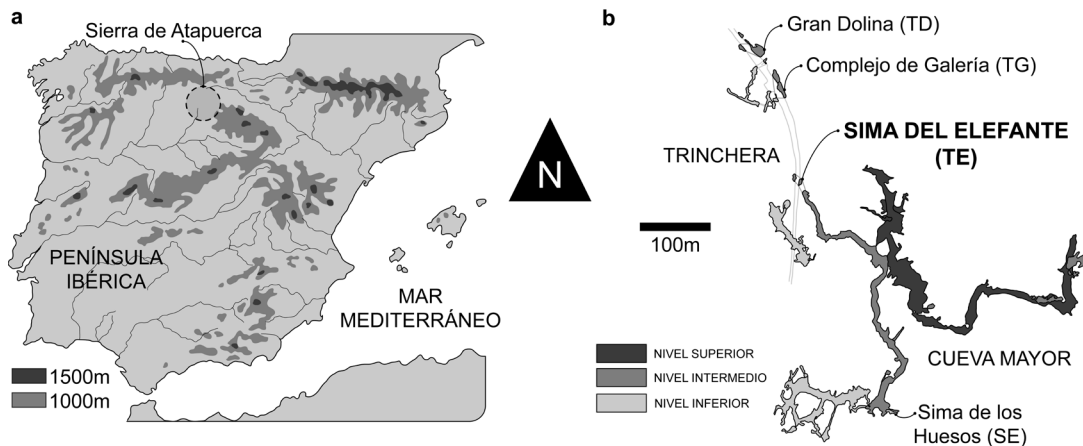


Fig. 1: Contexto geográfico de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. **a)** Situación geográfica de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; **b)** plano esquemático del sistema kárstico de Atapuerca. Modificado de Ortega *et al.*, 2013.

En este trabajo se describen los restos de cuervo grande recuperados en los niveles inferiores de la Sima del Elefante, en los niveles TE7, TE9, TE10, TE11, TE12 y TE13 pertenecientes a la Unidad Roja Inferior (llamada TELRU por sus siglas en inglés, Trinchera Elefante Lower Red Unit); y TE16, perteneciente la Unidad Roja Superior (TEURU). La edad de estos materiales recoge el intervalo entre 1.5 y 0.9 Ma (millones de años) (Cuenca-Bescós *et al.*, 2015). El subnivel TE9c ha revelado la asociación más numerosa de cuervos grandes de la secuencia, y ha sido datado mediante bioestratigrafía, paleomagnetismo e isótopos cosmogénicos con una edad de entre 1.3 y 1.1 Ma (Huguet *et al.*, 2017).

La asociación faunística identificada en la Sima del Elefante también aporta información cronológica. Aparecen taxones típicos del Plio-Pleistoceno y del Pleistoceno Inferior, además los micromamíferos son primitivos respecto a los de otros yacimientos datados entre 1 y 0.6 Ma. La morfología del primer molar de los *Allophaiomys* recuperados en la Sima del Elefante es similar a la de yacimientos como Fuente Nueva 3 o Pirro Nord (Carbonell *et al.*, 2008).

1.1.1 Restos de aves en la Sima del Elefante

La asociación de aves de la Sima del Elefante ha sido analizada en el Capítulo 2 de esta tesis. Se han analizado 9553 restos correspondientes a 31 taxones diferentes. Estos restos proceden de los niveles TE7, TE9, TE10, TE11, TE12, TE14, TE16 y de muestras sin nivel adscrito, todo ello correspondiente al Pleistoceno Inferior (**Fig. 2**). Destaca en esta asociación la gran abundancia de restos de cuervo (8164), representando el 85% del total de restos de aves del yacimiento. Los cuervos aparecen en semiconexión anatómica en el yacimiento y prácticamente no presentan modificaciones, por lo que la hipótesis del origen de la acumulación es que se encontrasen ocupando el interior de la cueva en el momento de su muerte y sus restos quedasen enterrados rápidamente. A pesar de ello, la naturaleza del sedimento arcilloso junto con la delicadeza de los restos de ave hace que su extracción sea muy complicada, y que la mayor parte de los restos se fragmente durante las excavaciones.

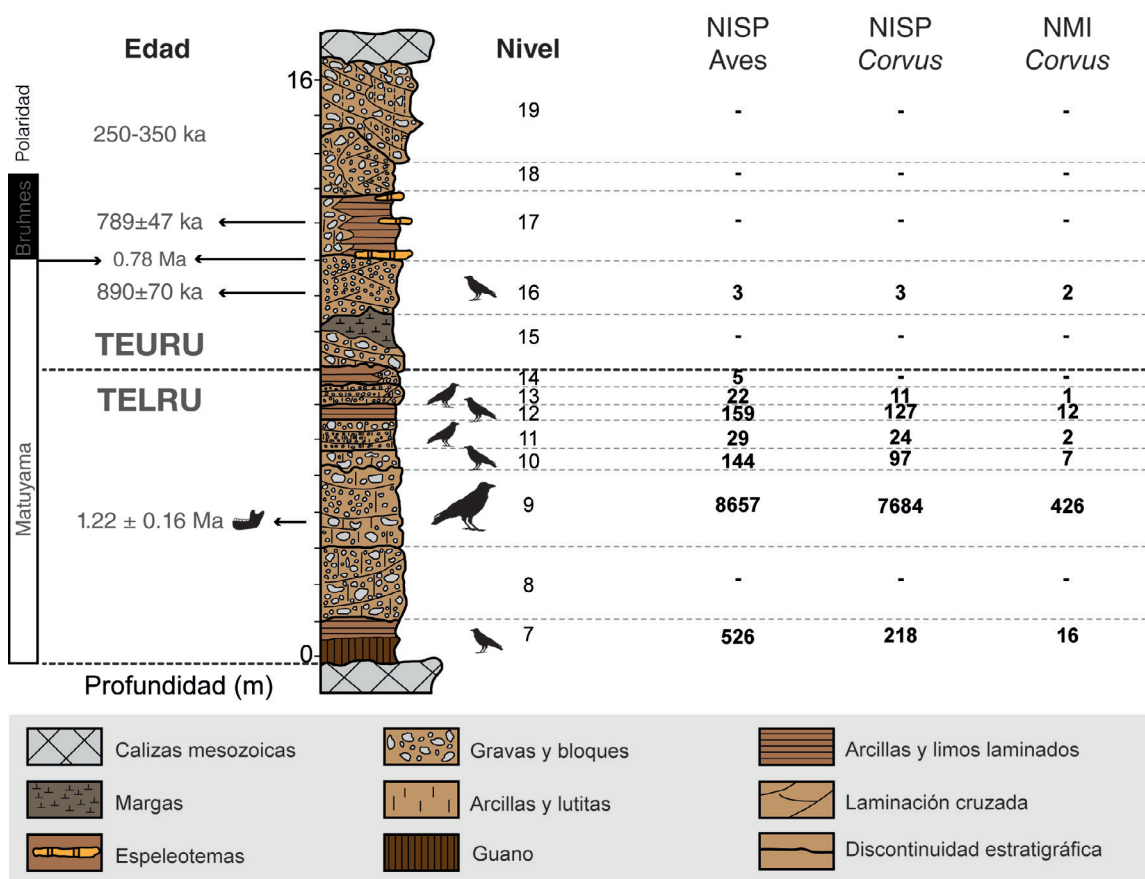


Fig. 2: Columna estratigráfica sintética de la sección centro-norte de la Sima del Elefante. Las siluetas marcan los niveles en los que se han recuperado restos de cuervo. NISP: número de restos; NMI: número mínimo de individuos. Modificado de Carbonell *et al.*, 2008. Dataciones de López-García *et al.*, 2011; Arnold & Demuro, 2015; Cuenca-Bescós *et al.*, 2015.

1.2 Las especies del género *Corvus* en el Pleistoceno Inferior y Medio de Europa

Durante el Pleistoceno Inferior y Medio han sido identificadas varias especies de cuervo

grande en Europa. Algunas de esas especies fueron identificadas en base a pocos restos, como *Corvus fossilis* (Giebel, 1847), *Corvus betfianus* (Kretzoi, 1962), *Corvus hungaricus* (Lambrecht, 1915), *Corvus pliocaenus* (Portis, 1889) o *Corvus praecorax* (Deperet, 1892). La validez de estas especies ha sido puesta en duda, y algunas de ellas han sido sinonimizadas con especies consideradas válidas (Brodkorb, 1978; Mlíkovský, 2002). Otras especies se describieron en base a una cantidad de material más representativo, como es el caso de *Corvus corax antecorax* (Mourer-Chauviré, 1975), descrito inicialmente como *Corvus antecorax* y más tarde incluido como subespecie de *Corvus corax*. También es el caso de *Corvus pliocaenus*, descrita inicialmente en torno a un solo elemento por Portis (1889), pero a la que se ha añadido material de diversas localidades del Pleistoceno Inferior de Italia (Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013)

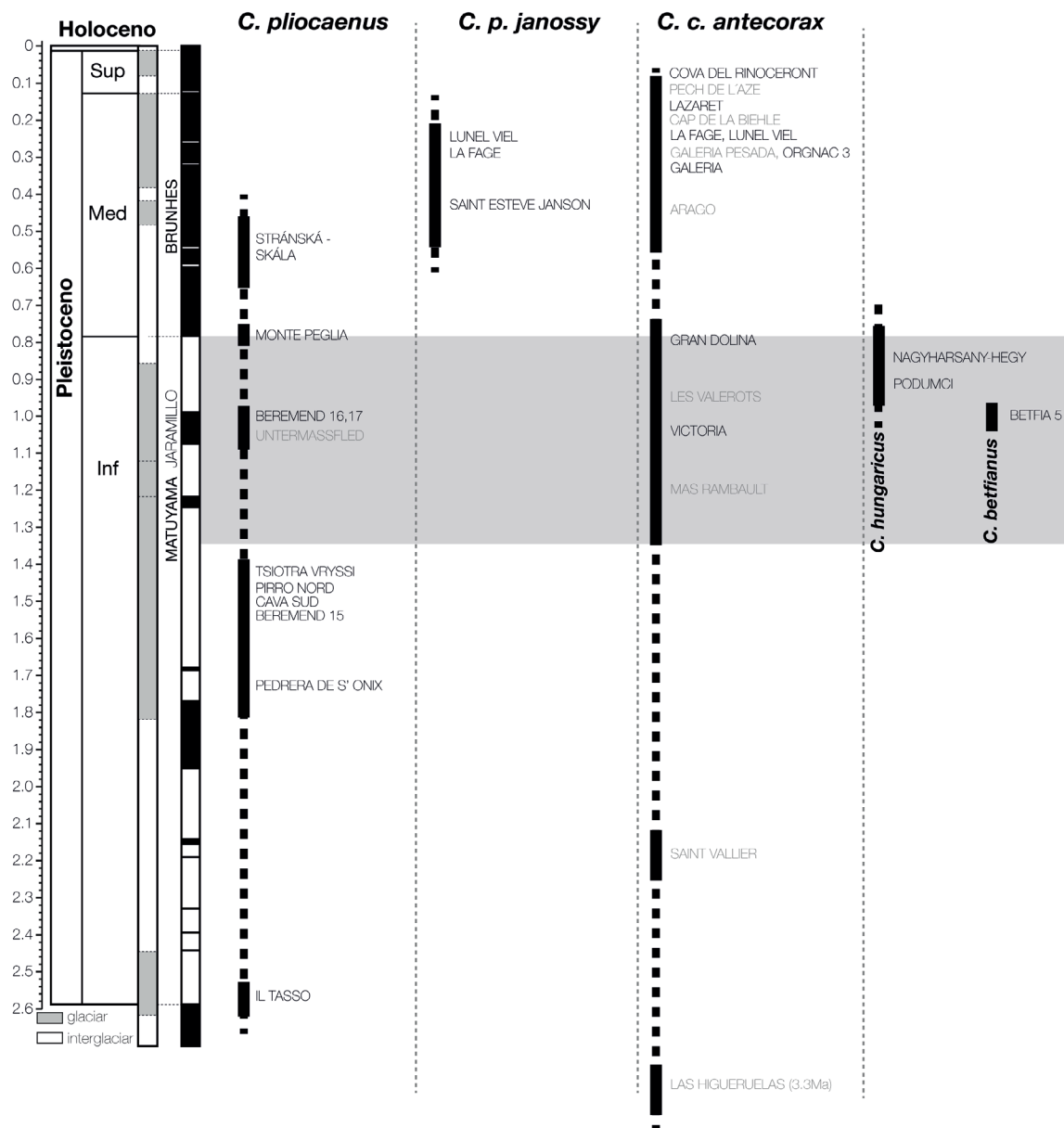


Fig. 3: Resumen de la distribución temporal de las distintas especies de cuervo grande identificadas en Europa durante el Pleistoceno. En gris las localidades en las que el taxón se ha identificado como cf. o aff. La banda gris marca el rango temporal cubierto por el material de la Sima del Elefante analizado en este trabajo. Datos de Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré, 2004; Pavia & Bedetti, 2013.

dando validez a la especie. Una subespecie de *Corvus pliocaenus*, *Corvus pliocaenus janossy*, fue descrita por Mourer-Chauviré (1975) con material procedente del Pleistoceno Medio de Francia. Todas estas especies y subespecies reflejan o bien una compleja diversidad de cuervos en el Pleistoceno Inferior y Medio de Europa, o bien una complejidad taxonómica irreal provocada por la escasez de material (**Fig. 3**).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

En este trabajo se han analizado 8164 restos de cuervo procedentes del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (**Fig. 2**). Los restos se han recuperado durante las campañas de excavación realizadas por el equipo de Atapuerca todos los veranos desde 1998. Proceden de los niveles TE7, TE9, TE9e, TE9d, TE9c, TE9b, TE9a, TE10, TE11, TE12, TE13 y TE16 (ver Capítulo 2). El trabajo de gabinete se ha llevado a cabo en las instalaciones del Centro Nacional de Investigación Sobre Evolución Humana (CENIEH), el Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social (IPHES), la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza y el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ). El material se encuentra depositado en el CENIEH, el IPHES y el MPZ.

Con el objetivo de hacer que los datos sean comparables con córvidos actuales y de presentar la información de la forma más eficiente posible se ha realizado la medición de las dimensiones de los restos y caracterización morfológica de los mismos siguiendo las claves propuestas por Tomek y Bocheński (2000). Los datos obtenidos se han comparado con los proporcionados para especies actuales de córvidos en distintos trabajos (Hernández *et al.*, 1993; Stewart, 1999; Tomek & Bocheński, 2000), con los obtenidos sobre córvidos actuales mediante las visitas a colecciones de anatomía comparada (Muséum National d'Histoire Naturelle de París (MNHN), Laboratório de Arqueociências del Instituto Português de Arqueologia en Lisboa (LARC), Sezione di Scienze Preistoriche e Antropologiche del Dipartimento di Studi Umanistici dell'Università di Ferrara (UNIFE)) y con los dados en la bibliografía para especies extintas presentes en el Pleistoceno Inferior (Mourer-Chauviré, 1975, 2004; Magish & Harris, 1977; Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013).

2.1 Descripción de los restos

Las medidas y los caracteres morfológicos de los restos se han analizado tomando el trabajo de Tomek y Bocheński (2000). Este análisis ha sido aplicado tanto a la colección de restos de la Sima del Elefante como a los ejemplares estudiados procedentes de colecciones de anatomía comparada. A continuación se transcribe la descripción de las medidas dadas por los autores (**Fig. 4**) (los caracteres se describen en el apartado de resultados).

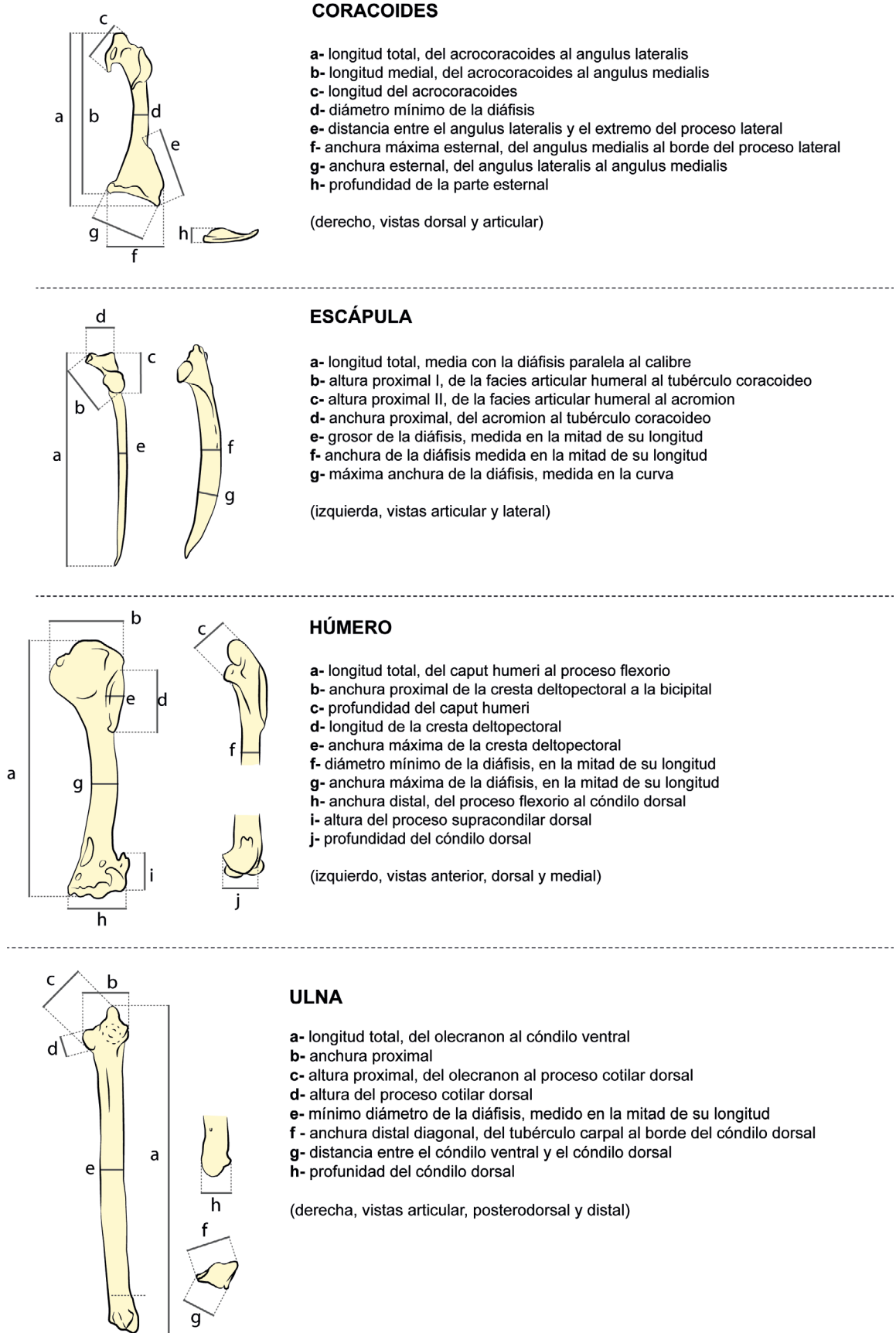
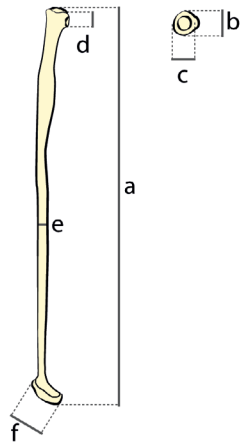


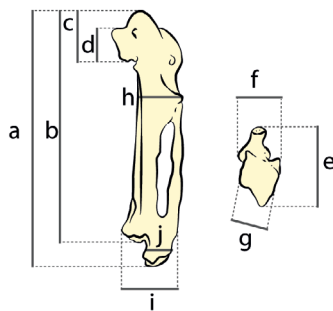
Fig. 4: Esquema de las medidas tomadas en los restos de cuervo de la Sima del Elefante. Modificado de Tomek & Bocheński, 2000.



RADIO

- a- longitud total
- b- diámetro proximal mínimo
- c- diámetro proximal máximo
- d- altura del tubérculo bicipital
- e- diámetro mínimo de la diáfisis
- f- anchura distal

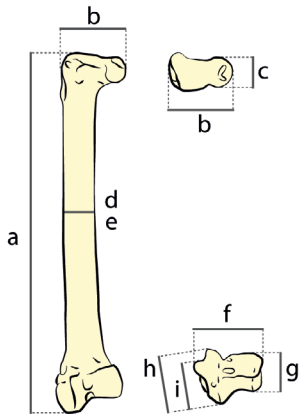
(derecha, vistas posterior y proximal)



CARPOMETACARPO

- a- longitud total
- b- longitud craneal, de la tróclea carpal a la facies articular del dedo mayor
- c- altura proximal, del borde distal del proceso alular a la tróclea carpal
- d- longitud del hueso metacarpal alular
- e- anchura proximal
- f- profundidad de la tróclea carpal, medida sin el proceso pisiforme
- h- anchura de la diáfisis medida en el proceso intermetacarpal
- i- anchura máxima distal
- j- anchura máxima de la parte distal del hueso metacarpal menor

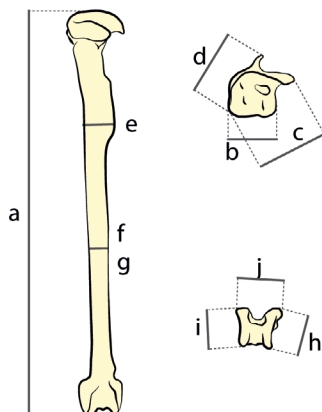
(izquierdo, vistas dorsal y proximal)



FÉMUR

- a- longitud total, del trocanter femoral al cóndilo lateral
- b- anchura proximal
- c- anchura del extremo proximal
- d- diámetro mínimo de la diáfisis, medido en la mitad de su longitud
- e- diámetro máximo de la diáfisis medido en la mitad de su longitud
- f- anchura distal, del cóndilo medial a la parte fibular del condilo lateral
- g- profundidad del cóndilo medial
- h- profundidad de la parte tibial del cóndilo lateral
- i- profundidad de la parte fibular del cóndilo lateral

(izquierdo, vistas posterior, proximal y distal)



TIBIOTARSO

- a- longitud total
- b- anchura proximal I, de la facies articular medial a la facies articular lateral
- c- anchura proximal II, de la facies articular medial a la cresta cnemial lateral
- d- anchura proximal III, de la facies articular medial a la cresta cnemial craneal
- e- anchura máxima de la diáfisis y la cresta fibular
- f- diámetro mínimo de la diáfisis medido en la mitad de la longitud
- g- diámetro máximo de la diáfisis, medido en la mitad de la longitud
- h- profundidad del cóndilo distal medial
- i- profundidad del cóndilo distal lateral
- j- anchura distal, del cóndilo distal medial al cóndilo distal lateral

(derecho, vistas posterior, proximal y distal)

Fig. 4: Esquema de las medidas tomadas en los restos de cuerno de la Sima del Elefante. Modificado de Tomek & Bocheński, 2000. (Continuación).

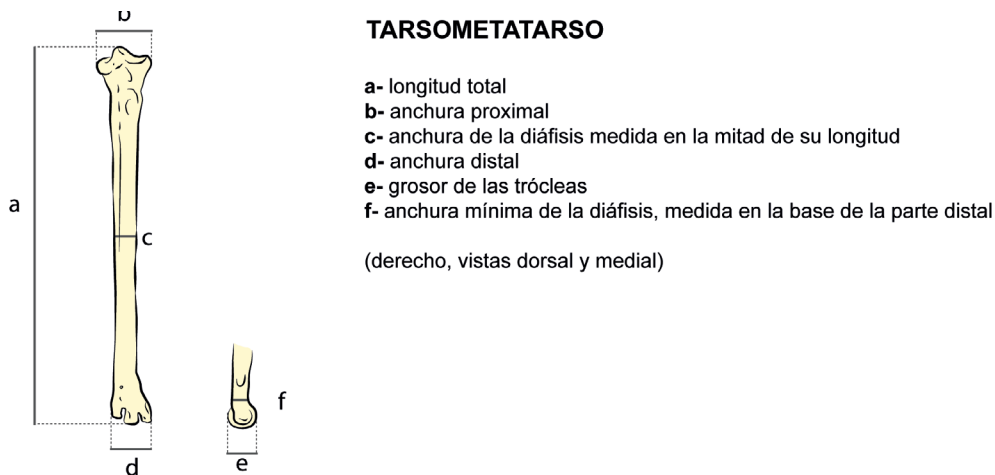


Fig. 4: Esquema de las medidas tomadas en los restos de cuervo de la Sima del Elefante. Modificado de Tomek & Bocheński, 2000. (Continuación).

2.2 Comparación del cuervo de la Sima del Elefante con otras especies de cuervo

Los parámetros medidos en cuervos actuales y del Pleistoceno Inferior y Medio dados en la bibliografía (Mourer-Chauviré, 1975; 2004; Magish & Harris, 1977; Hernández *et al.*, 1993; Stewart, 1999; Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013) se han analizado para discernir cuales de las medidas eran comparables con las utilizadas en el análisis de los cuervos de la Sima del Elefante. Para llevar a cabo la comparación de las medidas tomadas y las obtenidas en la bibliografía y mediante el análisis de colecciones de anatomía comparada se han expresado los datos en gráficos univariantes. Para analizar las proporciones de las diferentes especies se han expresado los datos en gráficos bivariantes. Con el mismo propósito diferentes índices han sido calculados, como el índice de robustez (Mourer-Chauviré, 1975) o ulna/tarsometatarso (Gill, 2003).

Cuando los datos de las medias, número de medidas y desviación estándar de las medidas de los huesos de otras especies de cuervos extintos han estado disponibles se han realizado pruebas T de Student sobre los datos de estas especies respecto a las del cuervo de la Sima del Elefante. Se han comparado por pares el cuervo de la Sima del Elefante frente a *Corvus corax antecorax* y por otro lado el cuervo de la Sima del Elefante frente a *Corvus pliocaenus janossy*. Esta prueba se ha realizado para las medidas disponibles. Para ello se ha utilizado la herramienta del programa informático PAST (Hammer *et al.*, 2001) que permite realizar esta prueba a partir de estadísticos descriptivos (varianza, media y número de medidas). Para evaluar la significatividad de las diferencias entre las medidas se ha tomado como significativa $p < 0,05$.

2.3 Abreviaturas

Abreviaturas anatómicas: CRC: coracoides; HUM: húmero; ULN: ulna; RAD: radio; CMC: carpometacarpo; FEM: fémur; TBT: Tibiotarso; TMT: tarsometatarso.

Abreviaturas institucionales: CENIEH: Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana; IPHES: Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social; MPZ: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza; MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle de París; LARC: Laboratório de Arqueociências de Lisboa; UNIFE: colección de la Sezione de Scienze Preistoriche e Antropologiche dell'Università di Ferrara.

NISP: número de restos identificados; NMI: número mínimo de individuos; n: número de medidas; Med: media; Min: mínimo; Max: máximo; Var: varianza; IR: índice de robustez. TE: Sima del Elefante (Trincheras Elefante); TELRU: Unidad Roja Inferior de la Sima del Elefante; TEURU: Unidad Roja Superior de la Sima del Elefante

3. RESULTADOS

Los restos de cuervo de los niveles de la Sima del Elefante de Atapuerca comparten los mismos caracteres morfológicos y biométricos (**Tab. 1**), no obstante el subnivel TE9c es el único que presenta un número de restos suficientemente grande (6868 restos correspondientes a 367 individuos) (**Fig. 2**) como para ser comparado con otras especies.

3.1 Descripción de los restos de cuervo de la Sima del Elefante

A continuación se describen los principales huesos siguiendo la clave numérica de caracteres presentada por Tomek & Bocheński (2000); entre paréntesis se expresa el código para el carácter dado por los autores, el porcentaje de elementos con el carácter y el número de datos (N). Los restos de córvido del nivel TE9c de la Sima del Elefante corresponden a un cuervo de talla grande. La dispersión de los valores de las medidas respecto a las medias es similar a la que presentan otras especies de córvidos de tamaños similares (Tomek & Bocheński, 2000).

3.1.1 Coracoides

El coracoides de los cuervos de la Sima del Elefante tiene una longitud máxima de entre 47,5 y 50 mm, con una media de 48,9mm (**Tab. 1**). Respecto a los córvidos actuales, la media es superior a la de los coracoides de *Corvus frugilegus* y *Corvus corone*, aunque las medidas más grandes de *Corvus corone* se solapan con las menores del cuervo de TE9c (**Fig. 5**). *Corvus corax* tiene un tamaño netamente superior. Es inferior a los coracoides descritos para *Corvus corax antecorax* y ligeramente superior al descrito para *Corvus pliocaenus janossy* (Mourer-Chauviré, 1975). El proceso acrocoracoideo en los cuervos de la Sima del Elefante no es apuntado, lo que lo diferencia de *Corvus corone*, aunque su tamaño es similar, y de *Corvus pliocaenus* (Pavia & Bedetti, 2013)(**Fig. 6**).

	TE7	TE9a	TE9b	TE9c	TE9d	TE9e	TE9-	TE10	TE11	TE12	TE13	TE16
Coracoïdes	a			48,9								
	b		46,5		45,2							
	c		11,8		10,4							
	d				4							
	e				18,7							
	f											
	g				12,6			12				
	h				4,6			4,4				
Escápula	a											
	b				13,3							
	c				10,9							
	d				7,2							
	e				2,4							
	f				5							
	g											
Húmero	a			75,8								
	b		20,5		21,2							
	c				6,3							
	d				18,6							
	e				4,9							
	f				6,2							
	g				7,5					7,2		
	h				16,9				17			
	i			8,8	9,5			9,3	9,6			
	j				8							
	Radio	a										
b					4			3,9				
c					4,7							
d					3,5							
e												
f					6,6			6,9				
Ulna	a		90,5	93,5	94,2			90		91,2		
	b	12	12	11,5	12			11,7		11,6		
	c				13,3			13				
	d				5,8			5,8				
	e				5,5		5,6			5,5		
	f	11,2			10,8		11	11,1	11,8	10,2		
	g	9,8			9,2		9,6	9,7	10,2	9		
	h	7,9			7,6		7,6	7,7	8,2	7		
Carpometacarpo	a		56,2		56,2			57		55,8		
	b		52		52,3				53	51		
	c		9,3	9,5	9,4		9,1	9,7		9,3	9,5	
	d		6,4	7	6,5		6,3	6,5		6,5	6,4	
	e				12,6		10,9	13				
	f				7,6		7,1	7,7				
	g				7		6,6	6,8				
	h				8,3							
	i		11,5		12,4							
	j		5,3		5,9							
	Fal. Dig.	a	24,4		24,5							
b					7							
c					5							
d					3,1							
Fémur	a		58	60,5	59,2	61	60			58,6		61
	b		12,1	12,6	12,3	12	12,4		12,4	12,5	12,3	13,2
	c		5,4	5,5	5,3				5,2	5,6	5,3	
	d				5,4							
	e				5,1							
	f			12,6	12,8	12	12,8			12,5	13,1	12,7
	g				7,6							
	h				9,9							
	i				8,5							
Tibiotarso	a											
	b				11,7							
	c				15,6							
	d				14							
	e				8,4							
	f				4,5					4,4		
	g				5,1					5,2		
	h	9,5		10,5	10				9,9		10,2	
	i				9,7				10,6		10,9	
	j	10,5	10,7		10,4					11,2		11,5
Tarsometatarso	a			71,6	72,4			71				
	b	11	11,8	12	11,3	11,4		12,2	11,5	11,1	11	
	c				4,4				4,5		4,9	
	d	7,8	8,2	8,4	8,2		8,1		8,7		8	8,4
	e				5,1							
	f				3,1							

Tab. 1: Valores medios de las medidas de los restos de cuervo de la Sima del Elefante en los diferentes niveles del yacimiento. Datos ampliados en la **Tabla 5** al final del capítulo. Medidas expresadas siguiendo las claves de Tomek & Bocheński (2000). Medidas en milímetros.

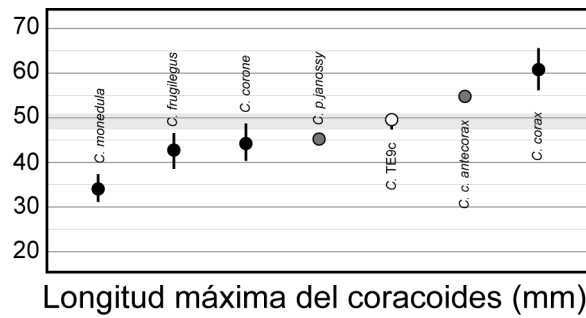


Fig. 5: Gráfico con las medidas de la longitud total del coracoides de distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975). Medidas expresadas en milímetros.



Fig. 6: Coracoides pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista craneal; fila inferior (2) vista caudal. **a)** *Corvus corax* (LARC-449); **b)** *Corvus corax* (LARC-1813); **c)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **d)** *Corvus corax* (MNHN 1997-949); **e)** *Corvus corone* (LARC-227); **f)** *Corvus frugilegus* (UNIFE 370); **g)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **h)** *Corvus corax antecorax* de Saint-Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 2004); **i)** *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013).

En la parte escapular la cresta ósea del acrocoracoides alcanza claramente más allá de la mitad de la longitud de la apertura de la facies articular furcular (1c en el 100% de los casos; N=36) (**Fig. 7**). No se observa una depresión en la base del acrocoracoides (2b en el 94% de los casos; N=48) (**Fig. 7**). La depresión en la base del acrocoracoides no es muy profunda (3b en el 86% de los casos; N=43). La facies articular está elongada distalmente, y en consecuencia el arco entre la misma y la diáfisis es grande (4b en el 100% de los casos; N=29) (**Fig. 7**). En la parte esternal el proceso lateral se ensancha en su base (5a N=1).

No se observa la cresta extra que va desde la parte alta del proceso lateral (6b en el 56% de los casos; N=25). En vista craneal el proceso lateral es estrecho (7b N=1).

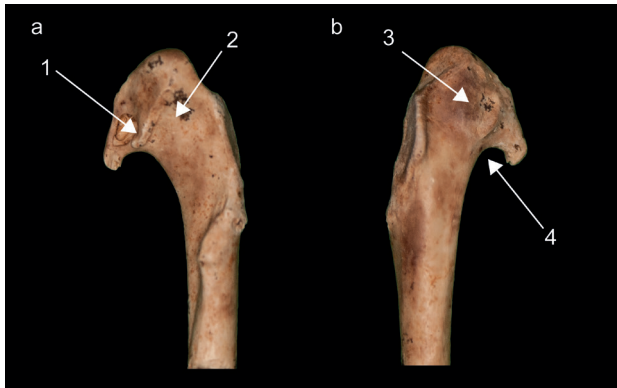


Fig. 7: Características morfológicas de los coracoides de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Vista caudal, 1: posición de la cresta ósea; 2: ausencia de apertura. **b)** Vista craneal, 3: depresión poco marcada; 4: amplio arco entre la facies articular furcular y la diáfisis. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

3.1.2 Escápula

Debido al estado de conservación de los restos la longitud total de la escápula no ha podido ser medida (**Tab. 1**). El resto de medidas son similares a las de *C. frugilegus* y *C. corone*, solapándose la mayoría de las mismas. Sin embargo las escápulas de los córvidos de la Sima del Elefante son más robustas, siendo el grosor de la diáfisis mayor que en esas dos especies (2,4mm de media frente a 1,6 en *C. frugilegus* y 1,7 en *C. corone*). Esta robustez es similar a la que presenta *C. corax* (2,3mm de media).

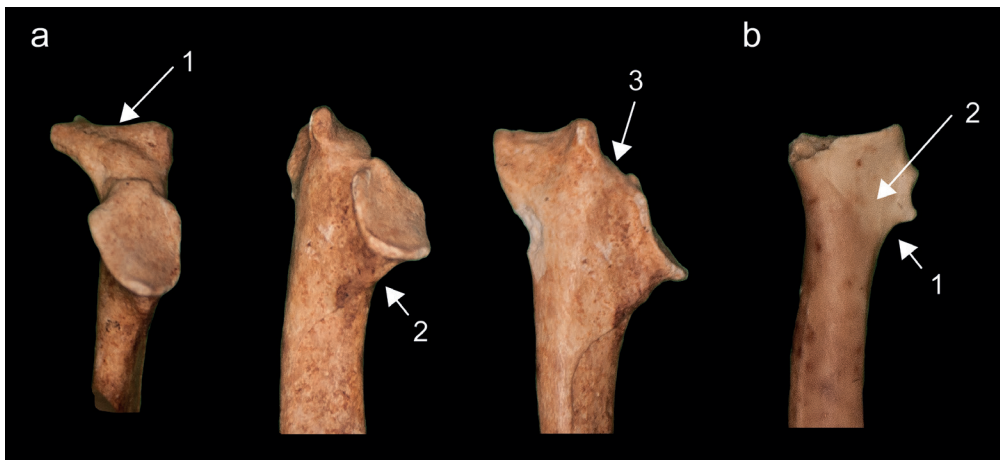


Fig. 8: Características morfológicas de las escápulas y los radios de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Escápula, porción proximal, parte articular, 1: vista ventral, altura similar del tubérculo coracoideo y el acromion; 2: vista lateral, presencia de pequeño nódulo bajo la facies articular humeral; 3: vista medial ausencia de depresión en la base de la facies articular humeral. **b)** Radio, parte proximal, vista caudal, 1: el tubérculo bicipital se proyecta poco respecto a la diáfisis; 2: no se observa depresión en la base del mismo. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

En la parte articular el acromion y la parte ventral del tubérculo coracoideo son aproximadamente iguales en altura (1a en el 100% de los casos; N=21) (**Fig. 8a**). En vista lateral se observa un pequeño nódulo bajo la facies articular humeral (2a en el 87,5% de los casos; N=24). En vista medial no se observa depresión en la base de la facies articular humeral, o la depresión es muy somera (3b en el 80% de los casos; N=26).

3.1.3 Húmero

La media de la longitud total del húmero del cuervo de la Sima del Elefante es de 75.8 mm (**Tab. 1**). Es ligeramente mayor que la de los húmeros de *C. corone* y *C. frugilegus* (**Fig. 9a**) lo mismo ocurre con la anchura distal (**Fig. 9b**). El diámetro máximo de la diáfisis medido en la mitad de la misma permite diferenciar el cuervo de la Sima del Elefante de estas dos especies, ya que es mucho más robusto (7,5mm de media frente a unos 6mm) (**Fig. 10**). La longitud total es menor que la que presentan los húmeros de *C. corax*, aunque morfológicamente son más parecidos, con la cabeza del húmero bien pronunciada, como ocurre en *C. pliocaenus* (Bedetti & Pavia, 2013) (**Fig. 10**). Respecto a especies extintas, la longitud total también es menor que la de los húmeros de *C. pliocaenus janossy* (84,1mm de media) y *C. antecorax* (alrededor de 87mm de media) (**Tab. 1**). De *Corvus hungaricus* se conserva solamente una epífisis distal, con una anchura de 13,5 mm.

En la parte proximal del húmero la inserción muscular que está a la base de la fosa neumática es poco profunda, el límite distal es difícil de definir (1b en el 100% de los casos, N=7). En vista caudodistal la depresión en la cresta bicipital bajo el tubérculo ventral es muy poco profunda, casi plana (2b en el 87% de los casos; N=15). El límite de la cresta bicipital justo bajo el tubérculo ventral es ancho (3b en el 93% de los casos; N=15). La fosa neumática es relativamente estrecha (4b en el 92% de los casos; N=13) (**Fig. 11a**).

En vista ventral la impronta de la inserción muscular de la cresta bicipital es larga (5b en el 62,5% de los casos; N=8). En vista craneal la conexión entre la cresta deltopectoral y la diáfisis es angular (6a en el 66,6% de los casos; N=3). En vista craneoproximal el límite ventral de la cresta bicipital está inclinado (7b en el 66,6% de los casos; N=6) (**Fig. 11a**).

En la parte distal, en vista caudal, el ápice interno del proceso supracondilar dorsal es algo más largo que el ápice externo (8b en el 70% de los casos; N=33). El ápice externo apunta hacia lateral (9a en el 58% de los casos; N=36). En vista craneal la depresión braquial es poco profunda con su borde aproximadamente al nivel de la superficie de la diáfisis (10a en el 67,6% de los casos; N=34). En vista distal no hay abultamiento en el lado dorsal del cóndilo dorsal (11b en el 100% de los casos; N=39) (**Fig. 11b**).

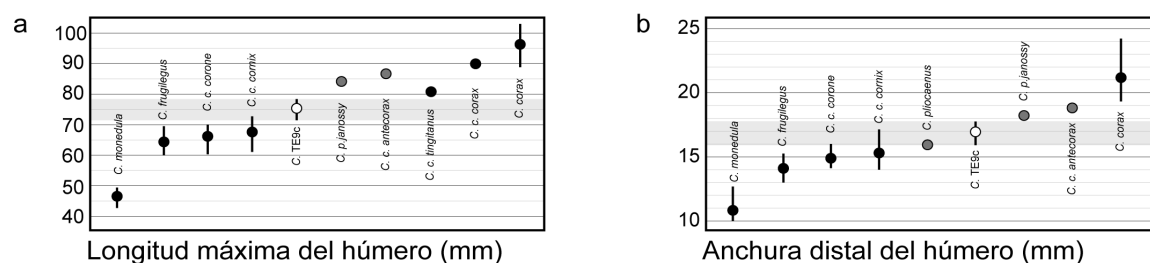


Fig. 9: Gráfico con medidas del húmero de distintos córvidos. **a)** Longitud máxima del húmero; **b)** anchura distal del húmero. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *Corvus corax tingitanus* y *Corvus corax corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993). Medidas expresadas en milímetros.

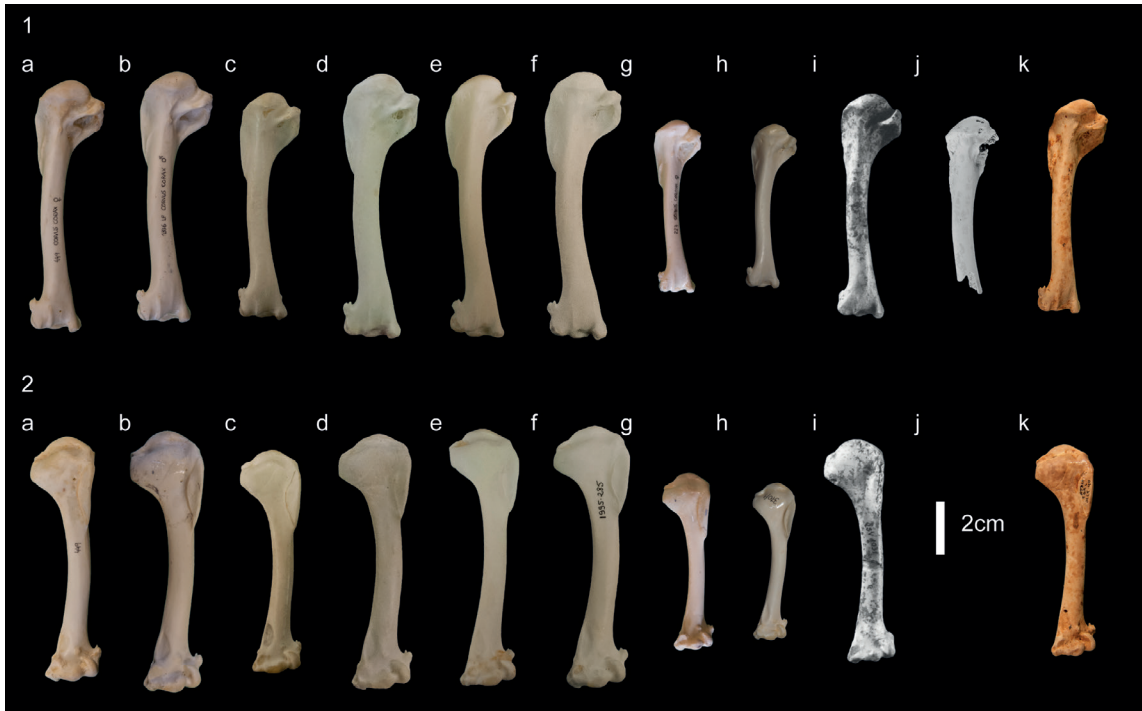


Fig. 10: Humeros pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) en vista caudal; fila inferior (2) en vista craneal. **a)** *Corvus corax* (LARC-449); **b)** *Corvus corax* (LARC-1336); **c)** *Corvus corax* (MNHN 1939-384); **d)** *Corvus corax* (MNHN 1997-949); **e)** *Corvus albicollis* (MNHN 1997-543); **f)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **g)** *Corvus corone* (LARC-227); **h)** *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); **i)** *Corvus corax antecorax* de Saint Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 2004); **j)** *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013); **k)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante.



Fig. 11: Características morfológicas de los humeros de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Parte proximal (de izquierda a derecha vista caudal, proximodorsal y anterior), 1: la inserción del músculo es difícil de delimitar; 2: la depresión en la cresta bicipital es poco profunda; 3: el límite de la cresta bicipital es ancho; 4: fosa neumática estrecha; 5: la impronta de la inserción muscular es larga; 6: conexión angular entre la cresta deltopectoral y la diáfisis; 7: cresta bicipital inclinada. **b)** Parte distal (de izquierda a derecha vista caudal, anterior y distal), 8: el ápice interno del proceso supracondilar es ligeramente más largo que el externo; 9: el ápice externo apunta hacia lateral; 10: el borde del proceso braquial es poco profundo; 11: no hay abultamiento en el lado dorsal del cóndilo dorsal. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

3.1.4 Radio

Aunque la longitud total del radio no ha podido ser medida (**Tab. 1**) el resto de dimensiones presentan en los cuervos de la Sima del Elefante una talla intermedia, siendo superiores a las de *C. frugilegus* y *C. corone* (incluyendo las dos subespecies), y menores que los de *C. corax*. Respecto a las especies extintas, la anchura proximal es similar a la de *C. p. janossy* y menor que la de *C. c. antecorax*. En la parte proximal del radio el tubérculo bicipital se proyecta un poco de la diáfisis (1b en el 71,5% de los casos; N=7). No se observa depresión en la base del tubérculo bicipital (2b en el 66,6% de los casos; N=6) (**Fig. 8b**)

3.1.5 Ulna

La longitud de la ulna de los cuervos de la Sima del Elefante es de media 94,2 mm (**Tab. 1**). Es superior a la de *C. frugilegus* y *C. corone*, y claramente inferior que *C. corax* (**Fig. 12a, 13**). Se mueve en el rango de tamaños de *C. pliocaenus janossy*, y es ligeramente menor que *C. corax antecorax*. Lo mismo ocurre con la anchura proximal (**Fig. 12b, 13**).

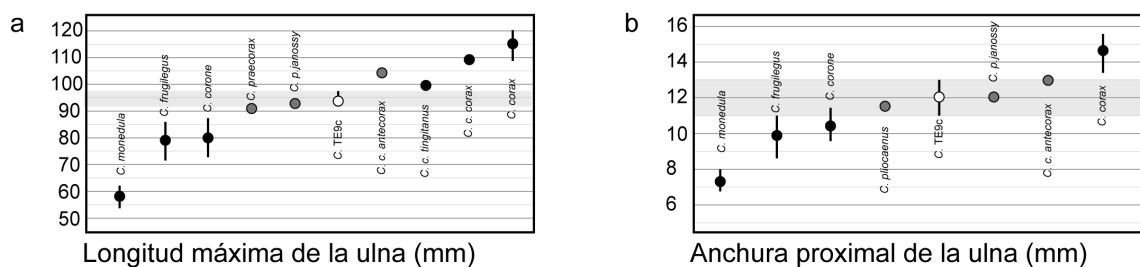


Fig.12: Medidas de la ulna de distintos córvidos. **a)** Longitud máxima de la ulna; **b)** anchura proximal de la ulna. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus praecorax*, *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *Corvus corax tingitanus* y *Corvus corax corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993), datos de *Corvus pliocaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.

En la parte proximal, en vista craneal el límite distal del cótilo dorsal se curva hacia la parte distal del hueso (1a en el 94% de los casos; N=50). El olecranon es estrecho, con aproximadamente la misma anchura en la parte proximal que en la distal (2b en el 100% de los casos; N=41). En vista ventral el límite del cótilo ventral se inclina unos 45° hacia el eje de la diáfisis (3a en el 100% de los casos; N=21). La morfología del borde ventral del cótilo ventral es similar a la de *C. corax*, sin estar tan pronunciado como en *C. pliocaenus* (Pavia & Bedetti, 2013). El surco tendineo alcanza el límite del cótilo ventral (4a en el 87% de los casos; N=23). La depresión bajo el cótilo ventral es corta, igual o más que la mitad de la anchura de la diáfisis (5a en el 95,3% de los casos; N=21). En vista dorsal el límite del cótilo dorsal se inclina unos 45° hacia el eje de la diáfisis (6a en el 96,7% de los casos; N=30). La muesca en el olecranon es pequeña y poco visible (7b en el 65,4% de los casos; N=26), al igual que ocurre



Fig. 13: Ulnas pertenecientes a córvidos de gran tamaño. **a)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **b)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **c)** *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013); **d)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **e)** *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013); **f)** *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013); **g)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **h)** *Corvus corax* (LARC-449); **i)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **j)** *Corvus corone* (LARC-227); **k)** *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); **l)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **m)** *Corvus corax* (LARC-1336). a, b y c vista anterior; d, e y f vista dorsal; h,g,i, j y k vista ventral; l y m vista posterior.

en *C. pliocaenus* (Pavia & Bedetti, 2013) (**Fig. 14a**). En la parte distal no se observa bulto (o es muy pequeño) en el lado caudal del cóndilo dorsal (8b en el 89% de los casos; N=63). La superficie en el límite del tubérculo del retináculo es relativamente ancha (9b en el 97% de los casos; N=72) (**Fig. 14b**). La incisura tendinosa es profunda y con bordes anchos, al igual que en *C. pliocaenus*. El tubérculo carpal apunta hacia craneal, al igual que ocurre en *C. corax* y *C. pliocaenus* (Pavia & Bedetti, 2013).

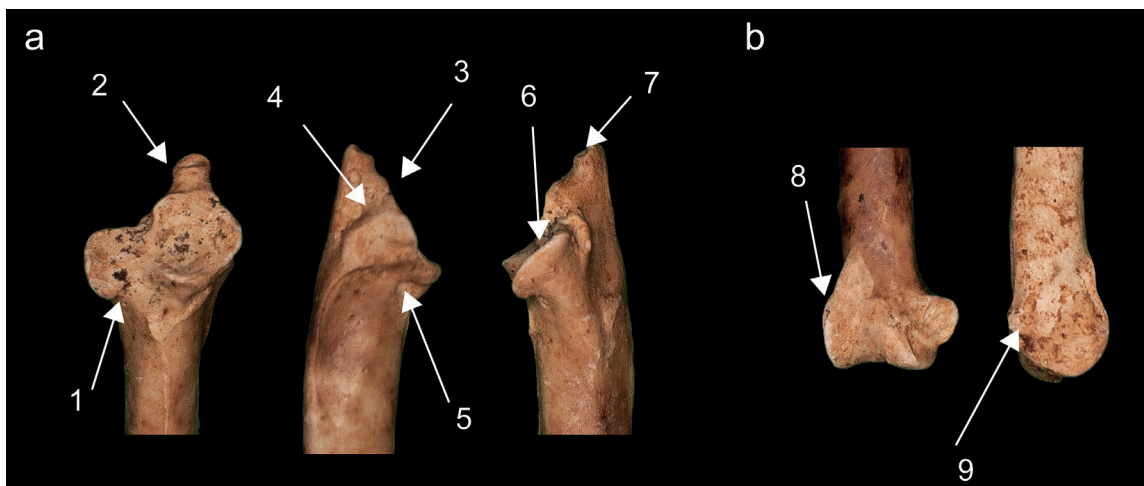


Fig. 14: Características morfológicas de las ulnas del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Parte proximal de la ulna (de izquierda a derecha vista craneal, vista ventral y vista dorsal), 1: el límite del cótilo dorsal se curva hacia distal; 2: el olecranon es estrecho; 3: el límite del cótilo ventral se inclina unos 45° respecto a la diáfisis; 4: el surco tendineo alcanza el límite del cótilo ventral; 5: depresión bajo el cótilo ventral es corta; 6: el cótilo dorsal se inclina unos 45° respecto al eje de la diáfisis; 7: muesca en el olecranon poco visible. **b)** Parte distal (de izquierda a derecha vista ventromedial y vista dorsal); 8: No se observa abultamiento en el lado caudal del cóndilo dorsal; 9: La superficie del tubérculo retinaculi es ancha. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

3.1.6 Carpometacarpo

El carpometacarpo de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante tiene una longitud total media de 56 mm (Tab. 1; Fig. 15). Su tamaño es superior al de *C. frugilegus* y *C. corone* e inferior al de *C. corax* (Fig. 16a). Es ligeramente más corto que los carpometacarpos de *C. p. janossy* y *C. c. antecorax*. Su anchura proximal es intermedia entre la de *C. pliocaenus* y *C. p. janossy* (Fig. 16b).

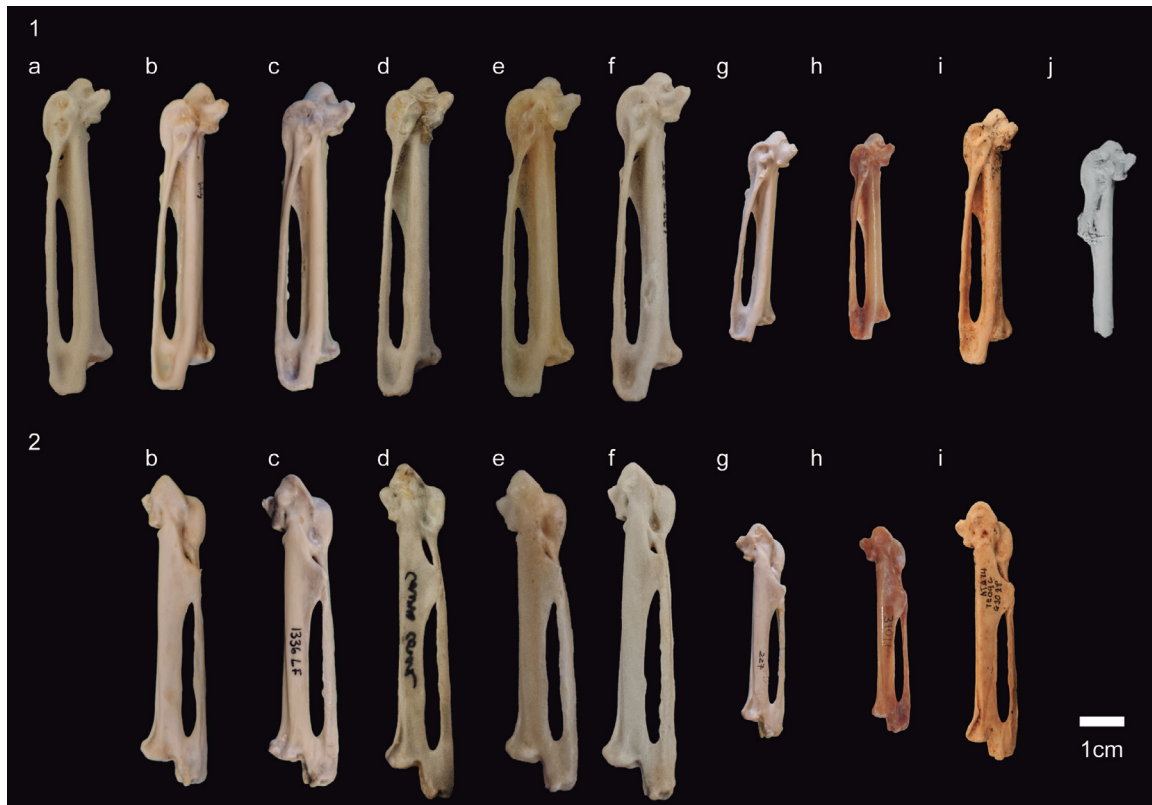


Fig. 15: Carpometacarpos pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista ventral; fila inferior (2) vista dorsal. **a)** *Corvus albicollis* (MNHN 1997-543); **b)** *Corvus corax* (LARC-449); **c)** *Corvus corax* (LARC-1336); **d)** *Corvus corax* (MNHN 1993-384); **e)** *Corvus corax* (MNHN 1997-949); **f)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **g)** *Corvus corone* (LARC-227); **h)** *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); **i)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **j)** *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013).

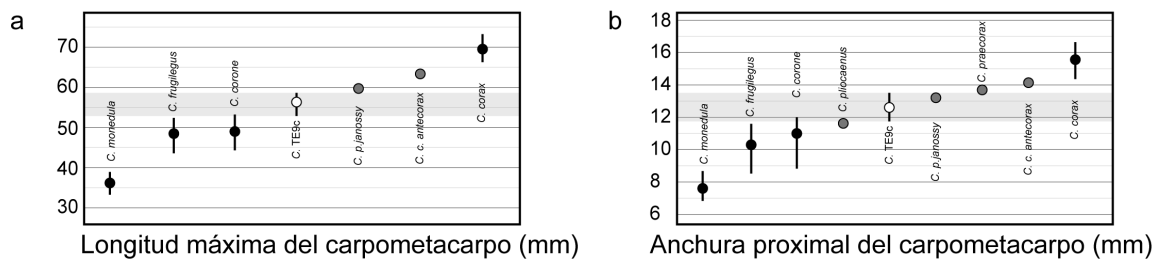


Fig. 16: Medidas del carpometacarpo de distintos córvidos. **a)** Longitud máxima del carpometacarpo; **b)** anchura proximal del carpometacarpo. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus praecorax*, *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *Corvus pliocaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.

En la parte proximal el límite proximal del proceso intermetacarpal alcanza la fóvea carpal caudal (1b en el 81,7% de los casos; N=71), es más pronunciado en su parte proximal, siendo más similar morfológicamente al de *C. corax* que al de *C. corone*, al igual que ocurre con *C. pliocaenus* (Bedetti & Pavia, 2013). Se observa una depresión pequeña y poco profunda en la base del proceso alular algo más de la mitad de los casos, en el resto de casos la depresión aparece bien marcada (2a en el 53,7% de los casos; N=82). La parte más proximal del límite de la placa ósea se inclina distalmente (3b en el 90% de los casos; N=81) (**Fig. 17a**).

Se observa un hueco estrecho y profundo entre el proceso pisiforme y el proceso alular (4b en el 93,7% de los casos; N=80). El proceso alular no alcanza la base de la placa ósea en la diáfisis (5b en el 90,1% de los casos; N=71) (**Fig. 17a**). El proceso extensorio se estrecha en el medio (6a en el 77,3% de los casos; N=75). El límite ventral de la tróclea carpal es recto (7b en el 100% de los casos; N=71) (**Fig. 17a**).

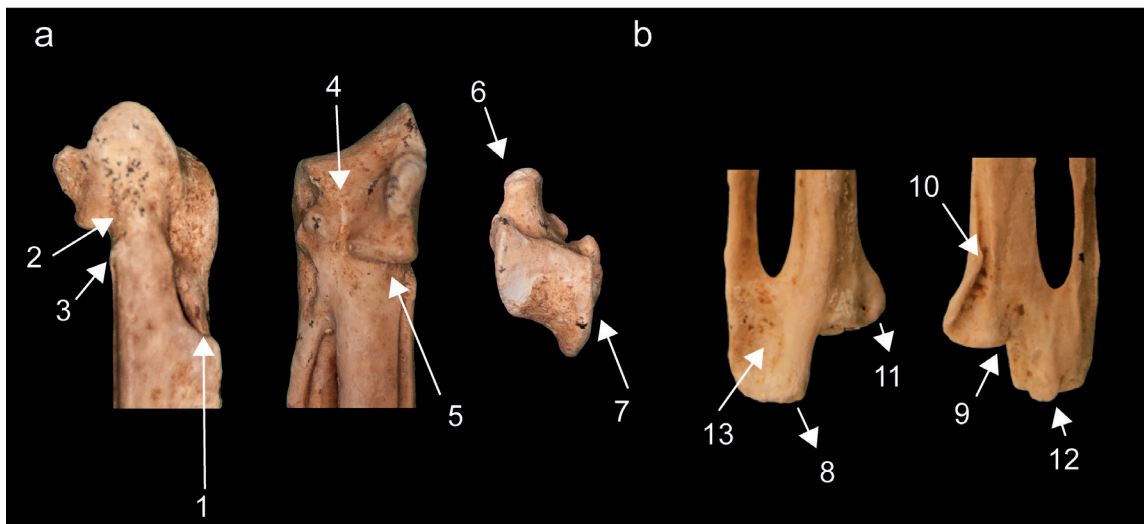


Fig. 17: Características morfológicas de los carpometacarpos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Parte proximal (de izquierda a derecha vista dorsal, vista ventrocranial y vista proximal), 1: el límite proximal del proceso intermetacarpal alcanza el final del espacio intermetacarpal; 3: el límite proximal de la placa ósea inclinada distalmente; 4: hueco estrecho entre proceso pisiforme y proceso alular; 5: el proceso alular no alcanza la base de la placa ósea; 6: proceso extensorio estrechado; 7: límite recto de la tróclea carpal. **b)** Parte distal (de izquierda a derecha vista anterior y vista posterior), 8: límite ventral de la facies articular aproximadamente recto; 11: transición entre facies articular del dedo mayor y la diáfisis es inclinada; 13: depresión profunda en la parte más distal; 9: transición gradual entre la depresión de la parte articular y la facies articular del dedo mayor; 10: placa ósea en el límite caudal; 12: el nódulo del lado dorsal de la facies articular es más corto que el límite ventral. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

En la parte distal el límite ventral de la facies articular del dedo menor es aproximadamente recto (8b en el 82,6% de los casos; N=23). En la mayor parte de los casos (en algo más del 50% de los casos estudiados), hay una transición suave y gradual entre la depresión en la parte articular y la facies articular del dedo mayor, aunque en otros casos el límite es afilado (9b en el 55,6% de los casos; N=18). Se observa una placa ósea afilada en el límite caudal del surco tendineo (10a en el 93,3% de los casos; N=15) (**Fig. 17b**).

En vista ventrocranial la transición entre la facies articular del dedo mayor y la diáfisis del hueso está inclinada (11b en el 68,7% de los casos; N=16). En vista dorsal el nódulo en la

facies articular del dedo menor es más corta que el límite ventral (12b en el 64,7% de los casos; N=17). La depresión que se observa en la parte más distal es muy profunda (13a en el 100% de los casos; N=15). Se observa una profunda curva en el límite ventrocranial de la facies articular del dedo mayor (14a en el 71,4% de los casos; N=14) (**Fig.17b**).

3.1.7 Falange alular del dedo mayor

El tamaño de la falange alular del dedo mayor del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante es de 24,4mm de media (**Tab. 1; Fig. 18**). Aunque los ejemplares más grandes de *C. corone* y *C. frugilegus* pueden tener falanges alulares dentro del rango de tamaño del cuervo de la Sima del Elefante, este último presenta tallas superiores en términos generales. Las falanges alulares de *C. corax* tienen un tamaño muy superior en comparación. La depresión que aparece a lo largo de la diáfisis es profunda, y comienza cerca de la superficie articular (3a en el 100% de los casos; n=5).

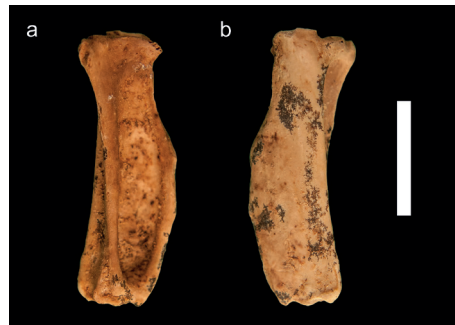


Fig. 18: Falange alular del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **a)** vista ventral; **b)** vista dorsal. Escala 1 centímetro.

3.1.8 Fémur

El fémur del cuervo grande del nivel TE9c la Sima del Elefante tiene una longitud total media de 59,2mm (**Fig. 19; Tab. 1**). Es mayor que los fémures descritos para *C. frugilegus* (**Fig. 20**). Respecto a *C. corone*, la media es mayor, pero hay un alto grado de solapamiento en las medidas (**Fig. 20**). Esta longitud total es ligeramente menor que la longitud media de *C. c. antecorax*. La anchura proximal se sitúa en una posición intermedia entre la de *C. pliocaenus* y *C. p. janossy* y la de *C. c. antecorax* (**Fig. 21a**). Lo mismo ocurre con la anchura distal (**Fig. 21b**).

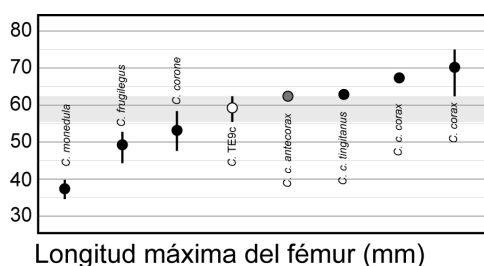


Fig. 19: Medidas de la longitud total del fémur en distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. c. tingitanus* y *C. c. corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993). Medidas expresadas en milímetros.



Fig. 20: Fémures pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) en vista craneal; fila inferior (2) en vista caudal. **a)** *Corvus corax* (LARC-449); **b)** *Corvus corax* (MNHN 1995-285); **c)** *Corvus corax* (MNHN 1997-949); **d)** *Corvus corone* (LARC-227); **e)** *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); **f)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante.

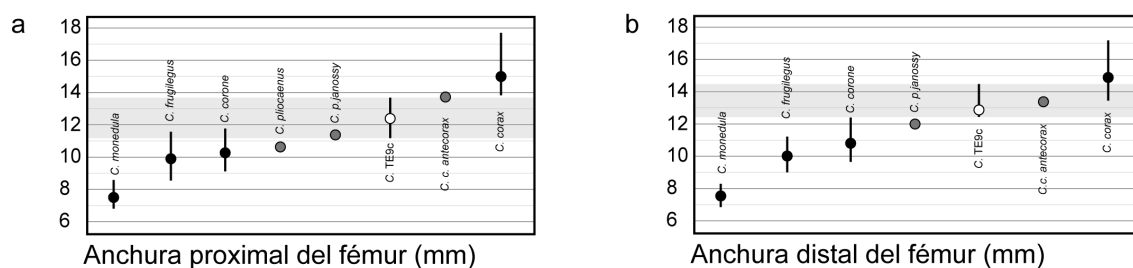


Fig. 21: Medidas de los fémures de distintos córvidos. **a)** Anchura proximal del fémur; **b)** anchura distal del fémur. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. p. janassy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. plicicaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.

En el lado proximal, la cresta situada más distalmente presenta una longitud variable (1b en el 52% de los casos; N=21). El límite craneal del trocánter femoral está inclinado (2b en el 85% de los casos; N=26). En vista craneal la depresión bajo el límite de la parte articular

es muy leve (3b en el 74% de los casos; N=39). El límite de la parte articular es claro y fácil de definir (4b en el 97% de los casos; N=37). En vista medial se observa que la cresta ósea se curva cranealmente, alejándose el extremo proximal de la impresión muscular (5b en el 79% de los casos; N=14) (**Fig. 22a**).

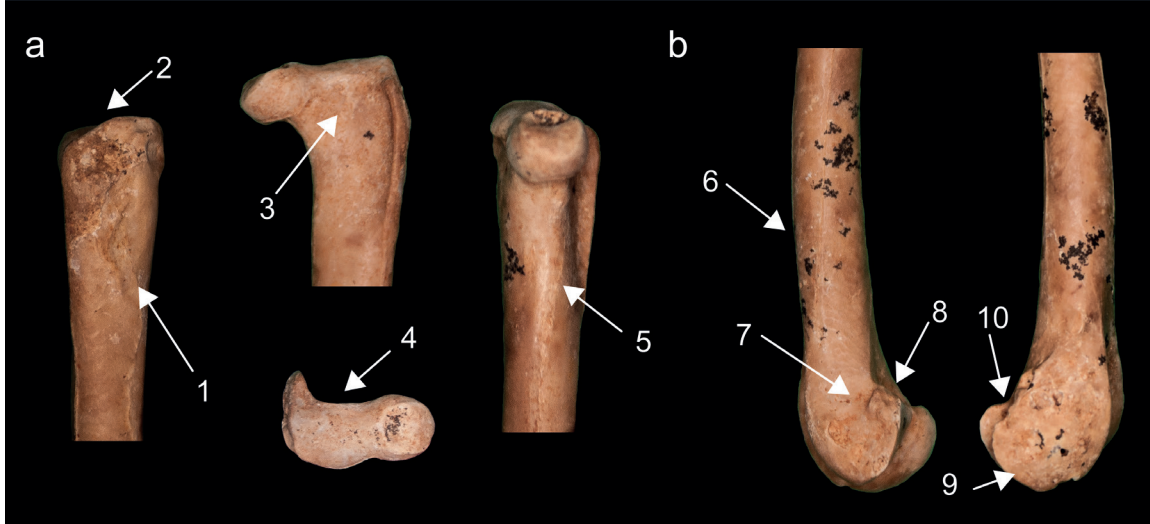


Fig. 22: Características morfológicas de los fémures de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Parte proximal (de izquierda a derecha vista lateral, vista craneal y vista medial), 1: cresta distal de la parte proximal alargada; 2: límite craneal del trocánter femoral inclinado; 3: depresión leve bajo el límite de la parte articular; 4: límite de la parte articular claro; 5: cresta ósea curvada cranealmente. **b)** Parte distal (de izquierda a derecha vista medial y vista lateral), 6: diáfisis recta; 7: no se observa depresión en la base del cóndilo medial; 8: cóndilo medial elongado; 9: no se observa impresión del músculo inferior; 10: nódulo visible. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

En la parte distal, el límite craneal de la diáfisis es aproximadamente recto (6a en el 81% de los casos; N=16). En vista medial no se observa ninguna depresión en la base del cóndilo medial (7b en el 87% de los casos; N=31). El cóndilo medial es alargado en el lado caudal (8c en el 97% de los casos; N=37). La impresión muscular baja es menos profunda que la superior (9b en el 92% de los casos; N=39). El nódulo entre la impresión del músculo iliofibular y la parte fibular del cóndilo lateral es grande y visible (10b en el 100% de los casos; N=38) (**Fig. 22b**).

3.1.9 Tibiotarso

No se han recuperado tibiotarsos completos en la Sima del Elefante. La anchura distal presenta un tamaño similar al de *C. pliocaenus janossy* y *C. corax antecorax*, y es ligeramente mayor que la de *C. corone* y *C. frugilegus* y menor que *C. corax* (**Fig. 23**).

En la parte proximal se observa una placa triangular formada por dos crestas unidas por hueso plano entre la diáfisis y la parte articular (1b en el 83% de los casos; N=6). La cresta cnemial lateral se estrecha gradualmente en el lado de la facies articular lateral (2a en el 67% de los casos; N=6). En vista caudal no se observa depresión bajo la parte articular (3b en el 100% de los casos; N=6).

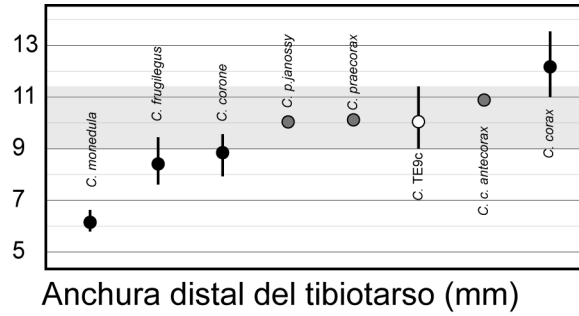


Fig. 23: Medidas de la anchura distal del tibiotarso de distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. praecorax*, *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975). Medidas expresadas en milímetros.

En la parte distal se observa que el límite de la parte articular entre el cóndilo medial y el cóndilo distal lateral es horizontal (4b en el 96% de los casos; N=70). El nódulo del puente supratendineo tiene forma de cresta y se extiende hacia proximal (5b en el 81% de los casos; N=74) (**Fig. 26a**).

3.1.10 Tarsometatarso

La longitud total del tarsometatarso del cuervo de la Sima del Elefante es de 71,6mm de media (**Tab. 1**). Es similar a la longitud del tarsometatarso de *Corvus corax* (**Fig. 24a**), a pesar de que el tamaño general del mismo es superior al que presentan los cuervos de TE, que presentan un aspecto más esbelto (**Fig. 25**). Esto contrasta con la robustez de los tarsometatarsos de *C. p. janossy* y *C. c. antecorax*. Incluso en el caso de *C. p. janossy* los tarsometatarsos son más cortos que los pertenecientes a *C. corone* y *C. frugilegus*, a pesar de presentar estas últimas un tamaño menor en general (**Fig. 25**). La anchura proximal de los tarsometatarsos sin embargo es menor que la de *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* (**Fig. 24b**) *C. hungaricus* presenta un tarsometatarso más corto y esbelto, con una longitud de 67mm.

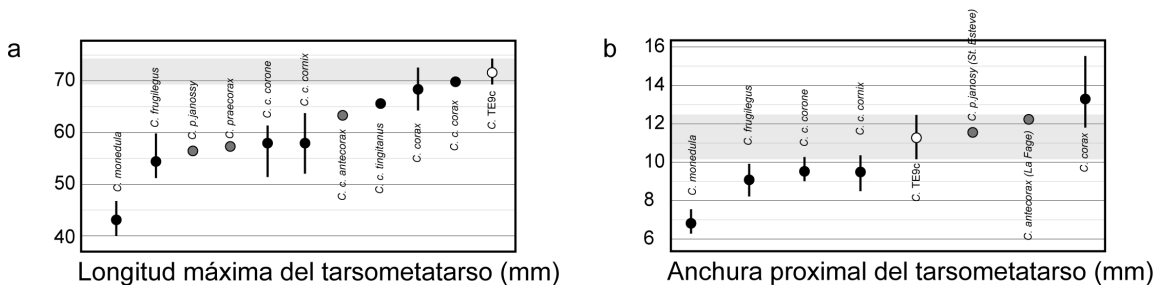


Fig. 24: Medidas del tarsometatarso de distintos córvidos. **a)** Longitud máxima del tarsometatarso; **b)** anchura proximal del tarsometatarso. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. praecorax*, *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. c. tingitanus* y *C. c. corax* extraídos de Hernández *et al.* (1993). Medidas expresadas en milímetros.



Fig. 25: Tarsometatarsos pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista dorsal; fila central (2) vista plantar; fila inferior (3) vista proximal. **a)** *Corvus corax* (LARC-449); **b)** *Corvus corax* (LARC-1336); **c)** *Corvus corax* (LARC-1813); **d)** *Corvus corax* (MNHN 1939-384); **e)** *Corvus corax* (MNHN 1997-949); **f)** *Corvus corone* (LARC-227); **g)** *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); **h)** *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; **i)** *Corvus corax antecorax* de Saint-Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 1975); **j)** *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013).

En la parte proximal no se observa inflexión en la eminencia intercondilar (1b en el 100% de los casos; N=47) (**Fig. 26b**)

En la parte distal solo aparece un foramen vascular distal a través del hueso hacia la superficie plantar (2b en el 95% de los casos; N=96). En vista distal no se observa surco en el lado plantar de la tróclea del metatarso II (3b en el 98% de los casos; N=42). El surco en el lado plantar de la tróclea del metatarso III es ancho (4b en el 60% de los casos; N=48), al igual que ocurre con *C. pliocaenus* (Pavia & Bedetti, 2013). La cresta paralela a la cresta plantar lateral es afilada (5b en el 65% de los casos; N=26) (**Fig. 26c**).

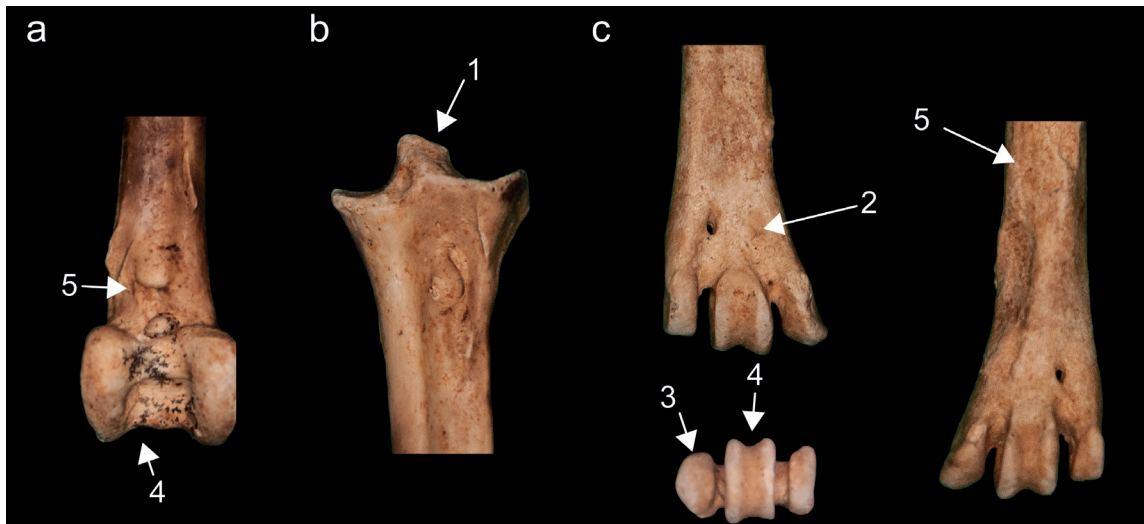


Fig. 26: Características morfológicas de los tibiotarsos y los tarsometatarsos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. **a)** Tibiotarso, parte distal, vista craneal; 4: el límite de la parte articular entre cóndilo medial y el cóndilo distal lateral es horizontal; 5: el nódulo del puente supratendineo tiene forma de cresta; **b)** Tarsometatarso, parte proximal, vista dorsal, 1: no hay inflexión en la eminencia intercondilar; **c)** Tarsometatarso, parte distal (de izquierda a derecha y de arriba abajo vista dorsal, vista plantar y vista distal), 2: ausencia de un segundo foramen; 3: ausencia de surco en la tróclea del metatarso II; 4: el surco en el lado plantar de la tróclea del metatarso III es ancho; 5: la cresta paralela a la cresta plantar lateral es afilada. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.

3.2 Comparación del cuervo del nivel TE9c la Sima del Elefante con especies de cuervo actuales

El cuervo de la Sima del Elefante es más grande que *Corvus monedula*, las especies de *Pyrrhocorax*, *Corvus frugilegus* y *Corvus corone*, aunque algunas medidas presentan cierto grado de solape con estas dos últimas, especialmente con *Corvus corone*. No obstante la combinación de caracteres morfológicos del cuervo de la Sima del Elefante es distinta a la de *Corvus corone* (ver Tomek & Bocheński, 2000). Se trata de una especie en general claramente más pequeña que *Corvus corax*, salvo en la longitud máxima del tarsometatarso, donde los valores son similares, aunque la media de los cuervos de la Sima del Elefante es ligeramente mayor (**Tab. 2**). Respecto a especies del género *Corvus* de tamaño similar de otras zonas del mundo, *Corvus macrorhynchos* tiene unas dimensiones similares, aunque la ulna, y especialmente el tarsometatarso del *Corvus* de la Sima del Elefante son más esbeltos. *Corvus albicollis* presenta dimensiones mayores en todos los huesos, aunque las proporciones entre las longitudes de los mismos son similares a las del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante. *Corvus rhidipurus* y *Corvus ruficollis* también presentan dimensiones similares, pero tanto sus fémures como tarsometatarsos son más cortos que los del cuervo de la Sima del Elefante (**Tab.2**).

3.3 Comparación del cuervo de la Sima del Elefante con especies de cuervo extintas

En trabajos anteriores, el cuervo del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante fue

asignado a *Corvus corax antecorax* (Rosas *et al.*, 2001; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a). La especie *Corvus antecorax* se estableció en un primer momento dentro de la línea evolutiva de *Corvus corax* (Mourer-Chauviré, 1975). Más adelante, el trabajo de Hernández *et al.* (1993) mostró que la variación de talla actual de esta última especie incluía el rango de tamaño cubierto por *C. antecorax*, que pasó a ser considerada una subespecie: *C. c. antecorax* (Mourer-Chauviré, 2004). En este trabajo se muestra que el tamaño de todos los huesos del cuervo de la Sima del Elefante es claramente inferior al de *C. c. antecorax* (**Tab. 2**), excepto la longitud total del tarsometatarso, que es mucho más esbelto en los cuervos de la Sima del Elefante que en el resto de especies de grandes córvidos.

Por otro lado, el cuervo de la Sima del Elefante es ligeramente mayor que *Corvus praecorax* y *Corvus pliocaenus* (este último de tamaño similar a *C. corone*, **Tab. 2**). La especie *C. pliocaenus* fue descrita por Portis (1889), pero la escasez de material de ese trabajo hizo que no se considerara una especie independiente y se estableció como sinónimo de *C. corone* en base a las medidas (Mlíkovský, 2002). Estudios realizados en el Pleistoceno Inferior de Italia permitieron analizar dos poblaciones distintas pertenecientes a *C. pliocaenus*, devolviéndole el estatus de especie (Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013). Morfológicamente el cuervo de la Sima del Elefante y *C. pliocaenus* son similares, pero no hay suficiente información sobre *C. pliocaenus* como para realizar una discusión más profunda. Una subespecie de *C. pliocaenus*, *Corvus pliocaenus janossy* descrita por Mourer-Chauvire (1975), se diferencia de *C. pliocaenus* principalmente por ser más robusta. El tamaño es similar al del *Corvus* presente en la Sima del Elefante. La principal diferencia del *Corvus* de la Sima del Elefante con *C. p. janossy*, al igual que con *C. c. antecorax* es su tarsometatarso más largo (**Tab. 2**). De *Corvus hungaricus* (Lambrecht, 1916) se conservan un tarsometatarso y un fragmento distal de húmero, restos que presentan unas dimensiones mucho más gráciles que las del cuervo de la Sima del Elefante (**Tab. 2**).

3.3.1 Análisis estadístico de las similitudes entre especies extintas

El grado de diferencia en el tamaño de los huesos del cuervo de la Sima del Elefante respecto a los de otras especies de *C. c. antecorax* por un lado y *C. p. janossy* por otro se ha analizado mediante la prueba T de Student; en los casos en los que el tamaño de la muestra era muy pequeño, los resultados deben ser tomados con cautela ya que pueden no ser representativos. El pequeño tamaño de muestra de *C. pliocaenus* no ha permitido comparar esta especie con el material de la Sima del Elefante. Con todo, algunas de las medidas comparadas han revelado diferencias significativas entre el cuervo de la Sima del Elefante y *C. c. antecorax*, y el cuervo de la Sima del Elefante y *C. p. janossy*, especialmente en el primer caso (**Tab. 3**).

		<i>C. corax antecorax</i> (La Fage)			<i>C. pliocaenus janossy</i> (St. Esteve)			<i>Corvus</i> TE9c			<i>Corvus</i> TE9c y <i>C. c. antecorax</i>		<i>Corvus</i> TE9c y <i>C. p. janossy</i>	
		n	media	Var	n	media	Var	n	media	Var	t	p	t	p
CRC	a	99	54,9	4,1	2	45,5	0,5	4	48,9	0,81	5,88	5,319E-08	-4,59	0,01
	d	99	4,5	0,1	4	4,0	0,1	24	4	0,09	7,02	1,42E-10	0	1
	g	99	15,4	1,0	3	14,3	1,0	11	12,6	1,44	8,64	5,75E-14	2,17	0,045
	h	99	4,7	0,2	4	4,3	2,0	16	4,6	0,16	0,84	0,4	-0,5	0,44
HUM	a	64	87,2	11,3	1	84,1	-	5	75,8	7,84	7,37	3,27E-10	-	-
	b	84	23,3	1,3	2	21,1	1,4	14	21,2	0,64	6,62	7,71E-10	-0,24	0,87
	g	63	8,3	0,2	1	7,9	-	6	7,5	0,16	4,22	0,00008	-	-
ULN	a	100	104,2	14,8	1	93,0	-	7	94,2	4	6,79	6,86E-10	-	-
	c	100	13,0	0,5	4	12,0	0,1	29	13,3	0,36	-2,08	0,04	-4,28	0,0002
	e	100	6,0	0,1	4	5,4	0,1	12	5,5	0,04	5,34	5,1E-07	-0,9	0,46
	f	100	10,7	0,4	10	9,7	0,2	60	10,8	0,36	-0,99	0,32	-5,53	5,46E-07
RAD	b	2	4,4	0,1	2	4,0	0,1	8	4	0,01	3,47	0,008	0	1
	c	2	5,8	0,2	2	5,2	0,2	9	4,7	0,09	4,4	0,002	3,26	0,07
CMC	a	100	63,4	5,2	2	59,4	9,2	8	56,2	4	8,66	5,75E-14	1,85	0,09
	e	100	14,1	0,5	6	13,3	0,9	42	12,6	0,36	12	2,31E-23	2,55	0,01
	i	100	10,7	0,3	4	12,6	0,7	13	12,4	0,16	-10,8	5,04E-19	0,78	0,5
FEM	a	100	63,9	4,1	-	-	-	19	59,2	5,29	9,7	3,28E-15	-	-
	b	100	13,7	0,3	6	11,4	1,1	56	12,3	0,25	15,79	5,13E-34	-3,61	0,0005
	e	100	6,1	0,1	6	5,2	0,1	2	5,1	0,0049	4,45	0,00002	0,3	0,7
	f	100	13,4	0,5	3	12,0	0,5	53	12,8	0,36	5,25	4,99E-07	-2,31	0,03
TBT	b	105	12,0	0,3	6	10,4	0,1	8	11,7	0,25	1,5	0,14	-5,69	0,00012
	g	76	5,7	0,1	5	5,2	0,0	3	5,1	0,01	3,26	0,002	1,92	0,8
	j	104	10,9	0,3	9	10,0	0,5	72	10,4	0,25	6,17	4,71E-09	-1,94	0,03
TMT	a	100	63,7	6,7	1	56,0	-	6	71,6	2,89	-7,36	4,4E-11	-	-
	b	100	12,1	0,4	5	11,6	0,7	47	11,3	0,25	7,62	3,03E-12	1,11	0,23
	c	100	4,9	0,1	5	4,8	0,4	6	4,4	0,04	3,82	0,0002	1,33	0,15
	d	100	8,8	0,2	5	7,9	0,6	61	8,2	0,25	7,89	4,48E-13	-1,06	0,22

Tab. 3: Comparación del tamaño de los principales huesos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante, de *C. c. antecorax* y de *C. p. janossy*. Ver abreviaturas en el apartado 2.3. La media de cada medida está expresada en milímetros.

3.3.2 Índice de robustez del tarsometatarso y proporción entre la longitud de la ulna y del tarsometatarso en distintas especies de córvidos

Para analizar las diferencias entre el cuervo de la Sima del Elefante y otras especies se han calculado dos parámetros usados generalmente en el estudio de córvidos. Por un lado el índice de robustez del tarsometatarso, expresado como la anchura en el medio de la diáfisis multiplicada por 100, dividido por la longitud total del mismo (Mourer-Chauviré, 1975). Por otro lado se ha calculado la proporción entre la longitud total de la ulna y la del tarsometatarso, que proporciona una visión general sobre la robustez del esqueleto de los córvidos y da idea sobre la potencia de vuelo (Gill, 2003).

El resultado del cálculo del índice de robustez refleja diferencias entre el cuervo de la Sima del Elefante y el resto de especies de *Corvus* (Tab. 4). Entre las especies actuales que habitan Europa, sólo las hembras de *Corvus frugilegus* presentan un índice de robustez tan bajo como el *Corvus* de la Sima del Elefante. *Corvus rhidipurus*, presente actualmente en el noreste de África presenta un índice aún menor (Svensson *et al.*, 2010).

Entre las especies extintas, el índice para *C. p. janossy* es mucho mayor, reflejando el

hecho de que se trata de una especie robusta. El índice de *C. c. antecorax* también refleja una robustez mayor, aunque no tan grande como la de *C. p. janossy*, variando entre 7 y 8 (mismo rango que el resto de *C. corax*). *C. hungaricus*, sin embargo, presenta un tarsometatarso aún más esbelto.

En cuanto a la proporción entre la longitud total de la ulna y la del tarsometatarso el cuervo de TE9c presenta resultado muy inferior al del resto de especies. Siendo de 1,3 frente al 1,6 de *C. c. antecorax* y *C. pliocaenus janossy*. Dentro del género *Corvus* únicamente *C. monedula* presenta un valor tan bajo (**Tab. 4**).

		IR	ULN/TMT
Corvus (TE9c)	Este trabajo	6,15	1,32
<i>C. pliocaenus janossy</i>	Mourer-Chauviré, 1975	8,5	1,66
<i>C. corax antecorax</i>	Mourer-Chauviré, 1975	7,77	1,64
<i>C. corax antecorax</i>	Mourer-Chauviré, 2004	7,07	-
<i>C. hungaricus</i>	Mourer-Chauviré, 2004	5,97	-
<i>Corvus corax</i>	Mourer-Chauviré, 1975	7,48	1,67
<i>Corvus corax</i>	Tomek & Bocheński, 2000	7,65	1,69
<i>Corvus corax</i>	MNHN (n=4)	6,95	1,57
<i>Corvus corax</i>	LACL (n=4)	7,84	1,68
<i>C. corax corax</i>	Hernández <i>et al.</i> , 1993	-	1,5
<i>C. corax tingitanus</i>	Hernández <i>et al.</i> , 1993	-	1,45
<i>Corvus macrorhynchos</i>	Mourer-Chauviré, 1975	6,97	1,49
<i>Corvus albicollis</i>	MNHN (n=2)	7,88	1,48
<i>Corvus rhidipurus</i>	Mourer-Chauviré, 1975	5,86	1,51
<i>Corvus corone</i>	Tomek & Bochenki, 2000	6,24	-
<i>Corvus frugilegus</i>	Tomek & Bochenki, 2000	6,23	1,45
<i>Corvus frugilegus</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000	6,29	1,45
<i>Corvus frugilegus</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000	6,16	1,44
<i>Corvus monedula</i>	Tomek & Bochenki, 2000	6,24	1,34
<i>Pyrhocorax pyrrhocorax</i>	Tomek & Bochenki, 2000	5,49	1,28
<i>Pyrhocorax graculus</i>	Tomek & Bochenki, 2000	5,73	1,26

Tab. 4: Valores de los índices de robustez (IR) y de las proporciones entre la longitud total de la ulna (ULN) respecto a la longitud total del tarsometatarso (TMT) para los cuervos de la Sima del Elefante y otras especies extintas y actuales.

3.3.3 Estudio de las proporciones anatómicas de las extremidades

A continuación se muestra la representación en gráficos bivariantes de los valores medios de las longitudes totales de distintos huesos largos de diferentes especies de cuervos actuales y extintos, incluidos los valores medios de los cuervos de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante. La representación de las longitudes de distintos huesos se ajusta a la recta de regresión obtenida, dando valores de R^2 cercanos a 1, reflejando unas proporciones anatómicas similares entre las especies de córvido (**Fig. 27**).

Los resultados de R^2 son especialmente altos al comparar entre sí la longitud total

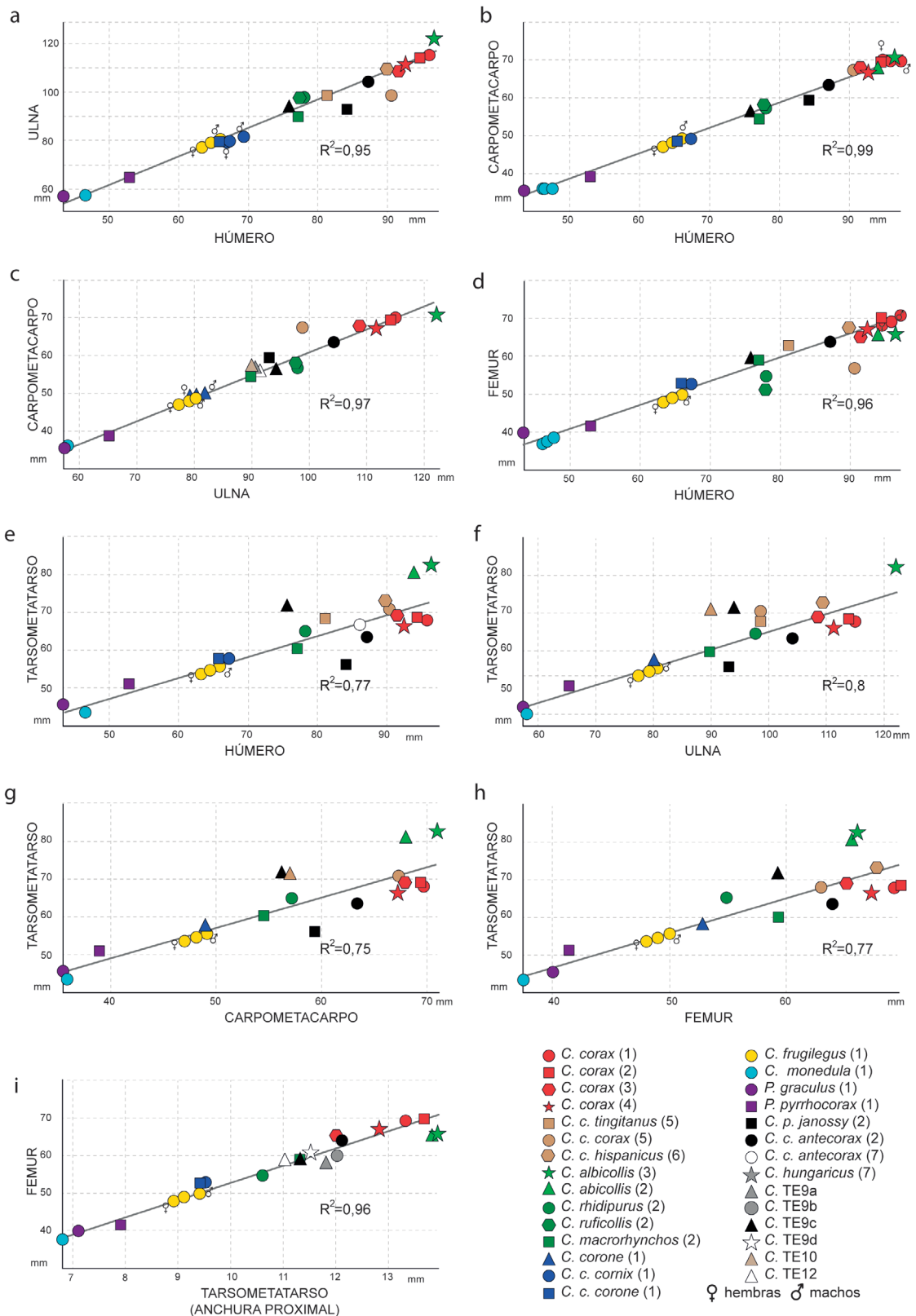


Fig. 27: Comparación de los valores medios de las longitudes totales de distintos huesos largos de los cuervos de distintos niveles de la Sima del Elefante y otros córvidos actuales y extintos. **a)** Ulna y húmero; **b)** carpometacarpo y húmero; **c)** carpometacarpo y ulna; **d)** fémur y húmero; **e)** tarsometatarso y húmero; **f)** tarsometatarso y ulna; **g)** tarsometatarso y carpometacarpo; **h)** tarsometatarso y fémur; **i)** fémur y anchura proximal del tarsometatarso. La recta representada es la recta de regresión. (1) Tomek & Bocheński, 2000; (2) Mourer-Chauviré, 1975; (3) medidos en MNHN; (4) medidos en LARC; (5) Hernández *et al.*, 1993; (6) Stewart, 1999; (7) Mourer-Chauviré, 2004. Medidas expresadas en milímetros.

de la ulna, del carpometacarpo y del húmero (Fig. 27a, b, c). Al comparar los huesos de las extremidades anteriores con las longitudes medias del fémur los valores de R^2 se mantienen también cercanos a 1 (Fig. 27d).

Sin embargo al comparar los valores medios de la longitud total del tarsometatarso frente a los mismos elementos de la extremidad anterior o el fémur los valores de R^2 se reducen (Fig. 27e, f, g, h). Los cuervos de mayor tamaño son los que aparecen más alejados de la recta de regresión, incluyendo a los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. No ocurre lo mismo al comparar la anchura proximal del tarsometatarso frente a la longitud total de dichos elementos, donde el valor de R^2 se sigue manteniendo muy próxima a 1 (Fig. 27i).

Al comparar longitud de los tarsometatarsos de los cuervos con la anchura proximal en un gráfico de dispersión se observa que la nube de puntos formada por los individuos de la Sima del Elefante se separa por completo de las nubes de *C. corax antecorax* y *C. corax*, y permanece lejos de *C. pliocaenus janossy* (Fig. 28).

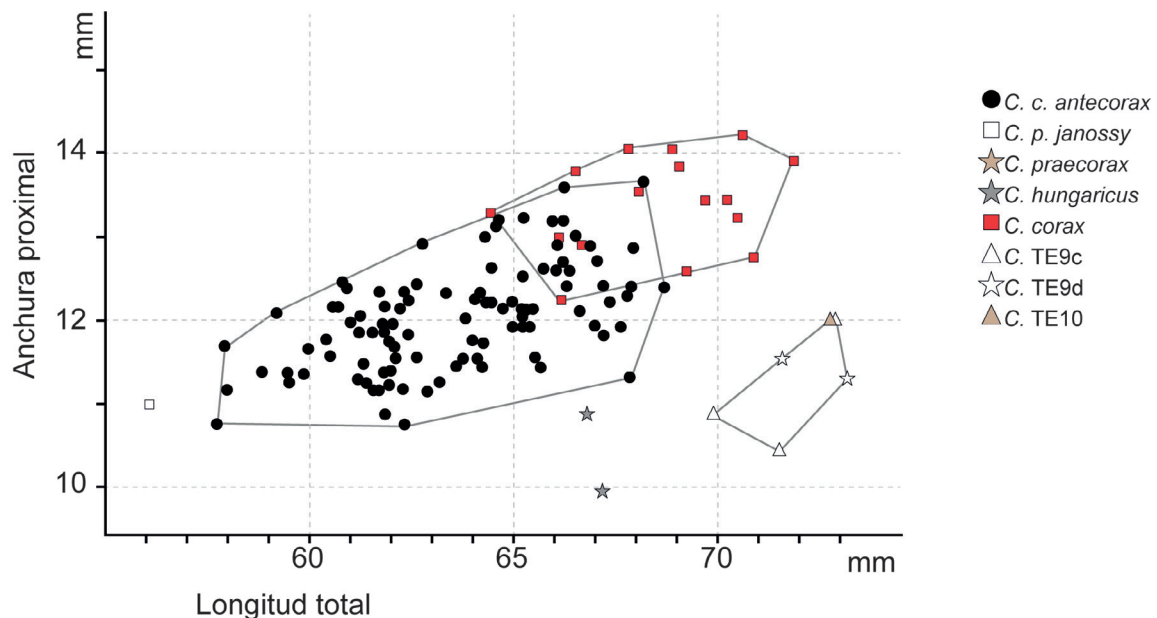


Fig. 28: Gráfico de dispersión de los tarsometatarsos de *C. c. antecorax*, *C. pliocaenus*, *C. hungaricus*, *C. corax* y los cuervos de la Sima del Elefante. Anchura proximal del tarsometatarso respecto a longitud total del tarsometatarso. Modificado de Mourer-Chauviré, 1975. Medidas expresadas en milímetros.

4. DISCUSIÓN

4.1 Análisis de la anatomía del cuervo de la Sima del Elefante

El cuervo de la Sima del Elefante presenta caracteres morfológicos similares a los de *Corvus corax*, y distintos de los de *Corvus corone*, que es la especie actual de tamaño más similar. Además, presenta diferencias significativas de tamaño en prácticamente todos los huesos respecto a las dos especies de cuervo extintas más cercanas en tamaño: *Corvus corax antecorax* y *Corvus pliocaenus janossy*.

Las mayores diferencias anatómicas entre el cuervo de la Sima del Elefante y las demás especies de cuervo del Pleistoceno Inferior y Medio se encuentran en las proporciones del

tarsometatarso. El valor del índice de robustez es mucho más bajo en el caso del cuervo de la Sima del Elefante (6,15) que en *C. c. antecorax* (alrededor de 7) y *C. p. janossy* (8,5), únicamente *Corvus hungaricus* presenta valores similares entre las especies extintas. La misma situación se da al observar la proporción entre las longitudes totales de la ulna y del tarsometatarso. Los valores más bajos se obtienen para el cuervo de la Sima del Elefante. No se han podido comparar estos parámetros respecto a *C. pliocaenus*, especie más cercana en tamaño al cuervo de la Sima del Elefante, ya que no se conservan tarsometatarsos completos de la misma.

La estructura anatómica de los córvidos es muy conservadora, y las diferencias de tamaño entre las especies son generalmente de carácter isométrico. En los cuervos de mayor tamaño el valor de R^2 en gráficos bivariantes donde se representan las longitudes totales se reduce al introducir la longitud total del tarsometatarso en las comparaciones, respecto a las comparaciones de otros huesos largos. Esto refleja una mayor alometría entre las especies de grandes córvidos en la longitud total del tarsometatarso que en el caso de otros huesos.

El hecho de que no se conserven tarsometatarsos de la especie más cercana en tamaño, *Corvus pliocaenus*, impide que se pueda descartar que los cuervos de la Sima del Elefante sean una población de *C. pliocaenus* ligeramente diferente de la presente en el Pleistoceno Inferior de Italia (Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013). Por esta razón se asignan los restos de la Sima del Elefante de forma tentativa a *Corvus* cf. *pliocaenus*. Un tarsometatarso completo del yacimiento de Tsiotra Vryssi, en Macedonia (Grecia) ha sido asignado a la especie *C. pliocaenus* (Konidaris *et al.*, 2015), aunque los datos biométricos de los restos recuperados en este yacimiento no han sido publicados, en la figura disponible se observa que se trata de un tarsometatarso considerablemente largo y esbelto. La comparación de los datos de este yacimiento (de edad similar a la Sima del Elefante y Pirro Nord o Cava Sud, y localizado aproximadamente en la misma latitud que los yacimientos de Atapuerca) con los restos incluidos en este trabajo permitiría arrojar luz sobre la asignación los restos fósiles aquí analizados.

4.2 Implicaciones paleoecológicas

El índice ulna/tarsometatarso ha sido relacionado por algunos autores con la potencia de vuelo. Los valores inferiores de esta proporción, como en el caso del cuervo de la Sima del Elefante, podrían estar relacionados con una adaptación a vida más terrestre, pasando más tiempo en el suelo (Gill, 2003). Además, en el caso de los Passeriformes, los cambios de longitud del tarsometatarso parecen estar relacionados con la forma de alimentación, un tarsometatarso más largo aumenta el rango de acción a la hora de buscar comida entre el follaje, bien sea entre árboles o arbustos (Carrascal *et al.*, 1990 y referencias incluidas). Otros autores proponen que la longitud de los tarsometatarsos en las aves depende de la estabilidad de la percha que ocupen, siendo más cortos en aves que utilizan perchas inestables y más largos en aves que utilizan perchas más estables (Grant, 1971).

Las diferencias en la longitud relativa del tarsometatarso de los cuervos ya han sido

descritas por otros autores, (Cramp & Perrins, 1994; Stewart, 2007). Los análisis de esta medida apuntan a que existe un gradiente geográfico en el tamaño de los tarsometatarsos de los cuervos, unos con distribuciones más al norte, que muestran tarsometatarsos relativamente más cortos, y otros con distribuciones más al sur, con tarsometatarsos relativamente más largos y esbeltos (Stewart, 2007). Esto contrasta con el gradiente existente en el tamaño general de estas aves, que presentan mayor tamaño en áreas más al norte, y menor en zonas al sur. Se ha propuesto que el alargamiento o acortamiento del tarsometatarso podría ser una respuesta a la regla de Allen (Snow, 1954). Existiría una correlación negativa entre la latitud y la longitud de las extremidades para favorecer la conservación del calor. Por lo que una especie de aves presentaría las patas más largas en las zonas más al sur de su área de distribución (Stewart, 2007).

En este sentido, la evolución de la asociación de insectívoros presente en los niveles de la Sima del Elefante aquí estudiados (Pleistoceno Inferior) sugiere un clima cálido y húmedo, con variaciones (Carbonell *et al.*, 2008). El clima en la zona era húmedo, situación reflejada por la presencia de faunas típicas de entornos con cuerpos de agua en la asociación, aves como los pigargos o los patos (ver Capítulo 2), o mamíferos como los castores están presentes (Cuenca-Bescós *et al.*, 2017). Además, otros proxies como la herpetofauna o los quirópteros indican que el clima era ligeramente más cálido que el actual (Blain *et al.*, 2010; Galán *et al.*, 2016). Las reconstrucciones paleoambientales realizadas en los yacimientos italianos donde aparece *C. pliocaenus* reflejan un clima más árido (Pavia *et al.*, 2012b), aunque los análisis para los yacimientos donde aparece *C. p. janossy*, que presenta un tarsometatarso mucho más robusto, apuntan también a un clima húmedo y cálido (Sevilla & Chaline, 2011).

Las diferencias entre el cuervo de la Sima del Elefante y otras poblaciones de *C. pliocaenus* podrían deberse a adaptaciones diferentes al medio, bien sea por el clima (como expresión de la regla de Allen) o por una forma de alimentación diferente (vida más terrestre y forrajeo). Estas diferencias también se observan las subespecies de *C. corax* actuales, además de un gradiente de tamaño ascendente hacia el norte (Stewart, 1999), las subespecies de *C. corax* presentes en la península ibérica y baleares presentan un tarsometatarso proporcionalmente más largo que las del norte de Europa (**Tab. 4**), hecho ya apuntado por Mourer-Chauviré (2004).

5. CONCLUSIONES

Se estudian 8164 restos fósiles de una especie de cuervo procedente de los niveles inferiores del Pleistoceno Inferior del yacimiento de la Sima del Elefante, Atapuerca, Burgos, España. Los restos de todos los niveles comparten los mismos caracteres morfológicos y biométricos, pero únicamente el en nivel TE9c se ha recuperado un número de restos suficiente como para realizar una descripción. En este trabajo se describe la asociación de cuervos grandes que se asignan a *Corvus cf. pliocaenus*.

El cuervo grande de la Sima del Elefante presenta un tamaño grande, similar al de

otras especies de cuervo descritas en el Pleistoceno Inferior y Medio europeo. Siendo inferior a *Corvus corax* y ligeramente superior a *Corvus corone*. El análisis osteológico desvela que se trata de un taxón diferente a *Corvus corax antecorax* y a *Corvus pliocaenus janossy*, debido a diferencias en el tamaño y en las proporciones del esqueleto. El cuervo presente en la Sima del Elefante es similar a la especie *Corvus pliocaenus*, prácticamente coetánea. El tamaño del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante es ligeramente superior, pero no existen datos suficientes como para asignar a los cuervos de la Sima del Elefante a la especie *C. pliocaenus*, ya que no se han conservado tarsometatarsos completos entre los restos de esta última. Las proporciones entre este hueso y el resto del esqueleto marcan la mayor diferencia entre los cuervos de la Sima del Elefante y el resto de especies, del Pleistoceno Inferior, siendo mucho más esbelto en los restos aquí descritos. Esta diferencia puede deberse a una adaptación al medio diferente en esta población, respecto a otras poblaciones europeas.

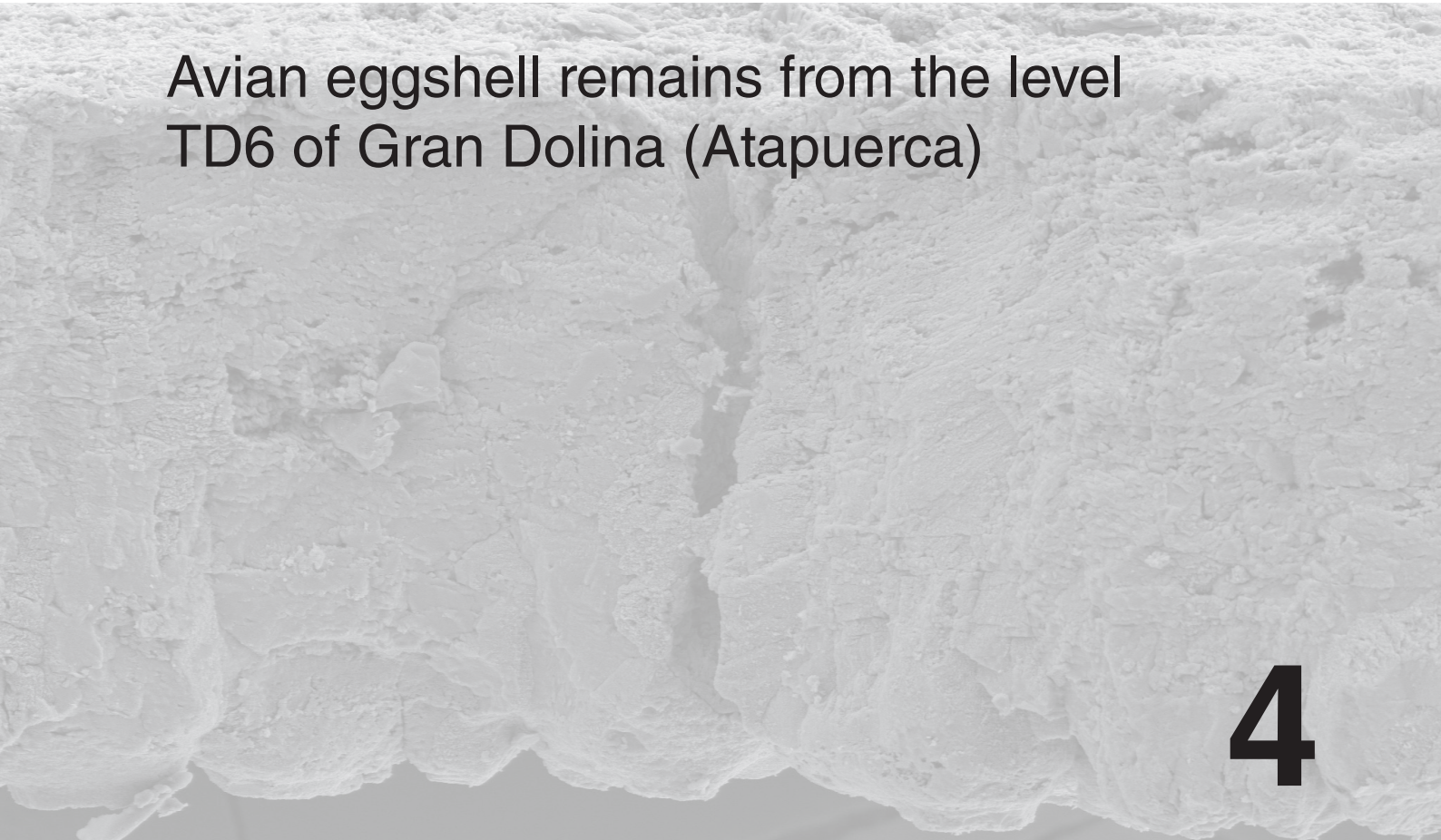
Las relaciones filogenéticas entre las especies de cuervos del Pleistoceno Inferior no están claras. Un análisis de otras poblaciones de cuervos del Pleistoceno Inferior de la península ibérica permitirá conocer si la distribución del cuervo presente en la Sima del Elefante se limita únicamente a este yacimiento. La revisión de los restos de cuervo de los demás yacimientos de la Sierra de Atapuerca, asignados por el momento a *C. c. antecorax*, permitirá observar la evolución de las poblaciones de cuervos en un área concreta.

Tab. 5: Número de medidas (n), mínimo (min), máximo (Max), media y desviación estándar (Ds) de las medidas tomadas en distintos huesos largos de los cuervos de los distintos niveles de la Sima del Elefante. Expresado siguiendo las claves de Tomek & Bocheński (2000). Medidas en milímetros. (3 páginas siguientes).

	TE7					TE9a					TE9b					TE9c					
	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds	
Coracoides	a														4	47,5	50	48,9	0,9		
	b					1			46,5						12	42,1	47,5	45,2	1,6		
	c								11,8						16	9,5	11	10,4	0,5		
	d														24	3,5	4,7	4	0,3		
	e														6	17,4	19,8	18,7	0,8		
	f																				
	g														11	10,6	14,1	12,6	1,2		
	h														16	4,1	5,4	4,6	0,4		
Escápula	a															9	11,2	14,6	13,3	1	
	b														25	9,5	11,8	10,9	0,6		
	c														10	6,5	7,9	7,2	0,6		
	d														4	2,3	2,6	2,4	0,1		
	e														4	4,7	5,5	5	0,3		
	f																				
	g																				
Húmero	a														5	71	78,3	75,8	2,8		
	b					1			20,5						14	19,6	22,3	21,2	0,8		
	c														7	6	6,9	6,3	0,4		
	d														5	18	19,7	18,6	0,7		
	e														5	4,2	5,8	4,9	0,7		
	f														3	5,7	6,5	6,2	0,4		
	g														6	7,1	8	7,5	0,4		
	h														36	15,9	17,7	16,9	0,6		
	i											8,8			37	8,2	10,4	9,5	0,5		
	j														28	7	8,6	8	0,4		
	Radio	a															8	3,8	4,1	4	0,1
b															9	4,2	4,9	4,7	0,3		
c															9	2,9	4	3,5	0,4		
d																					
e																					
f															11	5,2	7,4	6,6	0,8		
Ulna	a					1			90,5		3	91	96	93,5	2	7	92	97,1	94,2	2	
	b	3	11	13	12	1			12		4	11,3	11,8	11,5	0,2	40	11	13	12	0,4	
	c															29	12	14,4	13,3	0,6	
	d															29	5	6,9	5,8	2,5	
	e															12	5,3	5,9	5,5	0,2	
	f	1			11,2											60	9,2	12	10,8	0,6	
	g	1			9,8											60	7,2	10,3	9,2	0,7	
	h	1			7,9											68	6,2	8,3	7,6	0,4	
Carpometacarpo	a					2	54,5	57,8	56,2						8	52,2	58,4	56,2	2		
	b					2	49,7	54,2	52						8	47,5	54,2	52,3	2,2		
	c					4	8	10	9,3	0,8	2	9,5	9,5	9,5		82	8,2	10,6	9,4	0,5	
	d					4	6	7	6,4	0,4	1			7		83	5,8	7,5	6,5	0,4	
	e															42	10,8	13,5	12,6	0,6	
	f															36	6,5	8,8	7,6	0,5	
	g															38	5,2	7,8	7	0,5	
	h															10	7,6	8,8	8,3	0,4	
	i					1			11,5							13	11,8	13,2	12,4	0,4	
	j					2	5	5,5	5,3							20	5	7	5,9	0,5	
	Fal. Dig.	a	2	24,3	24,5	24,4										9	23	25,7	24,5	1	
b															6	5,7	7,7	7	0,7		
c																17		5			
d															17			3,1			
Fémur	a					3	57,7	58,4	58	0,3			60,5		19	55,2	62,7	59,2	2,3		
	b					5	11,8	12,4	12,1	0,2	3	12,2	12,9	12,6	0,3	56	11,2	13,7	12,3	0,5	
	c					2	5,3	5,4	5,4		2	5,4	5,5	5,5		42	4,4	6,2	5,3	0,3	
	d															3	5,3	5,6	5,4	0,2	
	e															2	5	5,1	5,1		
	f										4	11,8	13,2	12,6	0,5	53	12,5	14,6	12,8	0,6	
	g															31	6,9	8,6	7,6	0,4	
	h															40	8,5	11,4	9,9	0,6	
	i															42	6,4	8,7	8,5	2	
Tibiotarso	a															8	11,1	12,6	11,7	0,5	
	b															8	14	17	15,6	0,9	
	c															2	13,7	14,2	14		
	d															3	7,4	9,2	8,4	0,9	
	e															2	4,4	4,7	4,5		
	f															3	5	5,2	5,1	0,1	
	g															51	8,9	10,9	10	0,5	
	h			9,5									10,5			41	9,2	10,5	9,7	0,4	
	i															72	9	11,4	10,4	0,5	
	j	2	10,5	10,5	10,5		2	10,4	11	10,7											
	Tarsometatarso	a														6	69,5	74,2	71,6	1,7	
b						11			11,8					12		47	10,2	12,5	11,3	0,5	
c																6	4,1	4,5	4,4	0,2	
d				7,8		7	7,2	8,4	8,2	0,5	2	8	8,7	8,4		61	6,8	9,6	8,2	0,5	
e																53	4,3	6,4	5,1	0,4	
f																51	2,7	3,4	3,1	0,2	

	n	TE9d				n	TE9e				n	TE9-				n	TE10										
		Min	Max	Media	Ds		Min	Max	Media	Ds		Min	Max	Media	Ds		Min	Max	Media	Ds							
Coracoides	a																										
Coracoides	b																										
Coracoides	c																										
Coracoides	d																										
Coracoides	e																										
Coracoides	f																										
Coracoides	g																12										
Coracoides	h																4,4										
Escápula	a																										
Escápula	b																										
Escápula	c																										
Escápula	d																										
Escápula	e																										
Escápula	f																										
Escápula	g																										
Húmero	a																										
Húmero	b																										
Húmero	c																										
Húmero	d																										
Húmero	e																										
Húmero	f																										
Húmero	g																										
Húmero	h																										
Húmero	i																9,3										
Húmero	j																										
Radio	a																										
Radio	b																	3,9									
Radio	c																										
Radio	d																										
Radio	e																										
Radio	f																	6,9									
Ulna	a																	90									
Ulna	b														3	11,2	12,1	11,7	0,5								
Ulna	c																	13									
Ulna	d																	5,8									
Ulna	e																	5,6									
Ulna	f														2	10,4	11,9	11,1	0,8								
Ulna	g														3	9	10,4	9,7	0,7								
Ulna	h														3	7,1	8	7,7	0,5								
Ulna	h																	7,6									
Carpometacarpo	a																		57								
Carpometacarpo	b																										
Carpometacarpo	c																	9,1	3	8,9	10,4	9,7	0,8				
Carpometacarpo	d																	6,3	3	6	7	6,5	0,5				
Carpometacarpo	e																	10,9				13					
Carpometacarpo	f																	7,1				7,7					
Carpometacarpo	g																	6,6				6,8					
Carpometacarpo	h																										
Carpometacarpo	i																										
Carpometacarpo	j																										
Fal. Dig.	a																										
Fal. Dig.	b																										
Fal. Dig.	c																										
Fal. Dig.	d																										
Fémur	a			61				60																			
Fémur	b			12				12,4															12,4				
Fémur	c																						5,2				
Fémur	d																										
Fémur	e																										
Fémur	f			12				12,8																			
Fémur	g																										
Fémur	h																										
Fémur	i																										
Tibiotarso	a																										
Tibiotarso	b																										
Tibiotarso	c																										
Tibiotarso	d																										
Tibiotarso	e																										
Tibiotarso	f																										
Tibiotarso	g																										
Tibiotarso	h																						9,9				
Tibiotarso	i																						6	10	11,2	10,6	0,5
Tibiotarso	j																										
Tarsometatarso	a	2	71,5	73,2	72,4																						71
Tarsometatarso	b	2	11,2	11,5	11,4										12,2						7	10,4	12,3	11,5	0,7		
Tarsometatarso	c																				2	4,1	4,9	4,5			
Tarsometatarso	d																				4	8,2	9,1	8,7	0,5		
Tarsometatarso	e														8,1												
Tarsometatarso	f																										

	TE11					TE12					TE13					TE16						
	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds	n	Min	Max	Media	Ds		
Coracoides	a																					
	b																					
	c																					
	d																					
	e																					
	f																					
	g																					
	h																					
Escápula	a																					
	b																					
	c																					
	d																					
	e																					
	f																					
	g																					
Húmero	a																					
	b																					
	c																					
	d																					
	e																					
	f																					
	g								7,2													
	h				17																	
	i			9,6																		
	j																					
	Radio	a																				
b																						
c																						
d																						
e																						
f																						
Ulna	a								91,2													
	b								11,6													
	c																					
	d																					
	e												5,5									
	f				11,8					10,2												
	g				10,2					9												
	h				8,2					7												
Carpometacarpo	a								55,8													
	b				53				51													
	c								9,3					9,5								
	d								6,5					6,4								
	e																					
	f																					
	g																					
	h																					
	i																					
	j																					
	Fal. Dig.	a																				
b																						
c																						
d																						
Fémur	a					2	58	59,2	58,6						2	61	61	61				
	b	2	12,2	12,8	12,5	3	12,1	12,5	12,3	0,2					2	13,1	13,2	13,2				
	c				5,6		5,2	5,3	5,3													
	d																					
	e																					
	f				12,5		2	13	13,2	13,1					2	12,2	13,2	12,7				
	g																					
	h																					
	i																					
Tibiotarso	a																					
	b																					
	c																					
	d																					
	e																					
	f									4,4												
	g									5,2												
h					2	9,5	10,8	10,2														
i					4	10	11,3	10,9	0,6													
j	2	10,5	11,8	11,2																	11,5	
Tarsometatarso	a																					
	b	2	11	11,2	11,1					11												
	c					2	4,8	4,9	4,9													
	d								8							8,4						
	e																					
	f																					



Avian eggshell remains from the level TD6 of Gran Dolina (Atapuerca)

4

El yacimiento de la Gran Dolina (TD), en Atapuerca, Burgos, presenta un relleno del Pleistoceno Inferior y Medio dividido en 11 niveles. El Capítulo 4 está centrado en el nivel TD6 (0.8-0.9Ma), formado por sucesiones de debris flow y facies fluviales, con gran diversidad de vertebrados, incluyendo *Homo antecessor*. Se describen por primera vez restos de cáscaras de huevos en Atapuerca, recuperadas gracias al lavado y tamizado de los sedimentos provenientes de las excavaciones arqueológicas. Solo 22 fragmentos se han recuperado. Su tamaño es pequeño y presentan señales de abrasión. Todos los fragmentos presentan superficies externas suaves, mamilas densamente empaquetadas en la superficie interna y presentan varias capas. Por ello pueden identificarse como cáscaras de huevos de aves. El grado de abrasión de las secciones radiales dificulta la identificación de caracteres ultraestructurales, pero los análisis de catodoluminiscencia permiten descartar la presencia de recristalizaciones. 3 taxones se han identificado: Charadriiformes, Gruidae y Anseriformes (todos ellos identificados entre los restos osteológicos del nivel TD6). La asociación apunta a la presencia de un ambiente húmedo en los alrededores de la Gran Dolina en el momento del depósito.

1 INTRODUCTION

1.1 The amniote eggshell

The amniote eggshell is a biomaterial composed both of organic (proteins) and inorganic (calcium carbonate) phases. Its mineralized composition provides them with a high preservation potential, and as such they are common fossils in many continental paleontological and archaeological sites. The study of the avian eggshell in particular started in the beginning of the XIX century, as the first comparative study was carried at the end of the century by Wilhelm Von Nathusius (Tyler, 1964). The first references of fossil eggshells come from the midcentury XIX (Buckman, 1859; Meyer, 1860), but the exhaustive analysis of the fossil eggshells had to wait almost a century to the works concerning dinosaurs eggs (e.g. Andrews, 1932). This first works were limited due to the difficulties in assigning eggs to corresponding taxa. In the second half of the XX century the first parasystematic classifications of the eggs and eggshells appeared (e.g. Zhao, 1979). Finally, in the end of this century, Mikhailov (1991, 1997a, b) review all previous classifications, concerning also extant avian taxa, laying the foundations for paleoology (Mikhailov *et al.*, 1996), which has been advancing from this moment.

The conservative architecture of the eggshell, especially in the case of avian eggshells, makes difficult the assignation of fossil eggshells to a particular species, and most eggshell attributions are restricted to large clades. Nevertheless, despite their limited taxonomic value, eggshells are a source of both paleoethological and paleoenvironmental information, as its calcite composition make eggshell fragments and eggs an ideal source for $\delta^{18}\text{O}$ isotopic analyses (Erben *et al.*, 1979; Johnson *et al.*, 1997; Amiot *et al.*, 2017).

1.2 Eggshells in Quaternary sites

Works about Quaternary and Holocene ratite eggshells, commonly found in archaeological sites, have been developed since long ago (Kai *et al.*, 1988; Texier *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2016; Lomoschitz *et al.*, 2016; Miller *et al.*, 2016), with some works using eggshells for dating archaeological sites (Clarke *et al.*, 2007). The analyses of the eggshells of other groups are much scarcer (Keepax, 1981; Sidell, 1993a, b; Beacham & Durand, 2007), because of the difficulties in eggshell preparation and diagnosis (Sidell 1993a, b). Recently, biochemical approaches have allowed the systematic study of eggshells in archaeological sites (Stewart *et al.*, 2013) but this approach is destructive and limited to very recent localities. This lack of studies in holocene and quaternary localities, where eggshells can provide important insights on the faunal association not recorded by other fossil remains is mostly due to the lack of interaction between paleoology, a mostly mineralogical and paleontological discipline, with special focus on Mesozoic fossils, and zooarcheology. It is noticeable the lack of paleoological references in archeological articles dealing with eggshells, where only studies dealing with modern eggshells are reported, even when dealing with methodologies and applications of the

eggshell studies (e.g. Clarke *et al.*, 2007; Stewart *et al.*, 2013).

Here we present the first deep analysis on avian eggshells concerning Quaternary non-Ratite eggshells from the Iberian Peninsula. We discuss the probable avian fauna that laid those eggs and compare with the osteological record and provide a taphonomic analysis to explain how these remains got incorporated in the taphocenoses. We also introduce a series of techniques, approaches and literature references of frequent use in paleoecology to the field on zooarcheology and discuss its impact of this interdisciplinary approach in future works.

1.2 Gran Dolina site

The Gran Dolina is one of the Sierra de Atapuerca archaeo-palaeontological sites, located in Burgos, Spain, near to the city of Burgos (**Fig. 1a**). Those sites are well known for providing a complete record of Quaternary archaeological, palaeontological, climatic, biodiversity, and anthropological changes during nearly one and a half million of years (Arsuaga *et al.*, 1993, 1997; Carbonell *et al.*, 1995, 2008; Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Rodríguez *et al.*, 2011; Cuenca-Bescós *et al.*, 2016; among many others). The sites of the Trincheras del Ferrocarril in Atapuerca were exposed due to the construction of a railway trench southeast to northwest through the Atapuerca range (**Fig. 1b**). Years later, the paleontologist Trinidad de Torres Perez Hidalgo discovered the paleontological importance of the sites of the Trincheras del Ferrocarril in his quest for fossil bears in the Iberian Peninsula.

The Atapuerca sites are the cave infillings, belonging to the Las Torcas karst system which is developed in Late Cretaceous marine limestones. The karst is divided into two systems: the one whose caves were exposed by the construction of the railway, called Trincheras del Ferrocarril, and one internal, called the Cueva Mayor System. The Cueva Mayor system includes the Galería del Sílex, Galería Baja, Galería del Silo, Galería de las Estatuas, Portalón and Sima de los Huesos Sites. The Trincheras del Ferrocarril includes the Gran Dolina (shortened to TD, Trincheras Dolina), Galería (TG, TZ) and the Sima del Elefante (TE) (Ortega *et al.*, 2013) (**Fig. 1b**).

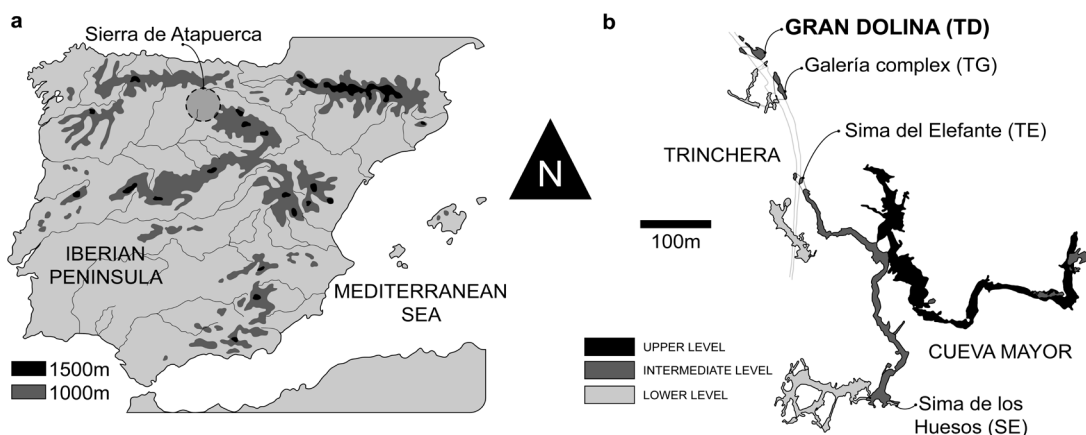


Fig. 1: Geographical context of the Atapuerca complex. **a)** Location of the Atapuerca sites in Iberian Peninsula; **b)** Atapuerca complex map. The dot points the Gran Dolina location. Modified from Ortega *et al.*, 2013.

The Gran Dolina (TD) presents the longest stratigraphic sequence of Atapuerca, the site has 19m thick sequence and it is divided in 11 lithostratigraphic units: TD1 to TD11 from the base to top (Parés & Perez-González, 1999, Campaña *et al.*, 2017), only levels TD3 to TD11 presents abundant remains. The Lower Pleistocene sediments (TDLOW) from the level TD1 to TD7, with reverse polarity, and the Middle Pleistocene sediments (TDUP) from TD8 to TD11, with normal polarity (Fig. 2). The polarity change that marks the boundary (between the levels TD7 and TD8) has been interpreted as the Brunhes-Matuyama boundary (Parés & Pérez-González, 1995; Cuenca-Bescós *et al.*, 2016).

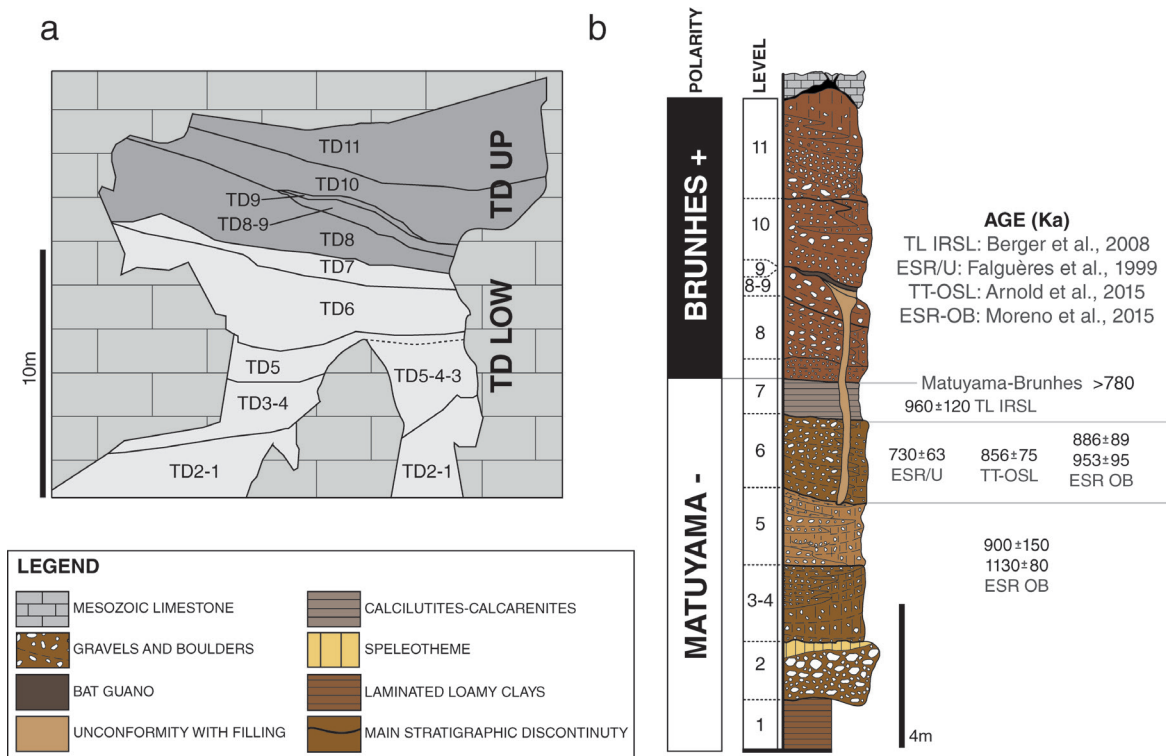


Fig. 2: Stratigraphic context of the Gran Dolina site. **a)** Schematic view of the lithostratigraphic units and cave morphology of the Gran Dolina from the railway trench view; **b)** schematic stratigraphic profile of the Gran Dolina infill. Modified from Berger *et al.*, 2008.

The Gran Dolina sediments have yielded a huge amount of fossil remains: human remains, lithic tools, vertebrates, as well as scarce pollen and seeds (Carbonell *et al.*, 1995; Sánchez-Marco, 1999; Rodríguez *et al.*, 2011; Terradillos-Bernal & Rodríguez-Álvarez, 2014; Saladié *et al.*, 2014; Allué *et al.*, 2015; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2016; Bruner *et al.*, 2017). Also small vertebrates were analyzed in order to infer the environmental and climatic changes (Cuenca-Bescós *et al.*, 1995, 2001, 2005, 2011, 2017; Blain *et al.*, 2008; Lozano-Fernández *et al.*, 2013).

1.3 TD6 settings

The fossil eggshells that are studied here belong to the Early Pleistocene, level 6 (TD6), of the Gran Dolina. The level TD6 have been dated with ESR-OB as between 800 and 900ka (Moreno *et al.*, 2015). The level TD6 has yielded fossils of human remains and evidences of human occupation (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997, 2008).

The TD6 level of the Gran Dolina is a 3m thick deposit divided into three subunits: TD6.3 (2m), TD6.2(0.5m) and TD6.1(0.5m) from the bottom to the top (Pérez-González *et al.*, 2001; Campaña *et al.*, 2017) (**Fig. 3**). TD6 is formed by allochthonous sediments.

The TD6.3 subunit is mainly formed by debris flow facies. TD6.2 is formed by channel and floodplain facies, and it ends at the top with another debris flow layer. The upper TD6 subunit, TD6.1 is formed again by channel facies and floodplains (Campaña *et al.*, 2017).

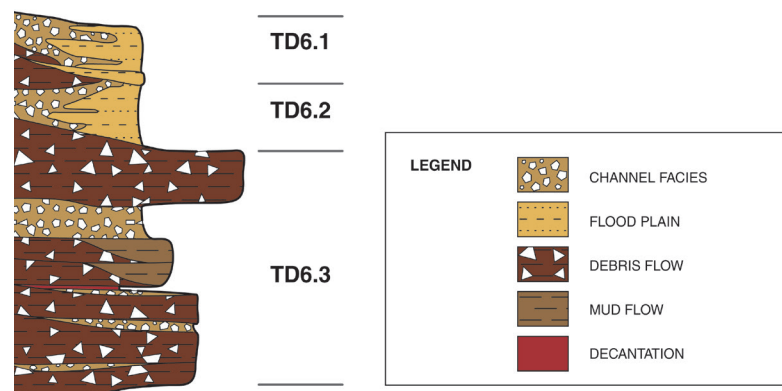


Fig. 3: Simplified sedimentary facies column of TD6 level. Modified from Campaña *et al.*, 2017.

The taphonomic analysis carried out in the TD6 level points that the large vertebrate fossil remains appear in situ (Saladié, 2009). The accumulation in the sublevel TD6.3 is the result of the using the cave as a den by hyenas, and sporadic occupations by hominids (Saladié *et al.*, 2017). The TD6.2 level contains the human remains that were mainly accumulated along with other large vertebrates by the hominin themselves, which used the cave as a home (Saladié *et al.*, 2011); also episodes of carnivore occupation of the cave have been recorded in this subunit (Saladié *et al.*, 2014). The large vertebrate remains of sublevel TD6.1 are also related to the presence of hyena latrines within the cave (Pineda *et al.*, 2017). Regarding the small vertebrate faunas, the small mammal accumulations are caused primarily by the action of nocturnal birds of prey, as *Strix aluco*, the Tawny owl, and secondarily by mammal carnivores, and transported by flows (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo, 1995). Nevertheless the squamate and amphibian accumulation seems to be due to in-situ mortality (Blain *et al.*, 2008). The eggshells analyzed in the present work come from the TD6.1 sublevel.

Bird remains from the Atapuerca sites have been analyzed by several authors: Sánchez-Marco, 1987, 1995, 1999, 2004, 2005; Rosas *et al.*, 2001; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a, b. The level TD6 has yielded more than 30 different taxa (**Tab. 1**). The avian association in the TD6

level is dominated by open country species and bushland and inland water species (Sánchez-Marco, 1999). Same results were given by mammals, amphibian and reptile squamates, which reflected a humid and relatively open environment in this level (Cuenca-Bescós *et al.*, 2005; Blain *et al.*, 2008).

Order	Taxa identified in the TD6 assemblage
Anseriformes	<i>Anas</i> spp., <i>Anas crecca</i> , <i>Melanitta fusca</i>
Falconiformes	<i>Falco naumanni</i>
Galliformes	<i>Perdix paleoperdix</i> , <i>Coturnix coturnix</i>
Gruiformes	<i>Porzana</i> sp., <i>Porzana pusilla</i>
Charadriiformes	<i>Charadrius morinellus</i> , <i>Limosa limosa</i> , <i>Scolopax rusticola</i>
Columbiformes	<i>Columba livia/oenas</i> <i>Melanocorypha calandra</i> , <i>Calandrella</i> cf. <i>brachydactyla</i> , <i>Galerida cristata</i> , <i>Lullula arborea</i> , <i>Alauda arvensis</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Ptyonoprogne rupestris</i> , <i>Hirundo rustica</i> , <i>Motacilla flava</i> ,
Passeriformes	<i>Anthus pratensis</i> , <i>Cinclus cinclus</i> , <i>Prunella collaris</i> , <i>Prunella modularis</i> , <i>Turdus merula</i> , <i>Turdus iliacus</i> , <i>Turdus philomelos</i> , <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Sturnus</i> sp., <i>Sylvia hortensis</i> , <i>Muscicapa striata</i> , <i>Emberiza citrinella</i> , Corvidae indet., <i>Corvus antecorax</i>

Tab. 1: Identified bird taxa in the level TD6 of the Gran Dolina site assemblage. Data from Sánchez-Marco, 2005.

2 MATERIAL AND METHODS

This work represents the first eggshell analysis carried out in the Atapuerca sites. Twenty two eggshell fragments were recovered during the revision of the bird remains on the samples.

2.1 Field work

The samples were recovered after washing and sieving the sediments of the Gran Dolina TD6 level extracted during the field campaigns. The preparation of the sediments for the recovery of microfaunal remains is a process that takes place simultaneously to the Atapuerca excavation campaign, each year during one month and a half. Eggshell remains have not been usually found in the sediment of these sites; only one sample has provided fragments of this kind of remains: TD6.1 G12 680-690.

The sediment samples from the TD6 levels were processed by water and sieving in order to separate the small fossil remains from the clay matrix. A water motor pump extracts water from the Arlanzon River, and the water is allowed to drop over a sieve platform (superimposed 10.5, 5mm and 0.5mm mesh screens) where the samples are located, allowing the water to remove the matrix. The obtained sample consists (concentrate) of fragments from the cave walls, lithic industry, fossil remains of small vertebrates, fragments from large vertebrates and eggshells. When dried, those samples are packed and labeled (including the information about the field campaign year, the site, the square and the depth).

2.2 Laboratory work

The eggshells were recovered by picking out them from the rest of the remains in the Paleontology Section of the Earth Sciences Department of the University of Zaragoza. The picking up of the fossils was made with the help of an Olympus SZ5 binocular microscope. An analysis protocol for eggshell was applied to these remains: The 22 eggshell fragments were mounted, gold-coated and analyzed with a JEOL6400 SEM, at the University of Zaragoza, using both secondary and backscattered electrons. Also X-ray analyses were performed in order to confirm the calcite composition of the eggshells. Backscattered scanning electron microscopy and energy dispersive X-Ray spectroscopy was performed to detect diagenetic alterations in the eggshell (Moreno-Azanza *et al.*, 2016), with an Oxford Instruments INCA 300 X-Sight (133 eV a 5.9KeV) attached to the electronic microscope.

The radial sections of the seven best preserved eggshells were prepared in the Preparation of Rock and hard materials Service of the University of Zaragoza following the methodology of Quinn (1994). Every eggshell fragment was adhered to a methacrylate block, submerged in epoxy. The resultant blocks were cut with a diamond saw. The obtained sections were polished, and adhered to the glass which will contain the thin section (as the eggshells were fragile and scarce, only one fragment was placed in any glass). Then it was cut again, with a thin section added to the glass, and a fragment imbued in the methacrylate block. The thin sections were polished with carborundum until the thickness was optimum for the observation. The methacrylate block with the eggshell surplus is stored for future observations. The thin sections were analyzed under a petrographic microscope (Olympus BX 41) and cathodoluminescence (CL) analyses were performed with Nikon Eclipse 50i POL microscope coupled with a cathodoluminescence system (CL8200 Mk5-1) at the Institut Català d'Arqueologia Clàssica in Tarragona, Spain.

2.3 Identification

After the analyses, the eggshell SEM images were studied applying the methodology established by Mikhailov (1997a). Several characters were analyzed (**Fig. 4**): presence of recognizable layers, surface shape, pore shape (**Fig. 4a**), mammillae diameter and distance between mammillae (**Fig. 4b**). Also the thickness, the ratio between the thickness of the continuous layer and the mammillary layer, and the relation between the External zone and the Squamatic zone were measured using ImageJ software (Schneider *et al.*, 2012). The obtained data were compared with those provided by Mikhailov (1997b).

Nomenclature follows Mikhailov (1991, 1997a) (**Fig. 4**). Most of the comparisons were carried based on the descriptions and microphotographs provided in the avian eggshell atlas by Mikhailov (1997b). Despite the general recommendations of Mikhailov *et al.* (1996) we choose not to use a parataxonomic classification of the recovered materials due to the small sample size, which hinders quantification of the intra ootaxonomic variability, and the recent

age of the materials studied, which allows studying modern analogues for all the association at genera level.

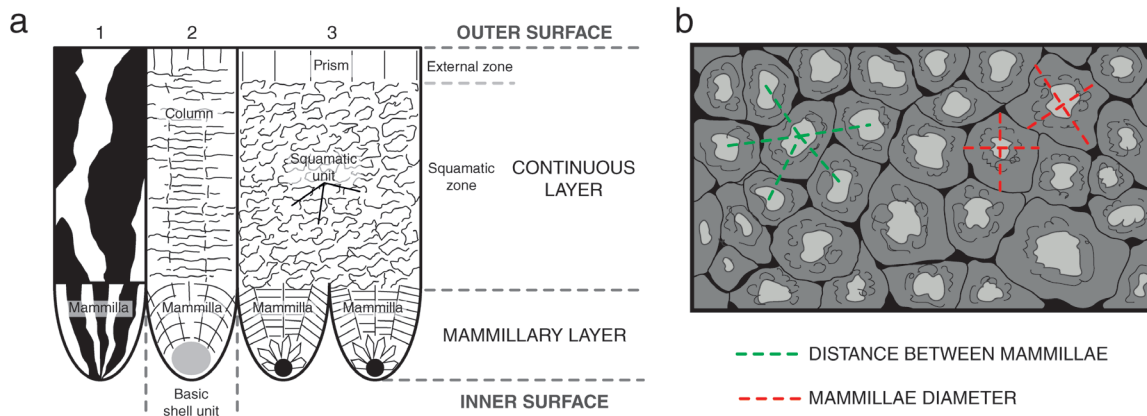


Fig. 4: Avian eggshell structure. **a)** General avian eggshell structure and nomenclature sensu Mikhailov (1991, 1997a, b). 1: under polarised light, 2: under non-polarised light, 3: electron microscope; **b)** scheme of the eggshell inner surface: mammillae diameter and mammillae packaging measurement.

2.4 Abbreviations

TD6-Level six of the Gran Dolina site

SEM-Scanning electron microscopy; BSE-Backscattered scanning microscopy; EDS-Energy-dispersive X-ray spectroscopy; CL-Cathodoluminescence.

CL-Continuous layer; ML-Mammillary layer; EZ-External Zone; SqZ- Squamatic zone

CL: ML- ratio between the thickness of the continuous layer and the mammillary layer

EZ/SqZ- the relation between the External zone and the Squamatic zone

All materials are housed at the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ) (Canudo, 2018).

3 RESULTS

3.1 Systematic paleontology

The recovered eggshell fragments present smooth outer surfaces and angusticanalculated pore system. The mammillae are densely packed in the inner surfaces, and are multilayered. Thus, they can be identified as avian eggshells. The degree of abrasion of the radial sections hinders the identification of ultrastructural characters, but cathodoluminescence analyses allow discarding recrystallization. In the best-preserved fragments, differences in eggshell thickness and relative proportions between the mammillary layer and the continuous layer and between the squamatic zone and external zone suggest the presence of three ootaxa (**Tab. 2, 3**). This result may be affected by the small size of the sample, as these disparities may be explained by intraospecific variability.

	TYPE A	TYPE B	TYPE C
Thickness (μm)	150	300	180
CL:ML	4:01	2,5:1	1:01
Ez/Sqz	0,3	0,24	0,3
Intermamillary distance (μm)	36	60	45
Mammillae diameter (μm)	40	70	48

Tab. 2: Descriptive characteristics of the three identified groups.

3.1.1 Type A

Assignment: Order Charadriiformes Huxley, 1867

Charadriiformes indet.

Figs 5, 6

Material: 12 eggshell fragments.

3.1.1.1 Description

Eggshell fragments present signs of abrasion, with eroded radial sections, detachment of the external surface and eroded mammillae.

The eggshell is thin (150 μm), being the thinner eggshells of the assemblage. The mammillae layer is composed of tightly packed keg shaped mammillae (h/w ratio <1). Most of the radial sections are poorly preserved, but in some sections a smooth transition between the mammillae and continuous layer is observed (CL:ML= 4:1). The continuous layer is subdivided in a Squamatic zone where prisms and column boundaries cannot be differentiated and a well-developed external zone, with marked prisms. The EZ/SqZ ratio is 0.3. The squamatic zone is well preserved, with individual squamas of up to 5 microns, and presents sub-micron vesicles that are restricted to this zone (**Fig.5c**). An external zone can only be observed in some fragments, with a characteristic vertical crystal splitting that individualizes prisms. Each individual prism is wide (25-40 μm).

Outer surfaces are smooth, with scarce round pore openings of around 30 μm in diameter. Some of the outer surfaces present signs of erosion, such as detached parts of the external zone (**Fig. 5a**). The inner surfaces show tightly packed, reabsorbed mammillae (mean mammillae diameter 40 μm) (**Fig. 5b**).

In thin section the eggshells do not present distinct grow lines, but organic matter is unevenly distributed through the eggshell thickness, being more abundant in the mammillary layer, and almost absent in the External Zone. Under cross polarized light, the eggshells display columnar extinction. There is a relative increase in the width of the prisms towards the outer surface of the eggshell. Noteworthy is that some domains open in large fans towards the outer surface of the eggshell, killing neighbouring domains.

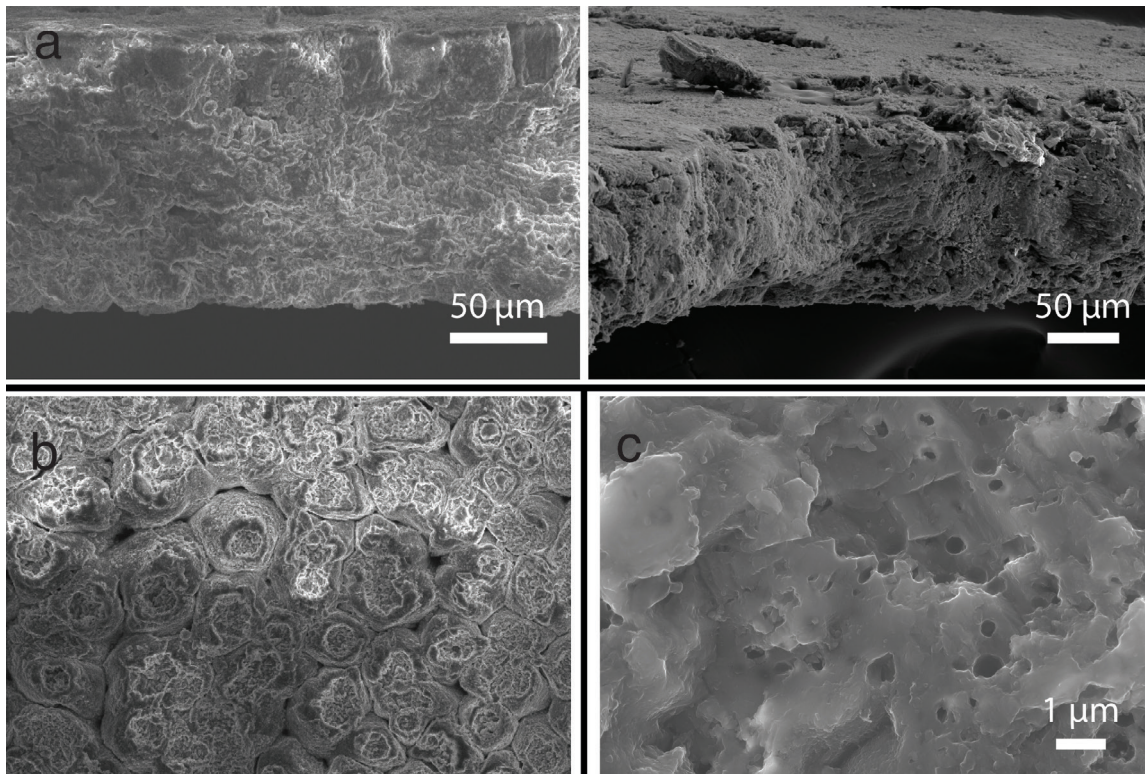


Fig. 5: Type A eggshells under secondary-electron microscope (SEM). **a)** Radial sections showing the ultrastructure of the eggshell (TD6.1 G12-8/MPZ 2019/167); **b)** inner surface, showing the eroded mammillae (TD6.1 G12-18/MPZ 2019/177); **c)** sub-micron vesicles in the Squamatic zone (TD6.1 G12-9/MPZ 2019/168).

Some crystals exhibit zoned extinction in concentric rings and dogtooth spar texture (**Fig. 6**). Furthermore, some fragments exhibit secondary precipitations in the outer surfaces. All of this suggests that some autogenic crystals formed during fossilization.

3.1.1.2 Discussion

The presence of a well developed Squamatic ultrastructure is diagnostic of the avian eggshell (Mikhailov, 1991). The well-developed external surface allows discarding Passeriformes affinities of the eggshell (Mikhailov *et al.*, 1997b). Thin eggshells with well-developed external zones and 0.3 EZ/SqZ ratios are present in several loosely related avian groups, including Pelecaniformes, Falconiformes, Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes and Cuculiformes (Mikhailov, 1997b). Within these groups, the 4:1 CL: ML ratio is shared by only a few families, including Cathartidae (Falconiformes), Anseriformes (some *Cygnus* species), Rhynocheti (Gruiformes) and the suborders Larinae and Alcae (Charadriiformes). Type A TD6 eggshells differ from the eggshell of the Anseriformes in having less elongated mammillae and lacking the bifurcating channels observed in some *Cygnus* eggshells (Plate 8F in Mikhailov, 1997b). From Rhynocheti, the Type A eggshells differ in the lack of a mosaic pattern in the external surface and a slightly larger CL/ML ratio (Figure 10D in Mikhailov 1997b).

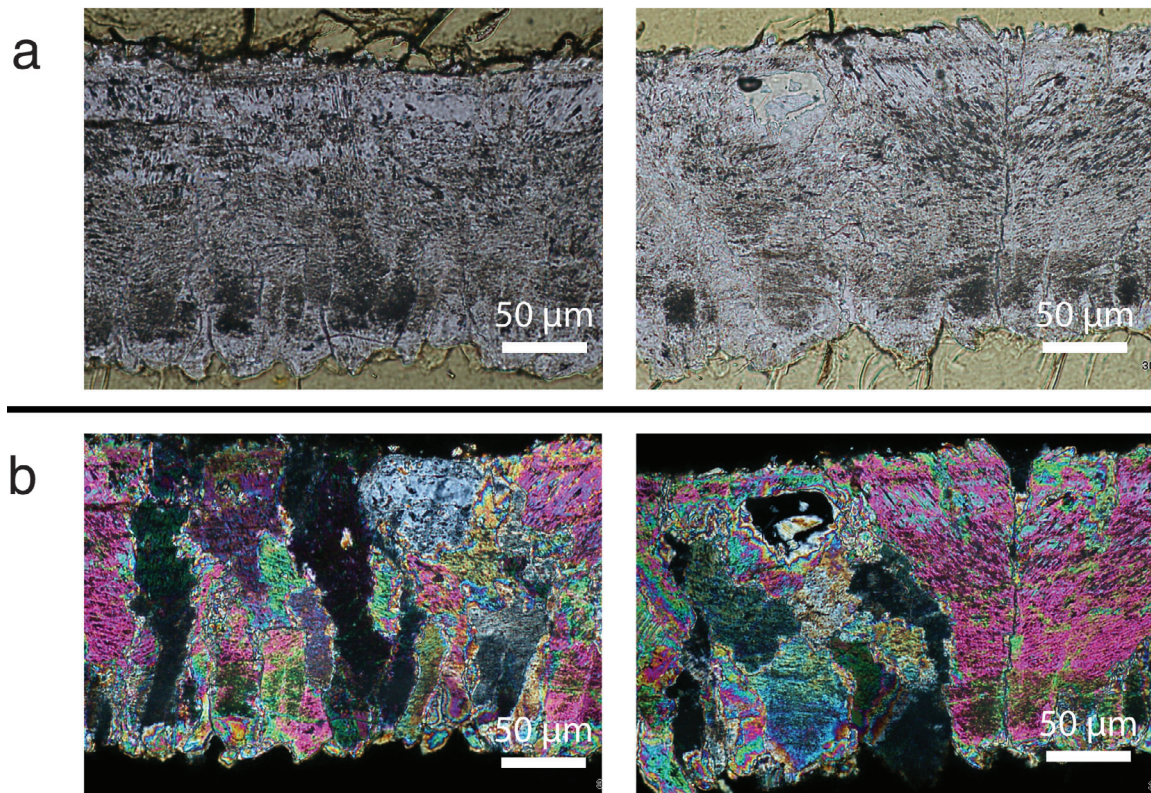


Fig. 6: Type A eggshells under petrographic microscope (TD6.1 G12-4/MPZ 2019/163). **a)** Non polarized light; **b)** polarized light.

The Type A eggshells from the Gran Dolina level TD6 in Atapuerca display the “typical” neognathe condition (sensu Mikhailov, 1997b) but with a particularly solid ultrastructure in the external zone. This condition is present in Charadriiformes (Plate 12 in Mikhailov, 1997b) and in some falconiforms (Cathartidae; Figure 11 in Mikhailov, 1997b). Within Charadriiformes, Lari and Alcae eggshells both present an external surface with a characteristic mosaic pattern, but this character cannot be observed in TD6 eggshells due to the eroded condition of the eggshells.

Although it was not possible to differentiate Type A eggshells from those of Cathartidae, this family is restricted to the South American continent in the Pleistocene, allowing us to reject this attribution. Within Charadriiformes, the TD6 eggshells mostly resemble those of Lari and Alcae, although they lack the diagnostic mosaic pattern in the outer surface. This, together with the absence of seagull osteological remains in the Sierra de Atapuerca archaeological complex, makes this attribution unlikely. Therefore, we attribute Type A eggshells to Charadriiformes indet.

3.1.2 Type B

Order Gruifomes Bonaparte, 1854

Family Gruidae Vigors, 1825

Gruidae indet.

Figs 7, 8

Material: 3 eggshell fragments

3.1.2.1 Description

Eggshell fragments present signs of abrasion, with eroded radial sections and eroded mammillae (**Fig. 7a**).

Eggshells of the Type B are the thickest of the assemblage but are still thin (300 μm). There is a smooth transition between the mammillae and continuous layer (CL:ML= 2.5:1). The mammillae are significantly larger than in the Type A eggshells (h:w=2:1), and some fragments present well preserved bases of the mammillae. An external zone can be observed in some fragments, with well-marked boundaries between prisms. These prisms are wide (25-50 μm). The EZ/SqZ ratio is 0.24. Pore channels are straight and narrow (mean diameter of less than 20 μm) (**Fig.7b**). The channels broaden towards the outer surfaces, resulting in the funnel shaped, slightly elongated pore openings.

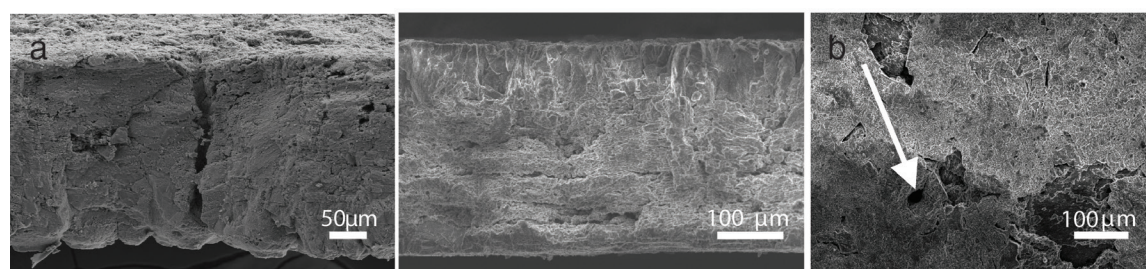


Fig. 7: Type B eggshells under secondary-electron microscope (SEM). **a)** Radial sections showing the ultrastructure of the eggshell (TD6.1 G12-2/MPZ 2019/161 on the left, TD6.1 G12-6/MPZ 2019/165 on the right); **b)** Detail of a pore opening in the outer surface (TD6.1 G12-6/MPZ 2019/165).

No defined grow lines can be seen in thin section, but a certain degree of lamination can be observed. Organic matter is evenly distributed through the eggshell thickness. The transition between the mammillary and continuous layer is more abrupt than in Type A eggshells. Under cross polarized light, the eggshells display columnar extinction. There is a relative increase in the width of the prisms towards the outer surface of the eggshell, although less marked than in Type A eggshells. Some crystals exhibit dogtooth spar texture, suggesting that they may be autogenic crystals formed during fossilization (**Fig. 8**).

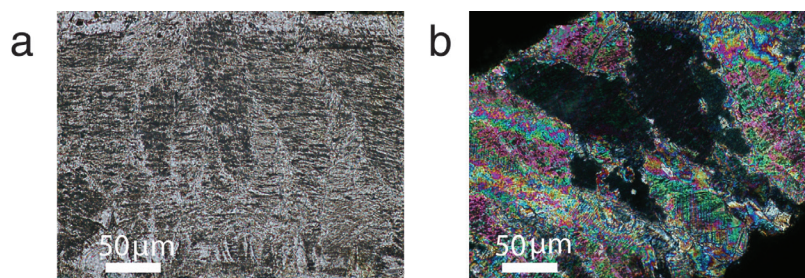


Fig. 8: Type B eggshells under petrographic microscope (TD6.1 G12-1/MPZ 2019/160). **a)** Non polarized light; **b)** polarized light.

Outer surfaces are smooth, with scarce elongated pore openings of around 30 µm in maximum diameter. The inner surfaces show packed mammillae (mean mammillae diameter 70 µm).

3.1.2.2 Discussion

300 micron eggshells with similar CL:ML ratios than those seen in Type B eggshells are present in many clades of aves, including some Ratites, Gaviiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiidae, Balaenicipites, Falconiformes, Accipitridae, Anseriformes and Gruiformes (Mikhailov, 1997b). From all those clades, with the exception of Anseriformes and some Gruiformes, Type B TD6 eggshells differ in the tall mammillae and relative thin external zone. From Anseriformes, the Type B eggshells can be easily differentiated in lacking the typical ratite like general arrangement shown in most Anseriformes (fig. 12, Plate 8 in Mikhailov, 1997b), with a sharp transition between the mamillary and continuous layer not observed in the Dolina eggshells.

Within Gruiformes, Type B eggshells differ from all clades but Gruidae in having a thinner external zone. Elongated pores are a diagnostic feature of this clade, as it is a very smooth transition between the squamatic and external zones (Mikhailov, 1997b).

3.1.3 Type C

Order Anseriformes Wagler, 1831

Anseriformes indet.

Fig. 9

Material: 5 eggshell fragments

3.1.3.1 Description

Eggshell fragments present signs of abrasion, with eroded radial sections and eroded mammillae.

The eggshells are thin (180 µm) and can be easily distinguished from Type A eggshells by an abrupt transition between a thick mammillary layer and the continuous layer (CL:ML= 1:1). The mammillae are tall (h:w ratio >2.1). The continuous layer has a thin, poorly differentiated external zone, although this may be due to a poor preservation.

Outer surfaces are smooth, although a certain degree of undulation can be seen in some fragments, and no pore openings can be seen in the studied sample (**Fig. 9**). The inner surfaces show packed mammillae (mean mammillae diameter 48 µm).

3.1.3.2 Discussion

Thin eggshells with a 1:1 CL:ML ratio are not common in Holocene taxa, and are restricted to the clade Anseriformes (Mikhailov, 1997b). This clade also presents an abrupt transition between those layers. Mikhailov (1997b) also reports 1:1 CL:ML ratios in some Proceralliformes, but no eggshell with this condition is figured. Furthermore, Type C TD6 eggshells further differ from those of the Proceralliformes in the shape of the mammillae, flatter in Proceralliformes (Plate 2 in Mikhailov, 1997b) and tall in the Dolina eggshells. Finally, the lack of a well differentiated external zone is not congruent with an anseriform attribution, a condition present on Passeriformes, Strigiformes and Psittaciformes, but the Type C eggshells can be easily differentiated from the former by the presence of well-defined mammillae and

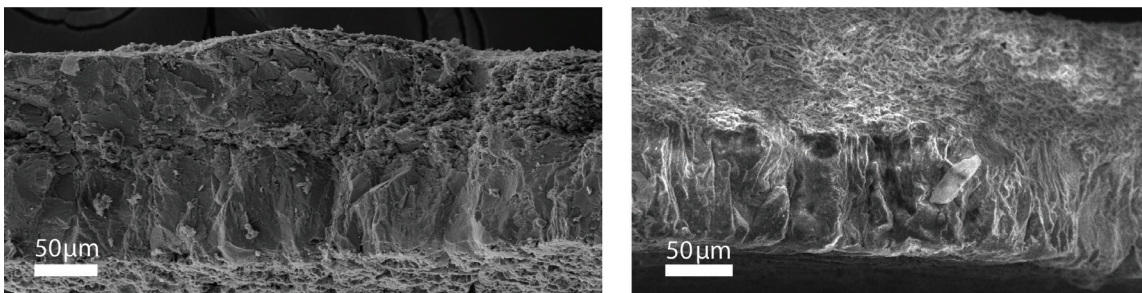


Fig.9: Radial sections of Type C eggshells under secondary-electron microscope (SEM) (TD6.1 G12-14/MPZ 2019/173 on the left, TD6.1 G12-5/MPZ 2019/164 on the right).

from Strigiformes (Mikhailov, 1997b) and Psittaciformes (Figure 13 in Mikhailov, 1997b) by its unusual CL:ML ratio. All of this, together with the abrasion of the outer surfaces and the apparent undulating condition reinforces the idea of a not preserved thin external surface, although additional specimens are needed to support this claim.

3.2 Taphonomy

3.2.1 Biostratinomy

The low number of eggshell fragments recovered (less than two eggshell fragments per kilo); the small size of most of the fragments (less than 4 mm²) and the clear evidences of erosion and abrasion observed in some fragments are coherent with an allochthonous origin of the fragments. An interesting piece of evidence supporting this is TD6.1 G12-2, an eggshell fragment in which uncratered and cratered bases of the mammillae can be observed (**Fig. 10**), suggesting that this fragment belong to an unhatched broken egg that suffer significant transport prior to accumulation.

3.2.2 Fossildiagenesis

Cathodoluminescence analyses show that the eggshell fragments here described are non-luminescent (**Fig. 11a**). This coupled by a homogeneous (**Fig. 11b**) low magnesian calcite composition determined with x-ray diffraction (Ca 39-51%, Mg 0.21-0.32%, O 48-61%) (**Fig. 11b**) suggest that the original composition of the eggshells has been preserved unaltered.

Nevertheless, the presence of authigenic calcite crystals in some eggshell fragments, evidenced by zoned extinction, dog tooth spar texture and microcrystalline calcite, suggest that a certain degree of alteration took place (**Fig. 10**). No extensive recrystallization occurred, but some crystals may have been overgrown during fossilization. The lack of response to cathodoluminescence can be explained with a pure calcium carbonate composition of the

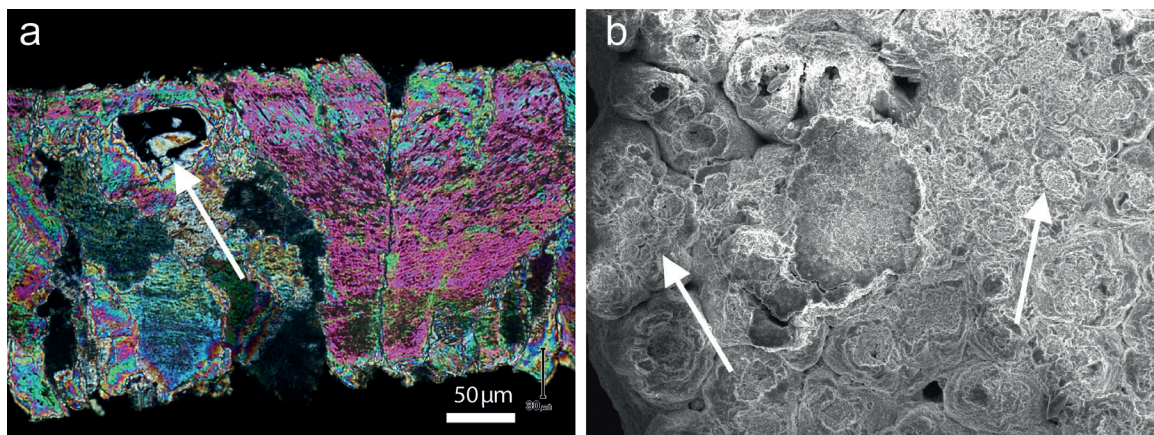


Fig. 10: Radial section of an eggshell under petrographic microscope and polarize light showing authigenic calcite crystals on the left (TD6.1 G12-4/MPZ 2019/163). Cratered and uncratered bases of the mammillae in the inner surface of TD6.1 G12-2/MPZ 2019/161 on the right.

fluids. The karstic nature of the deposit provides a source of such fluid, which partially could be the cause of the alteration of the Gran Dolina eggshells. Interestingly, no other carbonate fossils or crusts are preserved in the assemblage.

4 DISCUSSION

4.1 Diversity

Despite the small size of the sample (n=22) and the relatively poor preservation of the eggshell fragments, three different eggshell types, belonging to three common groups of birds in the European Pleistocene. Type B eggshells are easily distinguished from other eggshells in the assemblage by being twice as thick as the other, and presenting wider mammillae. Type A eggshells are the thinnest in the assemblage, and present small and tightly packed mammillae and a smooth transition between the mamillary and continuous layers, with clear differentiation between the squamatic and external zones. The columns observed in the external zone are also slender than those seen in Type B eggshells, due to a relatively thicker external zone. Finally,

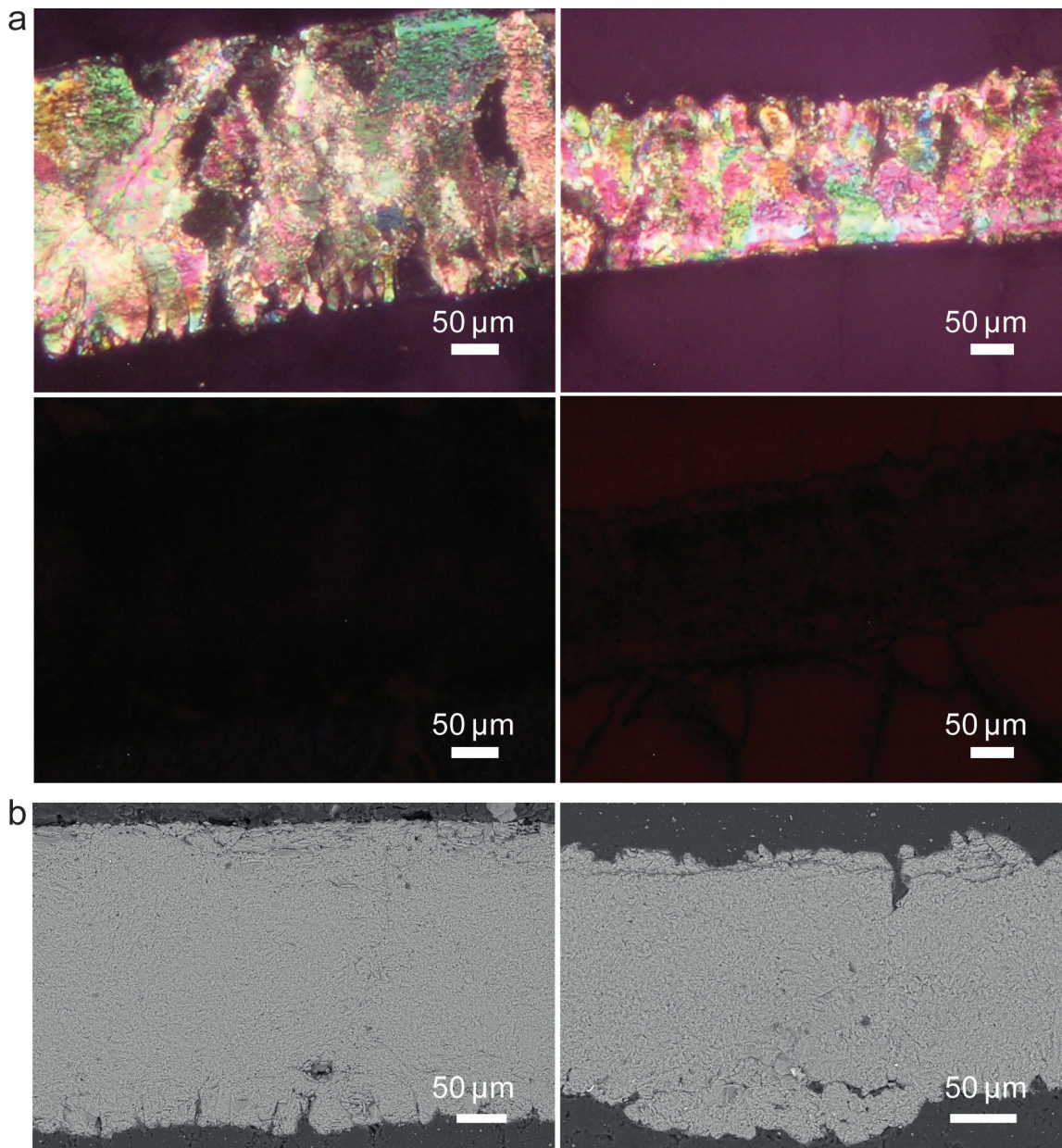


Fig. 11: Composition remarks of the analyzed eggshells. **a)** Non luminescence results under Cathodoluminescence analysis (TD6.1 G12-6/MPZ 2019/165 on the left; TD6.1 G12-4/MPZ 2019/163 on the right); **b)** backscattered secondary electrons (BSE) images showing a homogeneous composition (TD6.1 G12-6/MPZ 2019/165 on the left, TD6.1 G12-9/MPZ 2019/168 on the right).

Type C eggshells are characterized present a similar thickness than those of type A, but can be easily differentiated due to their 1:1 continuous to mammillary layer ratio. Thus, it can be inferred that the eggshell assemblage represents at least three different taxa that nested in the proximities of the Gran Dolina cave at the moment of the deposition of the TD6 stratum.

4.2 Attribution to avian taxa and correlation with previous identification of species in TD6

The eggshells have been identified as belonging to Charadriiformes, Gruidae and

Anseriformes. These three groups are common in European Pleistocene sites (Tyrberg, 1998), and have been also identified in the avian assemblage of the level TD6 in the Gran Dolina (Sánchez-Marco, 2005, 2006).

Several Charadriiformes species have been identified within the TD6 assemblage; the Eurasian dotterel (*Charadrius morinellus*), the black-tailed godwit (*Limosa limosa*) and the Eurasian woodcock (*Scolopax rusticola*) (Tab. 1). Representing the Gruidae family, the Baillon's crake (*Porzana pusilla*) appears in the fossil bone assemblage recorded in the TD6 level (Tab. 1). Also several representatives of the Anseriformes order appear within the bone remains recovered in the level: *Anas* sp., *Anas crecca* (Common teal) and *Melanitta fusca* (Velvet scoter) (Tab. 1).

4.3 Palaeoenvironmental implications

The TD6.1 sedimentary facies present wide channels that change to floodplains laterally. It seems to reflect an environment with a stream inside de cave (Campaña *et al.*, 2017). The sedimentological analysis of the sublevel TD6.1 points to a more humid moment in the Sierra de Atapuerca than in previous levels. This is congruent with the environmental reconstruction analysis of the small vertebrates (Cuenca-Bescós *et al.*, 2005; Blain *et al.*, 2008). Also the taxa identified on the basis of the eggshells strongly support this reconstruction, as the three groups are clearly related with the presence of water masses in the environments (Svensson *et al.*, 2010)

Noteworthy is that the small sample size allowed identification of eggshells belonging to three different orders of birds. This is again coherent with an allochthonous origin of the eggshells, which do not represent the debris of a nest or rockery, but instead represent a wider sample of the nesting species of the ecosystem that surrounded the Gran Dolina. The humid conditions and the presence of streams within the cave favoured the transport of the eggshells from outside to the inside of the cave along with the sediment.

4.4 Future eggshell studies in archaeological and paleontological sites

Despite that eggshell fragment are usual in archaeological sites (Stewart, 2013) there are scarce studies of eggshells in Pleistocene sites. The study of eggshells from the level TD6 in the Gran Dolina cave represents the first attempt of study these avian remains in the Atapuerca sites.

The combined use of different techniques (SEM, petrography microscopy, cathodoluminescence and others) allows describing the fine architecture of the avian eggshells and assigning them to a certain taxa. Also it allows inferring the processes that lead to its preservation in archaeological sites. This can be a source of valuable information, as eggshells are good paleobiological indicators (Erben, 1979).

There is no major accumulation agent forcing the presence of the eggshells in the

sites, although eggs can be sporadically consumed by mammals or birds. For this reason the avian association inferred by the eggshells is mainly not subject to the predator bias. Also it is useful as it only reflects the presence of taxa that nest in the vicinity of the site, avoiding the presence of migratory taxa that could blur the signal. That could allow giving a much more concrete picture of the landscape of the site in the moment of the accumulation, even giving the possibility of study patrons of seasonality.

On the other hand eggshells could have a major role in the reconstruction not only of the landscape, but can also become the source of $\delta^{18}\text{O}$ data than can be used for inferring palaeotemperatures.

5 CONCLUSIONS

The study of eggshells from the level TD6 in the Gran Dolina cave represents the first attempts of study these avian remains in the Atapuerca sites. 22 eggshell fragments were recovered from the Gran Dolina site. The fragments were recovered by washing and sieving the sediments from the level 6 of the site, dated 0.8-0.9Ma, in which the remains of *Homo antecessor* were recovered. The sediments of the level 6 are allochthonous to the cave, and represent debris flows and channel and flood plain facies. The analyses performed to the fragments suggest that they were transported to the inside of the cave along with the sediment.

The eggshell association shows a moderate diversity, despite the scarcity of fragments in the site, as only one sample yielded eggshell remains (less than 2 eggshell fragments per sediment kilogram); however the reanalysis of the site collection is currently underway, and more fragments are expected to be found. The three identified groups fit with Charadriiformes, Gruidae and Anseriformes eggshells. These groups are present in the TD6 assemblage by osteological remains. The eggshell association supports the idea of a humid environment, as the three identified groups are strongly related to water masses.

The preservation of the eggshells, along with the low concentration and the relative high diversity points that the eggshell assemblage is allochthonous to the cave. It does not represent the debris of a nest or rockery within the cave, but instead represent a wider sample of the nesting species of the ecosystem that surrounded the Gran Dolina in the moment of accumulation of the TD6 level.

Sample		Type	Taxa
MPZ	Field number		
MPZ 2019/160	TD6.1 G12 1	-	Aves
MPZ 2019/161	TD6.1 G12 2	Type B	Gruiformes
MPZ 2019/162	TD6.1 G12 3	-	Aves
MPZ 2019/163	TD6.1 G12 4	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/164	TD6.1 G12 5	Type C	Anseriformes
MPZ 2019/165	TD6.1 G12 6	Type B	Gruiformes
MPZ 2019/166	TD6.1 G12 7	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/167	TD6.1 G12 8	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/168	TD6.1 G12 9	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/169	TD6.1 G12 10	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/170	TD6.1 G12 11	Type C	Anseriformes
MPZ 2019/171	TD6.1 G12 12	Type C	Anseriformes
MPZ 2019/172	TD6.1 G12 13	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/173	TD6.1 G12 14	Type C	Anseriformes
MPZ 2019/174	TD6.1 G12 15	Type B	Gruiformes
MPZ 2019/175	TD6.1 G12 16	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/176	TD6.1 G12 17	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/177	TD6.1 G12 18	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/178	TD6.1 G12 19	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/179	TD6.1 G12 20	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/180	TD6.1 G12 21	Type A	Charadriiformes
MPZ 2019/181	TD6.1 G12 22	Type C	Anseriformes

Tab. 3: Taxa attribution of the eggshell remains recovered from the level TD6 of the Gran Dolina, Atapuerca. MPZ-Natural Science Museum of the University of Zaragoza.



The role of birds in the Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe

5

En el Capítulo 5 se presenta un análisis de las abundancias relativas de 33 especies consideradas buenas indicadoras climáticas en 52 yacimientos del Pleistoceno Superior de Europa Occidental, con el objetivo de caracterizar las asociaciones de aves y el comportamiento de las mismas, además de arrojar luz sobre los ecosistemas presentes en las diferentes áreas de Europa durante esta época. El análisis de correspondencia (DCA) realizado con los datos de las abundancias relativas de las especies revela cuatro grupos principales de yacimientos, que corresponden con la distribución actual de los biomas. Sin embargo la posición de algunos yacimientos en el análisis es diferente, revelando una deriva hacia el sur del límite entre las áreas Eurosiberiana y Mediterránea durante el Pleistoceno Superior. Estos resultados además permiten analizar el comportamiento de diversas especies cuyas distribuciones parecen controladas por la vegetación presente en cada área, más que por la temperatura. Los datos obtenidos sugieren que en la zona central de Europa era boscosa, o que al menos había parches boscosos durante el Pleistoceno Superior.

1. INTRODUCTION

To characterize the different faunal associations and ecosystems during the last cold stage and decipher the effect of climatic changes, analyses and reconstructions based on the fossil record from this time period have been developed using different methodologies. Small vertebrates (López-García *et al.*, 2013), large mammals (Alvarez-Lao, 2014), and the distribution of plant remains (Hardy, 2010) are some recent examples, among many others.

Birds have been used as climate indicators because they are currently a diverse vertebrate group (Gill, 2007) and are usually associated with particular habitats. Furthermore, they are commonly recorded and well-preserved in sites of Pleistocene age (Mlíkovský, 2002; Tyrberg, 2007; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a,b). Many analyses of the Pleistocene climate and ecosystems have been performed on the basis of avian assemblages: e.g. Demarcq and Mourer-Chauviré (1976) developed a method of calculating thermal indices, which was subsequently applied by Bocheński (2000) and Lorenc (2007) to Polish Vistulian sites; Tyrberg (1991) analyzed the glacial relict distribution of some taxa in the Western Palearctic, and more recently the avian faunas of the Last Interglacial (Tyrberg, 2007); Sánchez-Marco (1996, 2004, 2007) described the paleoenvironments of the Iberian and European Pleistocene using the bird record; Finlayson (2011) undertook an analysis of the response of bird assemblages to climate change; Tomek and colleagues (2012) studied the avian association of Biśnik (Poland) in order to ascertain the changes in landscape over the last 300,000 years; Holm and Svenning (2014) analyzed the responses of birds to climate changes over the last 180,000 years, using a data matrix with their presence/absence at all European sites; Stewart and Jacobi (2015) also analyzed the responses of birds to climate changes, but using the data from a cold stage site in England. Recently, Lagerholm and colleagues (2017) modeled the distribution of ptarmigans and analyzed ancient DNA in order to shed light on the responses of cold-adapted species to climate warming. The Quaternary is a period characterized by major climatic fluctuations. These are best known for the Late Pleistocene owing to the overwhelming amount of data recorded in recent decades from ice cores, pollen, marine sediments, etc. (Valsecchi *et al.*, 2012; Sánchez-Goñi *et al.*, 2013). The Weichselian (equivalent to the Wisconsinan, Würmian and Devensian) refers to the last glacial cycle. This is a cold stage which covers almost the whole Late Pleistocene, beginning in Marine Isotope Stage (MIS) 5d and ending in the Younger Dryas Stadial (i.e. from 120ka to 10000BP; Hughes *et al.*, 2013). During this period the global ice cover reached a relative maximum, called the Last Glacial Maximum (LGM), about 21ka ago.

The main objective of this work is to study the bird distribution in Western Europe during the Late Pleistocene. To this end, a methodology that has already provided good results for large mammals (statistical analysis of the number of identified specimens; Álvarez-Lao, 2014; Sauqué *et al.*, 2016a) is applied to the avian record. Applied to the Late Pleistocene record, this methodology will reveal whether the bird distribution corresponds to the different paleogeographic provinces in Western Europe, as happens for example with ungulates in relation to the Eurosiberian and Mediterranean regions (Sauqué *et al.*, 2016a), and as was

pointed out by the work of Sánchez-Marco (2004, 2007). We then analyze the role of the bird species that have classically been considered good climate indicators. Finally, the aim is to compare the results obtained with those from previously published analyses.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1 Abbreviations

bDb: birds Data base; NISP: number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals; CA: correspondence analysis; DCA: detrended correspondence analysis; LGM: Last Glacial Maximum, around 21ka.

2.2 Matrix construction

In order to analyze the different avian assemblages, data on the NISP (number of identified specimens) of Late Pleistocene European sites have been included in a matrix (our bDb). As the studied sites present a high diversity (Tyrberg, 2007), only the taxa described in previous works as interesting due to their climate related behavior are included in the analysis (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014). The fossil remains of small passerines have not been added to the bDb. Those taxa identified only at a single site and taxa in open nomenclature have not been added either. The species used in the present study are: *Cygnus olor*, *Cygnus cygnus*, *Anser erythropus*, *Branta bernicla*, *Branta leucopsis*, *Aythya marila*, *Melanitta fusca*, *Melanitta nigra*, *Somateria mollissima*, *Clangula hyemalis*, *Bucephala clangula*, *Mergus merganser*, *Mergellus albellus*, *Gyps fulvus*, *Aegypius monachus*, *Circus macrourus*, *Buteo lagopus*, *Buteo rufinus*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco rusticolus*, *Falco vespertinus*, *Lagopus lagopus*, *Lagopus muta*, *Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrix*, *Bonasa bonasia*, *Tetrax tetrax*, *Gallinago media*, *Bubo scandiacus*, *Surnia ulula*, *Aegolius funereus*, *Pyrhacorax pyrrhacorax* and *Pyrhacorax graculus*.

As the analyzed time range is so wide (from 120ka to 10000BP), in some cases different layers of the same site are grouped as one (e.g. Castiglione and Ermitia) provided that all the layers belong to the Late Pleistocene. The small number of sites with the necessary information available prevents us from distinguishing between the different stages of the Late Pleistocene.

The sites are grouped according to the current distribution of ecological regions in Western Europe. The selected regions, applied with aim of analyzing the Eurosiberian-Mediterranean boundary, are as follows: Mediterranean scrubland and forests, Atlantic sites, and Central European sites, the latter two categories belonging to the Eurosiberian area (**Fig. 1**). We employ data on the Biogeographical Regions provided by the European Topic Centre on Biological Diversity (available here: http://bd.eionet.europa.eu/activities/Natura_2000/chapter1).

Álvarez-Lao (2014) compared a variety of European sites with a NISP higher than 100 and at least three different taxa. As the available avian information from the sites is not

as high as for the mammal record, the original criterion of NISP>100 used in previous works (Álvarez-Lao, 2014; Sauqué *et al.*, 2016a) proved too high in this case. For this reason, sites with NISP>50 were added to the bDb. Although the number of Late Pleistocene sites in Europe with bird information is high (Tyrberg, 2007), sites with the NISP available are more limited. There are extensive works that only include the minimum number of individuals (MNI), and some works only include the faunal lists. Fifty-two sites that fulfilled these terms were added to the matrix (**Fig. 1, Tab. 1**): Casa da Moura (Domingues-Figueiredo, 2010), Furninha (Brugal *et al.*, 2012), Lapa da Rainha (Domingues-Figueiredo, 2010), Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figueiredo, 2010), El Castillo (Sánchez-Marco, 2005), Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005), Labeko (Elorza, 2000), Ermittia (Elorza, 1993), Praileaitz (Moreno-García, 2017), Erralla (Eastham, 1985), Aitzbitarte (Sánchez-Marco, 2011), Berroberria (Sánchez-Marco, 2005), Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005), Gorham (Cooper, 1999), Vanguard (Cooper, 1999), Devil's Tower (Cooper, 1999), Bourrouilla (Eastham, 1988), La Vache (Laroulandie, 2000), Morin (Gourichon, 1993), Combe Saunière (Laroulandie, 2000), Tai (Louchart & Soave, 2002), Pierre-Châtel (Desbrosse & Mourer-Chauviré, 1972), Coscia (Louchart, 2002), Castiglione (Louchart, 2002), Lazaret (Roger, 2004), Fate (Roger, 2004), Arene Candide (Cassoli, 1980), Fumane (Peresani *et al.*, 2011), Ortucchio (Alhaique & Recchi, 2001), Polesini (Radmilli, 1974), Ingarano (Bedetti & Pavia, 2007), Santuario della Madonna (Gala & Tagliacozzo, 2010), Romanelli (Cassoli & Tagliacozzo, 1997), Vindija (Malez, 1988), Luegloch (Fladerer & Reiner, 1996), Dolní Věstonice (Wertz *et al.*, 2016), Pavlov (Bocheński *et al.*, 2009b), Premostí (Wertz *et al.*, 2016), Oblazowa (Nadachowski *et al.*, 1993), Mamutowa (Bocheński, 1981), Koziarnia (Bocheński, 1974), Nietoperzowa (Bocheński, 1974), Biśnik (Tomek *et al.*, 2012), Krucza Skala (Bocheński & Tomek, 2004), Deszczowa (Cyrek *et al.*, 2000), Komarowa (Tomek & Bocheński, 2005), Zamkowa Dolna (Bocheński, 1974), Raj (Bocheński, 1974), Kalman Lambrecht (Jánossy, 1986), Pilisszántó (Jánossy, 1986), Curata (Gal, 2003) and Devetashka (Boev, 1999). The NISP data are converted to percentages.

2.3 Statistical analysis

The matrix was analyzed with PAST v.2.14 software (Hammer *et al.*, 2001) by means of a correspondence analysis, which is a recognized method of discovering geographical groupings, patterns and environmental gradients (Greenacre, 1984). It projects a multivariate database onto two dimensions, allowing the grouping patterns to be visualized in a plot. Correspondence analysis (CA) presents some problems: the tendency to compress the end of the ordinate axis squeezes together both samples and data, and the arch effect means that the environmental gradient is not linked with the first axis. For this reason, we have used a detrended correspondence analysis (DCA) (Sauqué *et al.*, 2016a), which is also a highly useful tool in the analysis of ecological databases (Hill & Gauch, 1980). To avoid the problems associated with the CA, the DCA rescales itself, and thus removes the compression of the data. Then it performs the detrending and bending of the arch, to link it to the axis.

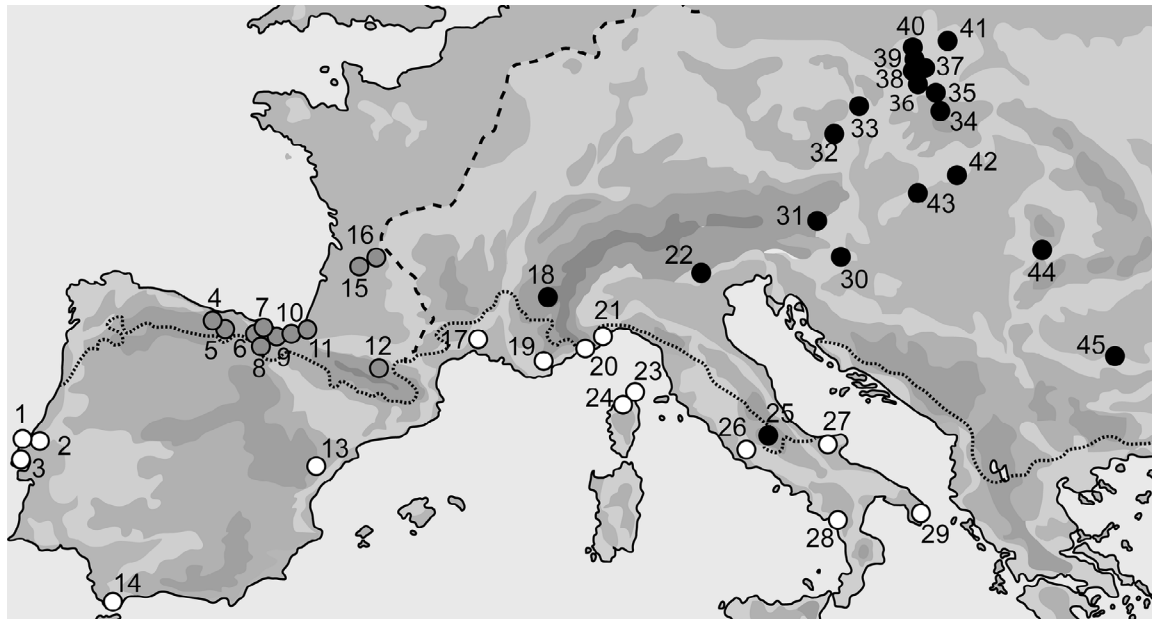


Fig. 1: Location of the analyzed sites. The dotted line represents the current Eurosiberian-Mediterranean boundary. The dashed line represents the limit between the Atlantic and Central European areas. White dots represent the position of sites located in the Mediterranean Region. Grey (Atlantic) and black dots represent the position of sites located in the Eurosiberian Region: **1**-Casa da Moura, Furninha, **2**-Lapa da Rainha, **3**-Gruta Nova da Columbeira, **4**-El Castillo, **5**-Valdegoba, **6**-Labeko, **7**-Ermittia, Praileaitz, **8**-Erralla, **9**-Aitzbitarte, **10**-Berroberria, **11**-Bourrouilla, **12**-La Vache, **13**-Cau d'en Borrás, **14**-Gorham, Vanguard, Devil's Tower, **15**-Morin, **16**-Combe Saunière, **17**-Täi, **18**-Pierre-Châtel, **19**-Lazaret, **20**-Fate, **21**-Arene Candide, **22**-Fumane, **23**-Coscia, **24**-Castiglione, **25**-Ortucchio, **26**-Polesini, **27**-Ingarano, **28**-Santuario della Madonna, **29**-Romanelli, **30**-Vindija, **31**-Luegloch, **32**-Dolní Věstonice, Pavlov, **33**-Premostí, **34**-Oblazowa, **35**-Mamutowa, **36**-Koziarnia, Nietoperzowa, **37**-Bišník, Krucza Skala, **38**-Deszczowa, **39**-Komarowa, **40**-Zamkowa Dolna, **41**-Raj, **42**-Kalman Lambrecht, **43**-Pilisszántó, **44**-Curata, **45**-Devetashka.

The “column labels” tool of the DCA in the PAST software was used to establish the relative position of the species with respect to the sites in the plot, in order to ascertain the relation of the taxa with the groupings.

3. RESULTS

The DCA shows a separation of the sites into several clusters (**Fig. 2**). The numbers 1 to 5 have been given to the clusters, in order to facilitate the presentation of the results. The northernmost sites belonging to the Atlantic group are grouped in Cluster 1. The Mediterranean and the southernmost Atlantic assemblages overlap partially to form Cluster 2, including sites that are similar in latitude (those belonging to the Iberian Peninsula and Italy). The southernmost Mediterranean sites are also separated from the rest (Cluster 3) (**Fig. 2**). Cluster 4 includes Central European and continental Italian sites, and a site from the north of the Iberian Peninsula.

Most of the Central European sites (Cluster 5) are grouped together clearly separated from the rest of the assemblages (**Fig. 2**). The general disposition of the sites over the scatter plot shows a latitudinal gradient along the first axis.

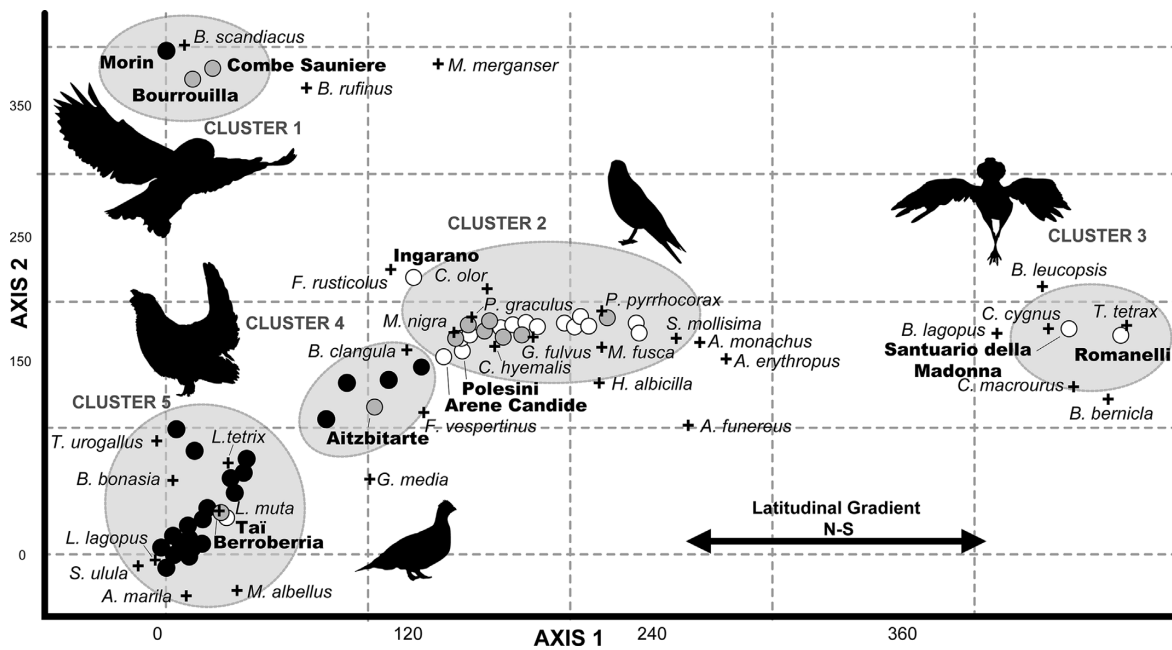


Fig. 2: Detrended Correspondence Analysis (DCA) results. The white dots represent the Mediterranean sites. Grey (Atlantic) and black (Central Europe) dots represent the Eurosiberian sites. Crosses represent the situation of the taxa in the plot.

3.1 Cluster 1-northwestern sites of the Atlantic region

This cluster is formed by the northernmost sites belonging to the Atlantic group: Bourrouilla, Combe Sauniere and Morin. These sites are all located in the current area of Atlantic influence in Europe, in the central area of France; according to Hardy (2010), the landscape in this area during the LGM was mainly open (**Fig. 3**). This separation is influenced by the presence of the snowy owl (*B. scandiacus*), the long-legged buzzard (*Buteo rufinus*) and the common merganser (*M. merganser*) (**Fig. 2**).

3.2 Cluster 2-sites of the Atlantic and Mediterranean region of similar latitude

Cluster 2 is formed by most of the Atlantic sites, and the majority of the sites classified as Mediterranean, except for Tai, Romanelli and Santuario della Madonna. This means that it includes the sites of similar latitude in the Italian and Iberian peninsulas, in areas where the landscape was mostly open during the LGM (Hardy, 2010) (**Fig. 3**). The arrangement of the sites in the plot keeps the general north-south orientation along Axis 1. The separation of this cluster in the plot seems to be due to the high representation of *P. pyrrhocorax* and *P. graculus*, with influence of other taxa (**Fig. 2**).

Ingarano is marginally oriented toward the northern Atlantic European group, whereas Arene Candide and Fate are oriented toward the Central European sites. These sites are located very close to the current boundary between the Mediterranean and the Central European climatic areas.

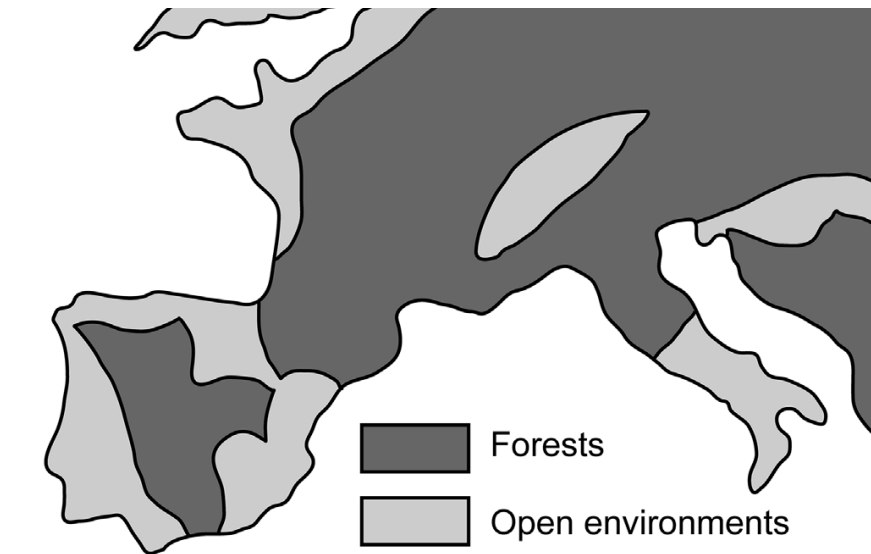


Fig. 3: Landscape distribution during the LGM. Simplified from Hardy (2010).

3.3 Cluster 3- southernmost sites of the Mediterranean region

Cluster 3 is formed by the southernmost sites of the matrix: Romanelli and Santuario della Madonna. These two sites are located in the southern part of the Italian Peninsula. The sites are characterized by the dominance of diverse taxa: the little bustard (*T. tetrax*), the brant (*B. bernicla*) and the barnacle goose (*B. leucopsis*). They are also influenced by the presence of the rough-legged buzzard (*B. lagopus*), the pallid harrier (*C. macrourus*) and the whooper swan (*C. cygnus*) (**Fig. 2**).

3.4 Cluster 4-open Central Europe

The sites of Central Europe occupy the northernmost part of the diagram gradient, forming two clusters. Cluster 4 includes the southernmost sites that belong to the Central European region as well as Aitzbitarte site. The geographical position of these sites explains the intermediate position of the cluster between Mediterranean and northern Central European sites. The presence of open environments in the site areas during the Late Pleistocene (Hardy, 2010) could also explain its separation from the other Central European sites. Cluster 4 is dominated by the common goldeneye (*B. clangula*) and the red-footed falcon (*F. vespertinus*) (**Fig. 2**).

3.5 Cluster 5-forested Central Europe

The sites of northern Central Europe are separated from the rest of the sites (**Fig. 2**). This cluster includes Austrian, Polish, Czech and Bulgarian sites, and also two sites from the

north of the Iberian Peninsula and the south of France. The geographical position of these sites explains the grouping in the diagram. The presence of forest in these areas during the LGM (Hardy, 2010) explains the separation of this group of sites from the other northern group (Cluster 1), dominated by open environments. Cluster 5 is dominated by the ptarmigans (*Lagopus* spp.), the black grouse (*L. tetrix*), the capercaillie (*T. urogallus*), the hazel grouse (*B. bonasia*) and the greater scaup (*A. marila*) (**Fig. 2**). Remarkable is the presence of both Taï and Berroberria among the northernmost sites of the database.

4. DISCUSSION

4.1 Bird distribution

Some of the analyzed taxa reflect habitat requirements similar to the present, nevertheless, there are other species that present anomalous habitat requirements, and appear to be related to different areas during the Pleistocene, as described in previous works (Sánchez-Marco, 1999c; Holm & Svenning, 2014).

The mute swan (*C. olor*) appears throughout the Western Europe (Svensson *et al.*, 2010). It appears close to Cluster 2, it is recorded in Atlantic and Mediterranean shores (Furninha and Fate), areas in which it can be found nowadays. The whooper swan (*C. cygnus*) inhabits the northernmost part of Europe, but also has wintering areas in southern regions, even on Adriatic and Aegean shores (Svensson *et al.*, 2010). Although the whooper swan is close to Cluster 3 in the diagram (**Fig. 2**), the reason for this association is not a change in habitat. There are three sites in the matrix that fit with the current distribution of this taxon, and in which it is recorded: Predmostí, Romanelli and Santuario della Madonna. Romanelli and Santuario della Madonna are located within the current Mediterranean wintering area of *C. cygnus*. This is the reason for the position of the whooper swan in the plot. The only site outside the current distribution of *C. cygnus* is Arene Candide (**Tab. 1**). This is a southern irruption of the species, which moved southward and eastward during this cold period (Sánchez-Marco, 2004).

The lesser white-fronted goose (*A. erythropus*) shows a similar situation to that of *C. cygnus*. Though is a cold climate species, it winters in Adriatic and Aegean areas (Svensson *et al.*, 2010). In the diagram, the lesser white-fronted goose is associated with southern sites (it appears in an intermediate position between Clusters 2 and 3), appearing in Romanelli, Polesini and Coscia. These sites are outside its current habitat range, due to the expansion of the taxon westwards during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004).

The brant (*B. bernicla*) appears close to the southern sites in the diagram. Given that it currently inhabits northern European coasts, its presence at Romanelli and Ortucchio points to an expansion towards the south, as pointed out by Sánchez-Marco (2004). The barnacle goose (*B. leucopsis*) presents a similar situation: its appearance at El Castillo is relatively close to its current distribution (Svensson *et al.*, 2010), but there is no presence of the barnacle goose

today in the area of Romanelli, so this constitutes another example of a clear expansion to the south during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004).

The greater scaup (*A. marila*) is associated with the northern Central European sites (Cluster 5) (**Fig. 2**). It is only registered in three sites in the matrix, Lazaret (Mediterranean region), and Krucza Skala and Mamutowa (Central European region). Lazaret is one of the northernmost sites in the Mediterranean region. The presence of the greater scaup in this site does not represent a huge change in the distribution of the species, as it currently inhabits the northern part of the Adriatic coast (Svensson *et al.*, 2010).

The velvet scoter (*M. fusca*) currently inhabits the northern coast of Europe, including the northern shores of Italy and the Iberian Peninsula (Svensson *et al.*, 2010). It irrupted in the south of both peninsulas during the Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004). Its presence in Deszczowa, Biśnik and El Castillo fits with the current distribution range, whereas its presence at the site of Romanelli represents one of the irruptions in the south east of Italy. Its strong presence at this site explains the presence of this taxon in a central position in the obtained diagram (**Fig. 2**). The other *Melanitta* species, the common scoter (*M. nigra*), appears also related to Cluster 2 (**Fig. 2**), which fits with its current habitat (Svensson *et al.*, 2010). Ironically, *M. nigra* appears closer to the Central European sites than *M. fusca*, although *M. nigra* is currently present in milder southernmost areas. Both are close their current distributions. This difference could be due to the scarce data in the matrix, or to a difference in the breeding habitat preferences of these taxa. The velvet scoter (*M. fusca*) breeds in tundra areas, whereas the common scoter (*M. nigra*) breeds both in tundra and forest areas (Svensson *et al.*, 2010).

The common eider (*S. mollissima*) also inhabits European coasts including the north shores of the Italian and Iberian peninsulas (Svensson *et al.*, 2010). Its remains appear in Furninha and in the Santuario della Madonna, which are currently outside its distributional range, representing a southern expansion of the taxon (Sánchez-Marco, 2004). It also appears at the site of Krucza Skala, which lies within its current area of distribution. Its association with Mediterranean sites in the diagram (**Fig. 2**) is due to the greater presence of the taxon at Furninha and Santuario della Madonna than in Krucza Skala.

The long-tailed duck (*C. hyemalis*) currently inhabits the northern shores of Europe; its southernmost population appears in Brittany (Svensson *et al.*, 2010). Its remains appears in Oblazowa, Berroberria, Romanelli and the Gibraltar sites, which are outside the current range of distribution of the long-tailed duck. This suggests the irruption of a cold taxon within the Mediterranean region, according to Sánchez-Marco (2004). Nevertheless, it sporadically crosses the Alps, and can be observed even in the Balkan Peninsula (Simic *et al.*, 2008).

The common goldeneye (*B. clangula*) appears in an intermediate position in the graphic. It currently inhabits both Central European and Mediterranean regions (Svensson *et al.*, 2010). It is remarkable that it inhabits Atlantic areas, but it does not appear at Atlantic sites in the matrix. This seems to be due to the absence of coastal north Atlantic sites in the matrix.

The common merganser (*M. merganser*) inhabits the Central European region, and

also north Atlantic shores and the east coast of the Adriatic Sea (Svensson *et al.*, 2010). In the diagram obtained, it is associated with the Central European sites (**Fig. 2**). The smew (*M. albellus*) has a northern distribution, and in the diagram it appears related to Cluster 5, although it is also recorded in Romanelli.

The griffon vulture (*G. fulvus*) has traditionally been associated with Mediterranean ecosystems, which constitute its current distribution (Svensson *et al.*, 2010); this is also the result obtained in the diagram, as it appears related to Cluster 2 (**Fig. 2**). Nevertheless, it has been recorded at sites located farther north than its current range, such as Pavlov. These northward expansions have been explained by the abundant presence of megafauna throughout Europe, which could have provided a huge amount of available carcasses for scavengers (Holm & Svenning, 2014). *A. monachus* displays similar situation. It has traditionally been associated with mild Mediterranean areas, such as those it currently inhabits. Holm & Svenning (2014) proposed that its presence was widespread in the Late Pleistocene. The cinereous vulture not only appears in mild habitats, but can also tolerate cold temperatures such as those of the Gobi Desert (Reading *et al.*, 2010). As is the case with the griffon vulture, the widespread distribution of this taxon in the past seems to be due to the greater availability of carcasses rather than to different temperatures.

The pallid harrier (*C. macrourus*) appears close to Mediterranean sites in the diagram (**Fig. 2**). It currently inhabits the south and east of Europe, including the Mediterranean shores (Svensson *et al.*, 2010). Pallid harrier remains are found in sites close to this area, and also in one site further west: Lazaret. Holm and Svenning (2014) and Sánchez-Marco (2004) already reported this expansion to the west of Europe. It has also been pointed out that the distribution of the taxon during the Late Pleistocene was throughout almost all Europe, although there are no relict populations today in Western Europe (Tyrberg, 1991).

The long-legged buzzard (*B. rufinus*) inhabits the open plains of southeastern Europe (Svensson *et al.*, 2010). However in the obtained diagram it appears related to the northwestern Atlantic sites (Cluster 1) (**Fig. 2**). According to Holm and Svenning (2014) the long-legged buzzard has a northwards expansion during the Late Pleistocene. This expansion could be explained with the presence of open landscapes in the Atlantic shores more than due to changes in the temperatures.

The rough-legged buzzard (*B. lagopus*) currently inhabits northeastern Europe, including the north of Italy and Balkan coast (Svensson *et al.*, 2010). It also appears associated with these areas in the diagram (**Fig. 2**). It has been reported that the rough-legged buzzard spread towards the south and the west in the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004), as represented by its presence in Valdegoba and Coscia.

The white-tailed eagle (*H. albicilla*) inhabits the north and east of Europe, including eastern Mediterranean shores (Svensson *et al.*, 2010), and in the obtained DCA diagram it appears related to Cluster 2 (**Fig. 2**). The white-tailed eagle is recorded at several sites in the matrix that are located in the Iberian Peninsula, Cau d'en Borrás, El Castillo, and the Gibraltar sites. These are clearly outside its current range. Its presence in those sites explains the presence of *H. albicilla* in a central position in the diagram.

Remains of the gyrfalcon (*F. rusticolus*) are associated with Atlantic and Mediterranean sites in the analysis (**Fig. 2**). It currently appears only on the northern coast of the Scandinavian Peninsula. The presence of this taxon in sites such as Casa da Moura and Vindija clearly lies outside its range. The gyrfalcon undertook a southward expansion during the Late Pleistocene (Holm & Svenning, 2014). *F. rusticolus* feeds mainly on *Lagopus* prey (Svensson *et al.*, 2010); the strong presence of *Lagopus* in southern areas of Europe could have facilitated the expansion of the gyrfalcon in these areas.

The red-footed falcon (*F. vespertinus*) is a bird typical of the northeast of Europe, but it does not reach the Scandinavian Peninsula. It currently appears throughout Italy and Greece, and also on the northern coast of Africa (Svensson *et al.*, 2010). Its current distribution covers the area of the sites with which is related in the diagram: the Mediterranean and Central European groups (Clusters 2 and 4) (**Fig. 2**).

The willow ptarmigan (*L. lagopus*) appears strongly associated with Cluster 4 (Central European sites) in the DCA diagram (**Fig. 2**). It currently inhabits Scandinavia and Scotland. During the Late Pleistocene the willow ptarmigan expanded its range toward the south (Holm & Svenning, 2014), appearing in areas outside its current range (Sánchez-Marco, 2004). Both *Lagopus lagopus* and *Lagopus muta* were widely distributed during the Late Pleistocene (Tyrberg, 1991), *Lagopus lagopus* being the dominant species (Lagerholm *et al.*, 2017). Although the willow ptarmigan appears as far away as the Iberian Peninsula, it was not as abundant in this area as its relative, the rock ptarmigan (*L. muta*).

The rock ptarmigan is currently present in Scandinavia, but there are also two relict populations in the Pyrenees and the Alps (Svensson *et al.*, 2010). In the diagram it is associated with the Central European sites (**Fig. 2**). It has been described as low dispersive taxon, which underwent a great expansion of its habitat (Sánchez-Marco, 2004). This could be due to higher temperature tolerance, or to the availability of more suitable ecosystems for the rock ptarmigan (Tyrberg, 1991). Genetic analysis indicate that both *Lagopus* species shifted their habitats towards regions of higher latitude and altitude, their ability to fly enabling them to move between suitable habitat patches more easily than mammals (Lagerholm *et al.*, 2017). Currently, the willow ptarmigan is more closely associated with forested areas, and the rock ptarmigan with rocky tundra areas (Svensson *et al.*, 2010), which contrasts with the results of the DCA analysis, in which both are related to Cluster 4. The differentiation in the distribution of ptarmigans in current European populations seems to be a result of the contraction of refugia during the Holocene (Lagerholm *et al.*, 2017), which could explain the association of both species with the same area of the diagram.

The western capercaillie (*T. urogallus*) currently inhabits Central Europe, outside the Atlantic domain. This is also the position that it occupies in the diagram (**Fig. 2**). As regards the matrix, it appears at Arene Candide, Polesini and Lapa da Rainha, which belong to the Mediterranean area, but its presence is much stronger in the Central European sites. It has been pointed out that it had a more widespread distribution in the past (Holm & Svenning, 2014).

The black grouse (*L. tetrix*) is associated with Cluster 5 (Central European sites) (**Fig. 2**). This is consistent with the current distribution of the taxon; the black grouse currently

inhabits northern and central Europe, also reaching the Alps. It seems to have a widespread distribution during the Upper Pleistocene (Holm & Svenning, 2014). *B. bonasia* presents a similar distribution; it appears close to the Central European sites in the DCA diagram, which fits with its current distribution. The hazel grouse is currently absent from Atlantic areas (Svensson *et al.*, 2010) except for some sightings in the Pyrenees (Catusse *et al.*, 1992).

The little bustard (*T. tetrix*) currently inhabits Mediterranean areas such as the Iberian Peninsula and parts of the south of Italy or the north of Africa. It also has some populations on the Atlantic coast of France. The diagram relates this taxon with the southernmost sites of the Mediterranean Region, i.e. Cluster 3 (**Fig. 2**). These sites lie within the current distribution of the little bustard (Svensson *et al.*, 2010), in the south of Italy. It was common during the Würm (Tyrberg, 1991), and its habitat expanded northward during both cold and mild period, as reflected by its presence in Mamutowa (Holm & Svenning, 2014).

The great snipe (*G. media*) has an eastern distribution at present, and it appears on the Scandinavian Peninsula as well as in the north of Africa (Svensson *et al.*, 2010). Our analysis places *G. media* in an intermediate position, close to Clusters 4 and 5, Central European sites, but not close to northernmost Atlantic sites (Cluster 1) (**Fig. 2**). Sánchez-Marco (2004) pointed that the great snipe irrupted in the Mediterranean area, with southern and western expansions.

The snowy owl (*B. scandiacus*) is a classic example of southward expansion during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014; among others). It had a really strong presence during the Late Pleistocene in the more southern Atlantic area of France (Laroulandie, 2016), but currently the snowy owl is only present in the Scandinavian area (Svensson *et al.*, 2010). The position of *Bubo scandiacus* in the diagram is consistent with these observations. It is strongly associated with Atlantic sites, which form Cluster 1 (**Fig. 2**). In fact the high proportion of its remains at these sites seems to be the main control separating Atlantic sites, as the species also appears at sites in other areas in lower proportions (such as Deszczowa, Romanelli and Ermittia).

S. ulula appears related to the Central European sites in the DCA diagram (**Fig. 2**), its record in Polish and Hungarian sites (**Tab. 1**) represents also a southward expansion (Holm & Svenning, 2014). The northern hawk-owl (*S. ulula*) inhabits the boreal forest of the north paleartic (Svensson *et al.*, 2010).

Aegolius funereus is currently a Central European taxon, with some presences in the Pyrenees (Svensson *et al.*, 2010). The boreal owl also show this tendency in the diagram; is associated with Central European sites, although it also appears in northern Mediterranean sites, such as Lazaret and Arene Candide, as reflects its situation in the diagram (**Fig. 2**). Its appearance in Mediterranean sites is consistent with the southern irruption described by Sánchez-Marco (2004).

The red-billed chough (*P. pyrrhacorax*) appears in a central part of the diagram, close to the southern sites in both Mediterranean and Atlantic areas (Cluster 2) (**Fig. 2**). This position fits with its current distribution, which covers the mountain areas of the Mediterranean region and the European Atlantic coast. Remains of the red-billed chough appear in more than half

of the sites in the matrix, i.e. a total of 52 sites (**Tab. 1**). Of these sites, the only one belonging to the Mediterranean region in which *P. pyrrhonorax* does not appear is Tai, which is closer to the Central European sites in the DCA diagram. The red-billed chough underwent expansions both during cold and warm pulses (Holm & Svenning, 2014). It was present throughout the south of Europe during the Würm, and its record includes areas from which is now absent due to its disjunct distribution (Tyrberg, 1991, 2007).

The yellow-billed chough (*P. graculus*) has been used as a cold climate indicator (Moncel *et al.*, 2015; Crégut-Bonnoure *et al.*, 2014). Some authors assert that during the analyzed time period, the habitat of the yellow-billed chough expanded to include lower lands (Sánchez-Marco, 1996; Holm & Svenning, 2014). *P. graculus* also expanded its territory northward (Tyrberg, 1991). Today, it occurs in the Pyrenees, the Alps, and also the mountains of the eastern Mediterranean (Svensson *et al.*, 2010). It appears in more sites in the matrix than *P. pyrrhonorax* and is more abundant, representing more than the 90% of the NISP of the analyzed taxa in several sites. It is relatively scarce in the northern Central European sites. Within the diagram, it is associated with the sites of the Atlantic and Mediterranean region that share a latitudinal range in the southern part of Europe, without taking into account the Mediterranean peninsulas. The reason for the higher proportion of *P. graculus* than *P. pyrrhonorax* in the sites could be the higher tolerance of the yellow-billed chough to cold temperatures by the red-billed chough (Tyrberg, 1991). However it seems not to play an important role in the grouping of the colder northern sites.

4.2 Temperature - vegetation influence

According to the maps provided by Hardy (2010), during MIS3 there were open landscapes in the Iberian Peninsula, the central part of southern France, and the Italian Peninsula, whereas the rest of Europe was mainly covered by evergreen taiga, except for some French Atlantic patches, which were covered by mixed forest. During the LGM the general scheme changes, with evergreen taiga extending to the central part of the Iberian Peninsula (the coast retaining an open landscape) and the northern half of the Italian Peninsula. The Atlantic coast of France also had open landscapes (**Fig. 3**).

Most of the species related to forest habitats are strongly associated with Central European areas (Cluster 5) (**Fig. 2**); examples are *L. lagopus*, *S. ulula*, *T. urogallus* and *B. bonasia*. According to Hardy (2010), Central Europe was covered by taiga in the LGM, so the high representation of these taxa at the Central European sites fits with previous reconstructions. Central and Eastern Europe were covered by trees during the last glacial cycle, at least in pockets in tundra or in an open taiga (Willis & van Andel, 2004). These data are also consistent with other works on avian assemblages, which have demonstrated the presence of forest patches throughout the Late Pleistocene in Central European areas such as Biśnik, in Poland (Tomek *et al.*, 2012).

Some of the analyzed species are currently associated with open or mixed environments.

These appear scattered across the diagram. *T. tetrix*, *C. macrourus*, *G. fulvus* and *A. monachus* currently inhabit milder areas, and are grouped with Mediterranean sites in the diagram (Clusters 2 and 3) (**Fig. 2**). Their habitat preferences are based on open habitats, and this is consistent with the maps provided by Hardy (2010). Other species are strongly related with open environments, such as *B. scandiacus*. This is associated with northern Atlantic sites (Cluster 1). The separation between Clusters 1 and 5 (the northernmost sites: the Atlantic and Central European sites respectively) seems to be mainly controlled by the presence of open species, in Cluster 1, or forest-related species in Cluster 5.

Again this distribution fits with the maps used in the comparison. There are several species, all of them associated with water bodies (Anseriformes) that appear today in the northernmost Atlantic part of Europe. Although these are species that inhabit cold areas, they appear in the mildest area of the diagram. Some of them currently have breeding areas in the Mediterranean region. This is the case with: *C. cygnus*, *A. erythropus*, *A. marila* (with presence in Central Europe), *M. fusca*, *M. nigra*, *S. mollissima*, *B. clangula*, and the *Mergus* species (both also with presence in Central Europe).

Another group of water-related cold-habitat species does not have current populations in the Mediterranean area: *B. bernicla* (which has some populations in the Atlantic north of Spain), *B. leucopsis* (populations in the Atlantic south of Spain) and *C. hyemalis*. The general situation of these taxa has already been analyzed. There is a pattern that pertains to some species of Anseriformes currently inhabiting the northernmost part of Europe. These appear next close to the southernmost Mediterranean sites (Cluster 3). The association of some of them with this area can be easily explained, as this is where they breed. But some of these species do not currently breed in the Mediterranean region, yet have experienced a southward strong expansion. Two possible explanations for this expansion were proposed by Tyrberg (2001): either it may be due to more favorable temperatures for these species during cold periods, which implies bigger breeding areas, or it may be due to lower temperatures than now in southern European winters. As some authors have pointed out, temperature is not the only, nor even the strongest control on bird distribution (Finlayson, 2011; Holm & Svenning, 2014), or to put it another way, bird distribution does not reflect major temperature shifts in temperature, as other climate proxies do (Tyrberg, 2001). It has even been proposed that birds may reflect milder temperatures than other proxies (Lorenc, 2007).

The presence of vegetation in Mediterranean areas that is more similar to that of the Atlantic coast (open environments) than that of Central Europe could have induced the presence of these taxa in milder areas, rather than just a cooling of the climate, as they are absent from Central European sites, where the forest seems to be the most abundant landscape.

Some of the analyzed taxa appear in intermediate areas of the diagram. In the cases of species with a low presence in the matrix this could be due to a lack of data. Two of these species are the most abundant in the matrix, *P. pyrrhocorax* and *P. graculus*, which, as has been mentioned above, could represent a cosmopolitan distribution.

Both show preference for open environments. During the Late Pleistocene they expand to the lowlands of Europe (Holm & Svenning, 2014). This expansion could be due to

a slight cooling of the climate, and also to the availability of more open environments due to the increased dryness of this period. Although both factors control the distribution of the taxa, the fact that they did not expand toward more northern, colder areas suggest that the second factor is the one with greater weight in the distribution of the taxa.

The distribution of the bird taxa reflects the fact that Central Europe was covered by taiga, or at least by tundra with forest patches. This is consistent with other reconstructions not based on bird distribution (Willis & van Andel, 2004; Hardy, 2010) and also with analyses based on bird presences which describe northern Europe as characterized by the presence of trees even in the coldest periods (Tomek *et al.*, 2012; Holm & Sevenning, 2014). It contrasts with a different reconstruction of the European vegetation during the last glacial pulse, which defends the presence of steppe tundra in Central and Atlantic Europe, and forest steppe in the Mediterranean region (Ray & Adams, 2001).

4.3 Eurosiberian Mediterranean boundary

The current boundary between the Eurosiberian and Mediterranean regions (**Fig. 4a**) goes through the north Atlantic coast of Portugal and the Cantabrian coast of Spain drawing an E-W line that reaches the Pyrenees. It changes direction near the Mediterranean coast, turning north and westwards. In the Mediterranean area the line includes the south of France and circumvents the Alps, running diagonally to the Province of Campobasso, avoiding the Apennines. It meets east coast of the Adriatic Sea and runs southwards. This general distribution is reflected in other Late Pleistocene analyses (Sánchez-Marco, 2007; Sauqué *et al.*, 2016a), and also is reflected in the analyses carried out in the present work, albeit with some subtle variations.

As has been described in the Results section, the current biogeographical regions are well grouped in the obtained DCA diagram. Southern Mediterranean sites are separated from those Mediterranean sites of the same latitude as the Eurosiberian (Atlantic) sites.

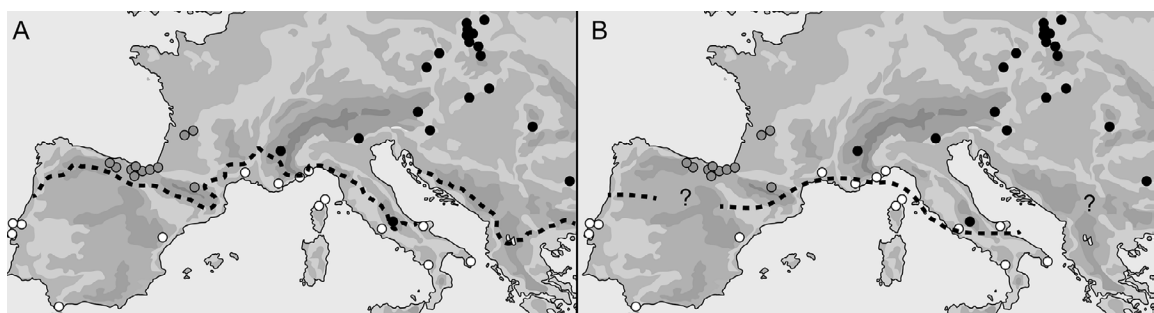


Fig. 4: The dashed line represents the limit of the Eurosiberian and Mediterranean regions. **a)** Current boundary; **b)** proposed boundary during the Late Pleistocene. The color code of the dots follows the previous figures.

As regards the Eurosiberian sites, the north Atlantic sites are separated both from the more southern Atlantic sites and from the Central European sites, which occupy a different region in the diagram, and are also divided into two groups according to the latitude.

The main results of this analysis are the clear separation in some cases, and the slight separation in other cases, of the northernmost Mediterranean sites from the rest of the Mediterranean sites, and their orientation toward the Eurosiberian clusters. Arene Candide and Polesini are not completely separated from the Mediterranean region, but are oriented toward the Central European Eurosiberian sites. They are located on the Mediterranean coast of Italy, near to the Alps and the Apennines, close to the boundary of the region (**Fig. 4a**). The site of Ingarano has a similar location than Polesini, but on the Adriatic coast. Ingarano is completely separated from the Mediterranean sites, and is oriented toward the northern Atlantic sites. In the light of the reconstruction by Hardy (2010), it is notable that this area has a similar landscape to that of the Atlantic coast of France. This grouping may thus be due to this similarity, and represent a slight southward expansion of the Eurosiberian-Mediterranean boundary, which may continue to the Polesini site and then southward Ingarano (**Fig. 4b**).

It is different with Taiï, which appear completely among the Eurosiberian sites of Cluster 5, even more so than Ortucchio and Fumane (Cluster 4), which are currently in the Eurosiberian area but near to the Mediterranean shores. This distribution of sites could represent a shift in the southern Eurosiberian limit, which could have moved to the south in this region of France, but without reaching the position of Lazaret, which in the diagram has a Mediterranean influence, as is the case today (**Fig. 4a**).

There are no available data on the position of the boundary in the Iberian Peninsula, as the sites represented in the analyzed matrix belong to the Cantabrian, Atlantic and Mediterranean shores, and the position of these sites in the diagram corresponds to the current situation. Sánchez-Marco (2007), whose reconstruction of the boundary during the LGM in the south of France and Italy is consistent with the results of the present work, draws the line to include the central part of the Iberian Peninsula in the Eurosiberian area. The reconstruction produced by Ray & Adams (2001) includes the Cantabrian coast of Spain in the Mediterranean region and identifies the central part of the Iberian Peninsula as a tundra area. The results of the DCA diagram obtained in the present paper locate the Eurosiberian sites of northern Spain and southern France at least close to the boundary. Nevertheless, as pointed out above, there are no sites in the matrix belonging to the central part of Iberia, so our results do not allow this boundary to be established in the Iberian Peninsula (**Fig. 4b**). Likewise, the lack of eastern Adriatic and Balkan sites in the matrix prevent us from locating the boundary in this area.

5. CONCLUSIONS

The detrended correspondence analysis applied to a matrix composed of the data of 33 taxa from 52 Late Pleistocene sites reflects a north-south gradient along the first axis, and the current regional distribution of the sites, with some exceptions. These exceptions correspond to sites from the northern area of the Mediterranean region, which are close to the current limit of the Eurosiberian-Mediterranean boundary. These sites are oriented toward the Eurosiberian associations (for example Ingarano, oriented toward the Atlantic cluster, or Polesini and Arene Candide, oriented toward the Central European cluster) or are truly separated from the Mediterranean group (for example Taiï, associated with the Central European sites). These results, along with the position of the taxa in the diagram allow us to propose a probable Eurosiberian-Mediterranean boundary for the Late Pleistocene, located in a more southerly position than at the present, as previously proposed by other authors using different methodologies (for example Sánchez-Marco, 2007).

The taxa distribution in the diagram suggests that Central Europe was covered by taiga or at least that there were major forest patches in the tundra. It also points to an open environment in the Atlantic and Mediterranean areas. The distribution of some species of strongly Atlantic Anseriformes near the southernmost Mediterranean sites can be explained by the current hibernation areas of these taxa, as well as by the greater similarity of the Mediterranean region to the Atlantic landscape than of Central Europe. Some taxa show major expansions to the south, as observed by previous authors.

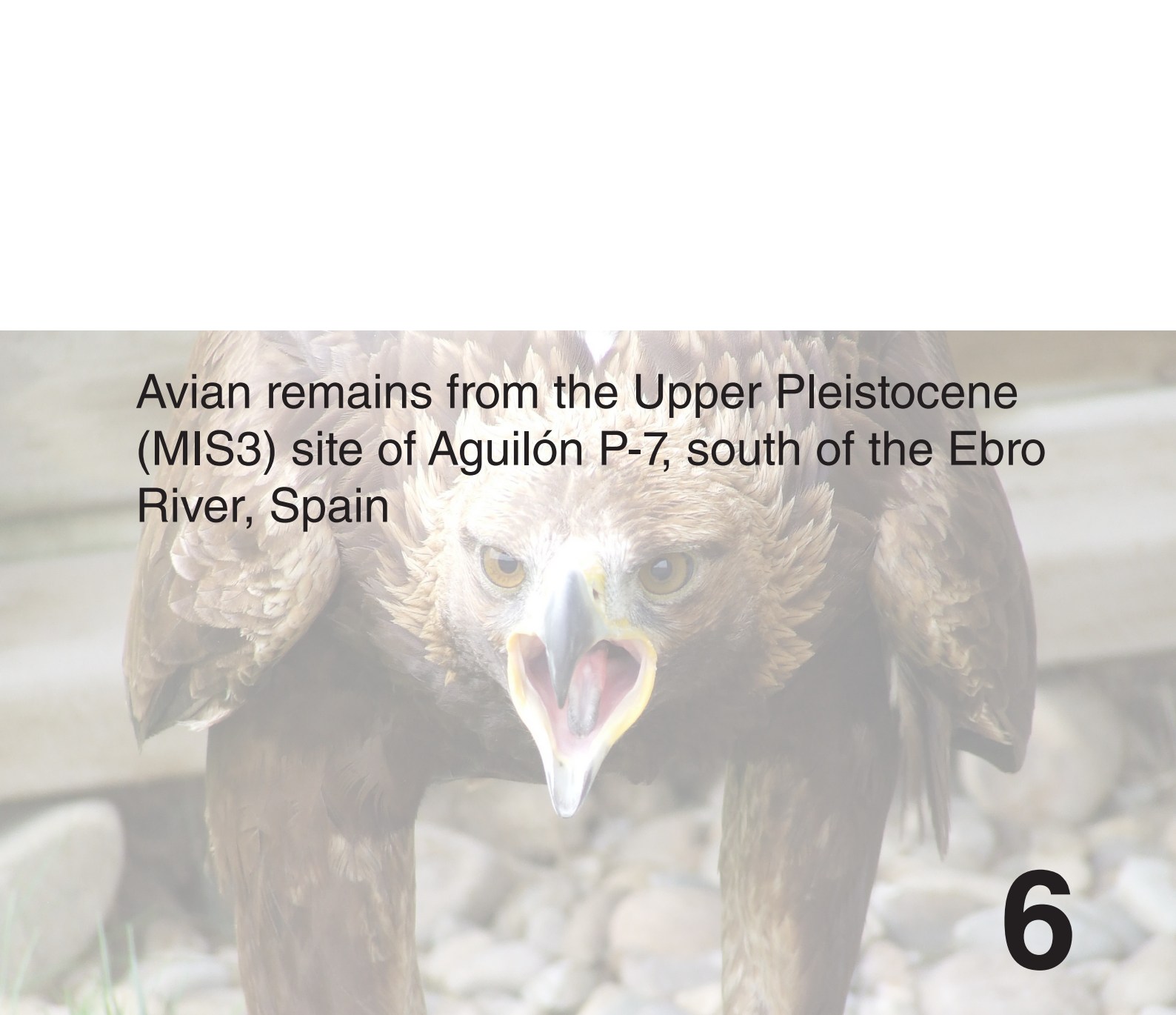
Some typically Mediterranean taxa also show northward expansion in this cold stage (*A. monachus* for example). This change in the distribution patterns of some taxa seems to be due to the greater availability of food or to an optimal landscape rather than merely to a temperature change. For this reason, the use of single taxa to reconstruct temperatures should be avoided, especially taxa with a widespread distribution during the Late Pleistocene, such as *P. graculus*. Moreover, birds in general seem not to be genuinely useful in temperature reconstruction, as they do not clearly reflect temperature changes. Nevertheless, they can prove useful in landscape reconstruction (Lorenc, 2007; Holm & Svenning, 2014).

A matrix with more data would allow deeper analyses of areas such as the Iberian Peninsula and France. It would also be of great interest to have a larger matrix so as to separate the cold and mild stages of the Late Pleistocene, also taking into account the origin of the accumulation in each level in order to observe the situation of the taxa at different times using the DCA.

Site	Location	Age	<i>Cygnus olor</i>	<i>Cygnus cygnus</i>	<i>Anser erythropus</i>	<i>Branta bernicla</i>	<i>Branta leucopsis</i>	<i>Aythya marila</i>	<i>Melanitta fusca</i>	<i>Melanitta nigra</i>	<i>Somateria mollissima</i>	<i>Clangula hyemalis</i>	<i>Bucephala clangula</i>
Casa da Moura	Portugal	MIS2, Upper Palaeolithic, 25090±220BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lapa da Rainha	Portugal	MIS2, 20300±330BP - 25580-1490BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gruta Nova da Columb	Portugal	MIS2, Middle Palaeolithic, 26400±700 - 28900±950BP	0	0	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0
Furninha	Portugal	MIS5-4	1,1	0	0	0	0	0	0	1,1	74	0	0
El Castillo	Spain	MIS1, Azilian-Achelian	0	0	0	0	2,7	0	0,5	0,5	0	0	0
Valdegoba	Spain	MIS3, Late Pleistocene, Middle Palaeolithic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Labeko	Spain	MIS3, Châtelperronian	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ermittia	Spain	MIS2-1, Neolithic, Azilian, Magdalenien, Solutrean.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Praileaitz	Spain	Epipaleolithic, Magdalenian, Solutrean, Gravettian (25.320±140BP)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Erralla	Spain	MIS2, Magdalenien	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aitzbitarte	Spain	MIS3-2, 21410 cal BP to 42140 cal BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Berroberría	Spain	MIS3, Late Pleistocene, Middle Palaeolithic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	0
Cau d'en Borrás	Spain	MIS3, Late Pleistocene, Middle Palaeolithic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gorham	UK	MIS3, 45300±1700 - 29252±650BP	0	0	0	0	0	0	1,8	3,5	0	11	0
Vanguard	UK	MIS3, 41800±1400BP - 54000±3300BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,8	0
Devil's Tower	UK	MIS4, ca 60kaBP	0	0	0	0	0	0	1	2,6	0	0,3	0
Bourrouilla	France	MIS1, Magdalenien, 12395±35 to 12710±90	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
La Vache	France	MIS2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Morin	France	MIS2 Magdalenien	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0
Combe Sauniere	France	MIS2, Musterian-Magdalenien, 21940±350BP-15750 ±230BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tai	France	MIS2-1, 14450-13550BPcal-13620-12800BPcal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pierre Châtel	France	MIS 2, 14380±380 - 12980±240	1,1	1,1	0	0	0	0	0	2,2	0	4,5	0
Lazaret	France	MIS5-3, 130000 - 37000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fate	France	MIS4, 74000±10000BP - 60000±7000	0	0	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0
Coscia	France	MIS1, Late Magdalenian-Azilian, 13770BP±140 - 11650BP±200	0	0	1,6	0	0	0	0	0	0	0	0
Castiglione	France	MIS3-2, 35500BP - 17000BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arene Candide	Italy	MIS2	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fumane	Italy	MIS3, Mousterian, 44ky BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ortucchio	Italy	MIS2, Bertonian, 12619±410BP	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	4
Polesini	Italy	MIS2-1	0	0	3,7	0	0	0	0	0	0	0	0
Ingarano	Italy	MIS3, 4000±2000BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Santuario della Madonna	Italy	MIS1, 12100±150BP - 8735±80BP	0	2,3	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,4
Romanelli	Italy	MIS1, Final Epigravettian, 11930±520BP - 9050±100BP	0	0,1	0,1	7,6	0,6	0	0	0	0	0	0
Vindija	Croatia	MIS4-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Luegloch	Austria	MIS2, Gravettian-Late Pleistocene-Late and Mid-Würmian	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dolní Věstonice	Czech Republic	MIS3, 25-29kaBP	0	0	0	0	0	0	0	1,6	0	0	6,5
Pavlov	Czech Republic	MIS3, Gravettian, 25-27kaBP	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Přemostí	Czech Republic	MIS3, 26ka BP	0	5,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oblazowa	Poland	MIS 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0
Mamutowa	Poland	MIS 2	0	0	0	0	0	0,1	0	0,1	0	0	0
Koziarnia	Poland	MIS 5-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nietoperzowa	Poland	MIS 5-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Biśnik	Poland	MIS 5-1	0	0	0	0,6	0	0,2	0,2	0	0	0	0,4
Krucza Skala	Poland	MIS2, 12520±70BP	0	0	0	0,9	0	0,2	0	0	0	0	0,2
Deszczowa	Poland	MIS3-2, Aurignacian, Epigravettian, Late Palaeolithic	0	0	0	1,6	0	0	0	0,8	0	0	0
Komarowa	Poland	MIS3-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zamkowa Dolna	Poland	MIS4-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Raj	Poland	MIS5-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kalman Lambrecht	Hungary	MIS5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pilisszántó	Hungary	MIS2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Curata	Romania	MIS3-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Devetashka	Bulgaria	MIS4, ca 70kaBP	0	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0,1

Tab. 1: bDb matrix. The numbers represent the percentage of remains of each taxa in the sites.

<i>Mergus merganser</i>	<i>Mergellus albellus</i>	<i>Gyps fulvus</i>	<i>Aegypius monachus</i>	<i>Circus macrourus</i>	<i>Buteo lagopus</i>	<i>Buteo rufinus</i>	<i>Haliaeetus albicilla</i>	<i>Falco rusticolus</i>	<i>Falco vespertinus</i>	<i>Lagopus lagopus</i>	<i>Lagopus muta</i>	<i>Tetrao urogallus</i>	<i>Lyrurus tetrix</i>	<i>Bonasa bonasia</i>	<i>Tetrax tetrax</i>	<i>Gallinago media</i>	<i>Bubo scandiacus</i>	<i>Surnia ulula</i>	<i>Aegolius funereus</i>	<i>Pyrrhoxox pyrrhoxox</i>	<i>Pyrrhoxox graculus</i>	Reference	
0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	65	Domingues-Figueiredo, 2010	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46	54	Domingues-Figueiredo, 2010
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	20	Domingues-Figueiredo, 2010
0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	9,9	Brugal et al., 2012
0,5	0	0,5	1,1	0	0	0	0,5	0	0	0	4,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	55	Sánchez-Marco, 2005
0	0	0,8	1,5	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0,8	0	0	0	0	0	95	0	Sánchez-Marco, 2005
0	0	0	6,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,6	92	Elorza, 2000
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5	1,5	0	0	0	0	0	1,5	0	0	0	33	62	Elorza, 1993
0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	3,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	63	Moreno-García, 2017
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	96	Eastham, 1985
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	1,9	0	0	0	0	7,7	50	Sánchez-Marco, 2011
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	Sánchez-Marco, 2005
0	0	0	5,6	0	0	0	1,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	54	Sánchez-Marco, 2005
0	0	3,5	2,9	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	1,8	Cooper, 1999
0	0	29	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64	3,6	Cooper, 1999
0	0	14	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	6,2	Cooper, 1999
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5	0,9	0	0	0	0	91	0	0	0	6,4	0	Eastham, 1988
1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	2	96	Laroulandie, 2000
0	0	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0,3	0,2	0	0	0	0	0	99	0	0	0	0	0	Gourichon, 1993
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	81	0	0	0	0,8	0	Laroulandie, 2000
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	19	0	3,6	0	0	0	0	0	0	0	17	0	Louchart & Soave, 2002
0	0	0	0	0	0	0	0	1,1	0	6,7	18	0	17	0	0	0	6,7	0	0	0	42	0	Desbrosse & Mourer-Chauviré, 1972
0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0,1	0	0,1	0	0	0	0,2	24	76	0	Roger, 2004
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,6	0	0	0	0	0	0	1,8	93	0	Roger, 2004
0	0	0	0	0	1,6	0	1,6	0	0	0	0	0	0	0	6,3	3,1	0	0	0	86	0	0	Louchart, 2002
0	0	0,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,9	98	0	Louchart, 2002
0,2	0	0	0	0,1	0,2	0	0	0	0	9,7	0,4	0,2	0	0	0	0	0	0,3	1,4	87	0	0	Cassoli, 1980
0	0	0	0,7	0	0	0	0	0	3,5	0	1,4	0	21	0	0	0	0	1,4	0	72	0	0	Peresani et al., 2011
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	5	0	55	0	0	0	0	0	0	5	30	0	Alhaique & Recchi, 2001
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,6	0,6	1,2	0	0	0	0	0	0	11	75	0	Radmilli, 1974
0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	1,7	80	0	Bedetti & Pavia, 2007
0,9	0	0	0,8	0,5	0,3	0	0,1	0	0	0	0,1	0	0,1	0	88	0	0	0	0,3	0,8	4,9	0	Gala & Tagliacozzo, 2010
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	91	0	0	0	0	0,1	0	0	Cassoli & Tagliacozzo, 1997
0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	3,4	11	52	0,3	0	0	0,3	0	0	8	0,6	0	Malez, 1988
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	9,9	0	2,2	0	0	0	1,1	0	1,1	0	5,5	0	Fladerer & Reiner, 1996
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53	18	0	4,8	0	0	0	16	0	0	0	0	0	Wertz et al., 2016
0	0	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0	76	5,1	0	15	0	0	0	0	0	0	1,7	0	0	Bocheński et al., 2009b
0	0	7,6	0	0	0	0	0	0	0	68	3,8	0	3,8	0	0	0	11	0	0	0	0	0	Wertz et al., 2016
0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	10	0,6	8	0	0,6	2,8	0	0	0	0	0	0	Nadachowski et al., 1993
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79	8,1	0,4	12	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	Bocheński, 1981
0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	64	26	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Bocheński, 1974
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	91	4,6	0	4,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Bocheński, 1974
0	1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	39	5,9	5,5	42	1,6	0	2	0	1	0,4	0	0,2	0	Tomek et al., 2012
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	47	6,2	4,5	39	0,4	0	1,9	0	0	0	0,2	0	0	Bocheński & Tomek, 2004
3,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	8,2	6,6	39	0	0	4,9	0	0	0	0,8	0	0	Cyrek et al., 2000
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0,6	2,8	36	0	0	0,6	0,4	0	0	0	0	0	Tomek & Bocheński, 2005
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	11	7,3	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0	Bocheński, 1974
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	73	12	0,7	10	0	0	0	2,6	0,7	0	0	0	0	Bocheński, 1974
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,5	0	62	21	1,6	0	0	8,1	0,8	0	0	0	0	Jánossy, 1986
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	48	50	0,1	1,6	0	0	0,1	0,1	0,2	0	0	0,1	0	Jánossy, 1986
0	0	0	2,1	1	0	0	2,1	0	0	0	0	14	78	0	0	0	0	0	0	0	2,1	0	Gal, 2003
0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0,4	2,4	0	0,6	29	0,2	0	0,2	0	0	0,1	0,9	65	0	Boev, 1999



Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

6

En el Capítulo 6 se analizan los restos de aves del Pleistoceno Superior (MIS3) de Aguilón P-7 (AGP-7). Los sedimentos pleistocenos rellenan una cávida poco profunda, localizada en la parte zaragozana de la Cordillera Ibérica, a 55km al sur de la ciudad de Zaragoza. Por primera vez se a realizado un análisis sistemático y tafonómico de la asociación de aves de AGP-7, así como un análisis paleoambiental basado en esos datos. Nueve taxones de aves han sido identificados: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor* y *Corvus monedula*. El análisis tafonómico no ha proporcionado información conclusiva, sin embargo sugiere una acumulación de restos no ingeridos producidos por aves de presa diurnas. Los taxones identificados aparecen actualmente en la península ibérica, en zonas boscosas y áreas de roquedo. Aparecen en zonas de clima oceánico, en contraste con el clima mediterráneo que hoy en día hay en la zona del yacimiento

1. INTRODUCTION

Aves is currently the most diverse group of vertebrates, amounting to almost 10,000 species (Monroe & Sibley, 1993). Birds are present in every ecosystem in the world, and they usually show specific habitat preferences (Gill, 2007).

In general, Quaternary avian remains are both direct and indirect. Fossil birds represent a variable percentage in Pleistocene assemblages, but birds of prey such as owls play a major role in the accumulation of small vertebrates (Andrews, 1990). They are the main agent of small mammal accumulations, through the production of pellets and food remains (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1995; Laroulandie, 2002b; Bocheński, 2005; Bocheński *et al.*, 2009a). Bird fossil remains from Quaternary sites have also been studied throughout Europe (Boev, 2000; Laroulandie, 2000; Pavia, 2001; Bocheński *et al.*, 2009b; Boev, 2009). In Spain the works of Alcover and Sánchez-Marco (Sánchez-Marco, 1987; Alcover, 1989; Sánchez-Marco, 1989; Alcover & McMinn, 1995; Alcover, 2001; Sánchez-Marco, 2002) laid the foundations for the current study of Quaternary birds (Castaños *et al.*, 2006; Bocheński, 2007; Blasco & Fernández Peris, 2012; Guerra *et al.*, 2012).

The main aim of the present paper is to present the first description of an Upper Pleistocene (probably MIS3) avian assemblage in the central Ebro Valley: the cave of Aguilón P-7, one of the few localities in the region with Neanderthal tracks (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a, 2011a; Sauqué *et al.*, 2014a; Galán *et al.*, 2016b). We have analysed the taxonomic and taphonomic composition of the assemblage, and the paleoenvironmental implications have also been analysed and discussed.

1.1 Geographical and geological situation of the Aguilón P-7 site

The site of Aguilón P-7 (AGP-7) is a cave located in a karstic complex formed in a limestone hill called Cerro Pezón. This hill is located on the left bank of the ravine of Valdeaguilón, close to the town of Aguilón, 55 km south of the city of Zaragoza (Spain) (**Fig. 1a**), in the northern face of the Iberian Range. The main entrance opens to the north, at an altitude of 683 metres above sea level (Gisbert & Pastor, 2009).

All the caves comprising the karstic complex are formed at the contact between two Upper Jurassic formations; the marls and clays of the Loriguilla Formation (Kimmeridgian) and the thick limestones of the Higuieruelas Formation (Tithonian) (Cortés-Gracia & Casas-Sainz, 1996; Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a) (**Fig. 1b**).

As in other speleogeneses in the Iberian Peninsula, these carbonates have been affected by dissolution during the Pliocene-Early Pleistocene (Ortega *et al.*, 2013). As occurred with other caves in the northern flank of the Iberian Range, the geometry of the site and its filling were conditioned by the incision of the main rivers in the area and the development of the hydrological basin of the Ebro River. According to Luzón and colleagues (2008), the central area of the Ebro River basin was a braided system with high water availability and alternating high- and low-energy periods during the Pleistocene. After a preliminary geological survey of

the area undertaken in May 2010 (Sasowsky, personal communication), it was observed that the drainage of the karst system has changed in orientation from an exit towards the Huerva River (the main river in the area) to its current exit towards the ravine of Valdeaguilón, a secondary incision in the hydrological system of the Aguilón area.

The paleontological excavation took place in the entrance hall of AGP-7 and in an inner gallery (Fig. 2). The cave filling of the entrance hall comprises a single sedimentary level, which is 85 cm thick. It consists of a reddish clay matrix with heterometric limestone ridges from the cave wall, and it presumably corresponds to a single deposition event, while sediments in the inner gallery were likely deposited during a previous stage (Cuenca-Bescós *et al.* 2010a).

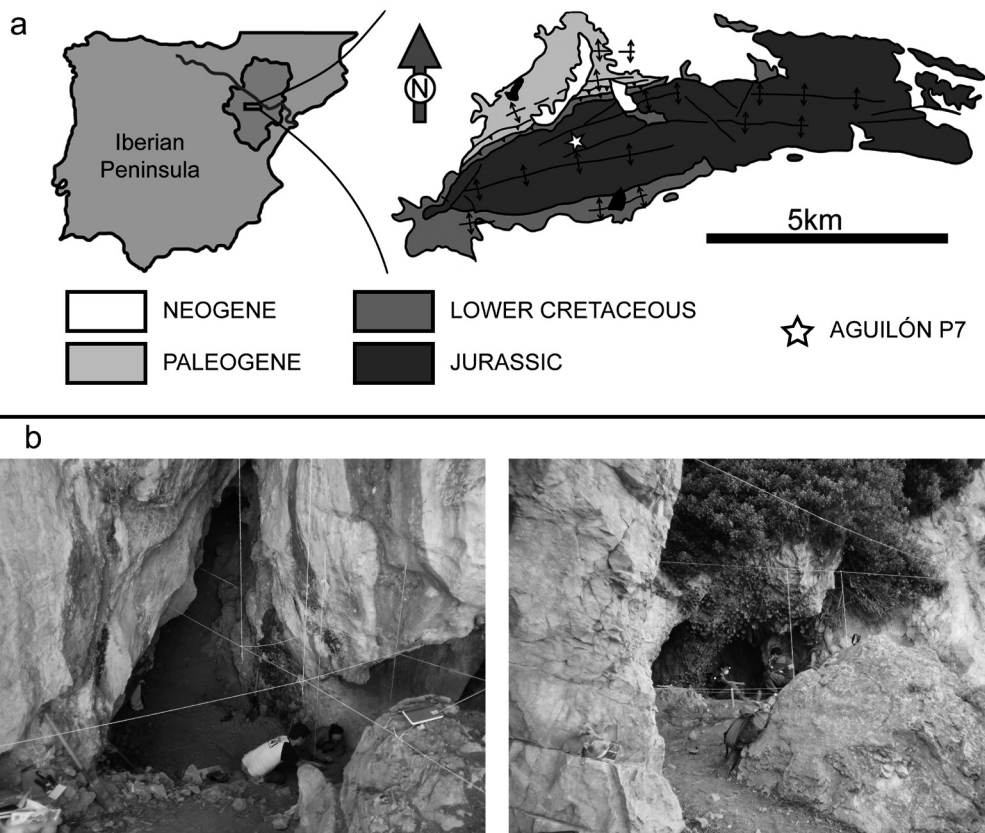


Fig. 1: Aguilón P-7 site context. **a)** Geographical and geological location of the Aguilón P-7 site (modified from Cortés-García & Casas-Sainz, 1996). **b)** Images of the AGP-7. Photo: G. Cuenca-Bescós.

A radiocarbon dating was made using a bone from a roe deer (*Capreolus capreolus*) exhumed from the base of the section. This gave an age of just under 46.3 ka BP (for the methodology see Bronk Ramsey *et al.*, 2004a, b).

The faunal assemblage points to a Late Pleistocene biostratigraphic age (a warm moment, with the presence of *Iberomys cabreræ* (Cuenca-Bescós *et al.*, 2014)), likely from the beginning of Marine Isotope Stage 3 (MIS3), which was a period with rapid climatic changes (Sánchez-Goñi & d’Errico, 2005).

1.2 The faunal assemblage from the Aguilón P-7 site

The paleontological study of the site reveals great taxonomic richness, notwithstanding the small amount of sediment excavated. The faunal list of mammals is as follows (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a; Galán *et al.*, 2016b): *Crocidura* sp., *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis* cf. *bechsteinii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/laustriacus*, *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii* and *Miniopterus schreibersii*, Lagomorpha indet., *Apodemus* sp., *Microtus* sp., *Microtus (Terricola)* sp., *Iberomys cabreræ*, *Chionomys nivalis*, *Cuon alpinus*, *Canis lupus*, *Crocuta crocuta*, *Panthera pardus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Lynx pardinus*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Cervus elaphus*, *Capra pyrenaica*, *Capreolus capreolus*, *Rupicapra pyrenaica* and *Equus ferus*.

The cave may have been used as a den by large carnivores because there are some punctures present in the herbivore remains, and the amount of carnivore taxa is high (Sauqué *et al.*, 2014a). Also, Mousterian tools have been recovered, including a scraper, suggesting that the cave was visited by Neanderthals. They are anthropogenic marks on the herbivores remains. The high level of fracturation, and the low carnivore modification points that the accumulation of the macrofauna had an anthropogenic origin (even if the cave was occupied by carnivores temporally) (Sauqué *et al.*, 2014a, b, 2016b), although no human remains have been found (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a).

1.3 Institutional abbreviations

MPZ: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza; AGP-7: Aguilón P7 cave; GA: Aragosaurus Group-IUCA, Zaragoza; UNIFE: Università Degli Studi di Ferrara, Dipartimento di Studi Umanistici; CIAMA: International Centre for Water and Environment-La Alfranca, Zaragoza; CEA: Speleological Centre of Aragón.

2. MATERIAL AND METHODS

In this work we have analysed fossils recovered both during excavation and during water screening the sediments.

2.1 Sample processing

The fossil remains studied in this work come from the excavation campaigns carried out at the Aguilón P-7 cave in 2005, 2009 and 2010.

Six different sectors were distinguished in order to organise the paleontological excavation: Entrada (E), Pendiente (P), Centro (C), Galería (G), Fondo (F) and Hiedra (H) (**Fig. 2**). The surface material was cleaned from sectors E, P, C and H. In situ test material was extracted from sector F, and in situ material was systematically excavated at regular deep intervals from sectors E, P, C and H.

Sixty-four samples obtained during the excavation were revised, and 29 of them contain bird remains. The samples are the residues left when the sediment from the excavation was processed by water-screening techniques that allow the small-vertebrate remains to be recovered from the sediment. For sieving-screening we used superimposed 0,2 and 0,05mm mesh screens. The whole process of washing, sieving and drying took three days. The amount of matrix processed totaled approximately 280 kg.

The recovered fossil samples are housed in the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza (Canudo, 2018). The laboratory work was accomplished in the laboratories of the University of Zaragoza. This consisted of first identifying and picking out the avian fossils and separating them from the rest of the fossil vertebrate remains. Then, the birds were taxonomically and taphonomically analysed. Those obtained by sieving-screening were also analyzed taphonomically.

Two binocular microscopes, an Olympus SZX12 and an Olympus SZ61, were used. Images of the bird remains were obtained using Olympus software associated with the binocular microscopes: Matrox Inspector and LCmicro.

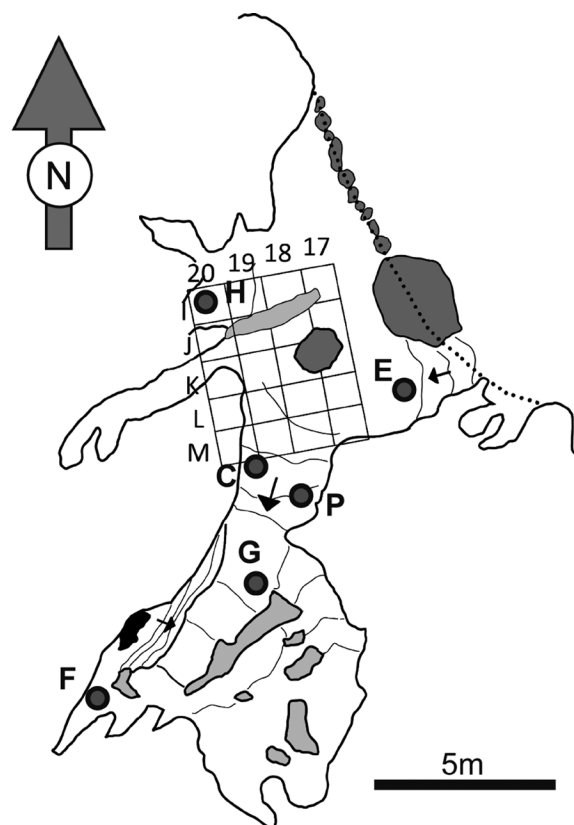


Fig. 2: Plan view of AGP-7 and the excavation grid. H: Hiedra, E: Entrada, C: Centro, P: Pendiente, G: Galería, F: Fondo. Modified from Gisbert & Pastor (2009) and Cuenca-Bescós *et al.* 2010a.

2.2 Taxonomy

A systematic analysis of the avian fossils was undertaken. The nomenclature of the general anatomy follows Baumel (1993); the nomenclature and taxonomy of the passerine humerus follow Jánossy (1983a). The reference collections were from the Aragosaurus Group, Paleontology Department of the Universidad de Zaragoza, Università Degli Studi di Ferrara, Dipartimento di Studi Umanistici and the Centro de Recuperación de Fauna Silvestre de La Alfranca (CIAMA).

2.3 Taphonomy

To focus the taphonomic approach we did a preliminary study of the remains. Only 12% of the remains showed digestion marks. That allows us to discard carnivores as the principal accumulation agents (Andrews, 1990) and study birds of prey as principal accumulators. Though, the high presence of carnivores in the assemblage (Sauqué *et al.*, 2014a) points that they could act as secondary accumulators in some moments. Also the effect of trampling on the bones has to be taken into account. It can have a destructive effect on the microvertebrate remains (Andrews, 1990), specially on the fragile bird bones. The relative abundance of avian remains in the site assemblage (approximately 10% of the microvertebrate assemblage) prompts that trampling was not an important taphonomic agent; however, it could occur in the moments when the cave was occupied.

Methodologies for taphonomic analysis have been developed by several authors for the study of birds as agents of accumulation in Quaternary sites (Andrews, 1990; Laroulandie, 2002a; Bocheński, 2005; Bocheński *et al.*, 2009a).

The aim of these analyses is to discriminate whether or not the bird remains correspond to eaten prey, and whether they were eaten by diurnal or nocturnal birds of prey. The small size of the sample has hampered the application of this methodology. There are other, different methodologies for studying the origin of accumulations (Bocheński, 2005; Bocheński *et al.*, 2009a), but the nature of the sample did not allow them to be applied. Consequently, the results should be taken as a tentative approach to the mechanism of accumulation of the small bird fossils.

2.3.1 Pellets vs. uneaten remains

To discriminate whether the remains correspond to eaten or uneaten prey, we studied the presence of signs of biting or digestion in the fossils. These criteria involve scanning the fossil-bone surface for bite marks (Andrews, 1990) and punctures (Bocheński *et al.*, 2009a, b; Bennàsar, 2010; Bennàsar *et al.*, 2015). The other analysis undertaken with this objective in mind focused on the relation between the amount of wing elements and leg elements, as described by Bocheński (2005). According to the author, this ratio varies according

to the type of feeding characteristic of the bird of prey. The ratio is calculated as follows: (humerus+ulnae+carpometacarpus) versus (femurs+tibiotarsus+tarsometatarsus).

The result is represented as a proportion. High values for wing elements in relation to leg elements suggest uneaten remains. In pellets, the proportion approaches 1:1. The result obtained was compared with the data presented by Bocheński (2005).

2.3.2 Diurnal vs. nocturnal birds of prey

To discriminate whether the agent of the accumulation was a diurnal or nocturnal bird of prey, and to infer what kind of bird of prey produced the assemblage (according to the three groups described by Bocheński, 2005), two types of analysis were undertaken. First we analysed the degree of fracturing, using the criteria proposed by Bocheński (2005), which relates to the ratio between complete and fractured elements. The highest proportion of broken bones (more than 70%) is produced by type 1, i.e. diurnal birds of prey that produce pellets. Type 2 is the intermediate group, with values for complete bones of between 30% and 60%. This corresponds to nocturnal birds of prey (owls), which eat a part of the prey, producing pellets and leave the rest uneaten. The third group produces the highest values for complete bones, usually above 60%. This corresponds to diurnal birds of prey that leave the food remains uneaten, and to owls producing pellets.

We also used the ratio between proximal and distal elements proposed in the same paper. This ratio is as follows: (scapula+coracoids+humerus+femur+tibiotarsus) versus (ulnas+radius+carpometacarpus+tarsometatarsus).

The result obtained was represented as a proportion and compared with the data presented by Bocheński (2005).

2.4 Paleoenvironmental reconstruction

As birds of the late Quaternary have living representatives, in the present paper we have used the Mutual Climatic Range method (in Blain *et al.*, 2009) to infer the paleoenvironment. This consists of a study of the current distribution area of each identified taxon, ascertaining the regions in which these areas overlap. These overlapping regions define the potential areas where the assemblage could occur now. An analysis of the climatic conditions in these areas reflects the climatic conditions that would have prevailed when the accumulation of the avian remains was taking place. The data for the present distribution of the taxa were taken from Araújo *et al.* (2011). The climatic data for the overlapping areas were taken from Ninyerola *et al.* (2005). The current habitats occupied by each taxon in the fossil association were also analysed and compared.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1 Taxonomy

Sixty-seven avian fossils were recovered in the Aguilón P-7 cave site (**Tab. 1**). Most of the fossils have only been identified to the family level as Passeridae due to their poor conservation and the lack of diagnostic elements.

3.1.1 Order Galliformes Temminck, 1820

Galliformes indet.

Material: tarsometatarsus, proximal end (MPZ 2014/357)

Description: fragmented proximal end of a tarsometatarsus. The medial cotyle and the lateral cotyle are preserved. These are separated by a pronounced and blunt eminentia intercotylaris (**Fig. 3g**).

Remarks: gallinaceous birds are essentially terrestrial birds and are not very nimble for flight. They appear throughout Europe (Svensson *et al.*, 2010).

3.1.1.1 Family Phasianidae Horsfield, 1821

Genus *Lagopus* Brisson, 1809

Lagopus sp.

Material: Notarium (MPZ 2014/386)

Description: the bone is incomplete due to fragmentation. The crista dorsalis is fragmented, and the distal part is absent. It is 4 cm in length, and 2 cm in width. The size of the bone rules out smaller galliform genera such as *Perdix* or *Alectoris*. The bone shows two foramina in the crista ventralis (**Fig. 3b**). This character allows the bone to be assigned to the ptarmigan, *Lagopus*, as opposed to fowl (*Gallus gallus*), which present only one foramen (**Fig. 3a**).

Remarks: ptarmigans need specific cold weather conditions to inhabit an ecosystem; that is to say, they are climate indicator species (Sánchez-Marco, 2004). At present, the distribution of species of *Lagopus* is mainly limited to circumpolar areas (Holder & Montgomerie, 1993), outside the Mediterranean region (Cramp, 1998). However, there are some redoubts in the highest areas of the Pyrenees (*Lagopus muta pyrenaica*) and the Alps (*Lagopus muta helvetica*) (Svensson *et al.*, 2010) where they currently inhabit (**Fig. 5a**), and it is known that *Lagopus* was a common genus in the Upper Pleistocene of Spain (Tyrberg, 1998).

3.1.2 Order Accipitriformes Vieillot, 1816

3.1.2.1 Family Accipitridae Vigors, 1824

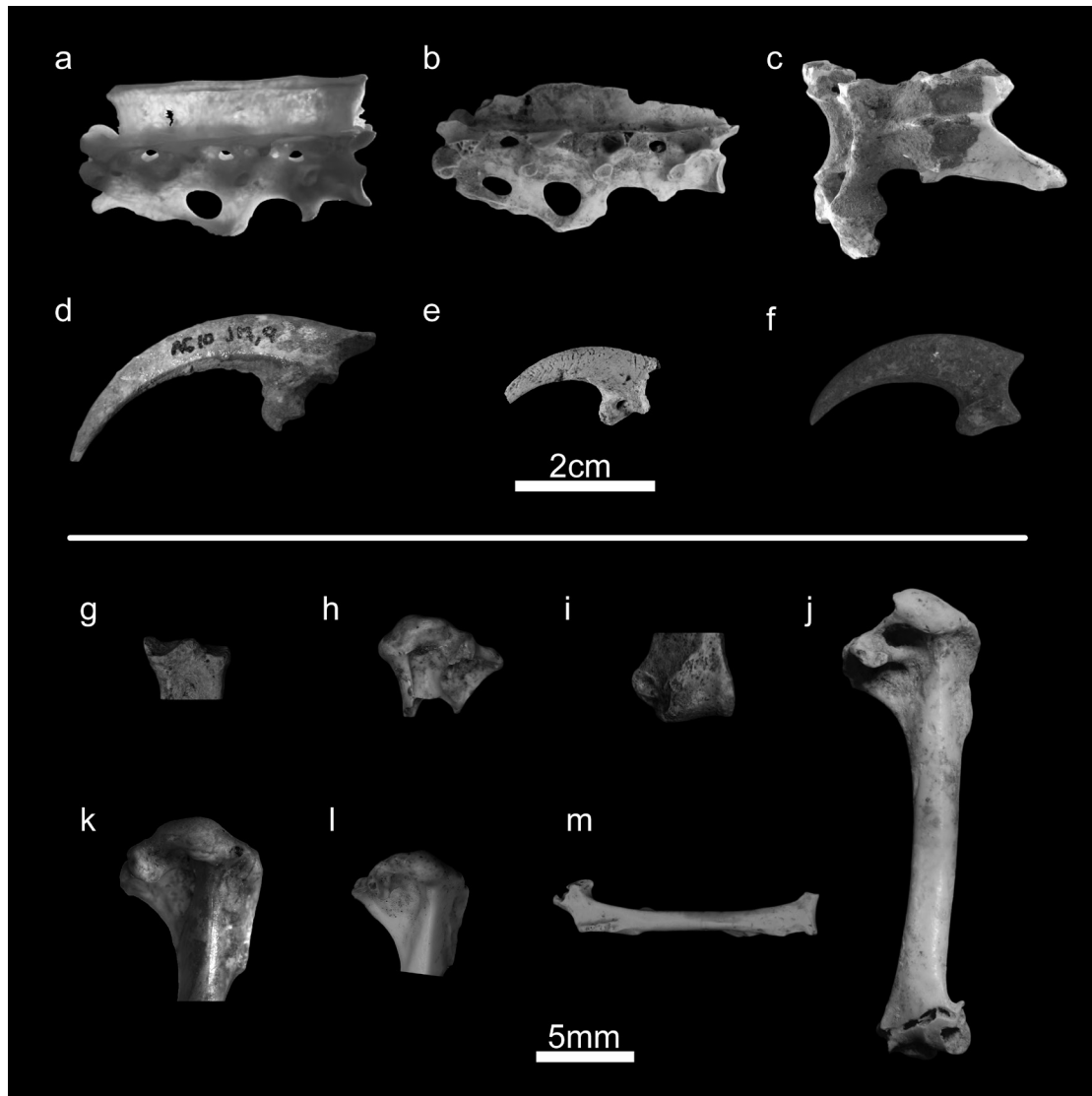


Fig. 3: Fossil avian remains from AGP-7; **a)** *Gallus gallus domesticus*, notarium (From Wedel, 2009); **b)** *Lagopus* sp., notarium (MPZ 2014/386); **c)** *Gyps fulvus*, cervical vertebra (MPZ 2014/391); **d)** *Aquila chrysaetos*, unguinal phalanx (MPZ 2014/387); **e)** *Haliaeetus albicilla*, unguinal phalanx (from Morin *et al.*, 2012); **f)** *Gyps fulvus*, unguinal phalanx (MPZ 2014/388); **g)** Galliformes indet., tarsometatarsus, proximal end (MPZ 2014/357); **h)** *Anthus* sp., left humerus (MPZ 2014/349); **i)** *Corvus monedula*, left ulna, distal end (MPZ 2014/331); **j)** *Sturnus* cf. *unicolor*, right humerus (MPZ 2014/383); **k)** *Prunella collaris*, right humerus (recent, UNIFE collection, 376/1); **l)** *Prunella modularis* right humerus, proximal end (MPZ 2014/383); **m)** *Sturnus* cf. *unicolor*, right coracoid (MPZ 2014/360).

Genus *Aquila* Brisson, 1760

Aquila chrysaetos Linnaeus, 1758

Material: unguinal phalanx (MPZ 2014/387)

Description: sharp phalanx, almost complete. The surface of the phalanx is smooth, with the sulcus neurovascularis absent (**Fig. 3d**). The articular joint is separated from the tubercle by a ridge. The section of the phalanx is trapezoidal in shape. Unlike the unguinal phalanges of *Aquila chrysaetos*, the phalanges of *Gyps fulvus* have a porous surface. The phalanges unguis of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) have a smoother articular tubercle (**Fig. 3e**).

Remarks: the golden eagle is a typical bird of prey in mountainous regions and montane

forests, although it also hunts in open areas (McGrady, 1997; Watson, 2010). At present its distribution covers the entire Iberian Peninsula (**Fig. 5b**), and it is common in the rest of Europe as well, even in circumpolar zones (Svensson *et al.*, 2010).

Genus *Gyps* Savigny, 1809

Gyps fulvus Hablizl, 1783

Material: 3 ungual phalanges (MPZ 2014/388, MPZ 2014/389, MPZ 2014/390). Cervical vertebra (MPZ 2014/391)

Description: these fossils show the typical features of bones of birds of prey. The phalanx ungualis is very sharp and robust. The sulcus neurovascularis is absent, and the surface is porous. The articular joint is concave, and it only shows one side, facing the rear. The articular tubercle is less rounded than those from the genus *Aquila* (**Fig. 3f**). The cervical vertebra is almost complete. Only one ansa costotransversaria is missing. The foramina transversaria are practically the same size as the foramen vertebrale. They are oval in shape. The sulcus caroticus is broad, and the processus caroticus is not very developed. This has a robust arcus vertebrae, and an ansa costotransversaria with substantial lateral development.

The zygapophysis cranialis (prezygapophysis) is wide, and the shape is elongated parallel to the vertebra. The zygapophysis caudales (postzygapophysis) extends towards the dorsal side, and so the lacuna interzygapophysis has a sharp V shape (**Fig. 3c**).

The size of the vertebra allows other scavengers, such as the cinereous vulture (*Aegypius monachus*), the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*), to be ruled out.

Remarks: the griffon vulture is a scavenger bird typical of the Mediterranean region (**Fig. 5c**). It nests in mountainous areas, cliffs and other areas hardly accessible to potential predators (Svensson *et al.*, 2010). At present griffon vultures inhabit the ledges located near the entrance to the AGP-7 cave.

3.1.3 Order Passeriformes Linnaeus, 1758

3.1.3.1 Family Motacillidae Horsfield, 1821

Genus *Anthus* Bechstein, 1805

Anthus sp.

Material: Humerus, left proximal end (MPZ 2014/349)

Description: the fossae (pneumoanconea and tricipitalis) are deep and confluent. They are not completely separated by the crus dorsale fossae, as described by Jánossy (1983a). The fossae are broad and marked (**Fig. 3h**). The incisura capitis is well developed. The crista deltopectoralis in *Motacilla* is shorter than in *Anthus*. The *Anthus spinoletta* humerus is very similar to that of *Anthus trivialis*, but the crista deltopectoralis in *Anthus spinoletta* is longer. In the fossil remain, the crista is incomplete, so we attribute the bone to *Anthus* sp.

Remarks: the pipits are typical of open areas with dispersed trees or woodlands alternating

with open areas. They can appear at the edges of montane forests (Svensson *et al.*, 2010).

3.1.3.2 Family Prunellidae Richmond, 1908

Genus *Prunella* Vieillot, 1816

Prunella modularis Linnaeus, 1758

Material: humerus, right proximal end (MPZ 2014/383)

Description: right proximal end of a humerus. The fossa tricipitalis and the fossa pneumoanconea are not separated by the medial bar; they appear fully joined and deep (**Fig. 3l**). The outer margin of the crus ventral fossae is reduced, and the angle between the diaphysis and proximal epiphysis is wide, as described by Jánossy (1983a). The crista pectoralis is short and dorsally not extended. The width of the proximal end allows this humerus to be assigned to *Prunella modularis* as opposed to *Prunella collaris* (Jánossy, 1983a) (**Fig. 3k**).

Remarks: the dunnock is a migratory bird, common in Europe. It used to breed in open woodlands and moorlands (Svensson *et al.*, 2010). Currently the dunnock inhabits the north of the Iberian Peninsula all year long (**Fig. 5d**). It also inhabits the south of the Iberian Peninsula during the winter (Svensson *et al.*, 2010).

3.1.3.3 Family Sturnidae Rafinesque, 1815

Genus *Sturnus* Linnaeus, 1758

Sturnus cf. *unicolor* Temmink, 1820

Material: humerus (MPZ 2014/369), coracoid (MPZ 2014/349)

Description: complete right coracoid, slender, with a well-developed sternal articular joint. The facies articularis humeralis has a groove, which is marked at the distal end (**Fig. 3m**).

The right humerus appears to be almost complete. The fossae pneumotricipitalis are deep and are separated by the crus dorsale fossae (**Fig. 3j**). The crista deltaica pectorale is short and small. The sulcus scapula tricipitalis and fossa olecrani are well defined. The two fossae that are well separated by the crus dorsale fossae is a distinctive feature of the genus *Sturnus*.

Remarks: the spotless starling is a gregarious bird, typical in open woodlands and cliffs. At present it is an abundant species in the Iberian Peninsula (**Fig. 5e**), but it is scarce in the north of Europe (Svensson *et al.*, 2010). *Sturnus vulgaris* (common starling) and *Sturnus unicolor* (spotless starling) are very similar. These two species separated less than 1Ma, and hybridisation is currently habitual (Zuccon *et al.*, 2008).

3.13.4 Family Corvidae Vigors, 1825

Genus *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus monedula Linnaeus, 1758

Material: ulna, left distal end (MPZ 2014/331)

Description: distal epiphysis of a left ulna. The tuberculum carpale is rounded. There is no bulge in the caudal side of the dorsal condyles, as described by Tomek & Bocheński (2000). The incisura tendinosa is not well marked (**Fig. 3i**).

Remarks: the western jackdaw nests in deciduous forest, marine cliffs or low mountains. It currently inhabits central and southern Europe all year long and also northern areas in summer (**Fig. 5f**).

3.2 Taphonomy

Most of the recovered fossil bones belong to the appendicular skeleton. In order of abundance, the items found are: unguis phalanx, ulnae, humerus, carpometacarpus, tibiotarsus, coracoid, radius, tarsometatarsus, femur, sternum, scapula, notarium and vertebra (**Tab. 1**). The remains were also analysed in order to find anthropogenic marks similar to those described by Morin *et al.* (2012) and by Romandini *et al.* (2014). Some anthropogenic manipulation marks appear in the macro mammal remains of the site (Sauqué *et al.*, 2014a), nevertheless, no anthropogenic mark were discovered in the avian fossils of AGP-7.

3.2.1 Pellets vs. uneaten remains

Analysis of the surface of the bird remains revealed the presence of both digestion marks and punctures (**Fig. 4c**). However, neither is abundant or dominant (only 7% of the remains show punctures, and 12% shows digestion marks). The presence of this kind of marks does not allow inferring if there is a dominance of pellets or uneaten remains because the punctures can also appear in pellets (Lloveras *et al.*, 2014). On the other hand, the ratio of the wing and leg elements shows a clear predominance of wing elements (**Fig. 4a**). According to Bocheński (2005), this suggests a greater proportion of uneaten remains in the assemblage.

3.2.2 Diurnal vs. nocturnal birds of prey

Study of the degree of fracture of the remains shows a greater proportion of broken elements (**Fig. 4d**). Only one of the long bones present in the sample appears to be complete. According to the analysis of Bocheński (2005), this suggests that the fossils are pellets or uneaten food remains of diurnal birds of prey or owls. However, the high degree of fracture could also be due to the trampling effect of the carnivores (or hominids) who occupied the cave.

The ratio between proximal and distal elements approaches 1:1, with a slight predominance of distal elements (**Fig. 4b**). Type 1 birds of prey tend to produce a 1:1 proportion. According to Bocheński (2005), however, no type of bird of prey shows a predominance of

distal elements; types 2 and 3 both show a dominance of proximal elements. The result from AGP-7 may be due to the small size of the sample.

These results suggest a type 1 bird of prey. Nevertheless, the analyses used were created for studying abundant samples of large-bird remains, and in this paper we have applied them to a limited sample of small birds. Thus, the results should be taken as an approximation.

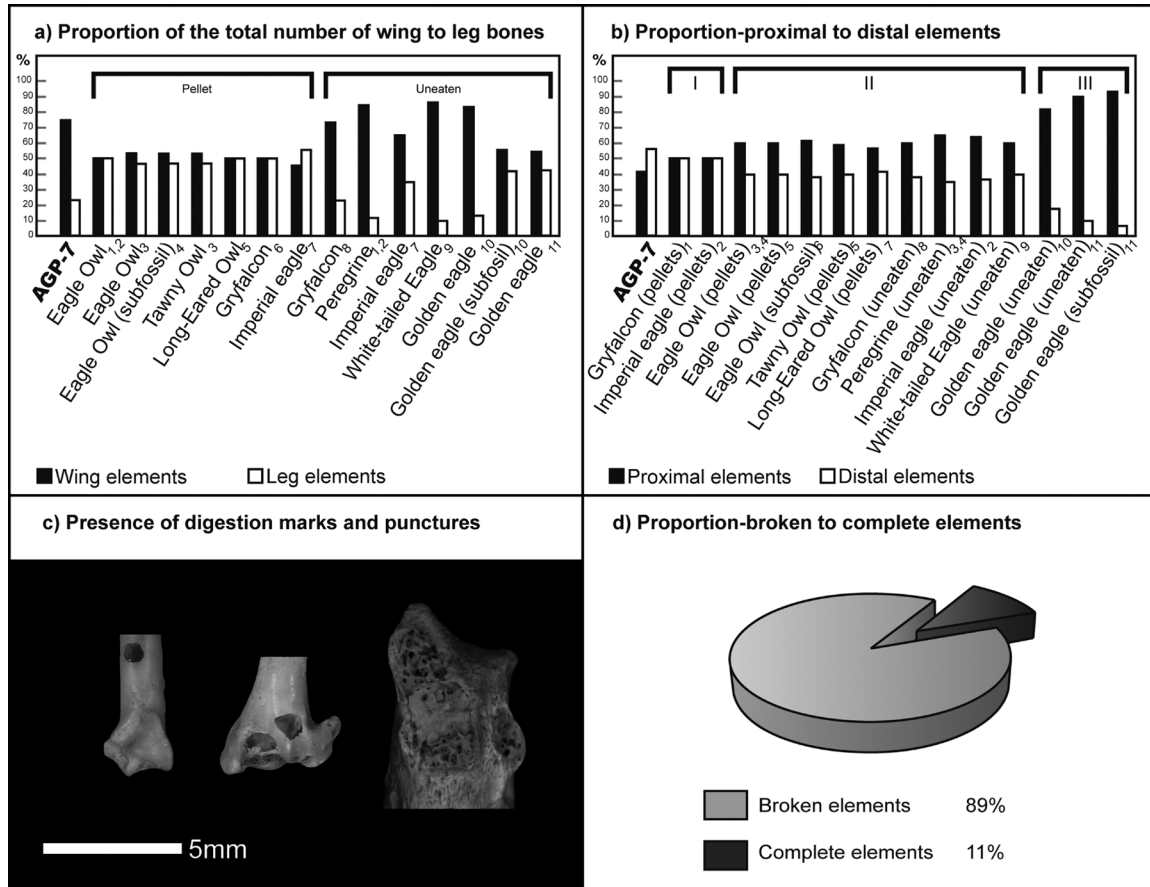


Fig. 4: Results of the taphonomic analysis. **a)** Proportion of the total number of wing to leg bones (1-Laroulandie, 2000; 2-Laroulandie, 2002b; 3-Bocheński *et al.*, 1993; 4-Bocheński & Nekrasov, 2001; 5-Bocheński & Tomek, 1994; 6-Bocheński *et al.*, 1998; 7-Bocheński *et al.*, 1999; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlíkovský, 1996b; 10-Bramwell *et al.*, 1987; 11-Bocheński *et al.*, 1999); **b)** proportion of proximal versus distal elements (1-Bocheński *et al.*, 1998; 2-Bocheński & Tomek, 1997; 3-Laroulandie, 2000; 4-Laroulandie, 2002b; 5-Bocheński *et al.*, 1993; 6-Bocheński & Nekrasov, 2001; 7-Bocheński & Tomek, 1994; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlíkovský, 1996b; 10-Bocheński *et al.*, 1999; 11-Bramwell *et al.*, 1987); **c)** presence of punctures and digestion marks. From left to right: left ulna, distal end (MPZ 2014/338), left humerus, distal end (MPZ 2014/337), with puncture marks and carpometacarpus, proximal end (MPZ 2014/325) with digestion marks; **d)** proportion of broken versus complete elements, based on Table 1. 4a,b extracted from Bocheński 2005.

3.3 Paleoenviromental reconstruction

The results from the Mutual Climatic Range analysis show that the potential area where all the identified taxa currently live corresponds to an area now located near the Atlantic coast (**Fig. 5**), in the north of the Iberian Peninsula. The area obtained does not include the location of the Aguilón P-7 site (**Fig. 5g**), which is located inland and to the southeast of the area, in a Mediterranean influenced region. The current climate in Aguilón has an average temperature similar to the temperatures recorded at various points located within the potential

area (**Tab. 2**). However, the rainfall data differ; the potential area where all the taxa currently live has higher rainfall levels than those today in the town of Aguilón (Ninyerola *et al.*, 2005).

As far as the environment is concerned, the golden eagle (*Aquila chrysaetos*) is typical of mountainous regions and montane forests. Currently it covers the entire Iberian Peninsula and is common in the rest of Europe as well, indeed even in circumpolar zones. The pipits (*Anthus* sp.) and the dunnock (*Prunella modularis*) also appear in montane areas and open areas and woodlands. The griffon vulture (*Gyps fulvus*) inhabits the Mediterranean region, and nests in mountainous areas. The only exception is the ptarmigan (*Lagopus* sp.). This grouse dwells only in circumpolar or high mountain areas.

The fossil mammals from Aguilón P-7 show highly diverse habitat preferences, including forests, transitional areas, open land and rocky areas. These mammal taxa are mostly adapted to a temperate climate. The dominant small mammal in the assemblage is *Iberomys cabreræ*, an endemism adapted to Mediterranean conditions and evergreen meadows (López-García & Cuenca-Bescós, 2012; Cuenca-Bescós *et al.*, 2014) other small mammals show different preferences. *Apodemus* sp. is adapted to woodland, and *Chionomys nivalis* is adapted to rocky areas. This suggests a mixed landscape, as is suggested by the avian assemblage. The chiropters suggest the same environment, but the meadow habitat is underrepresented in comparison with the rest of the mammal faunas (Galán *et al.*, 2016b).

It is important to note the presence of two cool-climate taxa in the assemblage: *Chionomys nivalis* (Palomo *et al.*, 2007) and *Lagopus* sp. (Martí & del Moral, 2003). However, these taxa have a very low presence in the total assemblage. Three large-mammal taxa are linked to an oceanic climate: *Rupicapra pyrenaica*, *Canis lupus* and *Ursus arctos* (Palomo *et al.*, 2007). Two large-mammal taxa currently have a tropical distribution: *Crocota crocuta* and *Panthera pardus* (Hayward *et al.*, 2006). Nevertheless, these data must be treated with caution because some authors have pointed out that *Crocota crocuta* has had climatically favourable conditions in the Iberian Peninsula for the last 120,000 years (Varela *et al.*, 2010), and *Panthera pardus* is found in virtually all habitats (except very dry ones) (Kingdon, 1977; Turner & Antón, 1997; Sauqué & Cuenca-Bescós, 2013).

Marine Isotope Stage 3 was a period in which a number of rapid climate changes took place (D'Errico & Sánchez Goñi, 2003; Long & Stoy, 2013). These rapid climate variations during the Pleistocene conditioned the existence of communities without present-day equivalent (López-García *et al.*, 2010a; Sauqué *et al.*, 2014b; Sauqué *et al.*, 2016a). The Aguilón P-7 assemblage is an example of such mixed communities. The presence of cool-climate taxa (*Chionomys* and *Lagopus*) probably represents a relict distribution of these taxa after a transition from a cold to a warmer climate. This phenomenon has been documented by López-García *et al.* (2010a) at the Cova Colomera site.

Taking into account all these data, our proposal based on a study of the avian assemblage is that the Aguilón P-7 area was composed of forest and meadowland, with rocky areas present as well. The prevalent climate was more ocean-influenced than at present in the same area, with a water supply enough to maintain vegetative cover and a wetter climate.

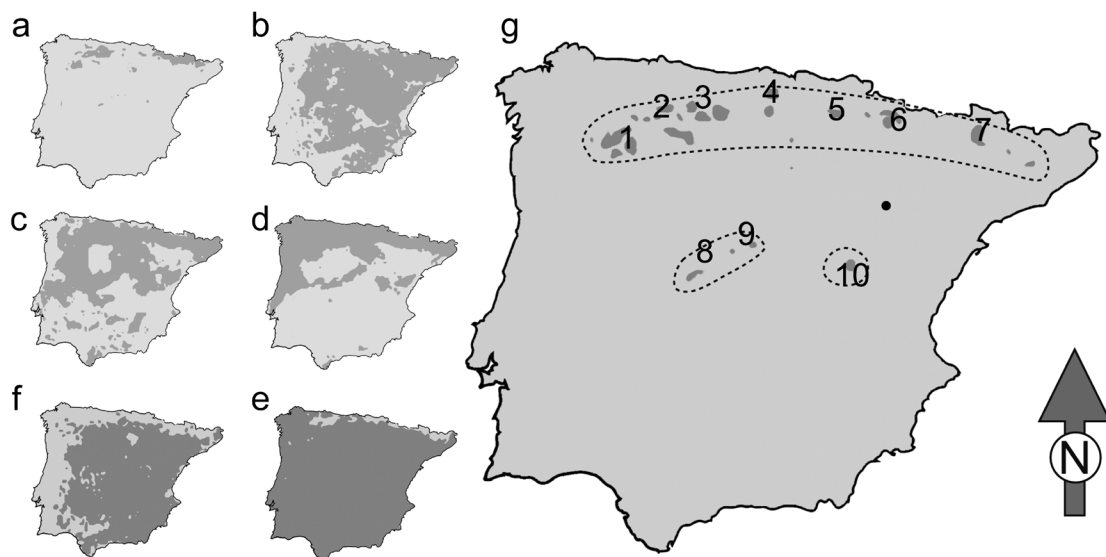


Fig. 5: Paleoenvironmental reconstruction, results of the application of the Mutual Climatic Range method. **a)** *Lagopus muta*; **b)** *Aquila chrysaetos*; **c)** *Gyps fulvus*; **d)** *Prunella modularis*; **e)** *Sturnus unicolor*; **f)** *Corvus monedula*; **g)** overlapping area: the black dot shows the location of the AGP-7 site. Numbers show the location of the points used in the paleoenvironmental reconstruction (data in Table 1): 1-Truchas; 2-Soto y Amió; 3-Boca de Huérgano; 4-Merindad de Montijo; 5-Sierra Urbasa; 6-Jaca; 7-Sort; 8-Mijares; 9-Navacerrada; 10-Cuenca. Data from Araújo *et al.*, 2011.

Locality	Rainfall (mm)	TM(°C)	Tm(°C)	T(°C)
Aguilón	471	18,5	6,7	12,6
Truchas	837	14	2	8
Soto y Amió	796	14	8	8
Boca de Huérgano	1497	14	3	9
Merindad de Montija	1187	16	5	10
Sierra Urbasa	1185	15	4	10
Jaca	820	16	3	10
Sort	651	15	3	9
Mijares	1203	20	7	14
Navacerrada	1326	9,9	2,9	6,4
Cuenca	688	15	1	8

Tab. 2: Temperatures and precipitation measured at points located in the potential overlapping area. TM (°C): maximum temperature; Tm (°C): minimum temperature; T (°C): medium temperature. Situation of the points in Fig. 5 (data from Ninyerola *et al.*, 2005).

4. CONCLUSIONS

This first study of the avian assemblage from the Aguilón P-7 site has enabled nine taxa to be identified: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor* and *Corvus monedula*. A taphonomic analysis, which sought to infer the mechanism of accumulation of the small-avian remains, suggests a diurnal bird of prey producing pellets as the principal agent in

question. However, the effects of trampling or carnivore action as secondary agent could have also affected the sample in lesser extent. Given the nature of the sample, which is small, these results should be taken as tentative.

All the avian taxa identified are currently present in the Iberian Peninsula, but the avian assemblage is typical of regions with an oceanic climate rather than the Mediterranean climate prevalent today in Aguilón. The paleoenvironmental reconstruction inferred from the avian assemblage agrees with that obtained by studies of the rest of the fauna. The area around the AGP-7 cave was composed of an alternation of forest and meadowland, with rocky areas present and a high water supply. The climate conditions were ocean-influenced. The presence of cool-climate taxa can be explained as a relict distribution of these animals after a transition from a cold to a warm climate.

Sample	Element	Taxa
MPZ 2014/386	Notarium	<i>Lagopus</i> sp.
MPZ 2014/357	Tarsometatarsus, proximal end.	Galliformes indet.
MPZ 2014/387	Ungual phalanx	<i>Aquila chrysaetos</i>
MPZ 2014/391	Cervical vertebra.	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/388	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/389	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/390	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/349	Humerus, left proximal end	<i>Anthus</i> sp.
MPZ 2014/383	Humerus, right proximal end.	<i>Prunella modularis</i>
MPZ 2014/360	Coracoid, right.	<i>Sturnus</i> cf. <i>unicolor</i>
MPZ 2014/369	Right humerus.	<i>Sturnus</i> cf. <i>unicolor</i>
MPZ 2014/331	Ulna, distal end	<i>Corvus monedula</i>
MPZ 2014/330	Humerus, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/337	Humerus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/379	Humerus, proximal end.	Passeriformes indet.
MPZ 2014/326	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/332	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/338	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/339	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/353	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/354	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/370	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/372	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/384	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/348	Carpometacarpus, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/336	Tarsometatarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/380	Tarsometatarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/327	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/347	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/385	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/333	Right humerus	Aves indet.
MPZ 2014/340	Left Humerus	Aves indet.
MPZ 2014/350	Humerus, right	Aves indet.
MPZ 2014/358	Humerus, right	Aves indet.
MPZ 2014/366	Ulna, diaphysis	Aves indet.
MPZ 2014/334	Radius	Aves indet.
MPZ 2014/359	Radius	Aves indet.
MPZ 2014/325	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/346	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/361	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/373	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/376	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/377	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/378	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/445	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/446	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/341	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/342	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/343	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/344	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/345	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/352	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/355	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/356	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/362	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/363	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/364	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/365	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/367	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/368	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/374	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/375	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/381	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/382	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/335	Sternum	Aves indet.
MPZ 2014/351	Tibiotarsus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/371	Tarsometatarsus, distal end	Aves indet.

Tab. 1: Avian fossil remains from Aguilón P-7 site. MPZ- Natural Science Museum of the University of Zaragoza.

Bird remains from the Upper Pleistocene (MIS3 Levels) of Llonin Cave (Peñamellera Alta, Asturias)

7

En el Capítulo 7 se presenta el análisis taxonómico y tafonómico de la asociación de aves de los niveles del Paleolítico Medio de la cueva de Llonin, localizada en Peñamellera Alta, Asturias. También se ha realizado una reconstrucción paleoambiental. 740 restos fósiles de aves se han recuperado de los niveles VI del sector de Galería y VII y VIII del Cono Posterior, pertenecientes a 23 taxones distintos: Aves indet., *Mergellus albellus*, Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Lagopus lagopus*, *Bonasa bonasia*, *Gyps fulvus*, *Falco* sp., *Falco naumanni*, *Columba livia/oenas*, *Strix aluco*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Motacilla* sp., *Turdus* sp., Corvidae indet., *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corone* y *Corvus corax*. Los análisis tafonómicos reflejan un origen mixto de la acumulación, por un lado con individuos muriendo naturalmente en la cueva y por otro lado con rapaces acumulando sus presas. El análisis paleoambiental refleja unas condiciones similares a las actuales a pesar de la presencia puntual de especies consideradas indicadoras de climas frío.

1. INTRODUCTION

The Marine Isotopic Stage 3 (between 60 and 27 ka ago) is a period within the Upper Pleistocene with strong climatic fluctuations, showing both warming (Dansgaard *et al.*, 1993) and cooling events (Heinrich, 1988). In this context, the fossil birds place a key role in the palaeoecological and palaeoenvironmental reconstruction, as they appear as direct remains in the paleontological sites but also could have participate as main actors in the accumulation of small vertebrates (Andrews, 1990). For these reasons the analysis of the MIS3 fossil avifauna is a main step towards the understanding of its past environment and ecology.

The Upper Pleistocene avifaunas from the northernmost part of the Iberian Peninsula have been analyzed in recent years (Elorza, 1990, 2000; Sánchez-Marco, 2005; Moreno-García, 2017; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b, c; Suarez-Bilbao *et al.*, 2018, among others). The paleontological record of birds during that period is abundant, but relatively scarcer than the record of other small vertebrates. The main objectives of this work are the identification of the taxa present in the avian association, the paleoecological analysis of the remains and the characterization of the origin of the accumulation, in order to ascertain the environment that surrounded the humans that occupied the cave during the MIS3.

1.1 Llonin Cave

The Llonin cave is located in Peñamellera Alta, Asturias, in the north of Spain (**Fig. 1a**). It opens at 112 m a.s.l. (metres above sea level), in the Cares-Deva rivers basin, surrounded by mountainous relief (**Fig. 1b**), with the Cuera Range at the north and the Picos de Europa central massif at the south. The archaeological research carried out reveals an important cultural sequence and a great rock art and portable artefacts (Fortea, 2001; Fortea *et al.*, 1992, 1995, 1999, 2007; González-Pumariega, 2007; Rasilla, 2014; Rasilla & Santamaría, 2011-12; Rasilla *et al.*, 2014, 2016; Ríos-González *et al.*, 2007). The archaeological sequence contains Mousterian, Gravettian, Upper Solutrean, Badegoulian, Middle and Upper Magdalenian, few Azilian and Bronze remains (Sanchis *et al.*, 2019).

The cave consists of a small vestibule which bifurcates into a narrow, dead end gallery at the right, and a big chamber with a vast dejection cone at the left. The cave has been divided in several sectors: Galería (G), Vestíbulo (V), Cono Anterior (CA) and Cono Posterior (CP) (**Fig. 1c**). Each of the sectors has a different stratigraphical setup (**Fig. 2**). The analyzed material belongs to levels of VII and VIII of Cono Posterior (CP) and level VI of Galería (G), corresponding to the base of the sequence. The remains included in this work belong to Mousterian levels (Cono Posterior level VIII and Galería level VI) and mixed Mousterian-Gravettian (Cono Posterior level VII) (**Fig. 2**).

The macromammalian faunal remains from the Middle Paleolithic (MIS3) level VI of Galería and level VIII Cono Posterior have been deeply analyzed (Sanchis *et al.*, 2019) (**Tab. 1**), revealing a heterogeneous association with six different ungulate species (highlighting *Rupicapra rupicapra*, *Capra pyrenaica* and *Cervus elaphus*) and seven carnivore species (highlighting *Ursus*

spelaeus, *Crocota spelaea*, *Canis/Cuon* and *Panthera pardus*). The taphonomic analyses of these levels reveal the use of the cave as a den by the hyenas and leopards.

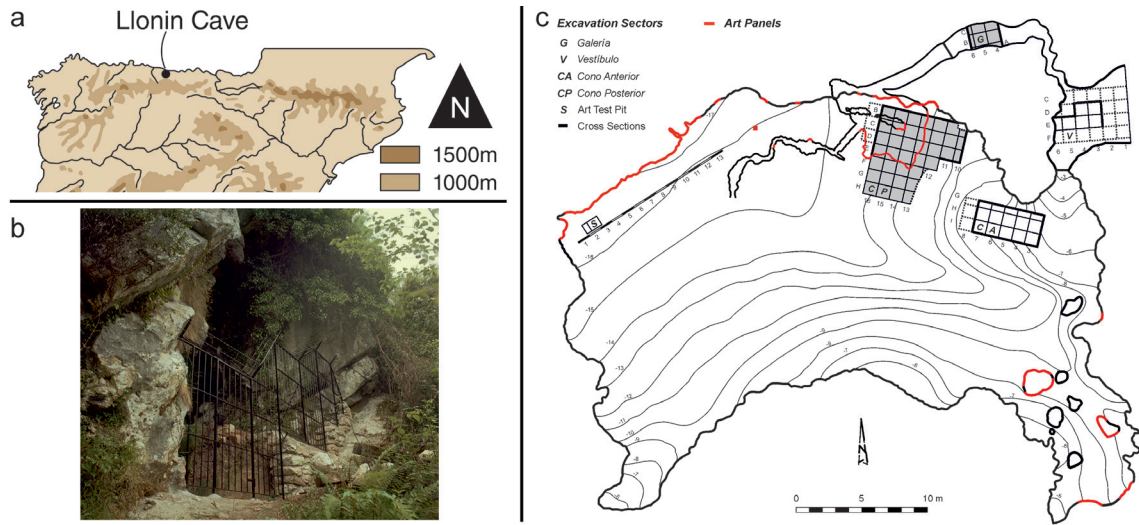


Fig. 1: Llonin Cave. **a)** Geographical location of the site; **b)** cave entrance; **c)** cave plan and position of the different sectors. From Sanchis *et al.*, 2019, photo: J. Fortea.

Neanderthals are also present in these levels, sporadically occupying the cave, and acting mostly over deers, leaving several Mousterian tools in the cave. The leopards act over the caprines, and the hyenas introduce the bears and scavenge over the remains left by the Neanderthals (Sanchis *et al.*, 2019). Also the small mammal remains have been recovered and analyzed. The recorded species inhabit open forests, with abundant shrubbery and open areas, humid environments, with Atlantic or centroeuropean climates. The flora analysis points in that direction as well, open forests and Atlantic mild or centroeuropean climates. The anthracological analysis shows a predominance of species whose current optimum environment

	Equidae	<i>Bos/Bison</i>	<i>Capra</i>	<i>Rupicapra</i>	Caprinae	<i>Cervus</i>	<i>Capreolus</i>	Cervidae	<i>Ursus</i>	<i>Crocota</i>	<i>Panthera</i>	<i>Felis</i>	<i>Canis</i>	<i>Cuon</i>	<i>Canis/Cuon</i>	<i>Vulpes</i>	Carnivora	<i>Erinaceus</i>	Leporidae	<i>Castor</i>	<i>Marmota</i>	Testudines	
G-VI		1	14	100	40	13		7	1		4		5		7	7	7						
CP-VIII		2	3	270	548	216	7	15	141	22	110	1	21	2	133	54	44	4	1	4	6	1	
TOTAL		2	4	284	648	256	7	22	142	22	114	1	26	2	140	61	51	4	1	4	6	1	

Tab. 1: Faunal composition of the Llonin site. Data expressed in NISP (number of identified specimens). Data from Sanchis *et al.*, 2019.

includes montane and subalpine environment, thus it suggests that the conditions in the moment of the accumulation would have been cooler and arid (Rasilla *et al.*, 2018; Sanchis *et al.*, 2019). A deer ulna with cutmarks recovered in the CP-VIII level has been dated using ultrafiltration, with an age of 43.539±2419 BP (Sanchis *et al.*, 2019).

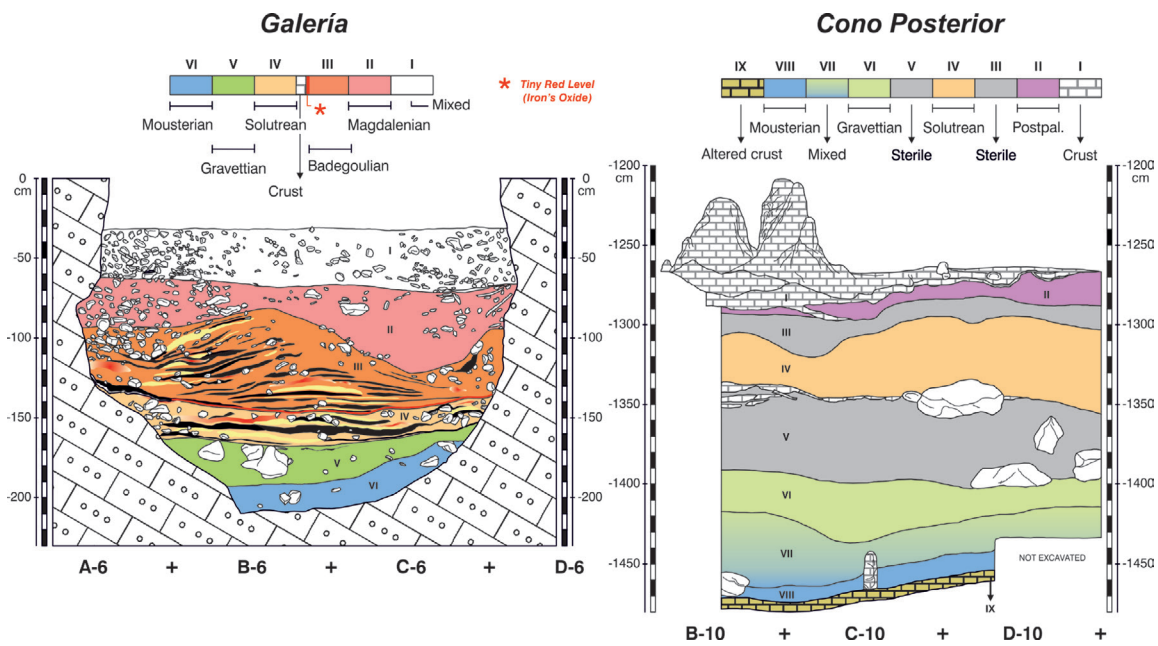


Fig. 2: Stratigraphic cross-sections of the analyzed sectors: Galería and Cono Posterior. From Sanchis *et al.*, 2019.

2. METHODOLOGY

2.1 Laboratory work

The remains were measured with a digital caliper (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX, Japan, with a theoretical precision of 0.01 mm) and photographed. The general nomenclature used is that of Baumel (1993). For the systematic study, the identification keys are those from Woelfle (1967), Kraft (1972), Langer (1980), Jánossy (1983a), Cohen and Serjeantson (1996), Tomek and Bocheński (2000, 2009) and Bocheński and Tomek (2009). The reference collection was the Gabinete de Fauna Cuaternaria Innocenci Sarrión, located in the Museu de Prehistòria de València.

2.2 Taphonomical remarks

For the taphonomic analysis the state of the remains has been studied in order to infer the origin of the accumulation. For this purpose, the presence of modifications related to the human action, mainly cutmarks, and modifications related to the action of other predators (digestion, digestion, pits, punctures, beak or claw marks, etc.) has been taken into account. Also the percentage of whole bones has been calculated (Bocheński, 2005). The wing versus leg (Ericson, 1987), proximal versus distal (Bocheński & Nekrasov, 2001) and core versus limb (Bramwell *et al.*, 1987) parameters were calculated additionally.

2.3 Palaeoenvironmental reconstruction

The three assemblages (G-Level VI, and CP- Levels VIII and VII) have been statistically analyzed in order to provide environmental information. The data have been added to the database provided in Núñez-Lahuerta *et al.* (2018a), and have been compared with those assemblages included in that work. Following the criteria presented in the cited work, the three levels have been analyzed as one assemblage. Thus, Llonin has been compared with 54 European Upper Pleistocene sites which present more than three of the taxa considered interesting due to their climate related behavior (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a and references therein) and have a number of identified specimens of these taxa bigger than 50 (**Fig. 3**). The NISP data of the selected species was converted to percentage and included in a matrix (bDb) (See Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a)(**Tab. 4**).

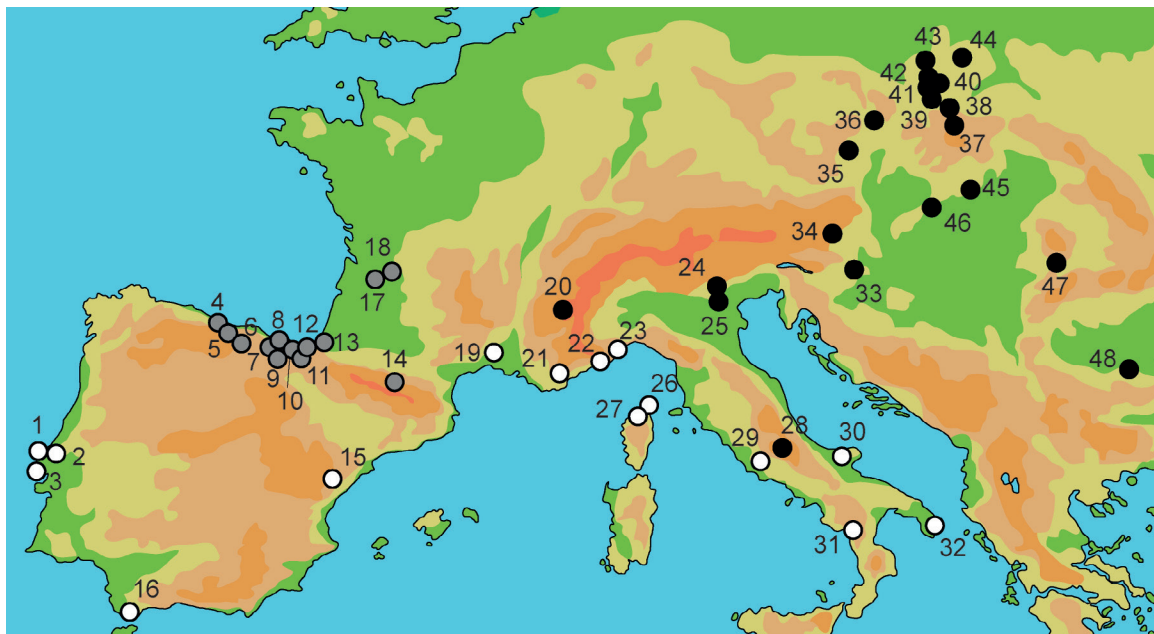


Fig. 3: Location of the Upper Pleistocene sites with which the association of Llonin have been compared to: **1:** Casa da Moura (Domingues-Figuereido, 2010), Furninha (Brugal *et al.*, 2012); **2:** Lapa da Rainha (Domingues-Figuereido, 2010); **3:** Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figuereido, 2010); **4:** Llonin (this work); **5:** El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b); **6:** Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005); **7:** Labeko (Elorza, 2000); **8:** Ermitia (Elorza, 1993), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017); **9:** Erralla (Eastham, 1985); **10:** Aitzbitarte (Sánchez-Marco, 2011); **11:** Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018); **12:** Berroberria (Sánchez-Marco, 2005); **13:** Bourrouilla (Eastham, 1988); **14:** La Vache (Laroulandie, 2000); **15:** Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005); **16:** Gorham's, Vanguard's, Devil's Tower (Cooper, 1999); **17:** Morin (Gourichon, 1993); **18:** Combe Saunière (Laroulandie, 2000); **19:** Täi (Louchart & Soave, 2002); **20:** Pierre-Châtel (Desbrosse & Mourer-Chauviré, 1972); **21:** Lazaret (Roger, 2004); **22:** Fate (Roger, 2004); **23:** Arene Candide (Cassoli, 1980); **24:** Fumane (Perezani *et al.*, 2011); **25:** Buso Doppio del Broion (Carrera *et al.*, 2018); **26:** Coscia (Louchart, 2002); **27:** Castiglione (Louchart, 2002); **28:** Ortucchio (Alhaique & Rechi, 2001); **29:** Polesini (Radmilli, 1974); **30:** Ingarano (Bedetti & Pavia, 2007); **31:** Santuario della Madonna (Gala & Tagliacozzo, 2010); **32:** Romanelli (Cassoli & Tagliacozzo, 1997); **33:** Vindija (Malez, 1988); **34:** Luegloch (Fladerer & Reiner, 1996); **35:** Dolní Věstonice (Wertz *et al.*, 2016), Pavlov (Bocheński *et al.*, 2009b); **36:** Premostí (Wertz *et al.*, 2016); **37:** Oblazowa (Nadachowski *et al.*, 1993); **38:** Mamutowa (Bocheński, 1981); **39:** Koziarnia, Nietoperzowa (Bocheński, 1974); **40:** Biśnik (Tomek *et al.*, 2012), Krucza Skala (Bocheński & Tomek, 2004); **41:** Deszczowa (Cyrek *et al.*, 2000); **42:** Komarowa (Tomek & Bocheński, 2005); **43:** Zamkowa Dolna (Bocheński, 1974); **44:** Raj (Bocheński, 1974); **45:** Kalman Lambrecht (Jánossy, 1986); **46:** Pilisszántó (Jánossy, 1986); **47:** Curata (Gal, 2003); **48:** Devetashka (Boev, 1999). White dots represent the position of sites located in the Mediterranean Region. Grey (Atlantic) and black dots represent the position of sites located in the Eurosiberian Region.

The matrix was analyzed with PAST v.2.14 software (Hammer *et al.*, 2001) by means of a correspondence analysis (Álvarez-Lao, 2014).

2.4 Abbreviations

G-VI: Galería sector, level VI; CP-VII: Cono Posterior sector, level VII; CP-VIII: Cono Posterior sector, level VIII; NISP: number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals; CRA: cranium; MAN: mandible; VER: vertebra; FUR: furcula; STE: sternum; RIB: ribs; COR: coracoid; SCA: scapula; HUM: humerus; RAD: radius; ULN: ulna; CMC: carpometacarpus; CAR: carpal-ulnar; PDA: alular phalange; PEL: pelvis; FEM: femur; TBT: tibiotarsus; TMT: tarsometatarsus; PHA: phalange

3. RESULTS AND DISCUSSION

740 avian remains recovered from the levels G-VI, CP-VII and CP-VIII have been analyzed. The remains belong to twenty-three taxa, albeit some of them were not identified beyond the Aves class (**Tab. 2**).

3.1 Systematics

3.1.1 Order Anseriformes Wagler, 1831

3.1.1.1 Family Anatidae Vigors, 1825

Genus *Mergellus* Selby, 1840

Mergellus albellus Linnaeus, 1758

Material: One remain have been recovered in **CP-VII**: left proximal humerus (**Fig. 5d**).

Remarks: the smew currently appears in north and central Europe, showing breeding areas in the north coast of the Mediterranean Sea (Svensson *et al.*, 2010). It breeds in forests near freshwater bodies (del Hoyo *et al.*, 1992). It has been recorded in the Upper Pleistocene of Berroberria (Sánchez-Marco, 2005), in the northernmost part of the Iberian Peninsula.

3.1.2 Order Galliformes Temmink, 1820

Galliformes indet.

Material: eight remains have been recovered: **CP-VII**: right distal coracoid and a left distal femur; **CP-VIII**: left diaphysis fragment of a carpometacarpus, two sternum fragments, proximal femur, a left proximal ulna and a distal tibiotarsus.

	G-VI		CP-VIII		CP-VII		TOTAL
	NISP	NMI	NISP	NMI	NISP	NMI	NISP
Aves indet.	13		168		74		255
<i>Mergellus albellus</i>					1	1	1
Galliformes indet.			6		2		8
<i>Lagopus</i> sp.					1	1	1
<i>Lagopus lagopus</i>			2	2			2
<i>Bonasa bonasia</i>			1	1	5	2	6
<i>Gyps fulvus</i>					3	1	3
<i>Falco</i> sp.					2	1	2
<i>Falco naumanni</i>					1	1	1
<i>Columba livia/oenas</i>			2	1			2
<i>Strix aluco</i>					1	1	1
Passeriformes indet.	5		31		13		49
Alaudidae indet.			1	1	1	1	2
<i>Motacilla</i> sp.			1	1			1
<i>Turdus</i> sp.			10	3	1	1	11
Corvidae indet.	11		115		25		151
<i>Garrulus glandarius</i>			1	1			1
<i>Pica pica</i>			2	2			2
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	4		33		7		44
<i>P. pyrrhocorax</i>	8	2	115	13	29	5	152
<i>P. graculus</i>	3	1	24	3	13	3	40
<i>Corvus corone</i>					2	1	2
<i>Corvus corax</i>			3	1			3
TOTAL	44		515		181		740

Tab. 2: Bird remains from the three analyzed levels of Llonin. Abundance in terms of number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (NMI).

3.1.2.1 Family Phasianidae Horsfield, 1821

Genus *Lagopus* Brisson, 1760

Lagopus sp.

Material: **CP-VII:** left complete tibiotarsus.

Lagopus lagopus Linnaeus, 1758

Material: **CP-VIII:** complete left tarsometatarsus and right distal tarsometatarsus (**Fig. 41**).

Remarks: the current distribution of the willow ptarmigan is limited to Scandinavia and Scotland (Svensson *et al.*, 2010); nevertheless, during the Pleistocene it expanded its habitat southwards, outranging its current distribution (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014). The contraction of the refuge during the Holocene explains the current distribution of the species, being nowadays related to forested areas (Lagerholm *et al.*, 2017). In the Iberian Upper Pleistocene the willow ptarmigan appears in Aitzbitarte IV (Elorza, 1990), Ermittia (Elorza, 1993), Urratxa III (Elorza, 1997), Laminak II (Hernández-Carrasquilla, 1993),

Abauntz (Altuna *et al.*, 2002) and Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017).

Genus *Bonasa* Stephens, 1819

Bonasia bonasia Linnaeus, 1758

Material: Six remains have been recovered: **CP-VII**: two right coracoids, left coracoid, right humerus (**Fig. 5b**), right ulna; **CP-VIII**: right coracoid (**Fig. 4k**).

Remarks: the hazel grouse breeds in dense conifer woods (de Juana & Kirwan, 2013). It currently inhabits forests and mountain systems in the north areas of Europe (Bergman & Klaus, 1994). In the Iberian Peninsula its presence is limited to sporadic observations (Catusse *et al.*, 1992). In the north of the Iberian Peninsula the hazel grouse has been identified in the Holocene of the B-8 cave (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b).

3.1.3 Order Accipitriformes Vieillot, 1816

3.1.3.1 Family Accipitridae Vieillot, 1816

Genus *Gyps* Savigny, 1809

Gyps fulvus (Hablizl, 1783)

Material : **CP-VII**: a diaphysis fragment from an ulna (**Fig. 5f**), a carpal bone and a vertebra.

Remarks: the griffon vulture inhabits the south of Europe, surrounding the Mediterranean Sea (Svensson *et al.*, 2010). Nevertheless, during the upper Pleistocene it appears in northern areas, far from the current range. It has been proposed that the amount of carcasses can be the main drive in the distribution of the scavenger birds as *Gyps fulvus* (Holm & Svenning, 2014). Although it is a common species in the area nowadays, the griffon vulture only appears in a few upper Pleistocene Iberian sites: Santimamiñe (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002), Aguilón P-7 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016b), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b) and Atxuri 1 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018c).

3.1.4 Order Falconiformes Sharpe, 1874

3.1.4.1 Family Falconidae Leach, 1820

Genus *Falco* Linnaeus, 1758

Falco sp.

Material: **CP-VII**: a left proximal ulna and a left distal humerus.

Falco naumanni Fleischer, 1818

Material: **CP-VII**: left distal humerus (**Fig. 5e**).

Remarks: the lesser kestrel inhabits steep slopes through southern Europe and the northernmost areas of Africa, surrounding the Mediterranean Sea, and it can be found in the Iberian Peninsula



Fig. 4: Bird bones recovered from CP-VIII: *Pyrrhocorax pyrrhocorax* remains: **a)** left coracoid, ventral view; **b)** left humerus, posterior view; **c)** left ulna, ventral view; **d)** right carpometacarpus, posterior view; **e)** left femur, posterior view; **f)** right tarsometatarsus, plantar view. *Pyrrhocorax graculus* remains: **g)** right humerus, posterior view; **h)** left carpometacarpus, posterior view; **i)** left tarsometatarsus, plantar view. **j)** *Columba livia/oenas*, right ulna, ventral view. **k)** *Bonasa bonasia*, right coracoid, ventral view. **l)** *Lagopus lagopus*, left tarsometatarsus, dorsal view.

nowadays (Svensson *et al.*, 2010). It is also usual in the north Iberian Pleistocene record, where it is cited in the Upper Pleistocene of L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002), Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005) and Cueva de la Guineu (Garcia i Petit, 2005).

3.1.5 Order Columbiformes Latham, 1790

3.1.5.1 Family Columbidae Leach, 1820

Genus *Columba* Linnaeus, 1758

Columba livia Gmelin, 1789/*Columba oenas* Linnaeus, 1758

Material: **CP-VIII:** a right ulna (**Fig. 4j**) and a left distal ulna.

Remarks: both the rock and the stock doves can be found nowadays in the Iberian Peninsula. The rock dove breeds in caves and cliffs while the stock dove breeds mainly in forest and punctually in cliffs (Svensson *et al.*, 2010). In the Upper Pleistocene of the north of the Iberian Peninsula the remains attributed to *Columba livia/oenas* are very common. They are

registered, among others in the Abric Romani (Sánchez-Marco, 2004), Avenc del Gegant (Sánchez-Marco, 2004), Brechas de la Cantera de l'Altissent, Cueto de la Mina, Valdegoba, Cueva del Toll (Sánchez-Marco, 2005), and Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017).

3.1.6 Order Strigiformes Wagler, 1830

3.1.6.1 Family Strigidae Leach 1820

Genus *Strix* Linnaeus, 1758

Strix aluco Linnaeus, 1758

Material: **CP- VII:** left distal humerus (**Fig. 5c**).

Remarks: the tawny owl is common in all Europe; it breeds in open forested areas (Svensson *et al.*, 2010). In the Upper Pleistocene of the north of the Iberian Peninsula it appears in L'Arbreda (García i Petit, 2002), Cueto de la Mina, Cueva del Toll, La Riera, Brechas de la Cantera de l'Altissent (Sánchez-Marco, 2005)

3.1.7 Order Passeriformes Linnaeus, 1758

Passeriformes indet.

Material: 49 remains have been recovered: five from **G-VI**; 31 from **CP-VIII**; and 13 from **CP-VII**.

3.1.7.1 Family Alaudidae Vigors, 1825

Alaudidae indet.

Material: Two remains have been recovered: **CP-VII:** left humerus; **CP-VIII** right humerus.

3.1.7.2 Family Motacillidae Horsfield, 1821

Genus *Motacilla* Linnaeus, 1758

Motacilla sp.

Material: **CP-VIII:** a right humerus.

3.1.7.3 Family Turdidae Rafinesque, 1815

Genus *Turdus* Linnaeus, 1758

Turdus sp.

Material: 11 remains were recovered: **CP-VII:** humerus; **CP-VIII:** Three femurs, three humerus, two coracoid, a tibiotarsus fragment and a tarsometatarsus.

3.1.7.4 Family Corvidae Leach, 1820

The Corvidae family is the best represented in Llonin MIS3 levels. 395 corvid remains have been analyzed, 26 from **G-VI**, 76 from **CP-VII**, and 293 from **CP-VIII** (**Tab. 3**), representing the 59%, 42% and 56,8% of the assemblages respectively. Most of the remains belong to the *Pyrrhocorax* genus, very common in the Upper Pleistocene avian assemblages. The size of the *Pyrrhocorax* species is very similar; in order to distinguish them, measurements have been taken following the methodology of Tomek & Bochenski (2004) (**Fig. 6**).

Corvidae indet.

Material: 113 remains were analyzed: eleven from **G-VI**, 25 from **CP-VII**, and 115 from **CP-VIII** (**Tab. 3**).

Genus *Garrulus* Brisson, 1760

Garrulus glandarius Linnaeus, 1758

Material: one remain have been recovered from **CP-VIII** (**Tab. 3**).

Remarks: the Eurasian jay is currently present in the Iberian Peninsula; it breeds in a great variety of forests (Svensson *et al.*, 2010). It is common in the Upper Pleistocene sites of the Iberian Peninsula, as in El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b), L'Arbreda, Reclau Viver (García i Petit, 2002), La Riera (Sánchez-Marco, 2007) and El Esquilleu (Baena *et al.*, 2005).



Fig. 5: Bird fossil bones recovered from layer CP-VII: **a)** *Pyrrhocorax graculus*, right humerus, posterior view; **b)** *Bonasa bonasia*, right humerus, posterior view; **c)** *Strix aluco*, right humerus, anterior view; **d)** *Merguellus albellus*, left humerus, posterior view; **e)** *Falco naumanni*, left humerus, posterior view; **f)** *Gyps fulvus*, ulna diaphysis. Scale bar=1cm.

Genus *Pica* Brisson, 1760

Pica pica Linnaeus, 1758

Material: two remains were recovered from **CP-VIII** (**Tab. 3**).

Remarks: the magpie is a usual bird in the Iberian Peninsula, breeding in open areas (Svensson *et al.*, 2010). It has been recovered in the Upper Pleistocene of L'Arbreda (García i Petit, 2002), Tossal de la Roca (Sánchez-Marco, 2005), Santimamiñe (Elorza, 1990), El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b), and Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018).

Genus *Pyrrhonorax* Tunstall, 1771

Pyrrhonorax sp.

Material: 44 remains were analyzed: four from **G-VI**, seven from **CP-VII**, and 33 from **CP-VIII** (**Tab. 3**).

Pyrrhonorax pyrrhonorax Linnaeus, 1758

Material: 152 remains were analyzed: eight from **G-VI**, 29 from **CP-VII**, and 115 from **CP-VIII** (**Fig. 4; Tab. 3**).

Remarks: the red billed chough appears in the south of Europe, and it breeds in cliffs and caves (Svensson *et al.*, 2010). It is one of the most common species in the upper Pleistocene of Europe (Tyrberg, 2007), *P. pyrrhonorax* underwent expansions in both cold and warm pulses during the last part of the Pleistocene (Holm & Svenning, 2014). It has been found among others in Aitzbitarte, Ermitia, Urutiaga (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002) Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), B-8 cave (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b), Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018) and Axlor (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

Pyrrhonorax graculus Linnaeus, 1766

Material: 40 remains were analyzed: three from **G-VI** (**Fig. 5a**), 13 from **CP-VII**, and 24 from **CP-VIII** (**Fig. 4g, h, i; Tab. 3**).

Remarks: the yellow billed chough appears nowadays in the south of Europe, as its sister species *P. pyrrhonorax*, but it is confined to mountainous areas and high altitudes (Svensson *et al.*, 2010). For this reason it has been used as a cold climate indicator; nevertheless, as it happens with the red billed chough, *P. graculus* is practically a cosmopolitan species, and its use as climate indicator must be done taking into account the other taxa present in the associations (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a). It has been recorded among others in Aitzbitarte (Elorza, 1990), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), B-8 cave, D-2 cave, Los Batanes (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b) and Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018).

Genus *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus corone Linnaeus, 1758

Material: one remain was analyzed from **CP-VII** (**Tab. 3**).

Remarks: the carrion crow is present in the north of the Iberian Peninsula, breeding in open forested areas (Svensson *et al.*, 2010). It appears in the Iberian Upper Pleistocene sites of

	CRANIAL				AXIAL				WING						LEG					
	TOTAL	CRA	MAN	VER	FUR	STE	RIB	COR	SCA	HUM	RAD	ULN	CMC	CAR	PDA	PEL	FEM	TBT	TMT	PHA
G-VI	26	-	-	-	-	-	-	5	-	2	1	6	-	-	5	-	3	2	1	1
Corvidae indet.	11	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	2	-	1	-	-	-
<i>G. glandarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pica pica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. pyrrhocorax</i>	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	2	2	-	1	-
<i>P. graculus</i>	3	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>C. corone</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. corax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CP-VII	76	-	-	-	-	-	5	1	13	3	13	11	-	1	-	8	9	9	-	-
Corvidae indet.	25	-	-	-	-	-	2	1	3	2	7	1	-	-	-	3	3	2	1	-
<i>G. glandarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pica pica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	3	1	-	-
<i>P. pyrrhocorax</i>	29	-	-	-	-	-	2	-	6	-	6	6	-	1	-	3	2	3	-	-
<i>P. graculus</i>	13	-	-	-	-	-	1	-	4	1	-	3	-	-	-	-	-	1	3	-
<i>C. corone</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>C. corax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CP-VIII	293	1	5	-	-	5	-	17	7	37	7	45	22	-	3	-	27	35	22	1
Corvidae indet.	115	1	4	2	1	6	-	7	12	20	4	10	4	-	1	1	10	23	6	2
<i>G. glandarius</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pica pica</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	33	-	1	-	-	-	1	-	1	1	7	5	-	2	-	3	-	12	-	-
<i>P. pyrrhocorax</i>	115	-	-	-	-	-	11	1	14	5	25	11	-	3	-	19	13	13	-	-
<i>P. graculus</i>	24	-	2	-	-	-	4	-	6	-	2	5	-	-	-	-	2	3	-	-
<i>C. corone</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. corax</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-

Tab. 3: Anatomic representation of the Corvidae remains (NISP) recovered in the G-VI, CP-VII and CP-VIII levels of Llonin. Abbreviations in the methodology section.

L'Arbreda, Bora Gran d'en Carreras (García i Petit, 2002) and Avenc del Gegant (Sánchez-Marco, 2005).

Corvus corax Linnaeus, 1758

Material: three remains were analyzed from CP-VIII (Tab. 3).

Remarks: the raven is the biggest passerine bird. It appears thorough all the Iberian Peninsula, and breeds in forests, mountain areas or cliffs (Svensson *et al.*, 2010). It appears among other sites in the Iberian Upper Pleistocene sites of in Urtiaga, Aitzbitarte, Santimamiñe (Elorza, 1990), Amalda (Eastham, 1989b), El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017) and Axlor (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

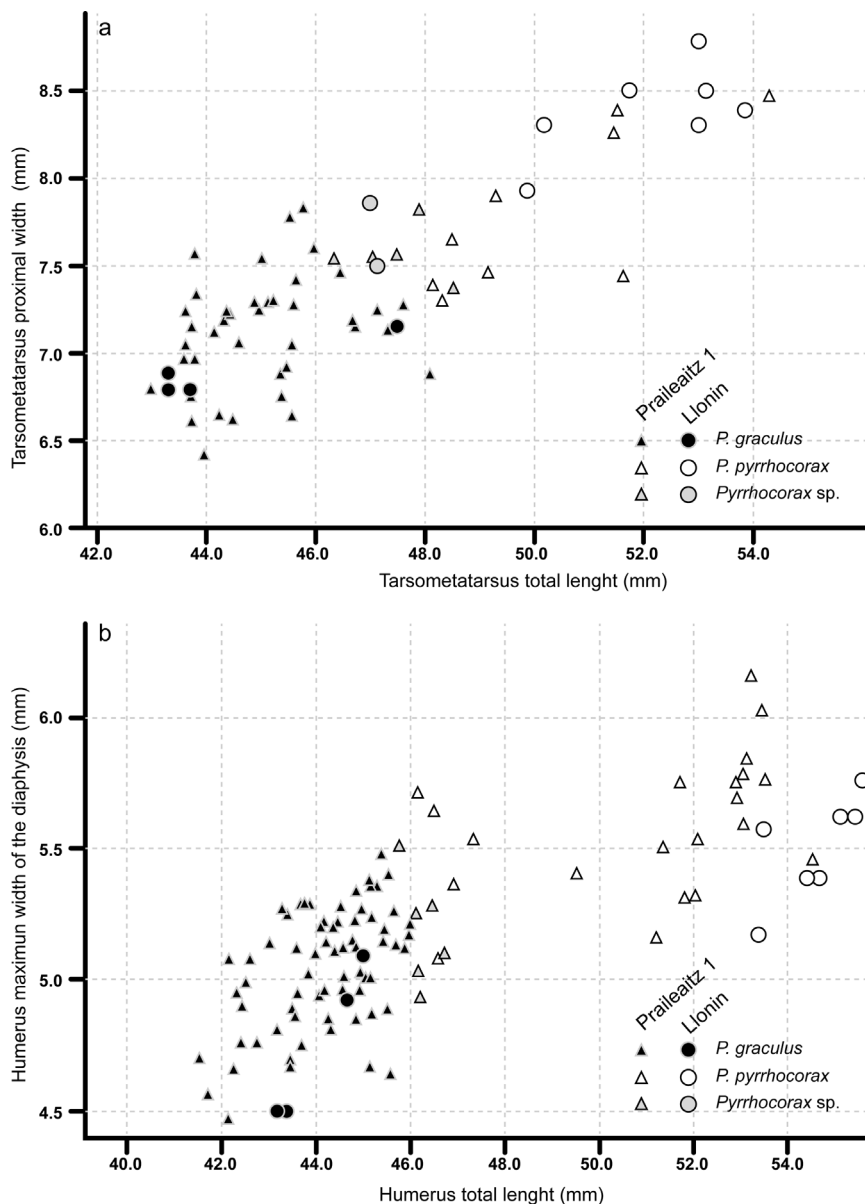


Fig. 6: Dispersion graphics of the measurements of the chough (*Pyrrhacorax*) remains from Llonin (circles) in comparison with the chough remains from Praileaitz 1 (triangles); **a)** tarsometatarsus measurements comparison, total length vs. proximal length (a vs. b sensu Tomek & Bocheński, 2000); **b)** humerus measurements comparison, total length vs. maximum width of the diaphysis (a vs. g sensu Tomek & Bocheński, 2000). Data taken and graphic modified from Moreno-García, 2017.

3.2 Taphonomy

All the anatomical elements have been recovered in the Llonin MIS3 levels. As have been remarked, the Corvidae family is the best represented in the three analyzed levels, followed by the Galliformes and the Falconiformes orders (**Fig. 7e**). No cut marks have been detected on the remains. The digestion is scarce in the sample. In the level VI of Galería five elements (11% of the G-VI Aves sample) show light or medium digestion (an undetermined fragment and a coracoid and three femurs assigned to corvids). One remain (0,5% of the CP-VII Aves sample) shows medium digestion in the level VII of Cono Posterior (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* femur). In the level VIII of Cono Posterior five remains (1% of the CP-VIII Aves sample) present light or medium digestion (ulna, proximal femur and a tibiotarsus assigned to undetermined Aves, and two femurs assigned to Corvidae). Some of the bones present punctures that could be due to the action of birds of prey (Bocheński *et al.*, 2017). In the level CP-VII six long bones (five from corvids, one undetermined, representing the 3% of the remains) show punctures (**Fig. 7c**), and in the level CP-VIII four long bones show punctures (one undetermined, three corvid long bones, representing the 0,7% of the remains). Marks that fit with the action of a scavenging rodent, due to the size of the grooves, have been identified in a *Strix aluco* humerus from level CP-VII (**Fig. 7d**). Nor punctures or scavenging marks have been identified in the level G-VI. The presence of crusts in the remains could hide some modifications, but only a low percentage of remains present crusts (6% of the CP-VIII and CP-VII bird samples and 9% of the G-VI bird sample), thus, the effect of the crust in the taphonomical interpretation is not very relevant. The low amount of modification on the remains prevents us to perform a deeper analysis. Most of the modification appears in undetermined Aves or corvids, which are the most abundant remains in the assemblages.

The low number of remains recovered on the level VI of the Galería sector prevents the calculation of proportions and therefore performing a deep taphonomical analyses. For this reason the wing versus legs, proximal versus distal, and core versus limb parameters were calculated only for the Cono Posterior VII and VIII levels.

The differences in the number of remains recovered in G-VI and CP-VII and CP-VIII could be due to the structure of the cave. The Cono Posterior area had a different entrance and could be less exposed than the Galería sector. Is also possible that the human occupation were located in the outer part of the main entrance, corvids and pigeons probably used this different entrance as some carnivores did (Sanchis *et al.*, 2019).

The proportion of whole bones is high in the assemblages, reaching between 60 and 80% of the total (**Fig. 7f**). This result fits with uneaten remains of diurnal birds of prey or pellets of long eared owl (Bocheński, 2005). The wing vs leg results of both levels are very similar, showing approximately a 50% ratio (**Fig. 7g**), these results are similar for those given for uneaten remains from diurnal birds of prey and pellets from nocturnal birds of prey (Ericson, 1987).

The results of the proximal vs. distal analysis are also very similar in the two levels, showing a 60-40 ratio between them (**Fig. 7i**), this proportion corresponds to a group II

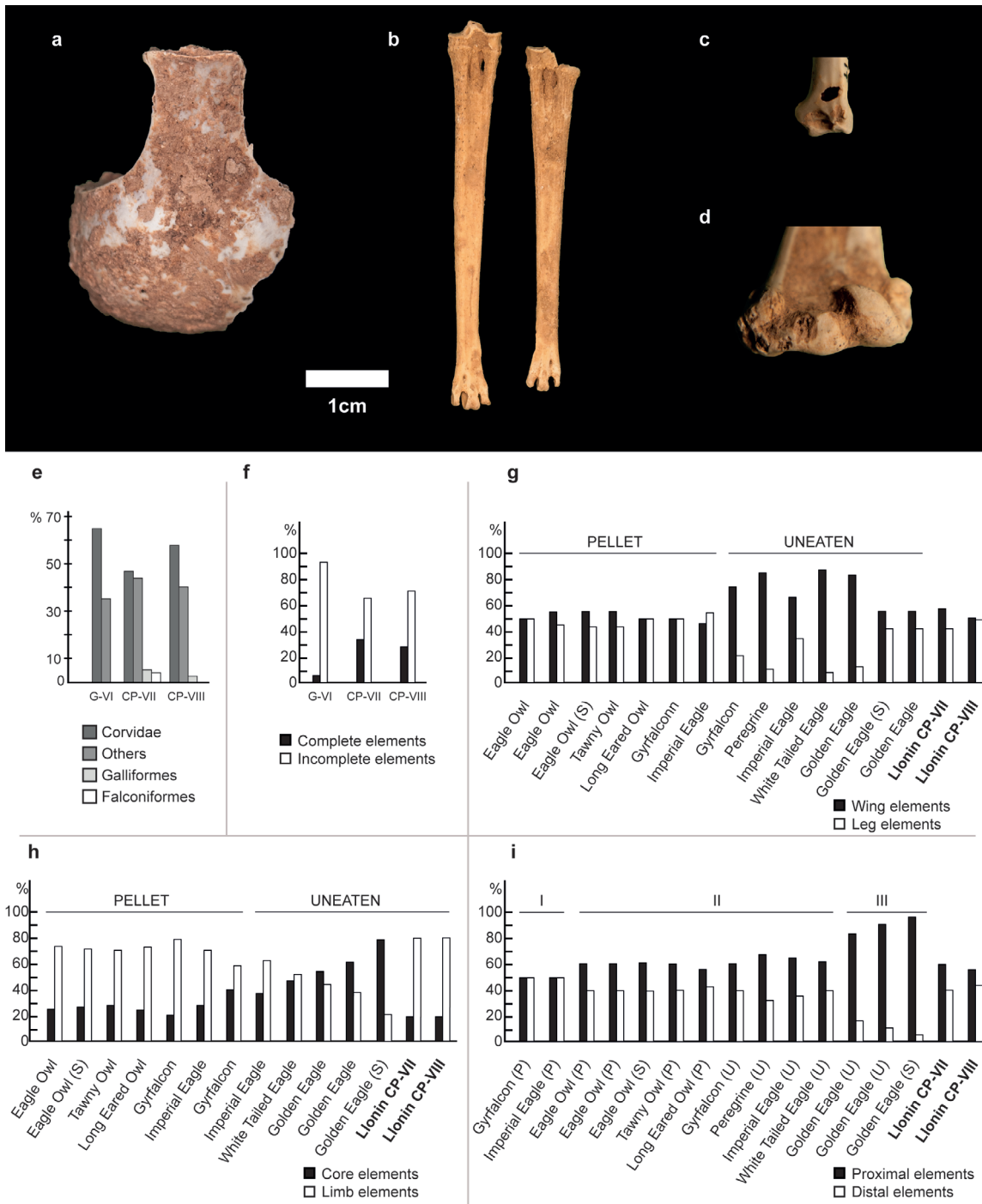


Fig. 7: Taphonomic remarks from the Llonin MIS3 bird assemblages. **a)** Cranial remains from CP-VIII level (upper view); **b)** juvenile tarsometatarsus from CP-VIII level (plantar view); **c)** ulna with puncture, from CP-VII (dorsal view); **d)** humerus with scavenging marks, from CP-VII (anterior view); **e)** proportions between the main groups present in the assemblages; **f)** percentage of whole bones in the three levels; **g)** wing vs. leg elements; **h)** core vs. limb elements; **i)** proximal vs. distal elements. g, h, i modified from Bocheński, 2005. Data from Bocheński *et al.*, 1993, 1997, 1998, 1999; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tornberg, 2003; Bramwell *et al.*, 1987; Mlikovský, 1996b; Laroulandie, 2000, 2002b.

predator, including also pellets from nocturnal birds of prey and uneaten remains from diurnal birds of prey (Bocheński & Nekrasov, 2001). In the two accumulations the limb elements predominate, reaching approximately the 80% of the total (**Fig. 7h**).

The predominance of limb elements fits with pellets of nocturnal or diurnal birds of

prey (Bramwell *et al.*, 1987). Nevertheless, this parameter does not include vertebrae, sternums and other core elements, which are abundant in the assemblage. The clear domination of cave dwelling corvids in the assemblage (**Fig. 7e**), together with the presence of fragile remains as skulls or sternums belonging to this group (**Fig. 7a**), point to a natural accumulation of individuals inhabiting the cave. Also the presence of juvenile remains of this group (**Fig. 7b**) and the scarce amount of modification on the assemblage point in this direction. It seems that the accumulation of birds in the cave has a mixed origin; with some small corvids (*P. pyrrhonorax* and *P. graculus*) individuals dying in the cave, representing the majority of the assemblage, and other groups of birds being sporadically accumulated by birds of prey.

3.3 Palaeoenvironmental reconstruction

Several species which have been considered interesting due to their climate-related behavior (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014) appear in the Llonin MIS3 assemblage: the smew (*Mergellus albellus*), the willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*), the hazel grouse (*Bonasa bonasia*), the griffon vulture (*Gyps fulvus*) and the choughs (*Pyrrhonorax pyrrhonorax* and *Pyrrhonorax graculus*). The smew (*M. albellus*) is absent in the Iberian Peninsula, although it appears in some areas in the north coast of the Mediterranean Sea (Svensson *et al.*, 2010). It breeds in forests near freshwater bodies (del Hoyo *et al.*, 1992). The current distribution of the willow ptarmigan (*L. lagopus*) does not include the Iberian Peninsula either (Svensson *et al.*, 2010). Nevertheless, as discussed above, it expanded its habitat southwards during the Pleistocene, then contracting it in the Holocene, remaining at some punctual forested areas outside its current range as a relict (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014). This contraction of the refuge during the Holocene explains the current distribution of the species, being nowadays related to forested areas (Lagerholm *et al.*, 2017). The hazel grouse (*B. bonasia*) inhabits dense woods in mountain systems in the north of Europe, being its occurrence in the Iberian Peninsula limited to sporadic observations (Catusse *et al.*, 1992; de Juana & Kirwan, 2013). During the Late Pleistocene these three species show a strong relation with forested areas (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a).

The choughs (*Pyrrhonorax* spp.) inhabit similar areas in Europe, although the yellow billed chough appears at higher altitudes than the red-billed chough. It has been proposed that this difference is due to a higher tolerance to low temperatures by the yellow billed chough (Tyrberg, 1991). Due to its current distribution, the presence of *P. graculus* have been interpreted as an indicator of a colder climate; nevertheless, the yellow billed chough was present in all Europe during both cold and warm periods of the Late Pleistocene. It even shows more affinities with the northern Mediterranean and south Atlantic areas than with the colder north of Europe.

The griffon vulture *Gyps fulvus* can be found today in the north of the Iberian Peninsula (Svensson *et al.*, 2010). During the Upper Pleistocene it has been registered in more septentrional areas, far from its current range. As previously discussed, the amount of carcasses

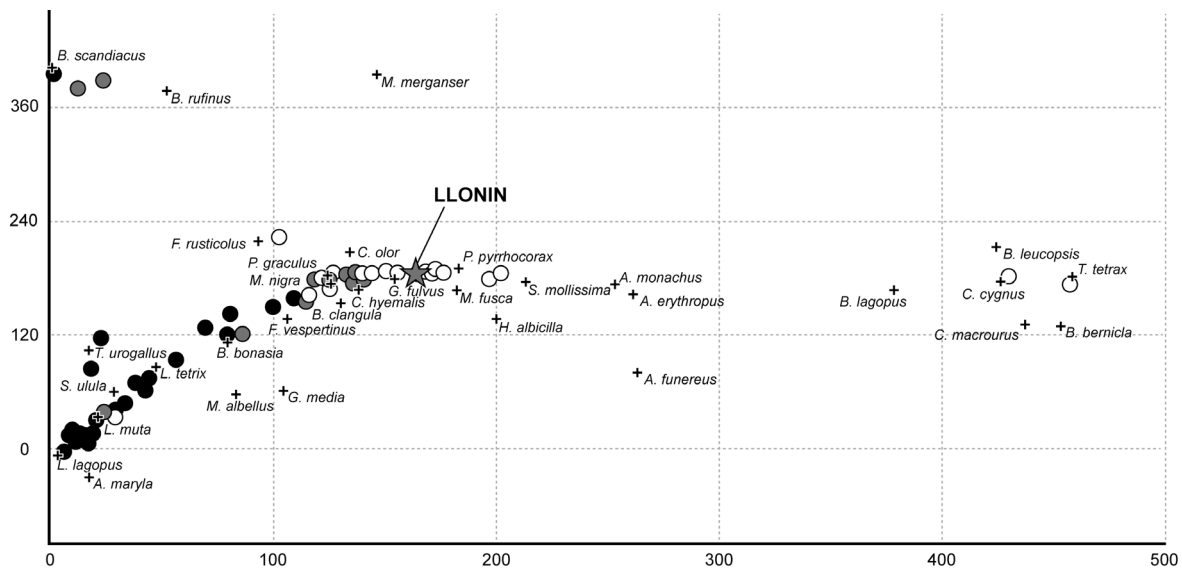


Fig. 8: Detrended Correspondence Analysis (DCA) Results. The white dots represent the Mediterranean sites. Grey (Atlantic) and black (Central Europe) dots represent the Eurosiberian sites. The star represents the position of the Llonin MIS3 assemblage. Crosses represent the situation of the taxa in the plot. Data from Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a.

can be the main drive in the distribution of *Gyps fulvus* (Holm & Svenning, 2014) as it can be found today in colder areas, as Russia.

Despite the presence of several “cold climate indicator” taxa, Llonin does not appear near to sites with a colder climate (Central European sites, black dots, see **Fig. 3**) but grouped with the northern Mediterranean sites and the southern Atlantic sites (called Cluster 2 in Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a) (**Fig. 8**). This grouping is formed by sites with similar latitude, and it is characterized by the presence of taxa typically inhabiting open and mixed areas (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a). The Llonin assemblage appears close in the DCA to the other sites from the same area, in the north of the Iberian Peninsula included in the bDb (El Castillo, Valdegoba, Labeko Koba, Praileaitz 1, among others).

The association of small vertebrates recovered in the levels studies points also to a landscape mainly composed by open areas with low density forests, and the presence of permanently wet areas (reflected by *Galemys pyrenaicus* and *Arvicola sapidus*). But the association also points to a colder, central Europe climate. The difference with the results here presented could be due to the fact that birds tend to reflect milder temperatures than other proxies (Lorenc, 2007). The presence of forests, pointed by the avian assemblage, is supported also by the anthracological analysis (Sanchis *et al.*, 2019).

4. CONCLUSIONS

740 bird remains have been recovered from the MIS3 levels of the Llonin Cave, belonging to three levels from two different sectors: level VI from Galería and levels VII and

VIII from Cono Posterior. The analysis of the remains have revealed 23 different taxa: Aves indet., *Mergellus albellus*, Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Lagopus lagopus*, *Bonasa bonasia*, *Gyps fulvus*, *Falco* sp., *Falco naumanni*, *Columba livialoenas*, *Strix aluco*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Motacilla* sp., *Turdus* sp., Corvidae indet., *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corone* and *Corvus corax*. The assemblage is similar to others of the Upper Pleistocene of the north of the Iberian Peninsula. The scarcity of modifications (digestion, punctures), and the absence of cutmarks, together with the presence of juvenile remains, point to a mixed origin of the accumulation, with small corvids naturally dying in the cave, and raptors accumulating their preys.

Although the presence of species typically from colder areas (*Mergellus albellus*, *Lagopus lagopus* and *Bonasa bonasia*), the DCA analysis of the avian association points to a similar environment than today. Mixed open and forested areas occurred near the cave during the accumulation of the assemblage, pointed by the presence of some avian taxa and the anthracological analysis. The results concerning the environmental reconstruction must be taken with caution, as the avian assemblages can reflect milder climates than other proxies.

Site	<i>Cygnus olor</i>	<i>Cygnus cygnus</i>	<i>Anser erythropus</i>	<i>Branta bernicla</i>	<i>Branta leucopsis</i>	<i>Atya marila</i>	<i>Melanitta fusca</i>	<i>Melanitta nigra</i>	<i>Somateria mollissima</i>	<i>Clangula hyemalis</i>	<i>Bucephala clangula</i>	<i>Mergus merganser</i>	<i>Mergellus albellus</i>	<i>Gyps fulvus</i>	<i>Aegypius monachus</i>	<i>Circus macrourus</i>	<i>Buteo lagopus</i>	<i>Buteo rufinus</i>	<i>Haliaeetus albicilla</i>
Casa Da Moura	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lapa da Rainha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gruta Nova da Columbeira	0	0	0	0	0	0	0	1,45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Furninha	1,1	0	0	0	0	0	0	1,1	73,6	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0
El Castillo	0	0	0	0	2,42	0	0,81	0,81	0	0	0	0	0	0,81	0	0	0	0	0,81
Valdegoba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,75	1,5	0	0,75	0	0
Labeke Koba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,45	0	0	0	0
Ermittia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prailaitz-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0	0
Erralla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aitzbitarte	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Artazu VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,71	0	0
Berroberria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cau d'en Borrás	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,56	0	0	0	1,39
Gorham	0	0	0	0	0	0	1,76	3,53	0	11,2	0	0	0	3,53	2,94	0	0	0	0,59
Vangard	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,79	0	0	0	28,6	0	0	0	0	1,79
Devil's Tower	0	0	0	0	0	0	1,04	2,59	0	0,26	0	0	0	14,2	0	0	0	0	0,26
Bourrouilla	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
La Vache	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,53	0	0	0	0	0	0	0
Morin	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,08	0
Combe Saunière	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15,8	0	0	0	0	0	0	0
Taï	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pierre Châtel	1,12	1,12	0	0	0	0	0	2,25	0	4,49	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lazaret	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0,04	0	0	0	0,06	0,02	0	0	0,02	0
Fate	0	0	0	0	0	0	0	1,82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coscia	0	0	1,56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,56	0	1,56	0
Castiglione	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,88	0	0	0	0	0
Arene Candide	0	0,53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,15	0	0	0	0,08	0,15	0	0
Fumane	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0
Ortucchio	0	0	0	0,05	0	0	0	0	0	0	3,95	0	0	0	0	0	0	0	0
Polesini	0	0	3,68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ingarano	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,18
Santuario della Madonna	0	2,32	0	0	0	0	0	0	0,39	0	0,39	0,9	0	0	0,77	0,51	0,26	0	0,13
Buso Doppio del Broion	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Romanelli	0	0,07	0,12	7,65	0,6	0	0,03	0	0	0,02	0	0	0,01	0,05	0,04	0,01	0	0	0,01
Vindija	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,31	0	0	0	0	0	0	0
Luegloch	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dolní Věstonice	0	0	0	0	0	0	0	1,61	0	0	6,45	0	0	0	0	0	0	0	0
Pavlov	0	0,49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,49	0	0	0	0	0,49
Predmostí	0	5,06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7,59	0	0	0	0	0
Oblazowa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,57	0	0,57	0	0	0	0	0	0	0
Mamutowa	0	0	0	0	0	0,14	0	0,14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Koziarnia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4
Nietoperzowa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Biśnik	0	0	0	0,59	0	0	0,2	0,2	0	0	0,39	0	1,18	0	0	0	0	0	0
Kurzca Skala	0	0	0	0,93	0	0,19	0	0	0	0	0,19	0	0	0	0	0	0	0	0
Deszczowa	0	0	0	1,64	0	0	0	0,82	0	0	0	3,28	0	0	0	0	0	0	0
Komarowa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zamkowa Dolna	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Raj	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kalman Lambrecht	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pilisszántó	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0,02	0
Curata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,06	1,03	0	0	2,06	0
Devetashka	0	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,31	0	0
Llonin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,49	1,47	0	0	0	0	0

Tab. 4: bDb matrix. The numbers represent the percentage of remains of each taxa in the sites. Extended from Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a.

Site	<i>Haliaeetus albicilla</i>	<i>Falco rusticolus</i>	<i>Falco vespertinus</i>	<i>Lagopus lagopus</i>	<i>Lagopus muta</i>	<i>Tetrao urugallus</i>	<i>Lyrurus tetrix</i>	<i>Bonasa bonasia</i>	<i>Tetrax tetrax</i>	<i>Gallinago media</i>	<i>Bubo scandiaca</i>	<i>Surnia ulula</i>	<i>Aegolius funereus</i>	<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	<i>Pyrrhocorax graculus</i>
Casa Da Moura	0	0,58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34,3	65,1
Lapa da Rainha	0	0	0	0,44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46,1	53,5
Gruta Nova da Columbeira	0	0	0	0	1,45	0	0	0	0	0	0	0	0	76,8	20,3
Furninha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13,2	9,89
El Castillo	0,81	0	0	0	7,26	0	0	0	0	0	0	0	0	19,4	67,7
Valdegoba	0	0	0	0	0	0	0,75	0	0,75	0	0	0	0	95,5	0
Labeko Koba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,61	91,9
Ermittia	0	0	0	1,52	1,52	0	0	0	0	1,52	0	0	0	33,3	62,1
Praileaitz-1	0	0	0	3,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32,8	63,2
Erralla	0	0	0	0	3,98	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	95,6
Aitzbitarte	0	0	0	0	40,4	0	0	0	0	1,92	0	0	0	7,69	50
Artazu VII	0	0	0	0	0	0	28,6	0	0	0	0	0	0	17,7	53
Berroberría	0	0	0	0	97,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,16
Cau d' en Borrás	1,39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38,9	54,2
Gorham	0,59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	74,7	1,76
Vangard	1,79	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64,3	3,57
Devil's Tower	0,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75,4	6,22
Bourrouilla	0	0	0	0	1,55	0	0,87	0	0	0	91,1	0	0	6,38	0
La Vache	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	1,95	96,4
Morin	0	0	0	0,31	0,16	0	0	0	0	0	99,3	0	0	0	0
Combe Saunière	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	80,8	0	0	0	0,83
Taï	0	0	0	60,4	18,9	0	3,6	0	0	0	0	0	0	0	17,1
Pierre Châtell	1	0	1,12	0	6,74	18	0	16,9	0	0	0	6,74	0	0	41,6
Lazaret	0,02	0	0,19	0	0	0	0,08	0	0,11	0	0	0	0,25	23,6	75,6
Fate	0	0	0	0	0	0	3,64	0	0	0	0	0	0	1,82	92,7
Coscia	1,56	0	0	0	0	0	0	0	6,25	3,13	0	0	0	85,9	0
Castiglione	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,88	98,2
Arene Candide	0	0	0	9,71	0,38	0,04	0,19	0	0	0	0	0	0,26	1,35	87,2
Fumane	0	0	3,5	0	1,4	0	21	0	0	0	0	0	1,4	0	72
Ortucchio	0	0	0	0,43	4,98	0	55,4	0	0	0	0	0	0	4,98	30,2
Polesini	0	0	0	0	8,59	0,61	1,23	0	0	0	0	0	0	11	74,8
Ingarano	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	1,71	80,1
Santuario della Madonna	0,13	0	0	0	0,13	0	0,13	0	88,2	0	0	0	0,26	0,77	4,89
Buso Doppio del Broion	0	0	0	0	0	7,02	61,4	0	1,75	0	5,26	1,75	0	3,51	19,3
Romanelli	0,01	0	0,01	0	0	0	0	0	91,3	0	0	0	0	0,05	0,03
Vindija	0	0	0	24,5	3,37	11	51,5	0,31	0	0	0,31	0	0	7,98	0,61
Luegloch	0	0	0	80,2	9,89	0	2,2	0	0	0	1,1	0	1,1	0	5,49
Dolní Věstonice	0	0	0	53,2	17,7	0	4,84	0	0	0	16,1	0	0	0	0
Pavlov	0,49	0	0	76,5	5,15	0	15,2	0	0	0	0	0	0	1,72	0
Predmostí	0	0	0	68,4	3,8	0	3,8	0	0	0	11,4	0	0	0	0
Oblazowa	0	0	0	76,7	10,2	0,57	7,95	0	0,57	2,84	0	0	0	0	0
Mamutowa	0	0	0	78,8	8,15	0,35	12,4	0	0	0	0	0	0	0	0,07
Koziarnia	0,4	0	0	63,8	25,8	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
Nietoperzowa	0	0	0	90,8	4,61	0	4,61	0	0	0	0	0	0	0	0
Biśnik	0	0	0	39,2	5,88	5,49	41,8	1,57	0	1,96	0	0,98	0,39	0	0,2
Kurzca Skala	0	0	0	46,7	6,17	4,49	38,9	0,37	0	1,87	0	0	0	0,19	0
Deszczowa	0	0	0	34,4	8,2	6,56	39,3	0	0	4,92	0	0	0	0,82	0
Komarowa	0	0	0	59,6	0,59	2,76	36,1	0	0	0,59	0,39	0	0	0	0
Zamkowa Dolna	0	0	0	80	0	10,9	7,27	0	0	0	0	1,82	0	0	0
Raj	0	0	0	73,2	12,4	0,65	10,5	0	0	0	2,61	0,65	0	0	0
Kalman Lambrecht	0	0	0	6,45	0	62,1	21	1,61	0	0	8,06	0,81	0	0	0
Pilisszántó	0	0	0,08	47,6	50	0,11	1,62	0	0	0,1	0,14	0,18	0	0	0,14
Curata	2,06	0	0	0	0	14,4	78,4	0	0	0	0	0	0	0	2,06
Devetashka	0	0	0,41	2,38	0	0,62	29,1	0,21	0	0,21	0	0	0,1	0,93	65,5
Llonin	0	0	0	0,98	0	0	0	2,94	0	0	0	0	0	74,5	19,6

Tab. 4: bDb matrix. The numbers represent the percentage of remains of each taxa in the sites. Extended from Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a. Continuation.

Aves del Cuaternario del País Vasco: nuevos datos

8

En el Capítulo 8 se presentan los restos de aves de cuatro yacimientos cuaternarios localizados en la Comunidad Autónoma del País Vasco y la Comunidad Foral de Navarra: Abittaga, Axlor, Koskobilo y Atxuri I. Los restos analizados proceden de excavaciones realizadas durante mediados del siglo 20 y en los últimos años. En total 128 restos han sido estudiados, pertenecientes a 26 taxones: Aves indet., Anseriformes indet., *Gyps fulvus*, *Aquila chrysaetos*, Falconiformes indet., *Falco tinnuculus*, *Lagopus muta*, *Perdix perdix*, *Lyrurus tetrrix*, Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorus*, Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* sp. *Corvus monedula*/*Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula* y *Corvus corax*. Las ornitofaunas estudiadas son similares a las halladas en otros yacimientos de la zona. Destaca lapresencia del gallo lira (*Lyrurus tetrrix* Linnaeus, 1758), ausente actualmente en la zona, pero registrado desde la base del Pleistoceno Superior en el norte de la península.

1. INTRODUCCIÓN

Las asociaciones de aves del Cuaternario de la Comunidad Autónoma del País Vasco y la Comunidad Foral de Navarra son unas de las mejor conocidas de la península ibérica. Desde inicios del siglo XX las aves de los yacimientos del Cuaternario de la zona han sido estudiadas por varios autores (Villalta, 1964; Eastham, 1985; Elorza, 1990; Altuna *et al.*, 2002).

A mediados del siglo XX fueron excavados varios yacimientos cuaternarios de la Comunidad Autónoma del País Vasco y de la Comunidad Foral de Navarra descubiertos por J.M. Barandiaran y Ruiz de Gaona. Muchos de los restos de fauna fueron publicados en años posteriores. El objetivo de este trabajo es presentar un análisis de los restos de aves recuperados en las campañas de excavaciones realizadas en los yacimientos de Abittaga, Atxuri I, Axlor y Koskobilo (**Fig. 1**). Este trabajo es una puesta al día y una ampliación del conocimiento de las aves fósiles del norte de la península ibérica.

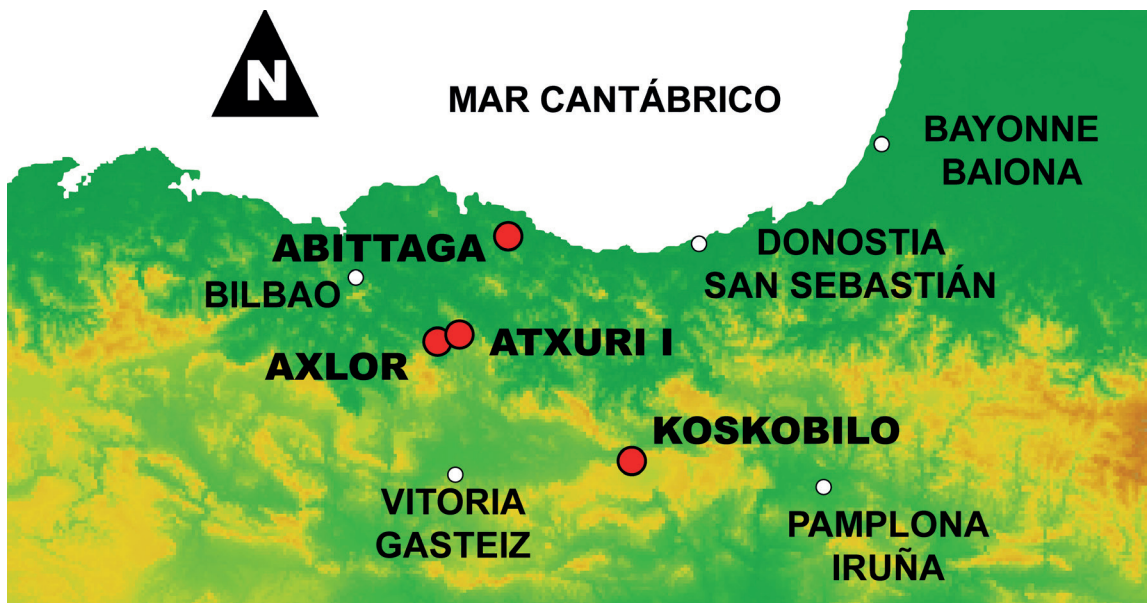


Fig. 1: Localización geográfica de los yacimientos analizados. Los puntos rojos indican la posición de los yacimientos. Los puntos blancos indican localidades de la zona.

1.1 Abittaga

El yacimiento de Abittaga se encuentra en la localidad de Amoroto (Bizkaia) (**Fig. 1**). Fue visitado por J.M. Barandiaran en 1929 y 1936, en el 64 se realizó una cata en el vestíbulo y los dos años posteriores se realizaron excavaciones en la misma zona. Más tarde, en 1970 Apellaniz realizó otra intervención. En el año 2015 se descubrieron manchas rojas relacionadas con el arte rupestre (Gárate-Maidagán, 2015). En 2016 se realizó otra campaña con el objetivo de valorar el estado de la cueva, observándose que queda muy pocas zonas intactas en la misma (SanEmeterio-Gómez *et al.*, 2016). El yacimiento presenta niveles arqueológicos datados como Magdaleniense Superior y Postpaleolítico muy alterado. Es conocido por la presencia

de arpones unilaterales en los niveles magdalenienses (González-Sainz, 1986). Además se han recuperado numerosos restos de fauna y varios restos humanos pertenecientes a un solo individuo (SanEmeterio-Gómez *et al.*, 2016).

1.2 Atxuri I

El yacimiento de Atxuri I (Mañaria, Bizkaia) (**Fig. 1**) fue excavado en 1960 por J.M. Barandiarán. En esa campaña se localizaron restos de arte parietal (Fernández-García, 1971), no obstante estos datos no pudieron ser contrastados, ya que el yacimiento fue destruido por una cantera (Gárate-Maidagán, 2015). Debido a la destrucción del yacimiento la estratigrafía del mismo no está clara, aunque hay evidencias de ocupación de la cueva durante el Solutrense (Gárate, 2012) y se han recuperado restos líticos atribuidos al Magdaleninse Final-Solutrense, aunque también hay evidencias de ocupaciones humanas durante el Holoceno (industria en hueso Aziliense).

1.3 Axlor

Axlor tiene una importante secuencia pleistocena. Se localiza en la zona norte de la montaña de Urrestei, en Dima (Bizkaia) (**Fig. 1**). Fue descubierto en 1932 por el prehistoriador vasco J.M. Barandiarán, y las primeras excavaciones tuvieron lugar entre 1967 y 1974. Las excavaciones revelaron nueve niveles (I-IX), con industria lítica del paleolítico medio en los niveles III a VIII. Más tarde se realizaron más campañas de excavación, entre el 2000 y el 2008 (lideradas por González-Urquijo e Ibáñez-Estévez, y codirigidas por Rios-Garaizar entre el 2003 y el 2008) (Rios-Garaizar *et al.*, 2003; González-Urquijo *et al.*, 2014). Los restos de aves analizados en este trabajo proceden de los niveles I (sin adscripción cultural determinada), IV (Musteriense, >49,300-OxA-32428; 49,900-OxA-32429) (Marín-Arroyo *et al.*, 2018) y V (Musteriense, >47,500(Beta-225487)) (Rios-Garaizar, 2017).

La fauna de estos niveles está dominada por ciervo (*Cervus elaphus*), grandes bóvidos (*Bos/Bison*), cabra montés (*Capra pyrenaica*) y en menor medida caballos (*Equus ferus*) (Castaños, 2005). Además, en Axlor se han recuperado cinco restos dentales junto con un fragmento de maxilar pertenecientes a un adulto joven de origen neandertal (Basabe, 1973). Este yacimiento también es conocido por presentar la primera evidencia de marcas de corte realizadas por neandertales sobre aves y carnívoros en la cornisa cantábrica (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

1.4 Koskobilu

Koskobilu se sitúa en Olazti, Navarra (**Fig. 1**). Fue descubierto por Ruiz de Gaona y destruido durante la explotación de una cantera en los años 40. La industria lítica recuperada

pertenece al Musteriense y al Achelense (Vallespí & Ruiz de Gaona, 1970). Además de la industria lítica se recuperaron abundantes restos de fauna (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Castor fiber*, *Hippopotamus* sp.) (Ruiz de Gaona, 1941). Una parte de esta fauna tiene una edad mínima de MIS5 (indicado por la presencia de hipopótamo). El castor indica un ambiente templado con presencia de agua en las cercanías (Cuenca-Bescós *et al.*, 2017). Recientemente se ha publicado una revisión del material donde se propone que los restos de Koskobilo pertenezcan a dos acumulaciones distintas en la misma cavidad, en este trabajo además se amplía la lista faunística con, entre otros, *Cuon* sp., *Ursus thibetanus* y *Macaca sylvanus* (Arlegi *et al.*, 2018).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

128 restos de aves procedentes de las campañas de excavación de los 4 yacimientos han sido analizados, 32 procedentes de Abittaga, 18 de Axlor, 25 de Koskobilo y 53 de Atxuri 1 (**Tab. 1**). Los restos se encuentran depositados en el Arkeologi Museoa de Bilbao.

2.1 Trabajo de gabinete

Los restos de aves analizados han sido identificados taxonómicamente siguiendo los trabajos de Kraft (1972), Jánossy (1983a), Tomek y Bocheński (2000) y Bocheński y Tomek (2009). Y mediante la utilización de colecciones osteológicas de referencia (UNIZAR, Estación Biológica de Doñana). Todos los restos fueron fotografiados y medidos con la ayuda de un calibre digital (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX, Japan, con una precisión teórica de 0,01 mm). El estado de los restos ha sido analizado con el objetivo de inferir el origen de las acumulaciones, también han sido analizados en busca de marcas de digestión, corte, etc.

2.2 Abreviaturas

Abi: Abittaga; Axl-I: Axlor-Nivel I; Axl-IV: Axlor-Nivel IV; Axl-V: Axlor-Nivel V; Kos: Koskobilo; Atx: Atxuri 1.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Un total de 128 restos de aves pertenecientes a 26 taxones diferentes han sido analizados (**Tab. 1**). A pesar de que ninguna de las colecciones superaba el medio centenar de restos y que muchos de ellos no han podido ser determinados a nivel de especie debido a su conservación, todas las asociaciones presentan un mínimo de 8 taxones diferentes.

	Aves indet.	Anseriformes indet.	<i>Gyps fulvus</i>	<i>Aquila chrysaetos</i>	Falconiformes indet.	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Lagopus muta</i>	<i>Perdix perdix</i>	<i>Lynurus tetrix</i>	Columbiformes indet.	<i>Columba livia/oenas</i>	Passeriformes indet.	Alaudidae indet.	<i>Alauda</i> sp.	<i>Miliaria calandra</i>	<i>Sturnus</i> sp.	<i>Turdus</i> sp.	<i>Turdus viscivorus</i>	Corvidae indet.	<i>Corvus</i> sp.	<i>Corvus corax</i>	<i>Corvus monedula</i>	<i>C. monedula/P. graculus</i>	<i>Pyrrhocorax</i> sp.	<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	<i>Pyrrhocorax graculus</i>	TOTAL
Abittaga	4	1									1	8							2		1	2	1	12		32	
Axlor	2			3	2							2			4					1	1			3		18	
Koskobilo	10						1	1	3	1	1	2	1						3						2	25	
Atxuri I	5		10		1						1	8		1	1	3	2	1	4			3	3		10	53	
TOTAL	21	1	10	3	1	2	1	1	3	1	3	20	1	1	1	7	2	1	9	1	1	4	5	4	22	2	128

Tab. 1: Restos de aves recuperados en los cuatro yacimientos. Expresado en NISP (Número de restos identificados).

3.1 Sistemática

3.1.1. Orden Anseriformes Wagler, 1831

Anseriformes indet.

Material: un carpometacarpo izquierdo distal (Abi)

3.1.2 Orden Accipitriformes Vieillot, 1816

3.1.2.1 Familia Accipitridae Vieillot, 1816

Género *Gyps* Savigny, 1809

Gyps fulvus (Hablizl, 783)

Buitre leonado/Sai arre

Material: **Atx**: cuatro falanges (**Fig. 2b**), tres falanges ungueales (**Fig. 2c**), falange alular (**Fig. 2a**), tarsometatarso distal izquierdo (**Fig. 2d**).

Distribución y hábitat actual: el buitre leonado aparece actualmente en el sur de Europa y norte de África, anida en acantilados y picos de montañas (Svensson *et al.*, 2010). Durante el Pleistoceno Superior sin embargo se registra en áreas mucho más al norte. Se ha propuesto que esta distribución más septentrional podría deberse a la mayor disponibilidad de carcasas para carroñear, más que diferencias en el hábitat (Holm & Svenning, 2014).

En el registro del Pleistoceno Superior del norte de la península ibérica se ha registrado en Santimamiñe (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002), Aguilón P-7 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016b), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b) y Llonin (Capítulo 7).



Fig. 2: Restos de aves procedentes del yacimiento de Atxuri 1: **a)** *Gyps fulvus*, falange alular, vista ventral; **b)** *Gyps fulvus*, falange, vista dorsal; **c)** *Gyps fulvus*, falange ungueal, vista lateral; **d)** *Gyps fulvus*, tarsometatarso izquierdo, vista dorsal; **e)** *Corvus monedula*, húmero derecho, vista caudal; **f)** *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, húmero derecho, vista caudal; **g)** *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, ulna izquierda, vista ventral; **h)** *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, carpometacarpo izquierdo, vista ventral. La escala mide 1cm.

Género *Aquila* (Brisson, 1760)

Aquila chrysaetos Linnaeus 1758

Águila real/Arrano beltz

Material: **Axl-IV:** fémur proximal izquierdo IV, falange. **Axl-V:** tibiotarso distal izquierdo (**Fig. 6e**).

Distribución y hábitat actual: el águila real aparece actualmente en la península ibérica, situando sus zonas de cría en áreas montañosas y de bosque (Svensson *et al.*, 2010). En el Pleistoceno Superior del norte de la península ha sido registrada en Amalda (Eastham, 1989b), Santimamiñe (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002), Aguilón P-7 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016b) y Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017) entre otros yacimientos.

3.1.3 Orden Falconiformes Sharpe, 1874

Falconiformes indet.

Material: **Atx:** falange.

3.1.3.1 Familia Falconidae Leach, 1820

Género *Falco* Linnaeus, 1758

Falco tinnunculus Linnaeus, 1758

Cernícalo vulgar/Belatz gorri

Material: **Axl-I:** coracoides izquierdo, húmero izquierdo (**Fig. 3a**).

Distribución y hábitat: el cernícalo vulgar habita actualmente casi toda Europa. Habita principalmente en áreas abiertas y llanuras (Svensson *et al.*, 2010). Su presencia se ha registrado en otros yacimientos del final del Pleistoceno de la zona, como Erralla (Eastham, 1985), Amalda (Eastham, 1989b), Santimamiñe (Elorza, 1990) y Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017).

3.1.4 Orden Galliformes Temminck, 1820

3.1.4.1 Familia Phasianidae Horsfield, 1821

Género *Lagopus* Brisson, 1760

Lagopus muta Montin, 1781

Perdiz nival/Eper zuri

Material: **Kos:** tarsometatarso derecho (**Fig. 4b**).

Distribución y hábitat: la perdiz nival habita actualmente en áreas de Escandinavia, aunque se conservan poblaciones relictas en zonas de alta montaña más al sur, como en los Alpes y los Pirineos (Svensson *et al.*, 2010). Esta especie experimentó una gran expansión de su hábitat durante el Pleistoceno, siendo su registro más al sur el yacimiento de Jarama II (Sánchez-Marco, 2004). En el norte de la península se ha registrado en Urriaga, Aitzbitarte, Lumentxa (Elorza, 1990), Ermitia (Elorza, 1993) y El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b).

Género *Perdix* Brisson, 1760

Perdix perdix Linnaeus, 1758

Perdiz pardilla/Eper gris

Material: **Kos:** tarsometatarso distal derecho (**Fig. 4c**).

Distribución y hábitat: la perdiz pardilla habita actualmente la región eurosiberiana de Europa, criando en zonas de pastos preferiblemente a unos 1000 metros sobre el nivel del mar (Svensson *et al.*, 2010). Su hábitat se extendía hacia zonas más meridionales durante el Pleistoceno Superior (Sánchez-Marco, 2018b). Se trata de un taxón bastante común en el Pleistoceno Superior europeo (Tyrberg, 2007), habiéndose registrado por ejemplo en Santimamiñe, Urriaga, Aitzbitarte, (Elorza, 1990), y Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018).

Género *Lyrurus* Linnaeus, 1758

Lyrurus tetrrix Linnaeus, 1758

Gallo lira/Lira oilar



Fig. 3: Restos de aves procedentes del yacimiento de Axlor: **a)** *Falco tinnunculus*, húmero izquierdo, vista caudal; **b)** *Sturnus* sp., húmero izquierdo, vista caudal; **c)** *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, fémur derecho, vista posterior. La escala mide 1cm.

Material: **Kos:** tarsometatarso derecho (**Fig. 4a**), tarsometatarso izquierdo, carpometacarpo distal izquierdo.

Distribución y hábitat: el gallo lira actualmente no habita la península ibérica. Aparece en zonas más al norte, habitando áreas principalmente abiertas (Svensson *et al.*, 2010). En el Pleistoceno Superior si aparece en zonas del norte de la península. Se ha registrado en Urtiaga (Elorza, 1990), Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005) y Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018).

3.1.5 Orden Columbiformes Latham, 1790

Columbiformes indet.

Material: **Kos:** coracoides izquierdo.

3.1.5.1 Familia Columbidae Leach, 1820

Género *Columba* Linnaeus, 1758

Columba livia Gmelin, 1789/ *Columba oenas* Linnaeus, 1758

Paloma bravía; Paloma zurita/Haitz-uso; txoloma

Material: **Abi:** ulna derecha completa; **Kos:** carpometacarpo derecho; **Atx:** húmero derecho.



Fig. 4: Restos de aves del yacimiento de Koskobilo: **a)** *Lyrurus tetrrix*, tarsometatarso derecho, vista dorsal; **b)** *Lagopus muta*, tarsometatarso derecho, vista dorsal; **c)** *Perdix perdix*, tarsometatarso derecho, vista dorsal. La escala mide 1cm.

Distribución y hábitat: tanto la paloma bravía como la paloma zurita se encuentran actualmente en la península ibérica. La paloma zurita cría en zonas de acantilados o cuevas, y la paloma bravía tiene más preferencia por ambientes boscosos, aunque también puede criar en acantilados (Svensson *et al.*, 2010). La similitud de tamaño entre ambas especies hace muy difícil, en ocasiones imposible su distinción. Los restos asignados a *Columba livialoenas* son muy comunes en el norte de la península, apareciendo entre otros en: Abric Romani (Sánchez-Marco, 2004), Cova del Gegant (Sánchez-Marco, 2004), Brechas de la Cantera de l'Altissent, Cueto de la Mina, Valdegoba, Cueva del Toll (Sánchez-Marco, 2005) y Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017).

3.1.6 Orden Passeriformes Linnaeus, 1758

Passeriformes indet.

Material: **Abi:** dos fragmentos de coracoides, carpometacarpo derecho, carpometacarpo izquierdo, fragmento de tibiotarso, ulna derecha completa, ulna derecha distal, ulna izquierda distal; **Axl-I:** ulna derecha, carpometacarpo izquierdo; **Kos:** húmero derecho, húmero distal izquierdo; **Atx:** húmero derecho, húmero izquierdo, húmero distal izquierdo, ulna izquierda, fémur derecho, fémur izquierdo, tibiotarso izquierdo, tarsometatarso izquierdo.

3.1.6.1 Familia Alaudidae Vigors, 1825

Alaudidae indet.

Material: **Kos:** húmero derecho.

Género *Alauda* Linnaeus, 1758

Alauda sp.

Material: **Atx**: húmero izquierdo.

3.1.6.2 Familia Emberizidae Vigors, 1831

Género *Miliaria* Brehm, 1831

Miliaria calandra Linnaeus, 1758

Triguero/Gari-bergantza

Material: **Atx**: húmero derecho.

Distribución y hábitat: el triguero es común actualmente en la península, habita zonas abiertas con arbolado disperso (Svensson *et al.*, 2010). Se ha registrado en La Riera (Eastham, 1986b), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Cova del Gegant, Higuieruelas y Valdegoba (Sánchez-Marco, 2004).

3.1.6.3 Familia Sturnidae Rafinesque, 1815

Género *Sturnus* Linnaeus, 1758

Sturnus sp.

Estornino/arabazozo

Material: **Axl-I**: dos húmeros izquierdos (**Fig. 3b**), húmero proximal izquierdo, ulna izquierda; dos húmeros derechos, húmero izquierdo.

3.1.6.4 Familia Turdidae Rafinesque, 1815

Género *Turdus* Linnaeus, 1758

Turdus sp.

Material: **Atx**: dos humerus derechos.

Turdus viscivorus Linnaeus, 1758

Zorzal charlo/garraztarro

Material: **Atx**: húmero derecho.

Distribución y hábitat: el zorzal charlo es actualmente común en Europa. Habita en zonas de arboledas abiertas o agrupaciones de coníferas (Svensson *et al.*, 2010). Ha sido registrado en el Pleistoceno Superior de Urtiaga, Aitzbitarte (Elorza, 1990), L'Arbreda (García i Petit, 2002) y la Cova del Gegant (Sánchez-Marco, 2004) entre otros.

3.1.6.5 Familia Corvidae Vigors, 1825

Corvidae indet.

Material: **Abi:** ulna derecha distal, fragmento de radio proximal; **Kos:** húmero derecho, carpometacarpo derecho, fémur derecho; **Atx:** coracoides izquierdo, ulna izquierda, ulna distal izquierda, tarsometatarso proximal derecho.

Género *Pyrrhonorax* Tunstall, 1771

Pyrrhonorax sp.

Material: **Abi:** fragmento de tarsometatarso proximal derecho.

Pyrrhonorax pyrrhonorax Linnaeus, 1758

Chova piquirroja/belatxinga mokogorri

Material: **Abi:** coracoides izquierdo (**Fig. 5a**), carpometacarpo derecho, carpometacarpo izquierdo, húmero proximal izquierdo, dos ulnas derechas (**Fig. 5b,c**), ulna distal derecha, fragmento de radio proximal, dos fémures derechos, un fémur izquierdo (**Fig. 5d**). **Axl-I:** húmero izquierdo, húmero proximal izquierdo, fémur derecho (**Fig. 3c**). **Atx:** coracoides izquierdo, dos carpometacarpos derechos, carpometacarpo izquierdo (**Fig. 2h**), dos húmeros derechos (**Fig. 2f**), ulna izquierda (**Fig. 2g**), fémur derecho, tibiotarso izquierdo, tarsometatarso izquierdo.

Distribución y hábitat: la chova piquirroja habita el sur de Europa, cría en zonas de acantilados y cuevas (Svensson *et al.*, 2010). Se trata de una de las especies más comunes en el Pleistoceno Superior europeo (Tyrberg, 2007). Su hábitat experimentó expansiones tanto en periodos cálidos como fríos durante esa época (Holm & Svenning, 2014). Restos de este taxón han sido hallados en Aitzbitarte, Ermitia, Urtiaga (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002) Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), cueva B-8 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b), Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018), Axlor (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b) y Llonin (Capítulo 7) entre otros muchos.

Pyrrhonorax graculus (Linnaeus, 1758)

Chova piquigualda/belatxinga mokohori

Material: **Kos:** coracoides izquierdo, ulna derecha.

Distribución y hábitat: la chova piquigualda aparece actualmente en el sur de Europa, aunque confinada a zonas de mayor altura que *P. pyrrhonorax* (Svensson *et al.*, 2010), por ello su presencia se ha utilizado como indicadora de climas fríos. Como ocurre con la chova piquirroja, la chova piquigualda es prácticamente cosmopolita durante el final de Pleistoceno, y su uso como indicadora de climas fríos debe hacerse con cautela, ya que durante esta época parece estar más relacionada con climas templados (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a). Es una especie muy común en el Pleistoceno Superior del norte de la península, habiéndose registrado en Aitzbitarte (Elorza, 1990), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017), Los Batanes (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b) y Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018) entre otros muchos sitios.



Fig. 5: Restos de *Pyrrhocorax pyrrhocorax* procedentes del yacimiento de Abittaga: **a)** coracoides izquierdo, vista ventral; **b)** ulna derecha, vista ventral; **c)** ulna derecha, vista ventral; **d)** fémur izquierdo, vista posterior. La escala es 1cm.

Género *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus sp.

Material: **Axl-1:** fémur distal izquierdo.

Corvus monedula Linnaeus, 1758 / *Pyrrhocorax graculus* (Linnaeus, 1758)

Material: **Abi:** ulna derecha, tibiotarso proximal izquierdo; **Atx:** húmero derecho, húmero izquierdo, ulna izquierda.

Corvus monedula Linnaeus, 1758

Grajilla; Beletxiki

Material: **Abi:** fémur izquierdo; **Atx:** dos húmeros derechos (**Fig. 2e**), escápula derecha.

Distribución y hábitat: la grajilla habita zonas de bosques abiertos o acantilados de toda Europa (Svensson *et al.*, 2010). Es común también en yacimientos del Pleistoceno Superior, como L'Arbreda (García i Petit, 2002), Urtiaga, Aitzbitarte, Arenaza, (Elorza, 1990), Aguilón P-7 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016b), Los Batanes C-4 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b) y Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018).

Corvus corax Linnaeus, 1758

Cuervo grande/Erroi

Material: **Axl-IV:** ulna proximal izquierda (**Fig. 7f**).

Distribución y hábitat: el cuervo es el representante actual más grande de la familia Passeriformes. Aparece actualmente en toda la península, y muestra preferencias hacia bosques, zonas

montañosas o acantilados a la hora de criar (Svensson *et al.*, 2010). Se encuentra en Urtiaga, Aitzbitarte, Santimamiñe (Elorza, 1990), Amalda (Eastham, 1989b) El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b) y Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017) en el Pleistoceno Superior del norte de la península.

3.2 Origen de las acumulaciones

3.2.1 Abittaga

Un total de 32 restos de ave procedentes del yacimiento de Abittaga han sido analizados en este trabajo. Más de la mitad de los restos (18, 56.25%) corresponden a restos de córvido (Corvidae indet., *C. monedula*, *C. monedula/P. graculus* o *P. pyrrhocorax*) (Fig. 6). Tanto los córvidos como las palomas (un resto presente en la asociación) crían comúnmente en zonas de acantilados o cuevas (Svensson *et al.*, 2010). Más de la mitad de los restos de córvidos aparecen completos, el único resto recuperado de *Columba* también aparece completo. Entre los restos sólo identificados a nivel de Aves se ha recuperado un fragmento de cráneo (Fig. 7) y uno de esternón.

Estos datos, junto con la ausencia de rastros de digestión o marcas de corte apuntan a una acumulación natural de córvidos y palomas, relacionada posiblemente con el uso de la cueva como nido por parte de estos grupos. En cuanto al resto de grupos representados, el número de elementos recuperados es demasiado pequeño para poder sacar conclusiones, aunque la presencia de un resto de Anseriforme en la cueva apunta a la predación como origen de la acumulación del mismo.

3.2.2 Atxuri I

De los yacimientos presentados Atxuri I es el que tiene mayor número de restos de aves, un total de 53 restos han sido analizados. El 37,7% de los restos corresponde a córvidos (Corvidae indet., *Corvus monedula*, *Corvus monedula/Pyrrhocorax graculus*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*), el 30% corresponde a Passeriformes de menor tamaño (Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorus*), el 19% de la asociación corresponde a al menos un individuo de buitre leonado (*Gyps fulvus*) (Fig. 6).

La mayor parte de los restos de córvido (18 de un total de 20) aparecen completos, y sin presencia de marcas de corte o digestión. Su número es muy escaso para realizar análisis más profundos, pero podría tratarse de una acumulación de individuos que habitaban la cueva. Lo mismo ocurre con los restos de buitre leonado, en los que no se observan marcas.

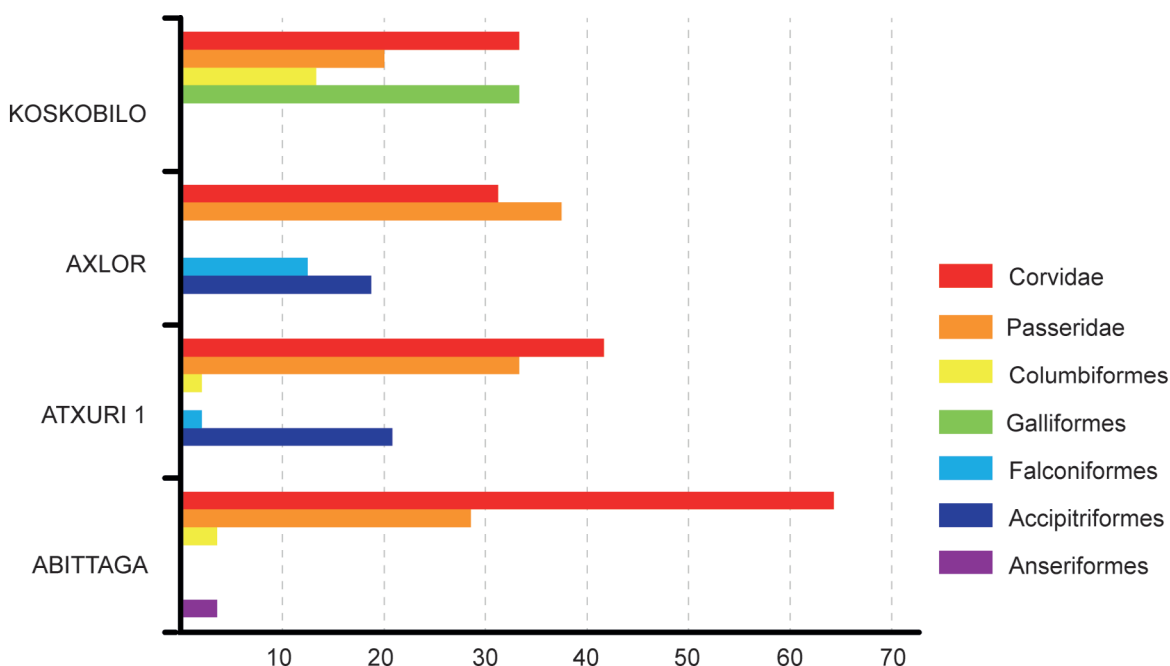


Fig. 6: Abundancia relativa de los diferentes grupos, excluyendo los restos sin identificar. Los datos están expresados en porcentaje: Corvidae incluye: Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* sp., *Corvus monedula*/*Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula* y *Corvus corax*. Passeriformes incluye: Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., y *Turdus viscivorus*. Columbiformes incluye: Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Falconiformes incluye: Falconiformes indet. y *Falco tinnunculus*. Accipitriformes incluye: *Gyps fulvus* y *Aquila chrysaetos*. Anseriformes incluye Anseriformes indet.

3.2.3 Axlor

Dieciocho restos de aves procedentes del yacimiento de Axlor han sido analizados, procedentes de 3 niveles diferentes. 14 restos se han recuperado del nivel I, sin adscripción cultural determinada, y 4 restos han sido recuperados en los niveles IV y V, de origen musteriense (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

Entre los restos del nivel I dominan los passeriformes de pequeño tamaño (6 restos), seguido de los córvidos (4 restos) (**Fig. 6**). Dos restos han sido asignados a cernícalo (*Falco tinnunculus*), y otros dos no han podido ser determinados. El 64% (9 de 14) de los restos del nivel aparecen completos, y sin signos de digestión.

Los restos de ave los niveles musterienses de Axlor son conocidos por presentar marcas de corte, representando la primera evidencia de explotación de aves por neandertales en el área cantábrica. Estas marcas aparecen en la parte proximal de un fémur y en la parte distal de un tibiotarso de águila real (*Aquila chrysaetos*), y en la parte proximal de una ulna de cuervo (*Corvus corax*) (**Fig. 7**) (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b). En estos niveles además se han recuperado restos óseos neandertales (Basabe, 1973; Gómez-Olivencia *et al.*, 2018a).

3.2.4 Koskobilo

Veintiséis restos de aves han sido recuperados en el yacimiento de Koskobilo. 10 de ellos no han podido ser identificados más allá de la categoría de Aves. El grupo mejor representado en este yacimiento son los Galliformes, con 6 restos, seguidos de los córvidos, passeriformes y columbiformes (en ese orden) (**Fig. 6**). El 65% de los restos recuperados está completo, no se observan marcas de digestión ni de corte. El escaso número de fósiles de aves recuperados en el yacimiento hace difícil establecer hipótesis sobre el origen de la acumulación.

3.3 Aproximación paleoambiental

En general los taxones identificados en las asociaciones aparecen actualmente en la zona. Esto, junto al limitado número de restos y los cambios en la distribución de las especies durante el Pleistoceno Superior hace que haya que tomar con cautela la aproximación paleoambiental que se puede extraer de los mismos (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a).

3.3.1 Abittaga

Nueve taxones diferentes se han identificado en el yacimiento de Abittaga: Aves indet., Anseriformes indet., *Columba livia/oneas*, Passeriformes indet., Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Corvus monedula/Pyrrhocorax graculus* y *Corvus monedula*. Todos los taxones habitan actualmente la zona (Svensson *et al.*, 2010).

La chova piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) habita principalmente zonas de pastos de alta montaña con riscos y acantilados costeros (Madge, 2009). Sin embargo durante el Pleistoceno Superior se extendía por casi toda Europa (Tyrberg, 2007). La grajilla (*Corvus monedula*) es un ave típica de arboleda dispersa y acantilados (Madge & de Juana, 2014).

La presencia de estas especies apunta un paisaje con zonas abiertas y arboledas dispersas, no obstante durante el Pleistoceno Superior ambas especies eran muy abundantes en toda Europa, por lo que no permiten extraer más información.

3.3.2 Atxuri I

Catorce taxones se han identificado en la asociación de aves de Atxuri I: Aves indet., *Gyps fulvus*, Falconiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorous*, Corvidae indet., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Corvus monedula/Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula*. Todas estas especies aparecen actualmente en la zona. El triguero (*Miliaria calandra*) habita zonas abiertas y de arbolado disperso (Svensson *et al.*, 2010), el buitre leonado (*Gyps fulvus*) muestra preferencias



Fig. 7: Características tafonómicas de los restos analizados. **a)** Fragmento de cráneo procedente de Atxuri 1; **b)** pico procedente de Abittaa; **c)** húmero encostrado y con manchas negras debidas a mineralizaciones; **d)** húmero procedente de Koskobilo con posibles marcas de picotazos; **e)** fémur y tibiotarso de águila real (*Aquila chrysaetos*) con marcas de corte procedente de Axlor; **f)** ulna de cuervo (*Corvus corax*) con marcas de corte procedente de Axlor. e, f extraídos de Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b.

sobre áreas montañosas. Durante el Pleistoceno Superior su hábitat se extiende a zonas mucho más septentrionales, cambio dirigido más por la presencia de carcasas que por un cambio en el clima (Holm & Svenning, 2014). Debido a la presencia actual de todas las especies en la zona, la asociación apunta a un paisaje similar al actual en el momento de acumulación de los restos.

3.3.3 Axlor

En el yacimiento de Axlor se han recuperado restos pertenecientes a 8 taxones distintos: Aves indet., *Aquila chrysaetos*, *Falco tinnunculus*, Passeriformes indet., *Sturnus* sp., *Corvus* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax* y *Corvus corax*. Todos los taxones identificados habitan en la zona del yacimiento (Svensson *et al.*, 2010). El águila real habita un amplio rango de zonas, desde boscosas y de montaña a áreas planas y abiertas, se ha registrado actualmente a alturas de más de 6200 metros sobre el nivel del mar en el Himalaya (Watson, 2010). El cernícalo (*Falco tinnunculus*) es típico de terrenos abiertos, y el cuervo (*Corvus corax*) tiene preferencia por bosques y zonas de montaña, aunque puede aparecer en gran variedad de hábitats (Svensson *et al.*, 2010). La presencia de todos los taxones en la zona en la actualidad apunta a un paisaje

similar al actual en el momento de la acumulación.

3.3.4 Koskobilo

El yacimiento de Koskobilo presenta 10 taxones de aves diferentes en su asociación fósil: Aves indet., *Lagopus muta*, *Perdix perdix*, *Lyrurus tetrrix*, Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Corvidae indet., *Pyrrhocorax graculus*. De las asociaciones analizadas en este trabajo es la única que tiene análogos actuales, debido a la ausencia de dos especies en la zona actualmente: la perdiz nival (*Lagopus muta*) y el gallo lira (*L. tetrrix*). La perdiz nival es una especie asociada a climas fríos y que actualmente no habita esta región, aunque sí áreas cercanas como los Pirineos (Svensson *et al.*, 2010), es habitual además en el registro paleontológico del norte de la península y del resto de Europa (Tyrberg, 2007; Lagerholm *et al.*, 2017).

El gallo lira no aparece actualmente en zonas cercanas al área de estudio, la zona más cercana que habita esta galliforme actualmente son los Alpes y zonas aledañas (Svensson *et al.*, 2010), y es común en el Pleistoceno Superior de los Pirineos (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). En el norte de la península ibérica el gallo lira está registrado en el MIS5 de Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018), Urtiaga, en los niveles superiores del Pleistoceno Superior (Elorza, 1990) y en Valdegoba (Sánchez-Marco, 2004). Actualmente se asocia a áreas principalmente abiertas (Svensson *et al.*, 2010). Se trata de una especie fuertemente asociada durante el Pleistoceno Superior a áreas frías más septentrionales, con presencia de bosque (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018a). Su presencia en el norte de la península y Pirineos podría corresponder con la presencia de un refugio climático, como otros ya identificados en los Pirineos (López-García *et al.*, 2010a). Estos dos taxones podrían indicar un clima ligeramente más frío que el actual, o con mayor presencia de arbolado, no obstante la escasez de restos no permite lanzar hipótesis más seguras.

4. CONCLUSIONES

Las colecciones de aves fósiles de cuatro yacimientos cuaternarios del norte de la península ibérica han sido analizadas, revelando 128 restos de aves, correspondientes a 26 taxones distintos: Aves indet., Anseriformes indet., *Gyps fulvus*, *Aquila chrysaetos*, Falconiformes indet., *Falco tinnuculus*, *Lagopus muta*, *Perdix perdix*, *Lyrurus tetrrix*, Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorus*, Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* sp. *Corvus monedula/Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula* y *Corvus corax*. Los yacimientos presentan unas asociaciones análogas a las de otros yacimientos de cronologías similares en el País Vasco, donde dominan las chovas (*Pyrrhocorax*), palomas (Columbiformes), y passeriformes, ornitofauna que encaja con la fauna actual de la zona.

El origen de las acumulaciones es difícil de establecer, debido a la escasez de los restos.

En el caso de Abittaa y Atxuri I la acumulación de córvidos podría deberse a la muerte natural de los mismos en las cuevas. En el caso de Axlor las aves procedentes de los niveles musterienses han sido procesadas por neandertales, conformando la primera evidencia de explotación de aves por parte de neandertales en el área del Cantábrico. En cuanto a la aproximación paleoambiental, las asociaciones presentes en los yacimientos de Abittaa, Atxuri I y Axlor son análogas a las que aparecen actualmente en la zona. Sin embargo destaca la presencia en el yacimiento de Koskobilo de perdiz nival (*Lagopus muta*), especie asociada a climas fríos y que actualmente no habita esta región, aunque sí áreas cercanas como los Pirineos. Y de gallo lira (*Lyrurus tetrrix*), única especie del registro aviar aquí estudiado que no aparece actualmente en la península ibérica. Habita actualmente en los Alpes, y es común en el Pleistoceno Superior de los Pirineos. En el norte de la península ibérica está registrado en varios yacimientos, pudiendo haber actuado el área como refugio para la especie cuando el clima comenzó a suavizarse.

Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees

9

En el Capítulo 9 se presentan restos fósiles de aves procedentes de yacimientos de alta montaña del Pirineo de Huesca. Cinco cuevas con restos fósiles de aves se han analizado: La Brecha del Rincon B-9, B-8 (Secús Range), Los Batanes C-4 (Sierra Tendeñera), y C-15 y D-2 (Sistema Lecherines). Sus edades van del Pleistoceno Superior al Holoceno. Al menos 23 taxones se han identificado: Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Rallus aquaticus*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., Passeriformes indet., *Ficedula hypoleuca*, *Ficedula* sp., *Lanius* sp., *Coccothraustes coccothraustes*, *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Corvus monedula*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, y Aves indet. En este trabajo se presenta el registro paleontológico a mayor altura de *C. coturnix*, *B. bonasia*, *C. palumbus* y *C. frugilegus*, y el registro mas al sur de cf. *P. infaustus*. Estos datos ayudan a aumentar el conocimiento sobre las asociaciones de aves del Pirineo en el pasado, poco conocidas en el lado aragonés respecto a la cara francesa.

1. INTRODUCTION

The Quaternary paleontological record in the Aragonese Pyrenees is scarce. Only a few sites have been analyzed in depth: Gabasa (Blasco-Sancho, 1995), Las Fuentes de San Cristóbal (Menéndez-Granda *et al.*, 2009), Millaris (García-González, 2012), Coro Tracito (Rabal-Garcés *et al.*, 2012; Rabal-Garcés, 2013), and La Brecha del Rincón (Rabal-Garcés & Sauqué, 2014, 2015). The scarcity of such papers represents a notable contrast with the large amount of sites analyzed on the French side of the range (Clot & Evin, 1986), which go back to the second half of the 19th century (Philippe, 1852; Milne-Edwards, 1875).

In discussions on the Quaternary avian record, almost all the information comes from the French side of the Pyrenees (Clot & Mourer-Chauviré, 1986; Crégut-Bonnoure *et al.*, 2014; Lebreton *et al.*, 2016) (**Fig. 1**). Bird remains have been studied in Quaternary localities in Spain (Sánchez-Marco, 2005; Guerra *et al.*, 2012; Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016a,b), and also in some localities in the Pyrenees, mostly in the Basque Country (Eastham, 1985; Elorza, 1990), Navarre (Villalta, 1964; Altuna *et al.*, 2002) and Catalonia (García i Petit, 1995, 2002, 2005; Sánchez-Marco, 2002). However, there is only one locality in the Aragonese Pyrenees where the avian assemblage has been analyzed: the Mousterian site of Gabasa I, where a new species of vulture was described (Hernández-Carrasquilla, 2001).

This imbalance in the number of papers on the bird assemblages of the Late Pleistocene and Holocene of the Aragonese Pyrenees makes it difficult, or even impossible, to compare the northern and the southern sides of this important range. The Late Pleistocene was characterized by major climatic changes (Naughton *et al.*, 2016; Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005), and the Pyrenees acted as a refuge for cold taxa during the interglacial periods (López-García *et al.*, 2010a).

The main aim of the present work is to increase what is known about the Spanish side of the Pyrenees, in order to allow comparison between the two sides of the range. To this end, five recently discovered sites have been analyzed (**Fig. 1**): La Brecha del Rincón B-9 cave, the B-8 cave (both belonging to the Secús Range), Los Batanes C-4 cave (Tendeñera Range), and the C-15 and D-2 caves (both belonging to the Lecherines System). As well as adding to our information on Upper Pleistocene and Holocene assemblages, the interest of these new sites is that they are high-lying mountain localities, with altitudes ranging from 1025 (Los Batanes) to 2160 meters above sea level (La Brecha del Rincón). This makes these sites the highest-lying sites above sea level with avian remains in the Pyrenees, and they are among the highest paleontological sites in Europe. Such localities are scarce in the paleontological record due to the logistical difficulties of reaching and analyzing caves at these heights.

2. PYRENEES SITES

Eight new high-lying mountain sites were discovered by the Centro de Espeleología de Aragón (CEA), and the paleontological prospection and excavation were carried out by the Aragosaurus Group headed by R. Rabal-Garcés and V. Sauqué in the summers of 2014 and

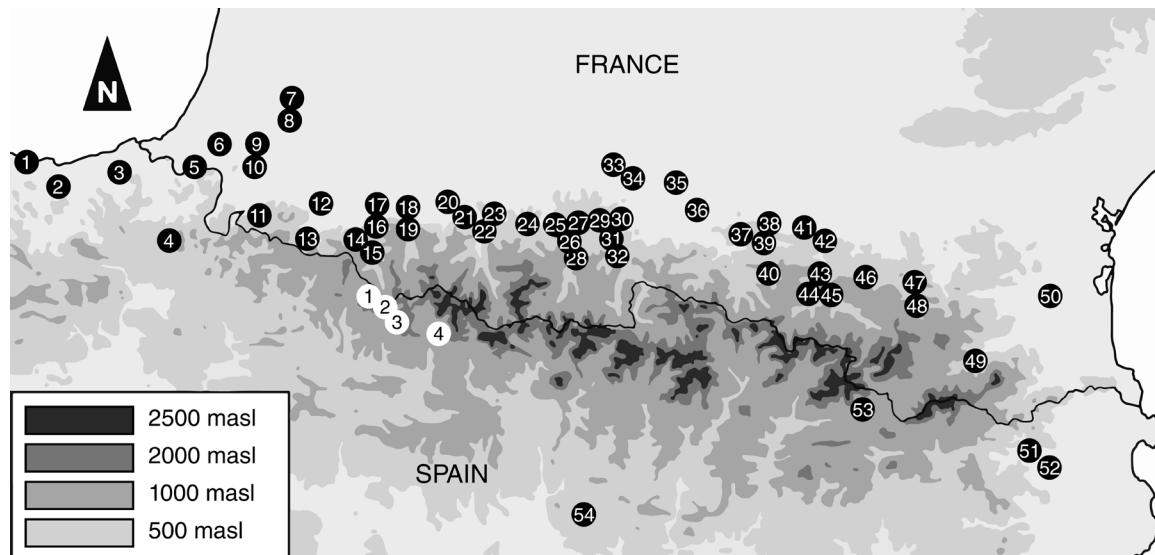


Fig. 1: Sites in the Pyrenees with bird remains. The black dots represent the location of known paleontological sites with avian remains: **1**-Urtiaga (Elorza, 1990); **2**-Erralla (Eastham, 1985); **3**-Abrigo de Aitzbitarte (Elorza, 1990); **4**-Abauntz (Altuna *et al.*, 2002); **5**-Cueva de Berroberria (Villalta, 1964); **6**-Abri Olha (Passemard, 1924); **7**-Grotte Duruthy (Delpech, 1975); **8**-Grotte Bourrouilla (Eastham, 1998); **9**-Isturitz (Bouchud, 1952); **10**-Unikote (Michel, 2005); **11**-Grotte des Sources de la Nive (Clot, 1985b); **12**-Grotte Gatzarria (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **13**-Grotte Uthütti Kotxe punta (Clot, 1985b); **14**-Gouffre PT10 (Clot, 1985b); **15**-Trou 824 du Massif de l'Oueillarraise (Clot, 1985b), Grotte Napia (Clot, 1985b); **16**-Gouffre Couste (Clot, 1985b); **17**-Tutte de Carrelore (Astre, 1947); **18**-Grotte de Junqua (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **19**-Grotte du Bois de la Tournarie (Clot, 1985b); **20**-Grotte de Monrepos (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **21**-Grotte Noëlle (Clot & Mourer-Chauviré, 1986), Gouffre TP11 (Clot, 1985b), Gouffre du Haut de la Coume des Arrats (Clot, 1983), Grotte d'Escurens (Clot, 1983), Porche de la Bouhadere (Clot & Mourer-Chauviré, 1986), Petit Gouffre près du Soum d'Ech (Clot, 1985b), Gouffre Monjoust (Clot, 1983); **22**-Grotte des Chocards (Clot, 1983); **23**-Abri effondre du Calvaire (Clot & Mourer-Chauviré, 1986), Grotte de Castillet (Clot, 1985b), Grotte des Espeluges (Mourer-Chauviré, 1975), Grotte de la Chevre (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **24**-Grande Grotte de Bedat (Clot, 1985a), Grotte d'Aurensan (Bouchud, 1972); **25**-Bois du Cantet (Clot *et al.*, 1984); **26**-Grotte de Labastide (Clot, 1985a); **27**-Grotte de Brebis (Clot, 1985a); Grotte de Lortet (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **28**-Grotte de Couret (Clot, 1985a); **29**-Grotte de Gargas (Bouchud, 1958); **30**-Grotte de Gourdan (Milne-Edwards, 1875); **31**-Puits de Peyreignes (Clot & Mourer-Chauviré, 1986), Grotte de Tibiran (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **32**-Grotte-abri du Moulin (Clot, 1985a), Grotte de Saint Araille (Clot, 1985a); **33**-Grotte Sous la Chapelle de Saint Brice (Clot, 1985a); **34**-Grotte des Rideaux (Saint-Perier, 1924), Grotte des Chiens (Clot, 1985a), Grotte des Harpons (Saint-Perier, 1921), Grotte de Gouërris (Saint-Perier, 1927); **35**-Grotte de Aurignac (Milne-Edwards, 1875); **36**-Grotte de Tarte (Mourer-Chauviré, 1975); **37**-Grotte des Trois Freres (Mourer-Chauviré, 1975); **38**-Mas d'Azil (Vilette, 1983); **39**-Grotte de las Buffios (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); Grotte de Soulabe (Mourer-Chauviré, 1975); Grotte de Malarnaud (Mourer-Chauviré, 1975); **40**-Grotte de Massat (Milne-Edwards, 1875); **41**-Grotte du Portel (Clot & Mourer-Chauviré, 1986); **42**-Tutto de Camayot (Astre, 1939); **43**-Abri Rhodes (Delpech, 1975); **44**-Grotte de la Vache (Koby, 1957); **45**-Grotte des Eglises (Delpech, 1975); **46**-Grotte de las Morts (Astre, 1942); **47**-Cauna de Belvis (Vilette, 1983); **48**-Abri de Dourgne (Vilette, 1983); **49**-Grotte d'Embullla (Vilette, 1983); **50**-Grotte Noire (Vilette, 1983), Grotte l'Arago (Mourer-Chauviré, 1975); **51**-Cova d'els Colls (Garcia i Petit, 2005); **52**-Cueva Davant Pau (Garcia i Petit, 1995), L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002), Reclau Viver (Garcia i Petit, 2002); **53**-Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2002); **54**-Gabasa (Hernández-Carrasquilla, 2001). The white dots represents the location of the new sites presented in this work. **1**-La Brecha del Rincón (B-9) and B-8 caves; **2**-D-2 cave; **3**-C-15 cave; **4**-Los Batanes (C-4) cave.

2015. Five of these sites revealed an accumulation of bird remains (**Fig. 1**). In the following sections these sites are described, and the data are summarized in **Table 1**.

Site	System	UTM Coordinates	m a.s.l.	Age	Faunal assemblage	Bird NISP
Brecha del Rincón B-9	Secús Range	30T692325 4741634	2160	?	<i>Ursus arctos</i> , <i>Plecotus</i> sp., <i>Myotis blythii</i> , <i>Myotis myotis</i> , <i>Myotis</i> sp., Vespertilionidae indet., Chiroptera indet.	16
B-8	Secús Range	30T692268 4741559	2130	7797±126 BP	<i>Ursus arctos</i> , <i>Capra pyrenaica</i> , <i>Arvicola sapidus</i> , <i>Chionomys niivalis</i> , <i>Microtus arvalis</i> , <i>Plecotus</i> sp., Mammalia indet., Ophidia indet., Gasteropoda indet.	83
Los Batanes C-4	Tendeñera Range	30T720189 4726799	1025	15234±223 BP	<i>Capra pyrenaica pyrenaica</i> , <i>Rhinolophus euryale</i> , <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> , <i>Myotis</i> cf. <i>nattereri</i> , cf. <i>Miniopterus</i> , Vespertilionidae indet.	12
C-15	Lecherines System	30T702023 4734312	1751	?	<i>Ursus arctos</i>	16
D-2	Lecherines System	30T700772 4735666	1978	Subactual	<i>Capra pyrenaica</i> , <i>Myotis bechstenii</i> , <i>Myotis mystacinus</i> , <i>Plecotus</i> sp.	8

Tab. 1: New sites data. m a.s.l.: meters above sea level; NISP: number of identified specimens.

2.1 Secús Range

The Secús Range is an east-west aligned mountain chain, located in the westernmost part of the Aragonese Pyrenees; it reaches 2514 m a.s.l. (Puntal de Secús). Two caves with avian remains were discovered in this range: La Brecha del Rincón (B-9) and the B-8 cave, both located in Hecho (Huesca, Spain). These caves are among the highest-lying paleontological sites in Europe, and they are the highest paleontological sites with analyzed bird remains in the Pyrenees (Fig. 1).

2.1.1 La Brecha del Rincón (B-9)

The cave La Brecha del Rincón (30T 692325 4741635), henceforth B-9, is a karst cave that opens at 2160 m a.s.l. (Fig. 1). It is more than 2.5 km in length and has an altitude difference of more than 250 m (Fig. 2). The main objective of the paleontological prospection in the B-9 cave was to find bear and bat remains (Sauqué *et al.*, 2015; Galán *et al.*, 2015).

Three different points of the cave were prospected (Fig. 2). In the “Sant gallery”, situated 150 m from the cave entrance (Fig. 2a), postcranial remains assigned to *Ursus* cf. *deningeri* were recovered, most of them on the surface. A sample was dated using aminoacid racemization, giving an age of ca. 135800 BP. These are the highest altitude cave-bear remains recovered in the Iberian Peninsula (Rabal-Garcés & Sauqué, 2015). Surface prospections were carried out in the area closest to the opening of the cave (Fig. 2b), where bear traces (beds) (Sauqué *et al.*, 2016b) were found.

Near the opening of the cave a small survey (1 square meter) (Fig. 2c) of the sediment revealed some vertebrate remains. The sediment was also washed and sieved. Remains of *Plecotus* sp., *Myotis myotis*, *Myotis* sp., Vespertilionidae indet., Chiroptera indet. (Galán *et al.*, 2015), and isolated remains of *Ursus arctos* were recovered. The sixteen avian remains analyzed in the present work come from this point. There is no absolute dating of this deposit, but the conservation of the remains, along with the nature of the association (the presence of *U. arctos*) point to a Holocene or Late Pleistocene age (Sauqué *et al.*, 2015).

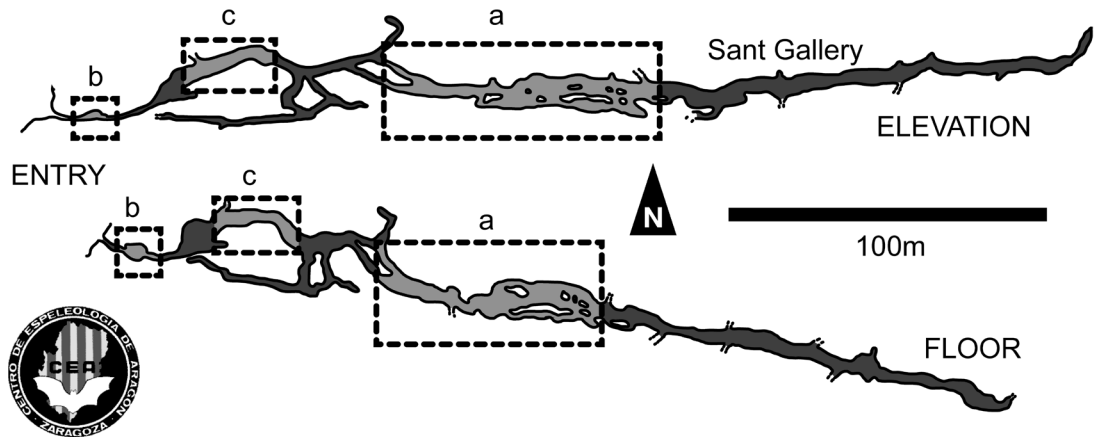


Fig. 2: La Brecha del Rincon B-9 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. **a)** Area of recovering of *Ursus cf. deningeri*; **b)** area of recovering of chiropters remains; **c)** area where the bird remains were recovered, along with chiropters and *U. arctos* remains. Topography provided by the CEA.

2.1.2 B-8 cave

The B-8 cave is a small cave close to B-9 (30T 692268 4741560), lying at an altitude of 2130 m a.s.l. (**Fig. 1**). It consists of a horizontal passage 10 m in length, which drops 5 m at its end where a hole of 3 m diameter is located (**Fig. 3**). Fossiliferous sediment was found in the horizontal passage as well as at the bottom of the hole, where remains were much more abundant. More than one hundred large vertebrate remains were recovered (belonging to *Ursus arctos* and *Capra pyrenaica pyrenaica*) (Sauqué *et al.*, 2015). 20 kg of sediment were washed and sieved, revealing the presence of *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Microtus arvalis*, *Plecotus* sp., *Ophidia* indet., and *Gastropoda* indet. The 83 avian remains analyzed here were recovered from the sediment in the hole. A bear sample was 14C AMS, yielding an age of 7797 ± 126 BP (García-Vázquez *et al.*, 2016).

2.2 Tendeñera Range

The Tendeñera Range forms a crest between the rivers Ara and Gállego. The height of the ridge varies between 2000 and 2800 m a.s.l. It is formed by folded Tertiary and Cretaceous rocks (Serrano & Cañadas, 1995), and the analyzed site opens in Maastrichtian limestones.

2.2.1 Los Batanes cave (C-4)

Los Batanes (C-4) is a small cave located in the municipality of Biescas (30T 720188 4726800) (**Fig. 1**). It opens at an altitude of 1025 m a.s.l. It is formed by a system of pressure tubes, at the bottom of which the fossil remains were found (**Fig. 4**). The remains were excavated, and the sediment was washed and sieved in order to recover the small vertebrate

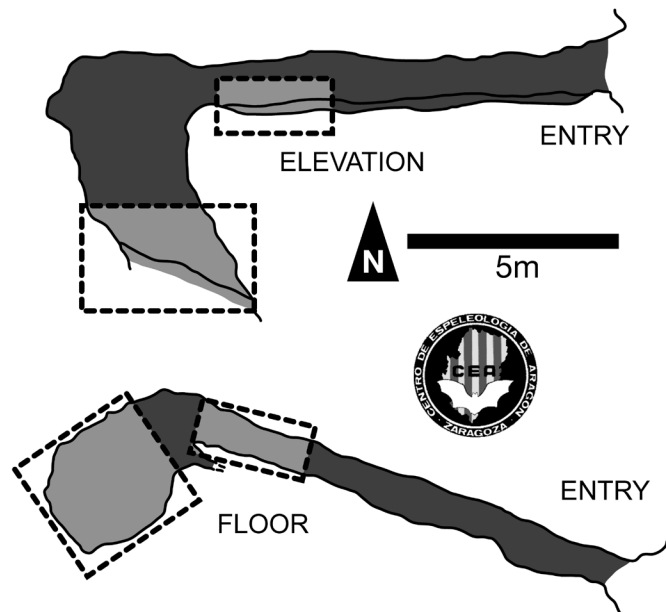


Fig. 3: B-8 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. Topography provided by the CEA.

remains. Several hundred fossils of Pyrenean wild goat (*Capra pyrenaica pyrenaica*) were recovered, together with remains of *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis* sp., cf. *Miniopterus schreibersii*, and Vespertilionidae indet. (Galán *et al.*, 2018).

The sediment was sealed by a calcareous crust with some bones enshrined in it. One of these bones, classified as *C.p. pyrenaica* provided a radiometric age of 13507-13061 years cal BC with the probability of 95.4% (2σ) (15234 ± 223 cal BP) (lab. ref. Pz-75800). This suggests that the deposit was formed in the uppermost part of the Pleistocene, just before the transition to the Holocene, a moment of important climatic changes (Bartolomé *et al.*, 2015). Twelve bird remains were recovered from the site.

2.3. Lecherines system

The Lecherines Karst System opens on the south side of the Lecherines Peak. The entrances to the caves are located between 1870 and 2100 m a.s.l. The landscape is dominated by the Marboré Sandstones Formation (Upper Cretaceous) and the karstified Salarons Limestones and Dolostones (Paleocene) (Cuchi *et al.*, 2015).

2.3.1 C-15 cave

The C-15 site is located close to the Canfranc International Railway Station (30T 702022 4734313) (**Fig. 1**). It is a small cave composed of four holes of different diameters (ranging from 1.5 m to 3.5 m) (**Fig. 5**) filled with sediment and rocks; it opens at an altitude of 1751 m a.s.l. Remains of *Ursus arctos* and a goat (which is currently under analysis) were found (Sauqué *et al.*, 2015). Some small-vertebrate remains were also recovered, one from the

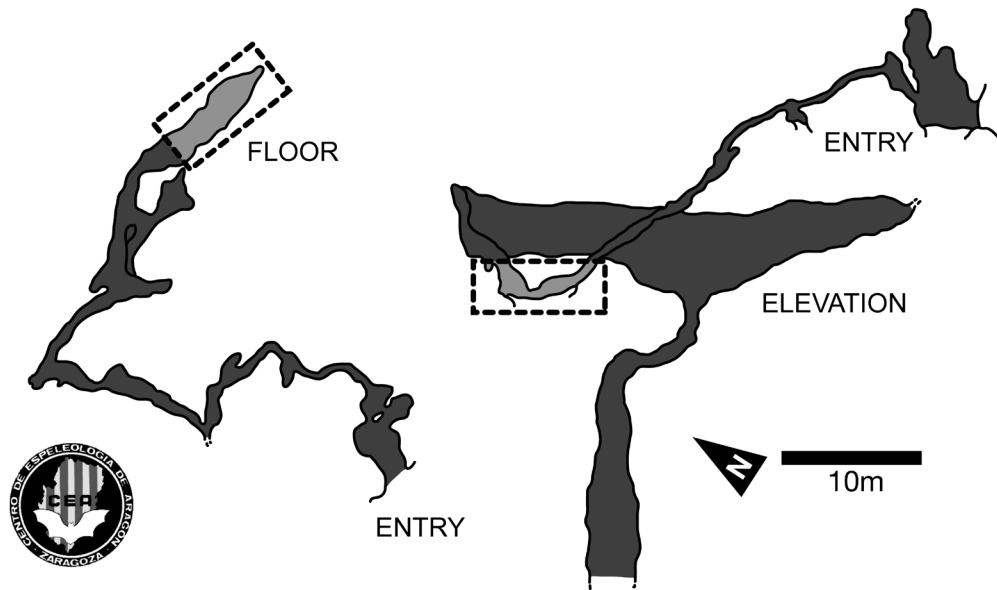


Fig. 4: Los Batanes C-4 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. Topography provided by the CEA.

bear hole (**Fig. 5a**) and 15 remains of at least two individuals from the entrance gallery (**Fig. 5b**).

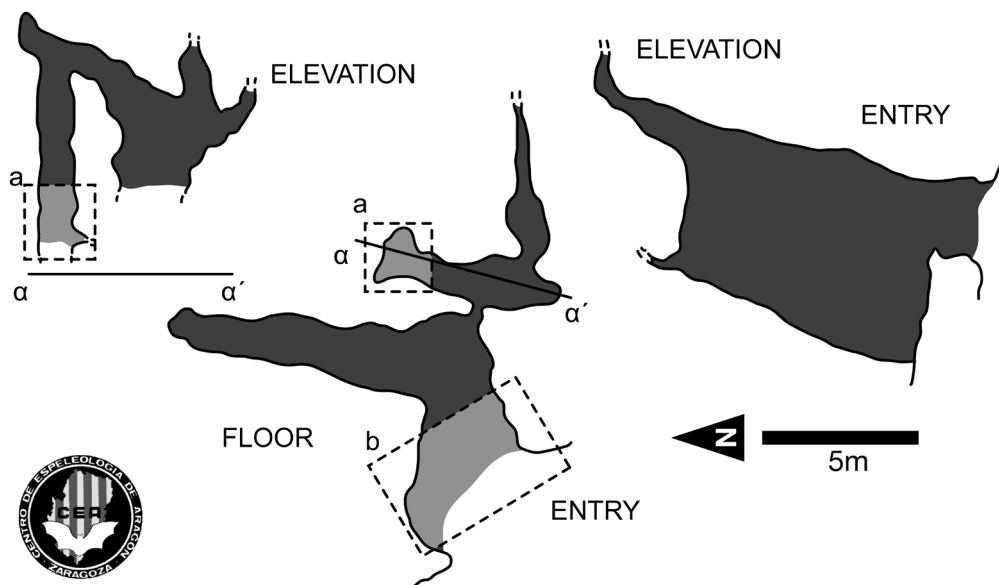


Fig. 5: C-15 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. Topography provided by the CEA.

2.3.2 D-2 cave

The D-2 cave is also located close to the Canfranc International Railway Station (30T 700772 4735667), opening at an altitude of 1978 m a.s.l. (**Fig. 1**). Small and large vertebrate remains were recovered from the surface of the cave (**Fig. 6**).

Some remains belonging to *Capra pyrenaica pyrenaica* were found, but could not be dated. However, the accumulation seems to be subactual (Sauqué *et al.*, 2015). Eight avian remains were recovered, and these are analyzed here.

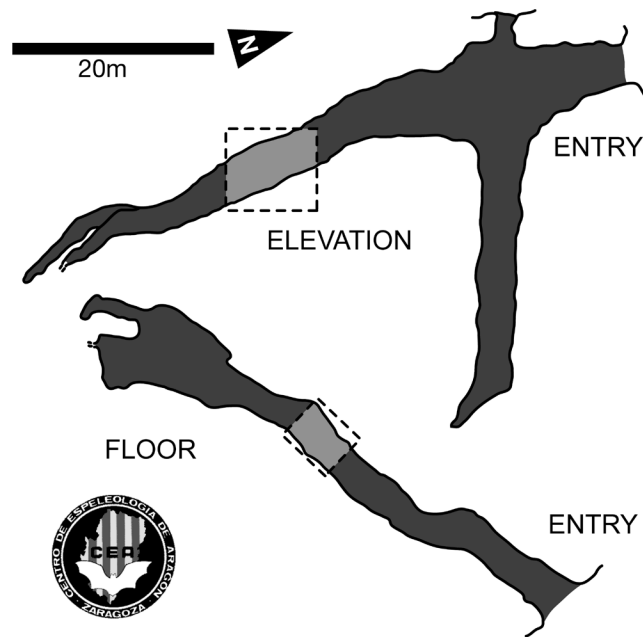


Fig. 6: D-2 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. Topography provided by the CEA.

3. MATERIAL AND METHODS

3.1. Field work

The recovery of the samples required speleological techniques which varied with the accessibility of each site (mostly conditioned by the difficulty of access, altitude and the topography of the caves). The fossils from the B-9 site were recovered close to the entrance of the cave by applying a 1 square meter grid on the infill (**Fig. 2c**). In the C-15 cave the remains were taken from two different points (**Fig. 5**). In the B-8, Los Batanes and D-2 caves, all the remains were recovered within a small area (**Fig. 3, 4, 5**). To recover the smallest remains, the sediment was processed by the water-screening techniques explained above (Sauqué *et al.*, 2015). Superimposed 10.5 and 0.5 mm mesh screens were used in order to remove the matrix attached to the fossils. The results of the screening are concentrates from which the fossils are subsequently obtained in the laboratory work.

3.2. Laboratory work

The laboratory work was carried out in the Paleontology Section of the Earth Sciences Department of the University of Zaragoza. The bird remains were recovered from the concentrates by picking them out. A stereo microscope (Olympus trinocular SZ61) with a digital camera attached was used. Then the bird-bone remains were separated from those of other small vertebrates and systematically analyzed.

In analyzing the paleontological record of the identified species, the works of Tyrberg (2007) and Clot and Mourer-Chauviré (1986) were used. The general nomenclature used here is that of Baumel (1993); for the passerine it is humerus Jánossy (1983a). The identification keys are those from Jánossy (1983a), Moreno (1985), Cohen and Serjeantson (1996), Kraft (1972), Tomek and Bocheński (2000, 2009), and Bocheński and Tomek (2009). The reference collections were those of the Natural Sciences Museum of the University of Zaragoza, and further information was acquired in visits to the University of Ferrara, the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris, and the Estación Biológica de Doñana-CSIC of Seville. The analyzed material is deposited in the Natural Science Museum of Zaragoza (Canudo, 2018).

3.3. Abbreviations

Institutional: MPZ-Museo Paleontológico de Zaragoza, Zaragoza, Spain. CEA-Centro de Espeleología de Aragón.

Field work labels and geographical abbreviations: B-9-Brecha del Rincón B-9 (Secús Range), BA-Los Batanes C-4 (Tendeñera Range). NISP: Number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals.

4. TAPHONOMIC REMARKS

The state of the remains was analyzed in order to ascertain the origin of the accumulation. Despite there being five different sites, the general conservation of the remains is very similar. There is a high percentage of complete bones, and even the most fragile elements of the skeleton (such as the cranium or the synsacrum) are recorded (**Fig. 7a**). Some of the remains show scavenging marks (**Fig. 7b**), which are probably not due to the accumulating agent, but to a rodent using the carcass (Fernández-Jalvo & Andrews, 2016).

No digestion marks were found on the remains, ruling out carnivores as the main accumulating agents of the sites (Andrews, 1990). The individual rook recovered in the C-15 cave shows punctures (**Fig. 7c**) that point to the action of a bird of prey as the accumulator (Bocheński *et al.*, 2017).

There is only one site with a number of remains high enough to apply more specific taphonomic analysis, the B-8 cave (NISP: 83). The percentage of whole bones was calculated, taking into account the scapula, coracoid, humerus, ulna, radius, carpometacarpus, femur, tibiotarsus and tarsometatarsus (Bocheński, 2005). Complete elements represent 59% of the total, whereas the incomplete bones represent 41% (**Fig. 7d**). The possible influence of scavenging and trampling on the remains must be taken into account in considering the presence of incomplete bones. The results thus suggest the action of a diurnal bird of prey (its uneaten food remains) (Bocheński, 2005). To establish the ratio of Wing to Leg elements (Ericson, 1987), the ratio between the humerus, ulna and carpometacarpus and the femur, tibiotarsus and tarsometatarsus was calculated (**Fig. 7e**).

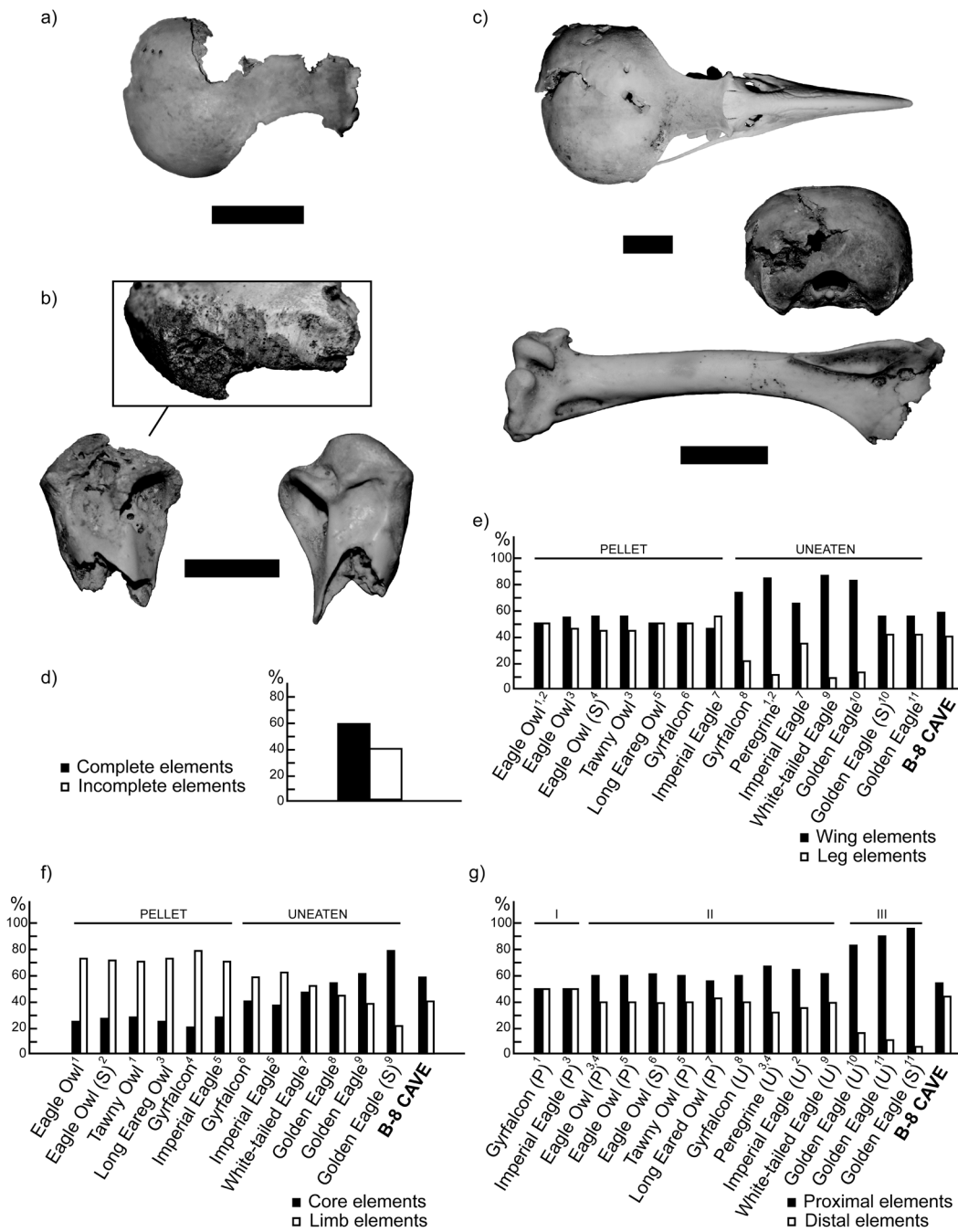


Fig. 7: Taphonomical remarks. **a)** Cranial remains from B-8 cave, belonging to an indeterminate bird; **b)** scavenging marks in a left humerus, the right humerus is not affected. From B-8 cave, belonging to *L. muta*; **c)** punctures in a cranium and a right humerus from C-15 cave, both belonging to *C. frugilegus*; **d)** proportion between complete and incomplete bones in the B-8 Cave; **e)** proportion between the total number of wing to leg elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Laroulandie, 2000; 2-Laroulandie, 2002; 3-Bocheński *et al.*, 1993; 4-Bocheński & Nekrasov, 2001; 5-Bocheński & Tomek, 1994; 6-Bocheński *et al.*, 1998; 7-Bocheński *et al.*, 1999; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlikovsky, 1996; 10-Bramwell *et al.*, 1987; 11-Bocheński *et al.*, 1999), Extracted from Bocheński (2005); **f)** Proportion between the total number of core to limb elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Bocheński *et al.*, 1993; 2-Bocheński & Nekrasov, 2001; 3-Bocheński & Tomek, 1994; 4-Bocheński *et al.*, 1998; 5-Bocheński *et al.*, 1997; 6-Bocheński & Tornberg, 2003; 7-Mlikovsky, 1996; 8-Bocheński *et al.*, 1999; 9-Bramwell *et al.*, 1987), extracted from Bocheński (2005); **g)** proportion between the total number of proximal to distal elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Bocheński *et al.*, 1998; 2-Bocheński *et al.*, 1997; 3-Laroulandie, 2000; 4-Laroulandie, 2002; 5-Bocheński *et al.*, 1993; 6-Bocheński & Nekrasov, 2001; 7-Bocheński & Tomek, 1994; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlikovsky, 1996; 10-Bocheński *et al.*, 1999; 11-Bramwell *et al.*, 1987), extracted from Bocheński (2005).

The results (59% wing; 41% leg) again suggest the pellets of an owl or the uneaten remains of diurnal birds of prey. The ratio between core and limb elements (Bramwell *et al.*, 1987) was also calculated (**Fig. 7f**); in this case, the high percentage of limb elements (82%) points to an accumulation due to pellets. A further analysis applied to the sample was the ratio between proximal and distal elements (Bocheński & Nekrasov, 2001), comparing scapula, coracoid, humerus, femur and tibiotarsus with ulna, radius, carpometacarpus and tarsometatarsus (**Fig. 7g**). The results indicate the second group of predators described by these authors. This group includes owl pellets and uneaten food remains of certain diurnal birds of prey. All the taphonomic results points in the same direction, in that the accumulation in the B-8 cave seems to have been produced by owl pellets or the uneaten food remains of a diurnal bird of prey. The presence of post-depositional phenomena such as scavenging or trampling on the remains must also be taken into account. Moreover, the low number of remains used in the analysis makes it essential that the results should be taken with caution.

5. RESULTS AND DISCUSSION

One-hundred and thirty-five remains were recovered and analyzed. These belong to twenty-three different taxa (**Tab. 2, 3**). Most of them have been identified to genus o species level. The Corvidae family is the most abundant group, representing 41% of the total, followed by small passerines (35%), the Galliformes (10%), and Columbiformes (5%); other groups and undetermined remains represent only 9% of the total.

5.1 Order Galliformes Temmink, 1820

5.1.1 Galliformes indet.

Material: **B-8**: sternum (B8'15 Av-40/MPZ 2019/64).

5.1.2 Family Phasianidae Horsfield, 1821

5.1.2.1 Genus *Lagopus* Brisson, 1760

Lagopus muta Montin, 1871.

Material: **B-8**: right humerus, proximal end (B8'15 Av-38/MPZ 2019/62); left humerus, proximal end (B8'15 Av-39/MPZ 2019/63); left femur (B8'15 Av-60/MPZ 2019/84); right femur, distal end (B8'15 Av-62/MPZ 2019/86); right ulna (B8'15 Av-81/MPZ 2019/105); left ulna (B8'15 Av-82/MPZ 2019/106).

Remarks: the rock ptarmigan (**Fig. 7b**) breeds in rocky mountainsides. It currently appears in the Pyrenees (Svensson *et al.*, 2010). *Lagopus muta* appears in several Pleistocene sites of the French side: Aurensan, Soulabé, Isturitz, Gatzarria, Camayot, Espéluques, Lortet, Gourdan,

	Brecha del Rincón B-9	B-8	Los Batanes C-4	C-15	D-2	Total
Galliformes indet.		1				1
<i>Lagopus muta</i>		6(1)				6
<i>Coturnix coturnix</i>		4(1)				4
<i>Bonasa bonasia</i>		3(1)				3
<i>Rallus aquaticus</i>				1		1
<i>Columba oenas</i>		1(1)				3
<i>Columba palumbus</i>		3(1)				1
<i>Columba</i> sp.		2(2)				2
<i>Ficedula hypoleuca</i>		2(1)				2
<i>Ficedula</i> sp.		1(1)				1
<i>Lanius</i> sp.		1(1)				1
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>		1(1)				1
<i>Phoenicurus ochruros</i>	5(1)					4
<i>Oenanthe oenanthe</i>	4(1)					5
cf. <i>Perisoreus infaustus</i>		2(1)				2
<i>Corvus frugilegus</i>				14(2)		14
<i>Corvus monedula</i>			1			1
<i>Pyrrhocorax</i> sp.		4	1			5
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>		3(2)				3
<i>Pyrrhocorax graculus</i>		16(3)	2(1)		8(2)	26
Corvidae indet.	1	3	1			5
Passeriformes indet.	6	22	4			33
Aves indet.		8	3	1		11
Total	16	83	12	16	8	135

Tab. 2: Bird remains recovered in the new sites. The numbers represent the NISP, the number between brackets represent the MNI.

Gouërris, Harpons, Massat, Mas D'Azil and La Vache (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). On the Spanish side of the range, it appears only in the Atlantic region: the rock ptarmigan has been found in the Magdalenian levels of Urtiaga (Elorza, 1990) and Erralla (Eastham, 1985), in all the levels of Aitzbitarte (Elorza, 1990); and in the Solutrean of Berroberria (Villalta, 1964). Nonetheless, the appearance of this taxon at an altitude of 2130 m a.s.l. represents its highest paleontological record. As the current height range of the rock ptarmigan varies between 2000 and 5000 m a.s.l. (BirdLife International, 2015), the lack of a fossil record of this species at such heights could be due to the lack of studies on high-mountain paleontological sites.

5.1.2.2 Genus *Coturnix* Bonnaterre, 1791

Coturnix coturnix Linnaeus, 1758.

Material: **B-8:** right carpometacarpus (B8'15 Av-26/MPZ 2019//MPZ 2019/50); right humerus, distal end (B8'15 Av-58/MPZ 2019/82); left femur, distal end (B8'15 Av-61/MPZ 2019/85); right ulna (B8'15 Av-80/MPZ 2019/104).

Remarks: The common quail breeds in mountainous areas and open country, and is currently found in the Pyrenees (Svensson *et al.*, 2010). It appears in the French sites of Abri de Olha, Aurensan, Soulabé, Crouzade, Gatzarria, Espèche, Rhodes, Eglises and Arago (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). As regards the south side of the Pyrenees, it appears in the Erralla cave

(Eastham, 1985) and in L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002). According to BirdLife International (2012a), the current upper elevation limit of the common quail is 1000 m a.s.l. This record represents the highest record of the species, 1000 m higher than its current range. Although the range of the species could have changed over the last few thousand years, the habitat range of the accumulator for the B8 cave (see paragraph 4: taphonomic remarks) should also be taken into account: an owl can move 5 km away from its nest (Martínez & Zuberogitia, 2004) which is enough to reach the height of the common quail habitat.

5.1.2.3 Genus *Bonasa* Stephens, 1819

Bonasa bonasia Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: left humerus, distal end (B8'15 Av-54/MPZ 2019/78); left tibiotarsus (B8'15 Av-66/MPZ 2019/90); right ulna (B8'15 Av-83/MPZ 2019/107).

Remarks: the hazel grouse (**Fig. 8a**) is a sedentary bird, which breeds in dense, humid conifer woods (Svensson *et al.*, 2010). The presence of *Bonasa bonasia* in the Pyrenees is limited to sporadic observations (Elósegui, 1985; Catusse *et al.*, 1992), and it does not appear in pyrenean paleontological sites either. A primitive form of the hazel grouse, *Tetrastes praebonasia*, has been recorded in the Middle and Lower Pleistocene of Montoussé (Clot *et al.*, 1976). Our specimens from the B-8 cave represent the first record of this species in the Pyrenees, and also the highest, as the current height range of the hazel grouse is between 1600 and 1800 m a.s.l. As in the case of the common quail, the movement range of the accumulator agent must be taken into account, and it cannot definitively be asserted that the habitat range of the hazel grouse has changed during the last six thousand years. Further, the difference in the current height range and the presence of this taxon at 2130 m a.s.l. could be due to the use of the Pyrenees as a refugium during warm periods (López-García *et al.*, 2010a). *Bonasa bonasia* is currently limited to mountain systems and forests in northern Europe (Bergman & Klaus, 1994).

5.2 Order Gruiformes Bonaparte, 1854

5.2.1 Family Rallidae Vigors, 1825

5.2.1.1 Genus *Rallus* Linnaeus, 1758

Rallus aquaticus Linnaeus, 1758.

Material: **C-15**: synsacrum (C15'15 Av-01/MPZ 2019/136).

Remarks: the water rail (**Fig. 8b**) breeds in marshes and shallow lakes (Svensson *et al.*, 2010). Its upper elevation limit reaches 2000 m a.s.l. (BirdLife International, 2014a), which is higher than the altitude of the cave where it was found. *Rallus aquaticus* appears in the French sites of Aurenas Supérieur, Espèche and Belvis (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). There was no record in the Spanish Pyrenees prior to the present work.

5.3 Order Columbiformes Latham, 1790

5.3.1 Family Columbidae Illiger, 1811

5.3.1.1 Genus *Columba* Linnaeus, 1758

Columba sp.

Material: **B-8**: left carpometacarpus (B8'15 Av-46/MPZ 2019/70); left carpometacarpus (B8'15 Av-47/MPZ 2019/71).

Columba oenas Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: right ulna (B8'15 Av-02/MPZ 2019/26).

Remarks: the stock dove is found in the Pyrenees; it can nest in rocky cliffs and also in forests (Svensson *et al.*, 2010). It is a very common bird in the Pleistocene sites of Europe, including those of the Pyrenees (Tyrberg, 2007). In the French Pyrenees *Columba oenas* appears in Soulabé, Isturitz, Espèche, Mas d'Azil, Espélugues, Labastide and Chiens (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). As regards the south side of the Pyrenees, *Columba oenas* appears in Ermitia and Urtiaga (Elorza, 1990), and in L'Arbreda (Garcia i Petit, 1995). The current upper limit of the stock dove is 1000 m a.s.l. (BirdLife International, 2012b), which is a thousand meters below the altitude of the opening to the cave. The presence of the stock dove can be explained by the range of movement of the birds of prey, as in the case of other taxa, so it does not necessarily imply a change in the habitat of the bird over the course of the last six thousand years.

Columba palumbus Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: left ulna (B8'15 Av-28/MPZ 2019/52); right humerus, proximal end (B8'15 Av-04/MPZ 2019/28); left humerus, proximal end (B8'15 Av-17/MPZ 2019/41).

Remarks: the commonwood pigeon (**Fig. 8c**) breeds in forests all over Europe (Svensson *et al.*, 2010). *Columba palumbus* is somewhat less abundant in the Pleistocene sites of Europe than *C. livia* and *C. oenas*; nevertheless, it is also a frequently found taxon (Tyrberg, 2007). It appears in the French sites of Aurenas, Espèche, Trois-Frères, Eglises and Arago (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). It also appears in Urtiaga (Elorza, 1990) and L'Arbreda (Garcia i Petit, 1995). The current height range of the common wood pigeon reaches an altitude of 1600 m a.s.l. (BirdLife International, 2012c), which is slightly lower than the height of the opening to this cave.

5.4 Order Passeriformes Linnaeus, 1758

5.4.1 Passeriformes indet.

Thirty-three remains have been assigned to Passeriformes indet. The anatomical



Fig. 8: Remains from the new Pyrenean sites. **a)** *Bonasa bonasia* left humerus, from B-8 cave; **b)** *Rallus aquaticus* synsacrum, from C-15 cave; **c)** *Columba palumbus* right humerus, from B-8 cave; **d)** *Ficedula hypoleuca* right humerus, from B-8 cave; **e)** *Phoenicurus ochruros* left humerus, from B-9 cave; **f)** *Oenanthe oenanthe* right humerus, from B-9 cave; **g)** *Lanius* sp. right humerus, from B-8 cave; **h)** *Coccothraustes coccothraustes* mandible, from B-8 cave; **i)** cf. *Perisoreus infaustus* left mandible, from B-8 cave; **j)** *Pyrrhocorax graculus* right humerus, from B-8 cave.

similarities among the group members and the frail nature of their bones sometimes make it difficult to assign them to a more specific group.

5.4.2 Family Muscicapidae Vigors, 1825

5.4.2.1 Genus *Ficedula* Brisson, 1760

Ficedula sp.

Material: **B-8:** left humerus, proximal end (B8'15 Av-57/MPZ 2019/81).

Ficedula hypoleuca Pallas, 1764.

Material: **B-8:** right humerus (B8'15 Av-31/MPZ 2019/55); left humerus (B8'15 Av-32/MPZ 2019/56).

Remarks: the European pied flycatcher (**Fig. 8d**) breeds in a variety of habitats such as mixed or deciduous forests, but also in taiga areas. Even though there is no record of this taxon in the Pleistocene sites of the Pyrenees (it appears in areas such as Poland, in Komarowa cave; Bocheński *et al.*, 2012), the pied flycatcher currently appears all over Europe, including the Pyrenees (Svensson *et al.*, 2010). It can nest at altitudes of up to 1900 m a.s.l. (Sanz, 1995),

so its presence in the B-8 cave does not imply any habitat change for this species (and as with other taxa the displacement produced by the accumulating agent should also be taken into account). Its absence in the paleontological record of the Pyrenees could be due either to the lack of works on the range or to the difficult nature of passerine studies.

5.4.2.2 Genus *Phoenicurus* Forster, 1817

Phoenicurus ochruros Gmelin, 1774.

Material: **B-9**: sternum (B9'14 Av-01/MPZ 2019/119); left humerus (B9'14 Av-02/MPZ 2019/120) left tibiotarsus (B9'14 Av-03/MPZ 2019/121); left ulna, distal end (B9'14 Av-04/MPZ 2019/122); mandible (B9'14 Av-05/MPZ 2019/123).

Remarks: the black redstart (**Fig. 8e**) breeds in high-mountain rocky slides throughout Europe (Svensson *et al.*, 2010). *Phoenicurus ochruros* has not been recorded in the Pleistocene sites of the Pyrenees until now. As in the case of the pied flycatcher this could be due to the lack of works on the subject and to the fragile nature of passerines, because it can currently appear at the height of the B-9 cave and greater altitudes, its altitudinal range reaching 3700 m a.s.l. (BirdLife International, 2014b).

5.4.2.3 Genus *Oenanthe* Vieillot, 1816

Oenanthe oenanthe Linnaeus, 1758.

Material: **B-9**: right coracoid (B9'15 Av-06/MPZ 2019/113); right carpometacarpus (B9'15 Av-07/MPZ 2019/114); right humerus (B9'15 Av-08/MPZ 2019/115); right tarsometatarsus, distal end (B9'15 Av-09/MPZ 2019/116).

Remarks: the wheatear (**Fig. 8f**) breeds in open rocky areas, and appears throughout Europe (Svensson *et al.*, 2010). *O. oenanthe* is recorded in the French sites of Aurensan, Embulla and Espèche (Clot & Mourer-Chauviré, 1986), and in the Spanish site of Erralla (Eastham, 1985). Its altitudinal range of dispersion varies from 300 to 3000 m a.s.l. (Pleguezuelos, 1992), so its presence in the B-9 cave is in accordance with the current habitat preferences of the species.

5.4.3 Family Laniidae Rafinesque, 1815

5.4.3.1 Genus *Lanius* Linnaeus, 1758.

Lanius sp.

Material: **B-8**: right humerus (B8'15 Av-56/MPZ 2019/80).

Remarks: shrikes (**Fig. 8g**) appear throughout Eurasia (Svensson *et al.*, 2010). They are also present in the paleontological record of the Pyrenees, namely at Mas d'Azil (Clot & Mourer-Chauviré, 1986) and Erralla Cave (Eastham, 1985).

5.4.4 Family *Fringillidae* Vigors, 1825

5.4.4.1 Genus *Coccothraustes* Brisson, 1760

Coccothraustes coccothraustes Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: mandible (B8'15 Av-10/MPZ 2019//MPZ 2019/34).

Remarks: the hawfinch (**Fig. 8h**) breeds in mixed forests with deciduous trees and dense underwood. It appears throughout Europe but is not easily seen below 1000 m a.s.l. (Svensson *et al.*, 2010). It is present in the sites of Gatzarria, Junqua, Espèche and Belvis (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). The present record is the first palaeontological record of the hawfinch in the Spanish Pyrenees.

5.4.5 Family *Corvidae* Vigors, 1825

5.4.5.1 *Corvidae* indet.

Material: **B-9**: left tibiotarsus, distal end (B9'15 Av-01/MPZ 2019/108). **B-8**: right humerus, distal end (B8'15 Av- 08/MPZ 2019/32); left tibiotarsus (B8'15 Av-67/MPZ 2019/91); left coracoid (B8'15 Av-70/MPZ 2019/94). **BA**: left tarsometatarsus, proximal end (BA'15 Av-08/MPZ 2019/131).

5.4.5.2 Genus *Perisoreus* Bonaparte, 1831

cf. *Perisoreus infaustus* Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: bill (B8'15 Av-29/MPZ 2019/53); left mandible (B8'15 Av-52/MPZ 2019/76).

Remarks: the Siberian jay (**Fig. 8i**) only occurs in the northern part of Europe, where it breeds in conifer forests (Svensson *et al.*, 2010). It has not been recorded in the Pyrenees until now. The closest previous record was from the Late-Middle Pleistocene of Coudoulous in France (Jaubert *et al.*, 2005). The present record could be the first record of the Siberian jay in the south of Europe.

5.4.5.3 Genus *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus frugilegus Linnaeus, 1758.

Material: **C-15**: cranium (C15'15 Av-02/MPZ 2019/137); mandible (C15'15 Av-03/MPZ 2019/138); synsacrum (C15'15 Av-04/MPZ 2019/139); right humerus, proximal end absent (C15'15 Av- 05/MPZ 2019/140); left humerus, proximal end absent (C15'15 Av-06/MPZ 2019/141); right ulna (C15'15 Av-07/MPZ 2019/142); left ulna (C15'15 Av-08/MPZ 2019/143); right radius (C15'15 Av- 09/MPZ 2019/144); left radius (C15'15 Av-10/MPZ 2019/145); left carpometacarpus (C15'15 Av- 11/MPZ 2019/146); right femur (C15'15

Av-12/MPZ 2019/147); left tibiotarsus (C15'15 Av-13/MPZ 2019/148); left tibiotarsus, proximal end (C15'15 Av-14/MPZ 2019/149); left tibiotarsus, distal end (C15'15 Av-15/MPZ 2019/150).

Remarks: the rook (**Fig. 7c**) is very common in Middle and Upper Pleistocene sites (Tyrberg, 2007). It breeds in grasslands, nesting in high trees and forming colonies (Svensson *et al.*, 2010). It generally keeps away from bush areas and wetlands (Purroy & Purroy, 2016). It appears in the sites of Rideaux and Embulla (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). It usually occurs at heights near to 1000 m a.s.l. (Purroy & Purroy, 2016). Its presence at the height of the C-15 cave could be due to a change in its habitat, or also to the action of the accumulator.

Corvus monedula Linnaeus, 1758.

Material: **BA**: left humerus (BA'15 Av-01/MPZ 2019/124).

Remarks: the western jackdaw breeds in deciduous forests and caves, and is spread throughout the south of Europe (Svensson *et al.*, 2010). It appears in Soulabé, Bufios, Isturitz, Uthürri and Ech (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). As regards the Spanish side of the Pyrenees it appears in Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Reclau Viver (Garcia i Petit, 2002) and L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002). In Davant Pau there is a record of *Pyrrhocorax* sp./*Corvus monedula* (Garcia i Petit, 1995).

5.4.5.4 Genus *Pyrrhocorax* Tunstall, 1771

Pyrrhocorax sp.

Material: **B-8**: sternum (B8'15 Av-07/MPZ 2019/31); left coracoid, proximal end (B8'15 Av-21/MPZ 2019/45); left scapula (B8'15 Av-23/MPZ 2019/47); left scapula (B8'15 Av-24/MPZ 2019/48). **BA**: left ulna (BA'15 Av-07/MPZ 2019/130).

Pyrrhocorax pyrrhocorax Linnaeus, 1758.

Material: **B-8**: phalanx I digitorum majoris alae (B8'15 Av-71/MPZ 2019/95); right tarsometatarsus (B8'15 Av-74/MPZ 2019/98); right tarsometatarsus, broken epiphysis (B8'15 Av-75/MPZ 2019/99).

Remarks: the red-billed chough is one of the most abundant taxa in the Pleistocene sites of Europe, possibly only equaled by the yellow-billed chough (Tyrberg, 2007), they are present in most of the sites, irrespective of altitude. Nevertheless, they currently breed in high-mountain areas, at altitudes of between 1200 and 3000 m a.s.l. near the Mediterranean area (Svensson *et al.*, 2010), and sometimes at low altitudes on the north coast of Europe (French Brittany, Great Britain, Ireland and the Isle of Man) (Gray *et al.*, 2004). Among the French Upper Pleistocene Pyrenean sites, the red-billed chough appears in: Abri de Olha, Isturitz, Gatzarria, Harpons, Portel, Espélugues, Aurensan, Espèche, Gourdan, Massat, La Vache, Sources de la Nive, Trou chochards, Coume des Arrats, Monjousté, les Morts and Crouzade (Clot & Mourer-Chauviré, 1986). Among the south Pyrenean sites it appears in: Ermitia (Elorza,

1990), Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002), Reclau Viver (Garcia i Petit, 2002), Cau de Olopte (Sánchez-Marco, 2002) and L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002). The presence of *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in the B-8 cave is in conformity with the current distribution of the taxon.

Pyrrhocorax graculus Linnaeus, 1766.

Material: **B-8**: right mandible (B8'15 Av-50/MPZ 2019/74); left mandible (B8'15 Av-51/MPZ 2019/75); right coracoid (B8'15 Av-05/MPZ 2019/29); right humerus (B8'15 Av-53/MPZ 2019/77); left humerus (B8'15 Av-01/MPZ 2019/25); left humerus (B8'15 Av-16/MPZ 2019/40); right ulna (B8'15 Av-78/MPZ 2019/102); right ulna, proximal end (B8'15 Av-06/MPZ 2019/30); right ulna, broken epiphysis (B8'15 Av-79/MPZ 2019/103); left ulna (B8'15 Av-76/MPZ 2019/100); left ulna (B8'15 Av-77/MPZ 2019/101); left radius (B8'15 Av-18/MPZ 2019/42); right carpometacarpus, broken epiphysis (B8'15 Av-49/MPZ 2019/73); left carpometacarpus (B8'15 Av-48/MPZ 2019/72); left tarsometatarsus (B8'15 Av-13/MPZ 2019/37); left tibiotarsus, proximal end broken (B8'15 Av-9/MPZ 2019/33).

BA: right ulna (BA'14 Av- 03/MPZ 2019/134); right tarsometatarsus (BA'14 Av-02/MPZ 2019/133). **D-2**: left coracoid (D2'15 Av-08/MPZ 2019/159); right scapula (D2'15 Av-06/MPZ 2019/157); left scapula (D2'15 Av- 05/MPZ 2019/156); furcula (D2'15 Av-07/MPZ 2019/158); right humerus (D2'15 Av-01/MPZ 2019/152); left humerus, proximal end (D2'15 Av-04/MPZ 2019/155); right ulna (D2'15 Av-02/MPZ 2019/153); right radius (D2'15 Av-03/MPZ 2019/154).

Remarks: the yellow-billed chough (**Fig. 8j**) is, along with the red-billed chough, the most abundant taxon in the Pleistocene sites of Europe, appearing in most of the sites at any height (Tyrberg, 2007). As with *P. pyrrhocorax*, the distribution of *P. graculus* is now also limited by the altitude of the habitat, which is even higher than for the red-billed chough: it currently breeds only between 1500 and 3900 m a.s.l. (Svensson *et al.*, 2010). *Pyrrhocorax graculus* appears in several French Pyrenean sites: Abri de Olha, Noëlle, Aurensan, Malarnaud, Soulabé, Crouzade, Bufios, Isturtiz, Gatzarria, Gargas, Harpons, Rideaux, Tarté, Camayot, Cauna de Belvis, Embulla, Duruthy, Espèche, Lortet, Tibiran, Peyregnes, Gourdan, Gouërris, Trois Frères, Mas d'Azil, La Vache, Eglises, Grotte Noire, Cousté, Tournarie, Bouhadère, Coume des Arrats and Escurens (Clot & Mourer Chauviré, 1986). Among the Spanish sites it appears in Berroberria (Villalta, 1964), Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Erralla (Eastham, 1985), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002), Reclau Viver (Garcia i Petit, 2002), Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2002), and L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002). At 2013 m a.s.l., the record of *P. graculus* is the highest paleontological record of the species in the Pyrenees, but it lies within the current distribution of the bird.

6. CONCLUSIONS

Five new paleontological sites with 135 bird remains from the Upper Pleistocene and

Holocene have been described: Los Batanes C-4 (Tendeñera Range), La Brecha del Rincón B-9 cave, the B-8 cave (Secús Range), C-15 and D-2 (Lecherines System). This increases our knowledge of the little-studied avian faunas of the ancient Spanish, and specifically Aragonese Pyrenees. The sites belong to high mountain areas and are among the highest sites in Europe; the information on the avian faunas of the B-9 and B-8 caves (located at 2160 and 2130 m a.s.l., respectively) relates to the highest-lying paleontological bird assemblages described in the Pyrenees.

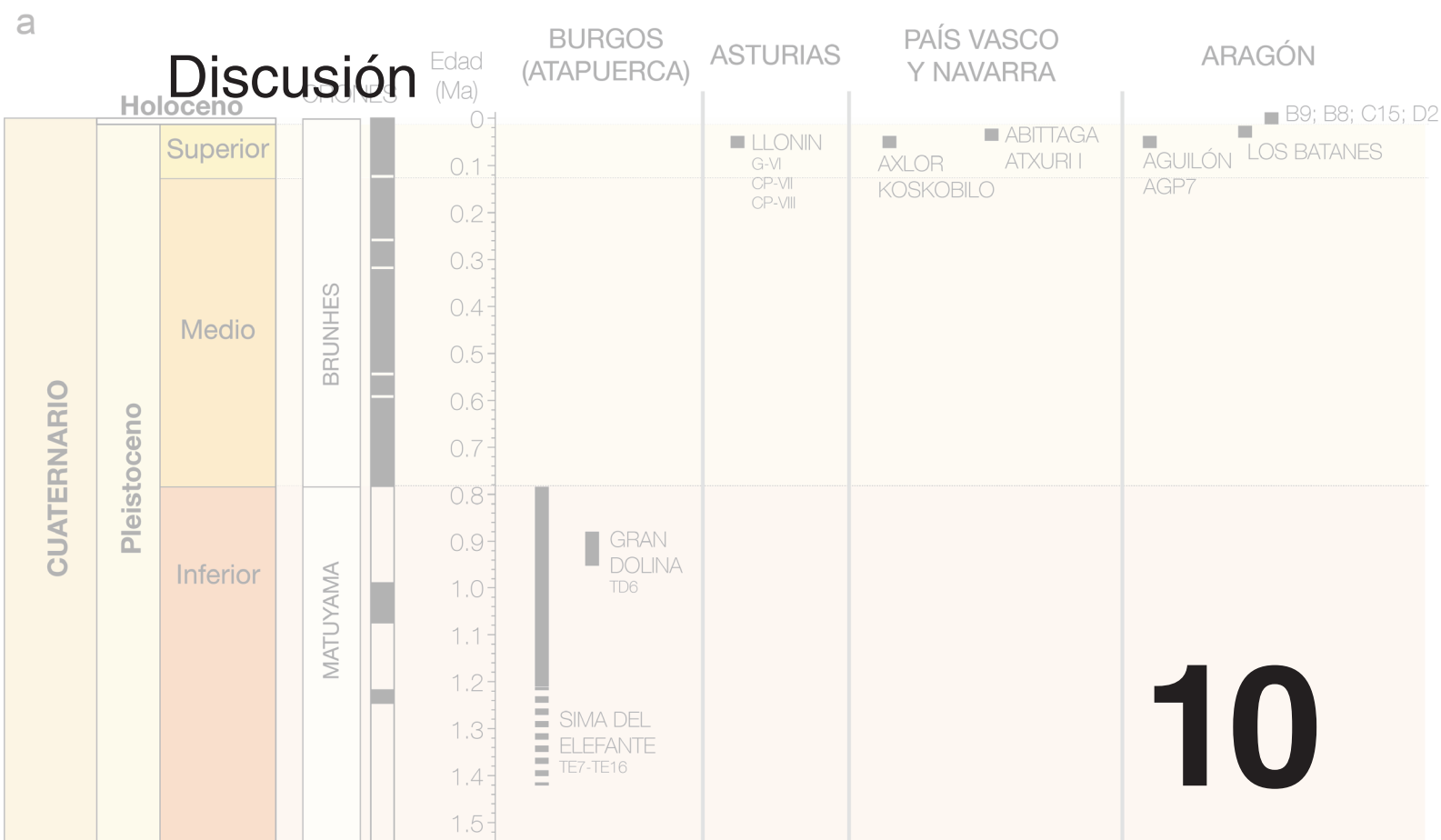
Bird remains are scarce in all the sites except B-8, which has 83 remains. At least twenty-three taxa are recorded on the sites: Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Rallus aquaticus*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., Passeriformes indet., *Ficedula hypoleuca*, *Ficedula* sp., *Lanius* sp., *Coccothraustes coccothraustes*, *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Corvus monedula*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus* and Aves indet. The Corvidae family is the best represented in the assemblages, followed by the small Passeriformes, Galliformes, and Columbiformes. For some of the identified taxa, our data represent the highest paleontological record in the Pyrenees, lying even higher than the current distribution (*Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Columba palumbus* and *Corvus frugilegus*). In the case of *Bonasa bonasia* its presence in the B-8 cave could be due to the role of the Pyrenees as a refugium in warmer periods. In the case of the taxa that currently inhabit the area; the range of movement of the accumulator could be the reason for the presence of the taxa in these high sites. The record of cf. *Perisoreus infaustus* could be the southernmost record of the taxon in Europe.

The remains are generally well conserved; some of them show scavenging marks. As far as the origin of the accumulation is concerned, the scarcity of the remains means that little information is provided. B-9, Los Batanes, C-15 and D-2 seem to have been produced by birds of prey. Only the B-8 cave was analyzed in depth, the results suggesting that the remains may have had their origin in an accumulation of owl pellets or uneaten food remains produced by diurnal birds of prey. However, the number of remains is too low to interpret the results definitively.

The analysis of these new sites has revealed a huge amount of new information that adds to the work already carried out in the French high-mountain sites of the Pyrenees. The results are an incitement to continue with the analysis of furthermore sites in the Aragonese Pyrenees.

Tab. 3: Avian fossil remains from the Pyrenees sites. MPZ- Natural Science Museum of the University of Zaragoza.

Sample		Site	Taxa	Sample		Site	Taxa
MPZ	Field number			MPZ	Field number		
MPZ 2019/25	B8'15 Av-01	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/93	B8'15 Av-69	B8 Cave	Aves
MPZ 2019/26	B8'15 Av-02	B8 Cave	<i>Columba livia/oenas</i>	MPZ 2019/94	B8'15 Av-70	B8 Cave	Corvidae indet.
MPZ 2019/27	B8'15 Av-03	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/95	B8'15 Av-71	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>
MPZ 2019/28	B8'15 Av-04	B8 Cave	<i>Columba palumbus</i>	MPZ 2019/96	B8'15 Av-72	B8 Cave	Passeriformes indet.
MPZ 2019/29	B8'15 Av-05	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/97	B8'15 Av-73	B8 Cave	Passeriformes indet.
MPZ 2019/30	B8'15 Av-06	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/98	B8'15 Av-74	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>
MPZ 2019/31	B8'15 Av-07	B8 Cave	<i>P. pyrrhonorax/graculus</i>	MPZ 2019/99	B8'15 Av-75	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>
MPZ 2019/32	B8'15 Av-08	B8 Cave	Corvidae indet.	MPZ 2019/100	B8'15 Av-76	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/33	B8'15 Av-09	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/101	B8'15 Av-77	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/34	B8'15 Av-10	B8 Cave	<i>occothraustes coccothraustes</i>	MPZ 2019/102	B8'15 Av-78	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/35	B8'15 Av-11	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/103	B8'15 Av-79	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/36	B8'15 Av-12	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/104	B8'15 Av-80	B8 Cave	<i>Coturnix coturnix</i>
MPZ 2019/37	B8'15 Av-13	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/105	B8'15 Av-81	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>
MPZ 2019/38	B8'15 Av-14	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/106	B8'15 Av-82	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>
MPZ 2019/39	B8'15 Av-15	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/107	B8'15 Av-83	B8 Cave	<i>Bonasa bonasia</i>
MPZ 2019/40	B8'15 Av-16	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/108	B9'15 Av-01	Brecha del Rincón-B9	Corvidae indet.
MPZ 2019/41	B8'15 Av-17	B8 Cave	<i>Columba palumbus</i>	MPZ 2019/109	B9'15 Av-02	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/42	B8'15 Av-18	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/110	B9'15 Av-03	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/43	B8'15 Av-19	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/111	B9'15 Av-04	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/44	B8'15 Av-20	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/112	B9'15 Av-05	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/45	B8'15 Av-21	B8 Cave	<i>P. pyrrhonorax/graculus</i>	MPZ 2019/113	B9'15 Av-06	Brecha del Rincón-B9	<i>Oenanthe oenanthe</i>
MPZ 2019/46	B8'15 Av-22	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/114	B9'15 Av-07	Brecha del Rincón-B9	<i>Oenanthe oenanthe</i>
MPZ 2019/47	B8'15 Av-23	B8 Cave	<i>P. pyrrhonorax/graculus</i>	MPZ 2019/115	B9'15 Av-08	Brecha del Rincón-B9	<i>Oenanthe oenanthe</i>
MPZ 2019/48	B8'15 Av-24	B8 Cave	<i>P. pyrrhonorax/graculus</i>	MPZ 2019/116	B9'15 Av-09	Brecha del Rincón-B9	<i>Oenanthe oenanthe</i>
MPZ 2019/49	B8'15 Av-25	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/117	B9'15 Av-10	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/50	B8'15 Av-26	B8 Cave	<i>Coturnix coturnix</i>	MPZ 2019/118	B9'15 Av-11	Brecha del Rincón-B9	Passeriformes indet.
MPZ 2019/51	B8'15 Av-27	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/119	B9'14 Av-01	Brecha del Rincón-B9	<i>Phoenicurus ochruros</i>
MPZ 2019/52	B8'15 Av-28	B8 Cave	<i>Columba palumbus</i>	MPZ 2019/120	B9'14 Av-02	Brecha del Rincón-B9	<i>Phoenicurus ochruros</i>
MPZ 2019/53	B8'15 Av-29	B8 Cave	<i>Perisoreus infaustus</i>	MPZ 2019/121	B9'14 Av-03	Brecha del Rincón-B9	<i>Phoenicurus ochruros</i>
MPZ 2019/54	B8'15 Av-30	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/122	B9'14 Av-04	Brecha del Rincón-B9	<i>Phoenicurus ochruros</i>
MPZ 2019/55	B8'15 Av-31	B8 Cave	<i>Ficedula hypoleuca</i>	MPZ 2019/123	B9'14 Av-05	Brecha del Rincón-B9	<i>Phoenicurus ochruros</i>
MPZ 2019/56	B8'15 Av-32	B8 Cave	<i>Ficedula hypoleuca</i>	MPZ 2019/124	BA'15 Av-1	Los Batanes	<i>Corvus monedula</i>
MPZ 2019/57	B8'15 Av-33	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/125	BA'15 Av-2	Los Batanes	Passeriformes indet.
MPZ 2019/58	B8'15 Av-34	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/126	BA'15 Av-3	Los Batanes	Passeriformes indet.
MPZ 2019/59	B8'15 Av-35	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/127	BA'15 Av-4	Los Batanes	Passeriformes indet.
MPZ 2019/60	B8'15 Av-36	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/128	BA'15 Av-5	Los Batanes	Aves
MPZ 2019/61	B8'15 Av-37	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/129	BA'15 Av-6	Los Batanes	Aves
MPZ 2019/62	B8'15 Av-38	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>	MPZ 2019/130	BA'15 Av-7	Los Batanes	<i>hororax pyrrhonorax/grac</i>
MPZ 2019/63	B8'15 Av-39	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>	MPZ 2019/131	BA'15 Av-8	Los Batanes	Corvidae indet.
MPZ 2019/64	B8'15 Av-40	B8 Cave	Galliformes indet.	MPZ 2019/132	BA'14 Av-1	Los Batanes	Aves
MPZ 2019/65	B8'15 Av-41	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/133	BA'14 Av-2	Los Batanes	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/66	B8'15 Av-42	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/134	BA'14 Av-3	Los Batanes	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/67	B8'15 Av-43	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/135	BA'14 Av-4	Los Batanes	Passeriformes indet.
MPZ 2019/68	B8'15 Av-44	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/136	C15'15 Av-01	C15 Cave	<i>Rallus aquaticus</i>
MPZ 2019/69	B8'15 Av-45	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/137	C15'15 Av-02	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/70	B8'15 Av-46	B8 Cave	<i>Columba sp.</i>	MPZ 2019/138	C15'15 Av-03	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/71	B8'15 Av-47	B8 Cave	<i>Columba sp.</i>	MPZ 2019/139	C15'15 Av-04	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/72	B8'15 Av-48	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/140	C15'15 Av-05	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/73	B8'15 Av-49	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/141	C15'15 Av-06	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/74	B8'15 Av-50	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/142	C15'15 Av-07	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/75	B8'15 Av-51	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/143	C15'15 Av-08	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/76	B8'15 Av-52	B8 Cave	<i>Perisoreus infaustus</i>	MPZ 2019/144	C15'15 Av-09	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/77	B8'15 Av-53	B8 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>	MPZ 2019/145	C15'15 Av-10	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/78	B8'15 Av-54	B8 Cave	<i>Bonasa bonasia</i>	MPZ 2019/146	C15'15 Av-11	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/79	B8'15 Av-55	B8 Cave	Aves	MPZ 2019/147	C15'15 Av-12	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/80	B8'15 Av-56	B8 Cave	<i>Lanius sp.</i>	MPZ 2019/148	C15'15 Av-13	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/81	B8'15 Av-57	B8 Cave	<i>Ficedula sp.</i>	MPZ 2019/149	C15'15 Av-14	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/82	B8'15 Av-58	B8 Cave	<i>Coturnix coturnix</i>	MPZ 2019/150	C15'15 Av-15	C15 Cave	<i>Corvus frugilegus</i>
MPZ 2019/83	B8'15 Av-59	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/151	C15'15 Av-16	C15 Cave	Aves
MPZ 2019/84	B8'15 Av-60	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>	MPZ 2019/152	D2'15 Av-01	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/85	B8'15 Av-61	B8 Cave	<i>Coturnix coturnix</i>	MPZ 2019/153	D2'15 Av-02	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/86	B8'15 Av-62	B8 Cave	<i>Lagopus muta</i>	MPZ 2019/154	D2'15 Av-03	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/87	B8'15 Av-63	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/155	D2'15 Av-04	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/88	B8'15 Av-64	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/156	D2'15 Av-05	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/89	B8'15 Av-65	B8 Cave	Passeriformes indet.	MPZ 2019/157	D2'15 Av-06	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/90	B8'15 Av-66	B8 Cave	<i>Bonasa bonasia</i>	MPZ 2019/158	D2'15 Av-07	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/91	B8'15 Av-67	B8 Cave	Corvidae indet.	MPZ 2019/159	D2'15 Av-08	D2 Cave	<i>Pyrrhonorax graculus</i>
MPZ 2019/92	B8'15 Av-68	B8 Cave	Aves				



En el Capítulo 10 se discuten las principales aportaciones de esta tesis doctoral. Las asociaciones fósiles analizadas en los 13 yacimientos incluidos contribuyen a completar el conocimiento sobre la clase aves en el Cuaternario del norte de la península ibérica. Se sitúa el registro más antiguo de varios taxones en la península ibérica en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante. Se realiza el primer análisis sistemático sobre cáscaras de huevos de ave, en el Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina. Se registran en el Pleistoceno Superior y Holoceno especies actualmente ausente del norte de la península y se analizan los yacimientos a mayor altura sobre el nivel del mar de la península en los Pirineos, donde se registran especies por encima de su rango de alturas actual. El uso de las aves como indicadores paleoclimáticas y paleoambientales se repasa. Distintas metodologías típicamente aplicadas a pequeños vertebrados han sido utilizadas en la tesis. El uso novedoso del análisis de correspondencia a las asociaciones de aves ha permitido observar movimientos del límite entre las regiones Eurosiberiana y Mediterránea durante el Pleistoceno Superior.

Los trabajos sobre aves en el Cuaternario de la península ibérica son abundantes (Fig. 4, 5, 6 del Capítulo 1) aunque algunos de ellos se limitan a listas faunísticas. En esta tesis se presentan los datos de los restos fósiles de aves de 13 yacimientos (Fig. 1a, b; Tab. 1). Las aves de once de estos yacimientos no habían sido analizadas previamente. En el caso de la Sima del Elefante (Atapuerca) la avifauna había sido estudiada (Rosas *et al.*, 2001) aunque en esta tesis se presenta material inédito. En el caso de la Gran Dolina (Atapuerca) los restos de aves habían sido estudiados (Sánchez-Marco, 2005), pero sin haber afrontado el estudio sobre las cáscaras de huevos de aves. Estas están fragmentadas y sólo han podido ser recuperadas gracias al lavado-tamizado y triado de los sedimentos recogidos en la excavación, proceso necesario para recuperar la microfauna (Cuenca-Bescós, 2018).

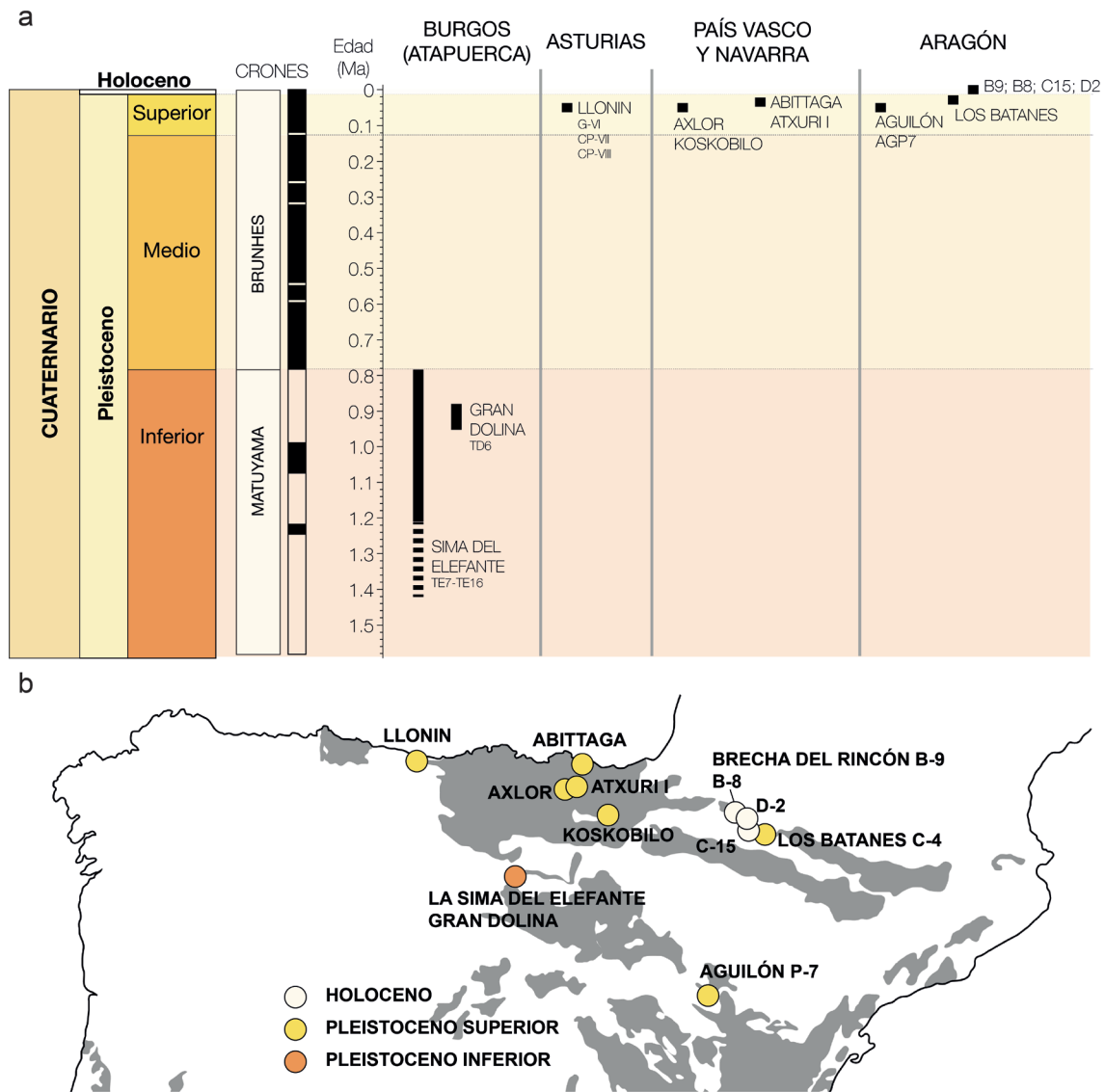


Fig. 1: Distribución estratigráfica y geográfica de los yacimientos incluidos en esta tesis. **a)** Distribución temporal de los yacimientos en el contexto del Cuaternario; **b)** localización en el norte de la península ibérica de los yacimientos. En gris los macizos carbonatados.

YACIMIENTO	CRONOLOGÍA	DATACIÓN (ka BP)	Referencia
Sima del Elefante	Pleistoceno Inferior	890 - 1220	Arnold & Demuro, 2015
Gran Dolina	Pleistoceno Inferior	886±89 / 953±95	Moreno <i>et al.</i> , 2015
Aguilón P-7	Pleistoceno Superior	46.3	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2016b
Llonin	Pleistoceno Superior	43.5± 2.4	Sanchis <i>et al.</i> , 2019
Abittaga	Pleistoceno Superior	(MIS2)	González-Sainz, 1986
Axlor	Pleistoceno Superior	47.5	Rios-Garaizar, 2017
Koskobilo	Pleistoceno Superior	(MIS5-3)	Vallespí & Ruiz de Gaona, 1970
Atxuri I	Pleistoceno Superior	(MIS2)	Gárate, 2012
Los Batanes C-4	Pleistoceno Superior	15.2±0.2	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
Brecha del Rincón B-9	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
B-8	Holoceno	7.7±0.1	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
C15	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b
D-2	Holoceno	(MIS1)	Núñez-Lahuerta <i>et al.</i> , 2018b

Tab. 1: Dataciones de los diferentes yacimientos incluidos en esta tesis.

1. ORIGEN DE LAS ACUMULACIONES DE AVES

Con el objetivo de inferir el origen de la acumulación de los restos de ave en los 13 yacimientos analizados se han aplicado metodologías desarrolladas por otros autores (Bocheński, 2005 y referencias incluidas). Los resultados obtenidos son dispares, apuntando a distintos orígenes de las acumulaciones (**Tab. 2**). En la mayoría de los yacimientos analizados el número de restos es demasiado bajo como para realizar análisis profundos, y los resultados obtenidos deben tomarse como una aproximación. En el caso de varias de estas asociaciones los resultados apuntan a que el origen de la acumulación es la acción de aves rapaces nocturnas y diurnas acumulando los restos, por ejemplo Aguilón P-7 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2016b) o la cueva B-8 (Núñez-Lahuerta *et al.*, 2018b). En otros casos, el estado de conservación, la ausencia de marcas en los restos y la presencia de elementos del esqueleto muy delicados, como fragmentos de cráneo, apuntan a la acumulación de individuos que ocupaban la cueva y murieron en ella o cerca (Abittaga, Atxuri). En los niveles musterienses de la cueva de Axlor la acumulación de restos de águila real (*Aquila chrysaetos*) y cuervo (*Corva corax*) tiene origen antrópico, evidenciado por la presencia de marcas de corte en restos de estas aves (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

YACIMIENTO	ORIGEN DE LA ACUMULACIÓN
Sima del Elefante (TE)	Acción de aves rapaces+muerte natural
Gran Dolina (TD)	Arrastre junto con la red hídrica
Aguilón P-7 (AGP-7)	Acción de aves rapaces
Llonin	Acción de aves rapaces+muerte natural
Abittaga	Muerte natural
Axlor	Antrópica
Koskobilo	?
Atxuri I	Muerte natural
Los Batanes C-4	?
Brecha del Rincón B-9	?
B-8	Acción de aves rapaces
C-15	Acción de aves rapaces
D-2	?

Tab. 2: Origen de la acumulación de los restos de aves en los diferentes yacimientos incluidos en esta tesis.

Dos de los yacimientos analizados presentan un número de restos suficientemente grande como para realizar análisis más profundos: Llonin, en Asturias y la Sima del Elefante (TE), en Atapuerca (**Fig. 1**). En el caso de Llonin hay registro de actividad neandertal en la cueva en el momento de depósito de los niveles estudiados (Sanchis *et al.*, 2019), pero no hay señales de que esta actividad afectara a la acumulación de las aves, a diferencia de lo que ocurre en el yacimiento de Axlór (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b). También hay registro de actividad humana sobre aves en el yacimiento de la Sima del Elefante (Huguet, 2007), pero no se han hallado marcas de corte en los restos incluidos en esta tesis, por lo que el aprovechamiento de las aves por parte de los humanos que ocupaban la cueva parece ser esporádico. En Llonin y en la Sima del Elefante se observan dos grupos principales de aves en la acumulación. Como primer grupo destacan por su alta representación numérica los restos de córvidos y columbiformes sin marcas ni restos de digestión, y con conservación de elementos delicados como fragmentos de cráneo y sinsacro. Por otro lado aparecen de forma menos abundante restos de otros grupos de aves. Tanto en la Sima del Elefante como en Llonin el origen de la acumulación parece ser mixto, con aves ocupando la cueva y acumulándose en la misma (en el caso de la Sima del Elefante incluso aparecen en conexión o semi conexión anatómica), y otras aves siendo acumuladas por depredadores. En ambos yacimientos se han recuperado restos de distintas aves rapaces, que podrían haber actuado como agentes acumuladores. En este contexto es necesario tener en cuenta que distintas aves pueden acumular restos a la vez (en un mismo nivel) en el yacimiento, en el que también pueden estar actuando carnívoros, por lo que señalar a un solo culpable de la acumulación debe ser siempre tomado como aproximación.

En el caso de la Sima del Elefante otro factor a tener en cuenta es la gran abundancia de restos de cuervo grande. Esta ave es capaz de depredar sobre pequeñas aves y mamíferos (Temple, 1974). La señal que dejan en los restos es similar a la dejada por rapaces nocturnas (Laudet & Selva, 2005), grupo considerado acumulador de los pequeños mamíferos de la asociación. Por ello se debería tener en cuenta en futuros análisis al cuervo como posible responsable de la acumulación tanto de pequeñas aves como de pequeños mamíferos.

En el caso de las cáscaras de huevo recuperadas en la Gran Dolina (TD) los resultados apuntan a que su origen está relacionado con el transporte de sedimento del exterior al interior de la cueva por la red hídrica del área, ya que los fragmentos de cáscaras recuperados presentan señales claras de haber sido transportadas.

2. APORTACIONES AL REGISTRO DE AVES EN EL CUATERNARIO DEL NORTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

73 taxones se han identificado en los 13 yacimientos analizados, cuyas cronologías son Pleistoceno Inferior (Sima del Elefante y Gran Dolina), Superior (Aguilón P-7, Llonin, Abittaga, Axlór, Koskobilo, Atxuri 1 y Los Batanes C-4) y Holoceno (La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2) (**Tab. 3**).

Sima del Eldéfense (TE)		Gran Dolina (TD)		Aguilón P-7 (AGP-7)		Lionn		Abitrega		Axlor		Kokobilo		Azcun I		Los Barones C-4		Breda del Rincón B-9		B-8		C-15		D-2	
	397	7	2	5	255	4	2	4	2	10	5	3	8												
Aves																									
Anseriformes indet.																									
<i>Mergellus albellus</i>																									
<i>Anas</i> sp.																									
Galliformes indet.																									
<i>Palaeocryptonyx donnezani</i>																									
<i>Lagopus</i> sp.																									
<i>Lagopus lagopus</i>																									
<i>Lagopus muta</i>																									
<i>Bonasa</i> sp.																									
<i>Bonasa bonasia</i>																									
<i>Perdix perdix</i>																									
<i>Lyrurus tetrix</i>																									
<i>Coturnix coturnix</i>																									
Accipitridae indet.																									
<i>Gyps fulvus</i>																									
<i>Haliaeetus albicilla</i>																									
<i>Aquila</i> sp.																									
<i>Aquila chrysaetos</i>																									
<i>Aquila</i> cf. <i>beliaca</i>																									
Falconiformes indet.																									
<i>Falco</i> sp.																									
<i>Falco peregrinus</i>																									
<i>Falco naumanni</i>																									
<i>Falco tinnunculus</i>																									
Gruiformes indet.																									
<i>Rallus aquaticus</i>																									
<i>Gallinula chloropus</i>																									
Charadriiformes indet.																									
<i>Calidris</i> sp.																									
<i>Gallinago</i> sp.																									
Columbiformes indet.																									
<i>Columba</i> sp.																									
<i>Columba livia/oenas</i>																									
<i>Columba oemas</i>																									
<i>Columba palumbus</i>																									
<i>Bubo</i> sp.																									
TOTAL	9553	8164	174	364	740	22	67	32	18	25	53	12	16	83	16	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8

Tab. 3: Restos de cada uno de los 73 taxones de Aves identificados en los yacimientos incluidos en esta tesis. Abundancia expresada en términos de número de restos identificados.

2.1 Pleistoceno Inferior

Los yacimientos del Pleistoceno Inferior cuyas aves han sido analizadas no son tan abundantes en la península ibérica como los de periodos más modernos (ver Capítulo 1). En esta tesis se han analizado restos de aves de dos yacimientos de la sierra de Atapuerca, en Burgos, España. En el caso de la Sima del Elefante (TE) se presentan restos inéditos. En el caso de la Gran Dolina (TD) se presenta por primera vez el análisis cáscaras de huevos de ave en los yacimientos de Atapuerca

2.1.1 La asociación de aves de la Sima del Elefante

Los trabajos previos sobre las aves de la Sima del Elefante incluían material de los niveles TE9 a TE14. En esta tesis se analizan materiales inéditos de los niveles TE7 a TE16, revelando la presencia de casi 10.000 restos pertenecientes a más de 30 taxones de aves: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Musciapidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *plioaenus*, *Coccyzoides coccyzoides* (**Tab. 3**).

La asociación de aves identificada en el Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante es similar a la identificada en otros yacimientos del Pleistoceno Inferior europeo. Reflejo de la edad del yacimiento es la presencia de especies extintas como *Palaeocryptonyx donnezani*, un galliforme típico del Plioceno y Pleistoceno Inferior del sur de Europa (Pavia *et al.*, 2012b). También destaca en este sentido la presencia de una especie de gran córvido extinto: *Corvus plioaenus* (en el caso de la Sima del Elefante asignado a *Corvus* cf. *plioaenus*), especie descrita en el Pleistoceno Inferior de Francia (Portis, 1889), cuya validez fue confirmada hace poco con material de Italia (Bedetti & Pavia, 2013, Pavia & Bedetti, 2013).

En general la asociación de aves de la Sima del Elefante tiene varios paralelismos con la identificada en otros yacimientos europeos de cronologías similares, como Pirro Nord. En este yacimiento, datado en 1,5 millones de años también aparecen juntas especies extintas como *Palaeocryptonyx donnezani* y *Corvus plioaenus* y especies actuales, la presencia de alguna de estas especies en el yacimiento representa además la primera aparición de la misma en Italia (Bedetti & Pavia, 2013). La misma situación se da en la asociación identificada en la Sima del Elefante. El resto de la asociación faunística del nivel TE9 de la Sima del Elefante proporciona abundante información biocronológica (Carbonell *et al.*, 2008). Roedores e insectívoros de los niveles inferiores de la Sima del Elefante son primitivos en comparación con las faunas de 1 a 0,6 millones de años. Las características de los *Allophaiomys* de la Sima del Elefante son similares a los de Pietrafitta o Pirro Nord entre otros, situándose estos yacimientos en la misma biozona (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010b). Aparecen carnívoros también con distribución

Plio-Pleistocena, como *Pannonictis nestii*, cuya morfología es similar a la de restos de la misma especie recuperados en yacimientos italianos como Pietrafitta, de 1,4 millones de años (García *et al.*, 2008). Estos datos apoyarían una edad de la Sima del Elefante similar a la de yacimientos como Pirro Nord o Pietrafitta.

2.1.2 El cuervo grande de la Sima del Elefante

Los restos de cuervo grande de la Sima del Elefante han sido analizados en profundidad. Existen varias especies de grandes córvidos en el Pleistoceno Inferior y Medio, extintos en la actualidad. Tradicionalmente el cuervo de la Sima del Elefante se había asignado a una subespecie del cuervo actual *Corvus corax antecorax* (Sánchez-Marco, 2004), debido a su tamaño inferior a *Corvus corax* y a su similitud en los caracteres morfológicos. El análisis sistemático de la asociación de aves del nivel TE9c de la Sima del Elefante ha revelado diferencias significativas de la población estudiada respecto a los datos disponibles en la bibliografía para otras especies extintas como *Corvus corax antecorax* y *Corvus pliocaenus janossy* (Mourer-Chauviré, 1975). Su tamaño es similar al de *Corvus pliocaenus*, presente en yacimientos de Italia (Bedetti & Pavia, 2013; Pavia & Bedetti, 2013). El cuervo de la Sima del Elefante se ha asignado a *Corvus cf. pliocaenus*. La asignación es tentativa ya que no existen datos referentes a la longitud total de los tarsometatarsos de *C. pliocaenus*, siendo el resto de dimensiones de sus restos similares.

Las diferencias más grandes del cuervo de la Sima del Elefante respecto al resto de especies extintas y de grandes córvidos es la proporción entre el tarsometatarso y el resto de huesos largos del esqueleto, siendo en el cuervo presente la Sima del Elefante el tarsometatarso más esbelto. Estas diferencias podrían deberse a diferentes adaptaciones al clima, como expresión de la regla de Allen, con tarsometatarsos más largos en poblaciones situadas más al sur (Stewart, 2007), o a diferentes preferencias de alimentación, donde un tarsometatarso más largo refleja un modo de vida más terrestre (Carrascal *et al.*, 1990). Ninguna de estas razones puede descartarse a la luz de los datos disponibles.

Es necesario realizar una revisión profunda de los cuervos de la península ibérica, para analizar las evoluciones y los cambios en las poblaciones *Corvus corax antecorax* a lo largo del tiempo y la posible presencia de *Corvus pliocaenus* en más yacimientos. La presencia de estos taxones en yacimientos del Pleistoceno Medio podría permitir la realización de análisis genéticos que ayudarían a resolver la compleja filogenia de los grandes córvidos en el Pleistoceno Inferior y Medio europeo. Estos análisis revelarían si el Pleistoceno Inferior y Medio es un escenario con un gran número de especies de cuervo grande, o de si se trataba de diferentes poblaciones de un menor número de especies con una variación intraespecífica importante.

2.1.3 Las cáscaras de la Gran Dolina

Los estudios sobre cáscaras o huevos de ave en la península ibérica son muy escasos, limitándose en su mayor parte a citas de su presencia o descripciones de la morfología de las

mismas (ver Capítulo 1).

Los restos de huesos de aves de la Gran Dolina (TD) han sido analizados por otros autores. Por ejemplo en el nivel TD6 se ha identificado una gran variedad de especies (Sánchez-Marco, 2005). Sin embargo el presente trabajo supone el primer análisis sistemático de las cáscaras presentes en el nivel TD6 de la Gran Dolina. Además se trata del primer trabajo en el que se aplican técnicas y metodologías propias de la paleoología, muy extendidas en el análisis de cáscaras de huevos de amniotas en el Mesozoico (Moreno-Azanza, 2014) a restos de cáscaras de aves del Cuaternario.

El análisis de las cáscaras ha revelado la presencia de cáscaras de tres familias, todas presentes en la asociación identificada con restos óseos: Anseriformes, Gruiformes y Charadriiformes. El estudio ha permitido identificar además el origen de la acumulación de las mismas y su composición, revelando la ausencia de recristalización en las mismas, apuntando a un gran potencial como herramienta para realizar reconstrucciones paleoambientales. En este caso la aparición de restos de cáscaras de huevos pertenecientes únicamente a aves de hábitos acuáticos o semiacuáticos (Svensson *et al.*, 2010) apunta a un ecosistema con presencia de cuerpos de agua, lo cual es consistente con la interpretación obtenida por otros estudios en el yacimiento de la Gran Dolina en Atapuerca (Cuenca-Bescós *et al.*, 2001, 2017).

2.1.4 Ampliación del rango temporal de algunas especies

El registro bioestratigráfico y geográfico de varias especies se ha ampliado debido a su presencia en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante. La aparición de varias especies, como el pigargo (*Haliaeetus albicilla*), el cernícalo (*Falco tinnunculus*), el rascón europeo (*Rallus aquaticus*), el mochuelo (*Athene noctua*) y el picogordo (*Coccothraustes coccothraustes*), y de dos géneros, *Calidris* y *Gallinago*, supone la evidencia más antigua de la presencia de estos taxones en la península ibérica, aunque los registros más antiguos de estas especies provienen en general de yacimientos de la zona central de Europa (Tyrberg, 1998). La ausencia de estas especies en el registro del Pleistoceno más antiguo de la península, en contraste con su presencia en yacimientos de esas edades en el resto de Europa podía deberse a la escasez de yacimientos de la época en la misma (ver Capítulo 1). Es distinto el caso del grévol (*Bonasa*), cuya referencia en la Sima del Elefante sí que representa la más antigua del género en el registro fósil a nivel global (Sánchez-Marco, 2009).

Su presencia en la Sima del Elefante también representa la evidencia más antigua de águila imperial (*Aquila cf. heliaca*) en la península ibérica, retrasando su presencia más de un millón de años. Hasta ahora el registro más antiguo de águila imperial en la península ibérica provenía del Pleistoceno Superior (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2018). El registro más antiguo de la especie procede del Pleistoceno Inferior de Hungría (Jánossy, 1983b), aunque en ese caso también la asignación se ha realizado de forma tentativa (*Aquila cf. heliaca*). Para encontrar el registro más antiguo de la especie *Aquila heliaca* hay que avanzar hasta el Pleistoceno Medio de china (Hou, 1993).

Actualmente la identidad del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) como especie y no como subespecie del águila imperial oriental (*Aquila heliaca*) está en debate. Los primeros análisis genéticos realizados apuntaban a una edad de separación de las especies (o subespecies) de un millón de años aproximadamente (Seibold *et al.*, 1996), edad similar a la de la acumulación de la Sima del Elefante. Posteriormente otros análisis apuntaron que la separación se produjo en el Holoceno o finales del Pleistoceno, y que más tarde se podría haber producido un intercambio genético entre las poblaciones de águila imperial oriental e ibérica (Martínez-Cruz & Godoy, 2007). Estos datos apoyan la idea de que la población actual de la península ibérica es una subespecie del águila imperial oriental (González, 2012). La ampliación del registro fósil de la especie podría arrojar luz en este asunto. Además la confirmación de la presencia de águila imperial en el Pleistoceno Inferior de la península cambia lo que se conoce hasta ahora sobre el complejo *Aquila heliacaladalberti*, cuyos primeros registros hasta ahora procedían del Europa del Este (González, 2008 y referencias incluidas).

2.2 Pleistoceno Superior

El número de yacimientos del Pleistoceno Superior de la península ibérica cuyas aves han sido analizadas es mayor que los del Pleistoceno Inferior y Medio (Figuras, 4 5 y 6 del Capítulo 1). En esta tesis se incluyen siete yacimientos del Pleistoceno Superior localizados en el norte de la península ibérica (Aguilón P-7, Llonin, Abittaga, Axlór, Koskobilo, Atxuri 1 y Los Batanes C-4) (**Fig. 1**).

Más de 40 taxones se han identificado en los yacimientos del Pleistoceno Superior analizados en esta tesis (**Tab. 3**). Las asociaciones identificadas son muy similares a las registradas en otros yacimientos del norte de la península ibérica, con gran abundancia de chovas (*Pyrhacorax* spp.), palomas (Columbiformes) y Galliformes (*Lagopus* spp., *B. bonasia*, *L. tetrix*), además de grandes rapaces (*G. fulvus*, *A. chrysaetos*). Estos grupos son muy comunes y dominan tanto en los yacimientos de la zona del norte peninsular (Elorza, 1990, Sánchez-Marco, 2005; García i Petit, 2005) como en ecosistemas actuales (Svensson *et al.*, 2010).

Varios de los yacimientos analizados se caracterizan por presentar restos de actividad neandertal (Aguilón P-7, Sauqué *et al.*, 2014; Llonin, Sanchis *et al.*, 2019; Axlór, Gómez-Olivencia *et al.*, 2018a), mostrando en ocasiones señas de interacción con las aves. Es el caso de Axlór, yacimiento donde se ha constatado por primera la explotación de aves y carnívoros por parte de neandertales en la región cantábrica (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018b).

2.2.1 Asociaciones no análogas en el Pleistoceno Superior

La mayoría de las aves identificadas en los yacimientos del Pleistoceno Superior está actualmente presente en la península ibérica en general, y en las áreas donde se localizan los yacimientos en particular (Svensson *et al.*, 2010). No obstante existe alguna excepción a esta regla. Se han identificado especies que actualmente no aparecen en las zonas de los yacimientos, pero que son comunes en el Pleistoceno Superior del norte de la península, y

	<i>Mergellus albellus</i>	<i>Lyrurus tetrrix</i>	<i>Lagopus sp.</i>	<i>Lagopus lagopus</i>	<i>Lagopus muta</i>	<i>Bonasa bonasia</i>	cf. <i>Perisoreus infaustus</i>
Aguilón P-7 (AGP-7)			X				
Llonin	X		X	X		X	
Koskobilo		X			X		
B-8						X	X

Tab. 4: Presencia de taxones en los yacimientos analizados que actualmente no aparecen en las áreas cercanas a los mismos.

otras de las que no hay registro (**Tab. 4**)

La serreta chica (*Mergellus albellus*) se considera una especie indicadora desde el punto de vista paleoambiental, ya que irrumpe desde el norte de Europa al Sur durante el Pleistoceno (Sánchez-Marco, 2004). Ha sido registrada en el yacimiento de Llonin, en Asturias (**Fig. 2a**). En el norte de la península se ha registrado en Berroberria (Sánchez-Marco, 2005). Se trata de una especie que cría en bosques cerca de cuerpos de agua dulce (del Hoyo *et al.*, 1992).

El gallo lira (*Lyrurus tetrrix*) se ha identificado en Koskobilo (**Fig. 2b**). Ha sido identificada también en Urtiaga (Elorza, 1990), Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005) y Artazu VII (Suárez-Bilbao *et al.*, 2018). Actualmente habita el norte y el centro de Europa, aunque durante el Pleistoceno Superior su distribución era prácticamente cosmopolita (Holm & Svenning, 2014).

Los lagópodos (*Lagopus spp.*) son muy comunes en el Pleistoceno Superior europeo, y también aparecen asiduamente en el norte de la península ibérica durante esta época (Tyrberg, 2008). Restos asignados a *Lagopus sp.*, se han registrado en Aguilón P-7 y en Llonin.

La perdiz nival (*Lagopus muta*) aparece en el Pleistoceno Superior de Koskobilo, y en el Holoceno de la cueva B-8. Su presencia en esta última se encuentra dentro de su distribución actual (**Fig. 2c**). Esta especie se ha descrito como una especie poco dispersiva cuyo hábitat se expandió de forma considerable durante el Pleistoceno (Sánchez-Marco, 2004). Las poblaciones de la especie presentes en Pirineos y Alpes son relictas de su distribución pasada. Actualmente se relacionan con áreas rocosas y de tundra (Svensson *et al.*, 2010). Es común en el Pleistoceno del norte de la península, aparece en Urtiaga, Aizbitarte, Lumentxa, Ermitia (Elorza, 1990, 1993) Cueto de la Mina, La Riera, Valdegoba, Cueva del Toll, Berroberria, y el Castillo (Sánchez-Marco, 2005, 2018).

El lagópodo escandinavo (*Lagopus lagopus*) se ha registrado en Llonin (**Fig. 2d**). Al igual que la perdiz nival, el lagópodo escandinavo experimentó una importante expansión de su área de distribución hacia el sur durante el Pleistoceno (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014). Esta área se contrajo de nuevo durante el Holoceno, dando lugar a su distribución actual, limitada a áreas de Escandinavia y Escocia. Actualmente ocupa hábitats boscosos (Svensson *et al.*, 2010). En el Pleistoceno del norte de la península aparece en Aizbitarte, Ermitia, Urratxa (Elorza, 1990, 1993, 1997), Laminak II (Hernández-Carrasquilla, 1993), Abauntz (Altuna *et al.*, 2002) y Praileatiz 1 (Moreno-García, 2017).

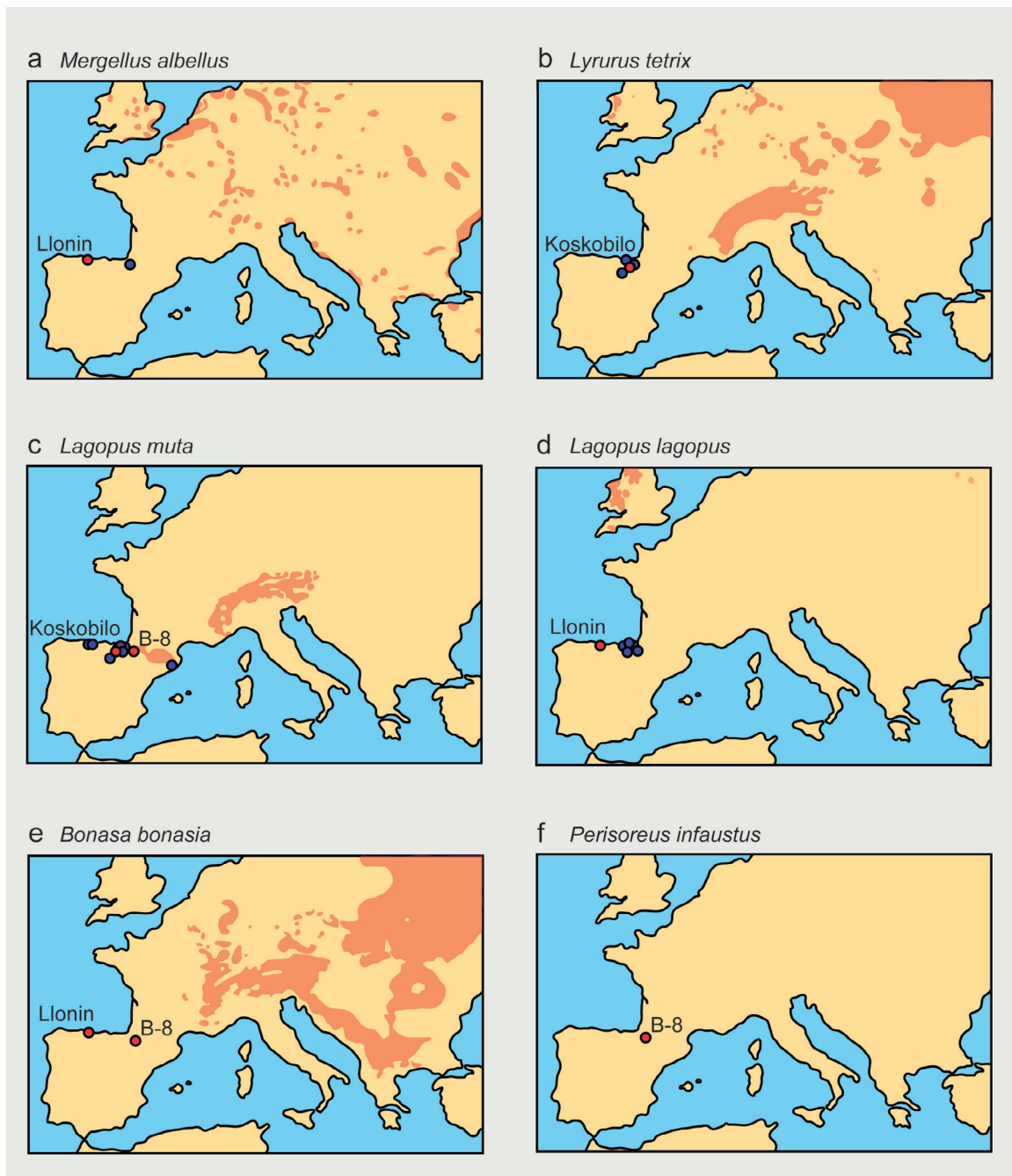


Fig. 2: Distribución actual de las especies (rojo) ausentes actualmente del norte de la península ibérica. Los puntos rojos representan los yacimientos incluidos en esta tesis donde esas especies están registradas. Los puntos azules marcan los yacimientos de Pleistoceno Superior del norte de la península donde la especie también se ha registrado. **a)** *Mergellus albellus*; **b)** *Lyrurus tetrrix*; **c)** *Lagopus muta*; **d)** *Lagopus lagopus*; **e)** *Bonasa bonasia*; **f)** *Perisoreus infaustus*. Distribución las especies según BirdLife International 2016a,b,c,d,e,f.

La separación en la distribución y en los hábitats de los lagópodos se produjo probablemente durante el Holoceno debido a la contracción de los refugios, hasta entonces la distribución de ambas especies era prácticamente igual. La mayor tolerancia a las temperaturas de *L. muta* le permitió permanecer en los refugios de alta montaña de Pirineos y Alpes (Lagerholm *et al.*, 2017).

El grévol (*Bonasa bonasia*) se ha identificado en Llonin (**Fig. 2e**). Actualmente habita áreas boscosas y montañosas del norte de Europa (Bergman & Klaus, 1994), y su presencia en

la península ibérica se limita a observaciones esporádicas en los pirineos (Catusse *et al.*, 1992). No hay registro de grévol en el norte de la península previo a su presencia en el MIS3 de Llonin, aunque si se ha registrado en el norte de los pirineos una forma primitiva de la especie, *Tetrastes praebonasia* en el Pleistoceno Inferior y Medio de Montoussé (Clot *et al.*, 1976).

La presencia de algunas de estas especies en las asociaciones se explica con los cambios en la distribución de las mismas durante el Pleistoceno (Sánchez-Marco, 2004; Holm & Svenning, 2014), por otro lado hay que tener en cuenta el citado papel del norte de la península ibérica como refugio interglaciar para especies adaptadas a climas más fríos (López-García *et al.*, 2010). Relictos de poblaciones más extensas podrían haber ido limitando su distribución a áreas cada vez más altas conforme el clima se hacía más templado hacia el Holoceno.

2.3 Holoceno

El número de yacimientos holocenos de la península ibérica cuyas aves han sido estudiadas sistemáticamente es más alto que en el Pleistoceno (ver Capítulo 1). En esta tesis se incluyen cuatro yacimientos de esta época, todos localizados a gran altura en los Pirineos: La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2 (**Fig. 1**). Los datos aportados por estos yacimientos suponen los datos de yacimientos de aves a mayor altura sobre el nivel del mar de la península ibérica. Las asociaciones identificadas en estos yacimientos son similares a las que pueden aparecer actualmente en la península, aunque algunas especies actualmente no la habitan. La ausencia de trabajos sobre yacimientos situados a gran altura hace complicado evaluar las implicaciones de la presencia en los yacimientos analizados de varias especies cuya distribución actualmente no alcanza áreas de alta montaña.

2.3.1 Asociaciones no análogas en el Holoceno

El grévol (*Bonasa bonasia*) también se ha identificado en el Holoceno de la cueva B-8 (**Fig. 2e**). Su presencia en la cueva está ligeramente por encima de su distribución actual. En este caso su presencia podría deberse a una población relictica que utiliza el Pirineo en forma de refugio y va migrando hacia zonas más altas durante el Holoceno.

El arrendajo funesto se ha identificado (de forma tentativa, como *cf. Perisoreus infaustus*) en la cueva B-8. Esta especie habita bosques de coníferas en el norte de Europa (Svensson *et al.*, 2010) (**Fig. 2d**). Tampoco hay registro fósil del arrendajo en la península, pero si aparece al final del Pleistoceno Medio en Francia (Jaubert *et al.*, 2005). Su presencia podría deberse bien a una expansión puntual o a la presencia de una población relictica en los Pirineos, que habrían actuado como refugio en las zonas más altas, por encima de los 2000 metros.

Se han registrado en el Holoceno de las cuevas del Pirineo algunas aves que están presentes en la zona norte de la península ibérica pero que actualmente no aparecen a tanta altura sobre el nivel del mar. Es el caso de la codorniz, *Coturnix coturnix*, que aparece en la cueva B-8 a más de 2000 metros de altitud. Actualmente el rango de altura de la especie solo alcanza los 1000 metros (BirdLife International, 2012a). La presencia de la codorniz en esta altura

podría deberse a un cambio en la tolerancia de las alturas de la especie durante el Holoceno, o al papel del agente acumulador, que podría haber llevado a su presa a mayor altura tras cazarla. Ocurre lo mismo con la paloma torcaz (*Columba palumbus*), también registrada en la B-8 y con el grajo (*Corvus frugilegus*), recuperado en la C-15. En estos dos casos la diferencia de altura con la distribución actual es menor que en el caso de la codorniz.

3. APLICACIONES DE LAS AVES EN RECONSTRUCCIÓN PALEOCLIMÁTICA Y PALEOAMBIENTAL

3.1 Métodos de reconstrucción

Las aves han sido utilizadas ampliamente para reconstruir los paisajes y climas del pasado. Existen numerosos trabajos que abordan reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas utilizando este grupo como proxy, ya que se trata de un grupo muy diverso y ampliamente presente en el registro fósil (Tyrberg, 1998; Mlíkovský, 2002). El uso más amplio de las aves ha sido su papel como especies indicadoras desde el punto de vista paleoclimático (Sánchez-Marco, 2004). Otros trabajos han desarrollado distintas metodologías, como el cálculo de índices térmicos (Demarcq & Mourer-Chauviré, 1976; Bocheński, 2000; Lorenc, 2007). Sánchez-Marco (2005) desarrolló una metodología basada en el método de ponderación de hábitats (Evans *et al.*, 1981). Otro enfoque ha sido el estudio de las distribuciones de las especies durante el Pleistoceno (Tyrberg, 1991, 2007; Sánchez-Marco, 1999, 2004), el estudio de los cambios en esta distribución en respuesta a cambios en el clima (Holm & Svenning, 2014; Stewart & Jacobi, 2015), la modelización de la distribución de especies combinado con el estudio del ADN para observar las adaptaciones de las especies (Lagerholm *et al.*, 2017) o el análisis de una asociación a lo largo de una secuencia para ver cambios en el paisaje (Tomek *et al.*, 2012).

En el desarrollo de esta tesis se han utilizado diversos métodos de reconstrucción paleoambiental, aplicados normalmente al estudio de los pequeños vertebrados. En todos los capítulos además se ha analizado el hábitat de cada especie. En el Capítulo 6 (concerniente al yacimiento de Aguilón P-7) se ha utilizado el método del Rango Ecográfico Mutuo (Mutual Climatic Range, MCR) (Blain *et al.*, 2009). En el Capítulo 2 (concerniente al yacimiento de la Sima del Elefante) se ha utilizado el método de Ponderación de Hábitats, (Habitat Weighting, HB) (Evans *et al.*, 1981).

3.1.1 Rango Ecográfico Mutuo (MCR)

En el caso de la aplicación del MCR en Aguilón P-7 los resultados obtenidos en las aves apuntan a un clima más Atlántico en la zona que el actual (de influencia mediterránea), las aves presentes en la asociación apuntan a la presencia de áreas boscosas alternadas con áreas abiertas, con un buen suministro de agua. El problema principal de la aplicación del

MCR a asociaciones de aves es la alta movilidad que tienen estos vertebrados, relacionada con su capacidad de vuelo. Existen estudios que apuntan a que las aves tienden siempre a reflejar climas más suaves que otras faunas, debido en parte a su mayor movilidad (Lorenc, 2007). Además la distribución actual de las mismas ha podido variar durante el Pleistoceno por cambios en las preferencias de hábitat de las especies. Por otro lado la distribución utilizada en esta metodología está fuertemente influenciada en la actualidad por la actividad humana. Por estos factores el uso del método del Rango Ecográfico Mutuo (MCR) no se recomienda para aplicar en asociaciones de aves.

3.1.2 Ponderación de Hábitats (HB)

En el yacimiento de la Sima del Elefante se ha aplicado el método de Ponderación de Hábitats. La razón de la aplicación de este método es la existencia previa de datos obtenidos mediante la aplicación de esta metodología a otros grupos de vertebrados de la asociación, con el objetivo de poder comparar la evolución de las señales de varios grupos a lo largo de los diferentes niveles. Los resultados obtenidos en la Sima del Elefante apuntan a la presencia de bosques, áreas abiertas secas y cuerpos de agua. Estos resultados son similares a los obtenidos con otros grupos. En el caso de la herpetofauna y los micromamíferos (Rodríguez *et al.*, 2011) la asociación refleja una mayor presencia de áreas abiertas, y menos presencia de bosque. En cambio la asociación de quirópteros apunta a una presencia mucho más fuerte de bosque (Galán *et al.*, 2016) que los dos citados grupos, y similar a la sugerida por las aves.

Las diferencias entre los resultados dados por los distintos grupos se debe principalmente a los diferentes orígenes de acumulación. Es necesario tener en cuenta a la hora de aplicar el método que la presencia de especies de aves que ocupaban la cueva (como en el caso de los cuervos en la Sima del Elefante) hace que la señal de las mismas este sobredimensionada, debido a su mayor abundancia en la asociación fósil. Otra razón para que la asociación fósil no sea representativa del ecosistema es la presencia de sesgos por parte del acumulador (Andrews, 2006). Por otro lado es necesario tener en cuenta otros factores a la hora de la recuperación de los restos que pueden añadir sesgos a la muestra, como el tipo de sustrato, la cobertura vegetal, la metodología de excavación de los restos, la cantidad de material muestreado o el proceso de lavado-tamizado para la recuperación de microfauna.

Otra problemática relacionada con la aplicación de este método sobre las asociaciones de aves es el posible cambio en las preferencias de hábitat de las especies. Por ejemplo en el caso de las especies de lagópodo de Europa (*Lagopus lagopus* y *Lagopus muta*) se ha observado, mediante análisis de distribución combinados con análisis de ADN, que durante el Pleistoceno ambas ocupaban zonas boscosas. Aunque posteriormente, al templarse el clima, *Lagopus muta* ocupa áreas de roquedo en refugios interglaciares como los Pirineos y los Alpes debido posiblemente a su mayor tolerancia a las temperaturas. Mientras que el hábitat de *Lagopus lagopus* retrocede hasta su distribución actual, limitada al norte de Europa (Lagerholm *et al.*, 2017).

Teniendo en cuenta estas observaciones es importante discutir los aspectos geológicos, metodológicos y tafonómicos antes de proceder a la aplicación del método de Ponderación de Hábitats a asociaciones fósiles de aves. El análisis de estos factores puede ser útil a la hora de comparar los resultados entre varios grupos de un mismo yacimiento. Especialmente casos en los que exista una secuencia estratigráfica, ya que podrían observarse tendencias y cambios que afectarían a todos los grupos de fauna presentes.

3.1.3 Distribución de asociaciones de aves en los yacimientos

El Capítulo 5 de la tesis está dedicado al análisis de las asociaciones de aves del Pleistoceno Superior y su relación con los límites entre las zonas Mediterránea y Eurosiberiana. Esta metodología fue desarrollada para su aplicación en faunas de mamíferos (Álvarez-Lao, 2014). Consiste en analizar las proporciones de ciertas especies en cada yacimiento. Las especies se han seleccionado teniendo en cuenta los trabajos previos en los que se las ha considerado buenas indicadores climáticas (Sánchez-Marco, 2005; Holm & Svenning, 2014). La ventaja de este método es la comparación directa de las aves presentes en un yacimiento y la proporción entre ellas, sin asignarles más variables, de este modo la problemática relacionada con los cambios de hábitat de las especies durante el Cuaternario queda mitigada.

Los resultados muestran un ordenamiento de los yacimientos por latitud. Estos se disponen en el gráfico obtenido dibujando un gradiente norte-sur. También se forman agrupaciones relacionadas con el tipo de paisaje. Algunos de los yacimientos que actualmente se sitúan cerca del límite entre la zona Mediterránea y Eurosiberiana, dentro de la primera, se agrupan o tienden a agruparse con los yacimientos de la zona Eurosiberiana. Esto apunta a una migración hacia el sur de la posición del límite entre zonas.

El problema a la hora de aplicar esta metodología es la escasez de datos. Esta escasez afecta a determinadas áreas que podrían aportar mucha información a estos cambios, de las que hay pocos yacimientos con restos de aves o solo está disponible la lista faunística.

La misma metodología aplicada a asociaciones de aves divididas en rangos temporales mas cortos sería muy útil a la hora de conocer los cambios en el límite de las zonas durante los distintos pulsos climáticos.

3.2 El uso de cáscaras de huevo en reconstrucciones paleoambientales

Las cáscaras de huevo recuperadas durante el proceso de lavado-tamizado y posterior triado del sedimento muestran un gran potencial como herramientas en reconstrucciones del paisaje y del clima. Si la acumulación de las mismas se debe al arrastre de las cáscaras junto con el sedimento por parte del agua y su acumulación dentro de la cueva, la asociación inferida a partir de las mismas refleja el área ocupada por la red hidrográfica más cercana al yacimiento.

Aunque existen depredadores que actúan sobre los huevos de aves, la predación ocurre en el propio nido o en los alrededores, sin que se produzca transporte de los restos de cáscaras

por parte de un agente acumulador (Gil-Delgado *et al.*, 2009), por lo que no se introducen en el yacimiento sesgos como en el caso de otros restos fósiles. por lo tanto la asociación de aves registrada mediante las cáscaras es generalmente representativa y refleja unicamente a las aves que nidifican en las cercanias del yacimiento. Por ello es poco probable que queden registradas aves ocasionales o migradoras en estos depósitos. Esto hace de las cascaras una herramienta muy potente a la hora de reconstruir el paisajhe del entorno del yacimeinto.

Por otro lado, también pueden ser muy útiles a la hora de estudiar el clima. Se recuperan mediante el lavado-tamizado de los sedimentos, utilizando la misma metodología que en la recuperación de otros restos de pequeños vertebrados, por lo que el muestreo en el yacimiento es muy preciso y pueden utilizarse para analizar isotopos de oxígeno y carbono.

Conclusiones

11

En el Capítulo 11 se presentan las conclusiones de la tesis. Estas se dividen en distintos apartados: las conclusiones generales sobre el registro de aves en la península y el origen de las acumulaciones de las mismas, los cambios en la distribución geográfica y estratigráfica de algunas de las especies de aves identificadas en los yacimientos analizados y el papel de las aves como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales.

1. CONCLUSIONES GENERALES

1-Esta tesis amplia el conocimiento del registro fósil de la Clase Aves en el norte de la península ibérica con la revisión de las asociaciones de huesos y cáscaras de huevos fósiles en 13 yacimientos, pertenecientes al Pleistoceno Inferior (Sima del Elefante y Gran Dolina), al Pleistoceno Superior (Aguilón P-7, Llonin, Abittaga, Axlor, Koskobiló, Atxuri I y Los Batanes C-4) y al Holoceno (La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2). Han sido analizados 10645 restos fósiles de aves y 73 taxones se han identificado.

2-El origen de la acumulación de los restos de aves en los yacimientos es variado. En la Sima del Elefante y Llonin la acumulación tiene un origen mixto, debido a la acción de aves rapaces y a la muerte de individuos que ocupan la cueva. En Aguilón P-7, la cueva B-8 y la cueva C-15 el principal origen de la acumulación es la acción de aves rapaces. En Abittaga y Atxuri I el principal origen de la acumulación es la muerte natural de individuos que ocupan la cueva. En Axlor el principal origen de la acumulación es la acción antrópica. En la Gran Dolina el origen de la acumulación de los fragmentos de cáscaras de huevo es el arrastre de los mismos junto con sedimento.

2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LAS AVES EN EL REGISTRO FÓSIL DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

2.1 Pleistoceno Inferior

1-En los niveles TE7 a TE16 de la Sima del Elefante, del Pleistoceno Inferior, han sido identificados 9553 restos de ave pertenecientes a 31 taxones: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Muscipidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *plioaenus*, y *Coccytrhaustes coccothraustes*.

2-La asociación de aves identificada en la Sima del Elefante es similar a la de otros yacimientos del Pleistoceno Inferior europeo, destacando la presencia de *Palaeocryptonyx donnezani*, de distribución Plio-Pleistoceno, y *Corvus* cf. *plioaenus*, extinta en el Pleistoceno Medio.

3-Los restos de *Corvus* representan el 85% de la asociación de la Sima del Elefante. Se asignan a la especie *Corvus* cf. *plioaenus* por sus características biométricas. La diferencia más significativa respecto a otras especies es la longitud del tarsometatarso. Estas diferencias podrían deberse a adaptaciones relacionadas con la alimentación o ser una expresión de la regla

de Allen.

4-Se ha realizado el primer estudio paleológico de cáscaras de huevos de ave en Atapuerca, sobre restos del nivel TD6 de la Gran Dolina (TD, Pleistoceno Inferior). 22 fragmentos de cáscaras se han asignado a tres grupos diferentes de aves: Anseriformes, Gruiformes y Charadriiformes. En este mismo nivel se han identificado también restos óseos de los tres taxones reconocidos por sus cáscaras de huevo.

5-Las especies *Aquila* cf. *heliaca*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Athene noctua* y *Coccythraustes coccythraustes*, y los géneros *Calidris* y *Gallinago* en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante son la evidencia más antigua de estos taxones en la península ibérica.

6-La presencia de *Bonasa* en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante es la evidencia más antigua del género en el registro fósil a nivel global.

2.2 Pleistoceno Superior

1-En el yacimiento de Aguilón P-7 (AGP-7), en el valle del Ebro, se han estudiado 67 restos fósiles pertenecientes a nueve taxones de aves: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor* y *Corvus monedula*.

2-En el yacimiento de Los Batanes C-4, en el Pirineo Aragonés, se han estudiado 12 restos fósiles pertenecientes a 6 taxones: Aves indet., Passeriformes indet., Corvidae indet., *Corvus frugilegus*, *Pyrrhocorax* sp., y *Pyrrhocorax graculus*.

3-En los cuatro nuevos yacimientos del País Vasco (Abittaga, Axlor, Koskobilo y Atxuri I) se han estudiado 128 restos fósiles pertenecientes a 26 taxones: Aves indet., Anseriformes indet., *Gyps fulvus*, *Aquila chrysaetos*, Falconiformes indet., *Falco tinnunculus*, *Lagopus muta*, *Perdix perdix*, *Lyrurus tetrix*, Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorus*, Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* sp. *Corvus monedula*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula* y *Corvus corax*.

4-En el yacimiento de Llonin, en Asturias, se han estudiado 740 restos fósiles pertenecientes a 23 taxones: Aves indet., *Mergellus albellus*, Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Lagopus lagopus*, *Bonasa bonasia*, *Gyps fulvus*, *Falco* sp., *Falco naumanni*, *Columba livia/oenas*, *Strix aluco*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Motacilla* sp., *Turdus* sp., Corvidae indet., *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corone* y *Corvus corax*.

5-Las asociaciones identificadas son en general similares a las registradas en otros yacimientos del Pleistoceno Superior del norte de la península ibérica. Destacando la abundancia de pequeñas passeriformes, de chovas (*Pyrrhocorax* spp.), palomas (Columbiformes), Galliformes (*Lagopus* spp., *Bonasa bonasia*, *Lyrurus tetrrix*) y grandes rapaces (*Gyps fulvus* y *Aquila chrysaetos*).

6-Varios yacimientos analizados en la tesis presentan actividad de *Homo neanderthalensis*, pero su interacción con las aves solo se ha registrado en Axló.

7-En los yacimientos analizados han sido identificadas cuatro especies ausentes en la península ibérica en la actualidad: *Mergellus albellus*, *Lagopus lagopus* y *Bonasa bonasia* en Llonin, *Lyrurus tetrrix* en Koskobilo. Por otra parte, la especie *Lagopus muta* de Koskobilo se encuentra fuera de su distribución actual.

2.3 Holoceno

1-Los yacimientos holocenos analizados en esta tesis son los situados a mayor altura sobre el nivel del mar en la península ibérica.

2-En los cuatro nuevos yacimientos del Pirineo aragonés (Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 y D-2) se han analizado 123 restos pertenecientes a 22 taxones: Aves indet., Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Bonasa bonasia*, *Coturnix coturnix*, *Rallus aquaticus*, *Columba* sp., *Columba oenas*, *Columba palumbus*, Passeriformes indet., *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, *Lanius* sp., *Ficedula* sp., *Ficedula hypoleuca*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus* y *Coccothraustes coccothraustes*.

3-Las asociaciones identificadas en estos yacimientos son similares a las que aparecen en otros yacimientos holocenos del norte de la península ibérica, así como a las comunidades de aves que habitan actualmente esta región.

4-En el yacimiento de la cueva B-8 han sido identificadas dos especies ausentes en la actualidad en la península ibérica: cf. *Perisoreus infaustus* y *Bonasa bonasia*. Se han identificado también tres especies por encima de su rango de altitud actual: *Coturnix coturnix*, *Columba palumbus*, en la B-8, y *Corvus frugilegus* en la C-15.

5-La presencia de estas especies en las asociaciones podría deberse al papel de la península como refugio interglaciar y a cambios en las tolerancias de temperatura de las especies. En el caso de las especies identificadas fuera de su rango actual de alturas puede deberse al papel del agente acumulador.

3. PALEOAMBIENTE Y PALEOCLIMA

1-El método del Rango Ecográfico Mutuo (Mutual Climatic Range) ha sido aplicado a la asociación de Aguilón P-7, presenta varias problemáticas que lo hacen desaconsejable para su uso con aves.

2-El método de Ponderación de Hábitats (Habitat weighting) ha sido aplicado a la asociación de la Sima del Elefante, puede ser útil a la hora de comparar los datos de aves con los obtenidos con la misma metodología sobre otras faunas.

3-En el Capítulo 5 se ha aplicado de forma novedosa el Análisis de Correspondencia (DCA) a las asociaciones de aves del Pleistoceno Superior de Europa occidental. Los resultados revelan una distribución de los yacimientos en un gradiente norte-sur, y un ordenamiento de los mismos en grupos relacionados con el tipo de paisaje.

4-Varios yacimientos de localidades actualmente mediterráneas pero próximas al límite actual entre las zonas Mediterránea y Eurosiberiana aparecen agrupados con yacimientos de ámbito eurosiberiano, reflejando posición mas meridional del límite entre ambas zonas durante el Pleistoceno Superior.

5-La correspondencia entre la presencia de especies ligadas al hábitat de bosque y numerosos yacimientos del ámbito eurosiberiano sugieren la existencia de extensas áreas de bosque en esta zona de Europa a lo largo del Pleistoceno Superior

6-La ventaja del Análisis de Correspondencia respecto a otros análisis es la comparación directa de las asociaciones de aves presentes en un yacimiento y la proporción entre ellas, sin introducir datos relacionados con el hábitat o los requerimientos climáticos. La desventaja es la escasez de datos disponibles, que no permite realizar análisis para rangos de tiempo más cortos.

1. GENERAL CONCLUSIONS

1-This thesis extends the knowledge of the fossil record of the Clase Aves in the north of the Iberian Peninsula, with the analysis of the avian bone and eggshell fossil associations of 13 sites, belonging to the Early Pleistocene (Sima del Elefante and Gran Dolina), to the Upper Pleistocene (Aguilón P-7, Llonin, Abittaga, Axlór, Koskobilo, Atxuti I and Los Batanes C-4), and to the Holocene (La Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 and D-2). Altogether 10645 avian remains have been analyzed and 73 taxa have been identified.

2-The origin of the accumulation of the avian remains is diverse. In Sima del Elefante and Llonin the accumulation have a mixed origin, due to the action of birds of prey and the natural death of the individuals which inhabited the cave. In Aguilón P-7, B-8 and C-15 caves the origin is the action of birds or prey. In Abittaga and Atxuri I the origin is the natural death of individuals which inhabited the caves. In Axlór the accumulation is due to the anthropic action. In Gran Dolina the origin of the accumulation is the transport of the eggshells from outside to the inside of the cave by the streams, along with the sediment.

2. GEOGRAPHIC AND STRATIGRAPHIC DISTRIBUTION OF BIRDS IN THE FOSSIL RECORD OF THE IBERIAN PENINSULA

2.1 Early Pleistocene

1-In the TE7 to TE16 levels of Sima del Elefante 9553 avian remains belonging to 31 taxa have been identified: Aves indet., Anseriformes indet., *Anas* sp., Galliformes indet., *Palaeocryptonyx donnezani*, *Bonasa* sp., *Coturnix coturnix*, Accipitridae indet., *Haliaeetus albicilla*, *Aquila* sp., *Aquila* cf. *heliaca*, *Falco* sp., *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus*, Charadriiformes indet., *Calidris* sp., *Gallinago* sp., *Columba livia/oenas*, *Bubo* sp., *Athene noctua*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., Motacillidae indet., *Turdus* sp., Muscipidae indet., Paridae indet., Corvidae indet., *Corvus* cf. *pliocaenus*, and *Coccyzoides coccyzoides*.

2-The Sima del Elefante avian association is similar to that of other Early Pleistocene European sites, highlighting the presence of *Palaeocryptonyx donnezani* (with Plio-Pleistocene distribution) and *Corvus* cf. *pliocaenus* (extinct in the Middle Pleistocene).

3-The *Corvus* remains represent the 85% of the Sima del Elefante avian association. The remains have been assigned to *Corvus* cf. *pliocaenus* due to their biometric characteristics. The most significant difference with respect to other species is the length of the tarsometatarsus. Those differences may be related to feeding adaptations or be an expression of Allen's rule.

4-The first paleoecologic analysis carried out in eggshell remains from Atapuerca is

presented here. 22 eggshell fragments recovered from the TD6 level of the Gran Dolina (TD), Early Pleistocene, in age have been assigned to three different taxa: Anseriformes, Gruiformes and Charadriiformes. In this level bone fossil remains of these three taxa have also been identified.

5-The species *Aquila cf. heliaca*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco tinnunculus*, *Rallus aquaticus*, *Athene noctua* and *Coccythraustes coccythraustes*, and the genera *Calidris* and *Gallinago* in the Early Pleistocene levels of Sima del Elefante are for the moment the oldest evidence of these taxa in the Iberian Peninsula.

6-The presence of *Bonasa* in the Early Pleistocene levels of Sima del Elefante is for the moment the oldest evidence of the genus in the global fossil record.

2.2 Upper Pleistocene

1-In the site of Aguilón P-7 (AGP-7), in the Ebro Valley, 67 bird fossil remains belonging to 9 taxa have been analyzed: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus cf. unicolor* and *Corvus monedula*.

2-In the site of Los Batanes C-4, in the Aragonese Pyrenees, 12 bird fossil remains belonging to 6 taxa have been analyzed: Aves indet., Passeriformes indet., Corvidae indet., *Corvus frugilegus*, *Pyrrhocorax* sp., and *Pyrrhocorax graculus*.

3-In the new four sites from the Basque Country (Abittaga, Axlor, Koskobilo and Atxuri I) 128 bird fossil remains belonging to 26 taxa have been analyzed: Aves indet., Anseriformes indet., *Gyps fulvus*, *Aquila chrysaetos*, Falconiformes indet., *Falco tinnunculus*, *Lagopus muta*, *Perdix perdix*, *Lyrurus tetrix*, Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Passeriformes indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., *Turdus viscivorus*, Corvidae indet., *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus* sp. *Corvus monedula*/*Pyrrhocorax graculus*, *Corvus monedula* and *Corvus corax*.

4-In the site of Llonin, in Asturias, 740 bird fossil remains belonging to 23 taxa have been analyzed: Aves indet., *Mergellus albellus*, Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Lagopus lagopus*, *Bonasa bonasia*, *Gyps fulvus*, *Falco* sp., *Falco naumanni*, *Columba livia/oenas*, *Strix aluco*, Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Motacilla* sp., *Turdus* sp., Corvidae indet., *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corone* and *Corvus corax*.

5-The identified avian assemblages are generally similar to those registered in other Upper Pleistocene sites of the north of the Iberian Peninsula, highlighting the abundance of

small passeriforms, choughs (*Pyrrhocorax* spp.), doves (Columbiformes), Galliformes (*Lagopus* spp., *Bonasa bonasia*, *Lyrurus tetrrix*) and birds of prey (*Gyps fulvus*, *Aquila chrysaetos*).

6-Although the record of the activity of *Homo neanderthalensis* in several sites, the interaction between humans and birds has only been registered in the Axlor site remains.

7-In the analyzed sites four species that are currently absent from the Iberian Peninsula have been identified: *Mergellus albellus*, *Lagopus lagopus* and *Bonasa bonasia* in Llonin, *Lyrurus tetrrix* in Koskobilo. Besides, the presence of *Lagopus muta* in Koskobilo is outside its current geographical distribution.

2.3 Holocene

1-The Holocene sites analyzed in this thesis are the ones located at a greater high above the sea level of the Iberian Peninsula.

2-In the new four sites from the Aragosene Pyrenees (Brecha del Rincón B-9, B-8, C-15 and D-2) 123 bird fossil remains belonging to 22 taxa have been analyzed: Aves indet., Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Bonasa bonasia*, *Coturnix coturnix*, *Rallus aquaticus*, *Columba* sp., *Columba oenas*, *Columba palumbus*, Passeriformes indet., *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, *Lanius* sp., *Ficedula* sp., *Ficedula hypoleuca*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus* and *Coccothraustes coccothraustes*.

3-The identified avian assemblages are generally similar to those registered in other Holocene sites of the north of the Iberian Peninsula, and are also similar to the assemblages presents nowadays in the north of this region.

4-In the Holocene B-8 Cave site two species that are currently absent from the Iberian Peninsula have been identified: cf. *Perisoreus infaustus* and *Bonasa bonasia*. Also three species have been identified above their current altitude range: *Coturnix coturnix*, *Columba palumbus*, in the B-8 site, and *Corvus frugilegus* in the C-15 site.

5-The presence of these species in the assemblages may be due to the role as a refugium of the north of the Iberian Peninsula, and also to changes in the temperature tolerance of the species. In the case of the species identified outside their current altitude range their presence can also be due to the activity of a predator.

3. PALEOENVIRONMENT AND PALEOCLIMATE

1-The Mutual Climatic Range method has been applied to the Aguilón P-7 avian association, and presents several problems that make it inadvisable for its use with avian assemblages.

2-The Habitat Weighting method has been applied to the Sima del Elefante avian association, and it can be useful when comparing the avian assemblage results with those obtained with the same method on other faunal groups of the same site.

3-In the Chapter 5 of the thesis a Correspondence Analysis (DCA) has been applied for first time to avian assemblages of the Upper Pleistocene of Western Europe. The results reveal a distribution of the sites following a north-south gradient, and a grouping of the sites according to the landscape.

4-Several sites which are nowadays mediterranean, and are close to the current Mediterranean-Eurosiberian boundary appear grouped with eurosiberian sites, reflecting a more meridional position of the boundary between zones in the Upper Pleistocene.

5-The correspondence between the presence of species linked to forested habitats and numerous eurosiberian sites suggests the existence of extensive forest areas in this area of Europe along the Upper Pleistocene.

6-The avail of the Correspondence Analysis over other methodologies is the direct comparison of the avian assemblages and the proportions between the taxa, without introducing the data concerning the habitat or climatic demands of the taxa. Nevertheless the disadvantage of this method is the scarcity of available data, that does not allow the perform of analysis for shorter time lapses.

Bibliografía



A

- Adrover, R., 1975. Principales yacimientos paleomastológicos de la provincia de Teruel y su posición estratigráfica relativa. *Trabajos del Neógeno-Cuaternario* 4, 31-48.
- Adrover, R., Mein, P., Moissenet, E., 1978. Nuevos datos sobre la edad de las formaciones continentales neógenas de los alrededores de Teruel. *Estudios Geológicos* 34, 205-214.
- Agnolin, F.L., Novas, F.E., 2013. Avian Ancestors: A Review of the Phylogenetic Relationships of the Theropods Unenlagiidae, Microraptoria, Anchiornis and Scansoriopterygidae. *Springer Briefs in Earth System Sciences*.
- Aguilar, A., 1990. Calatrava la Vieja: Primer informe sobre la fauna de vertebrados recuperados en el yacimiento almohade. Segunda parte: Aves. *Boletín de Arqueología Medieval* 4, 285-309.
- Aguilar, A., Hernández, F., 1989. El ave del yacimiento tartésico del Puerto 6. *Huelva Arqueológica X-XI* (3), 271-273.
- Alcover, J.A., 1989. Les aus fòssils de la Cova de Ca na Reia. *Endins* 14-15, 95-100.
- Alcover, J.A., 2001. Nous Avencos en el coneixement dels Ocells fòssils de les Balears. *Anuari Ornitològic de les Balears* 16,3-13.
- Alcover, J.A., Bover, P., Escandell, M.J., López-Garí, J.M., Marlasca, R., Ramis, D., 2004. Els superdepredadors de la fauna pleistocènica de Menorca i Formentera. *Endins* 26, 53-58.
- Alcover, J.A., Moyà-Solà, S., Pons-Moyà, J., 1981. Les quimeres del Passat: els vertebrats fòssils del Plio-Quaternari de les Balears i Pitiüses. *Ciutat de Mallorca, Monografies científiques* 1(11).
- Alcover, J.A., McMinn, M., 1995. Fossil birds from the Canary Islands. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 181,207-213.
- Alhaique, F., Recchi, A., 2001. Preliminary results of the re-analysis of the mammalian and avian remains from Grotta di Ortucchio (Avezzano). *Rivista di Antropologia* 79, 19-80.
- Allué, E., Cáceres, I., Expósito, I., Canals, A., Rodríguez, A., Rosell, J., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. *Celtis* remains from the Lower Pleistocene of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Archaeological Science* 53, 570-577.
- Altuna, J., 1974. Restos óseos hallados dentro de una cerámica medieval en Jentilén-Lahioa (Urdiaín, Navarra). *Cuaderno Etnología y Etnografía de Navarra* 18, 425-426.
- Altuna, J., 1977. Apéndice: La fauna de la Cueva del Conde. *Boletín de Estudios Asturianos* 90-91, 486-487.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., 1983. Los restos más antiguos de gallo doméstico en el País Vasco. *Estudios de Arqueología Alavesa* 11, 381-386.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., Elorza, M., 2002. Arqueozoología de los Niveles Paleolíticos de la Cueva de Abauntz (Arraiz, Navarra). *Salduie II 2001-2002*, 1-26.
- Álvarez-Lao, D.J., 2014. The Jou Puerta Cave (Asturias, NW Spain): A MIS 3 large mammal assemblage with mixture of cold and temperate elements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 393, 1-19.
- Amaro, C., 1992. Silos medievais no Palácio Nacional de Sintra. *Arqueologia Medieval* 1, 111-123.
- Amberger, G., 1985. Tierknochenfunde vom Cerro Macareno/Sevilla. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 9, 76-105.
- Amiot, R., Wang, X., Wang, S., Lécuyer, C., Mazin, J.-M., Mo, J., Flandrois, J.-P., Fourel, F., Wang, X., Xu, X., Zhang, Z., Zhou, Z., 2017. δ 18 O-derived incubation temperatures of oviraptorosaur eggs. *Paleontology* 60, 633-647.
- Amo, O., Azanza, B., Sánchez-Marco, A., Morales, J., 1999. First record of Ornithoid prismatic eggshell fragments from the Middle Miocene of Spain. En: Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. (Eds): IV European Workshop on Vertebrate Paleontology, Albarracín, Teruel.
- Amo, O., Laplana, C., Liñán, E., 2000. El primer huevo fósil del Terciario Aragonés. *Naturaleza Aragonesa, Paleontología*, Junio de 2000, 19-20.
- Anadón, P., Cabrera, L., Julià, R., Roca, E., Rosell, L., 1989. Lacustrine oil-shale basins in tertiary grabens from NE Spain (western European rift system). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 70, 7-28.

- Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press, London.
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241, 572-589.
- Andrews, R.C., 1932. The new conquest of central Asia, a narrative of the explorations of the Central Asiatic expeditions in Mongolia and China, 1921-1930. *Natural History of Central Asia*. American Museum of Natural History, New York, 607p.
- Antón, M., López, G., Santamaría, R., 1993. Estudio preliminar de la icnofauna miocena del yacimiento de Salinas de Añana (provincia de Alava). En: González Donoso, J.M. (Ed): *Comunicaciones de las IX Jornadas de Paleontología* 23-28, Málaga.
- Antunes, M.T., 1996. Alimentação de origem animal em regime islâmico: Alcaria Longa e Casa II da Alcáçova de Mértola. *Arqueologia Medieval* 4, 267-276.
- Antunes, M.T., 1997. Arqueozoologia medieval em Silves. *Setúbal Arqueológica* 11-12, 269-277.
- Antunes, M.T., 2004. O que comiam os eborenses antigos; estudo arqueozoológico do sítio da Praça do Giraldo, 56. *O Arqueólogo Português, Série IV* (22), 393-451.
- Antunes, M.T., 2011. Ribât da Arrifana (Aljezur): arqueozoologia, estudo complementar. En: Gomes, R.V., Gomes, M.V., Tente, C. (Eds): *Cristãos e Muçulmanos na Idade Média Peninsular: encontros e desencontros*. Instituto de Arqueologia e Paleociências das Universidades Novas de Lisboa e do Algarve, 157-163, Lisboa.
- Antunes, M.T., Mein, P., 1981. Vertébrés du miocene moyen de Amôr (Leiria), Importance Stratigraphique. *Ciências da Terra (UNL) Lisboa* 6, 169-188.
- Antunes, M.T., Mourer-Chauviré, C., 1992. The Roman site (2nd to 5th centuries AD) at Quinta do Marim near Olhão (Algarve, Portugal): vertebrate faunas. *Setúbal Arqueológica* 9-10, 375-382.
- Antunes, M.T., Balbino, A.C., Callapez, P.M., Crespo, E., Mein, P., 2001-2002. Gruta da Quinta do Ribeiro (Loulé): Fauna. *Al-ulyá* 8, 9-17.
- Araújo, A.C., Moreno-García, M., Gabriel, S., 2014. Para além de Toledo: outros dados, novas revisões e algumas reflexões o Mesolítico Antigo do Litoral da Estremadura. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 17, 5-34.
- Araújo, M.B., Guilhaumon, F., Neto, D.R., Pozo, I., Calmaestra, R., 2011. Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación al Cambio Climático de la Biodiversidad Española. 2 Fauna de Vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio, Madrid.
- Arlegi, M., Rios-Garaizar, J., Rodríguez-Hidalgo, A., López-Horgue, M.A., Gómez-Olivencia, A., 2018. Koskobilo (Olazti, Nafarroa): nuevos hallazgos y revisión de las colecciones. *Munibe, Antropologia-Arkeologia* 69, <https://doi.org/10.21630/maa.2018.69.07>
- Arnold, L., Demuro, M. 2015. Insights into TT-OSL signal stability from single-grain analyses of known-age deposits at Atapuerca, Spain. *Quaternary Geochronology* 472(b), 472-478.
- Arnold, L.J., Demuro, M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Evaluating the suitability of extended-range luminescence dating techniques over early and Middle Pleistocene timescales: published datasets and case studies from Atapuerca, Spain. *Quaternary international* 389, 167-190.
- Arribas, A., 1994. Los macromamíferos del yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España). *Boletín Geológico y Minero* 105(4), 344-361
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Carbonell, E., 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene Site in the Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534-537.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L.J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W.D., Quam, R.M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J.M., Carretero, J.M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martín-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A.I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358-1363.

- Astre, G., 1939. Una caverne ariégoise, la Tutto de Camayot, et sa faune aurgnacien. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle 74, 153-166.
- Astre, G., 1942. Faune de la grotte de las Morts à Montségur-le-Château. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle 77, 282-286.
- Astre, G., 1947. Gisement Azilien de la Tutte de la Carrellore à Lurbe (Basses-Pyrénées). Faune, in Laplace-Jauretche G. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle 84, 227-236.

B

- Baena, J., 2005. Paleoecología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: La secuencia de la Cueva de El Esquilieu (Occidente de Cantabria, España). Museo de Altamira, Monografías 20, 461-487.
- Baena, J., Carrión, E., Ruiz, E., Ellwood, B., Sesé, C., Yravedra, J., Uzquiano, P., Velázquez, R., Manzano, I., Sánchez-Marco, A., Hernández, F., 2005. Paleoecología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: La secuencia de la Cueva de El Esquilieu (Occidente de Cantabria, España). Monografías del Museo de Altamira 20, 461-481.
- Barandiarán, I., 1971. Os d'oiseau du Magdalénien Cantabrique dans la Grotte de Torre (Espagne). L'Anthropologie 75(7-8), 621-626.
- Barrowclough, G.F., Cracraft, J., Klicka, J., Zink, R., 2016. How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter?. PLoS ONE 11(11), e0166307. doi:10.1371/journal.pone.0166307
- Bartolomé, M., Moreno, A., Sancho, C., Stoll, H.M., Cacho, I., Spötl, C., Belmonte, A., Edwards, R.L., Cheng, H., Hellstrom, J.C., 2015. Hydrological change in the Southern Europe responding to increasing North atlantic overturning during Greenland stadial 1. PNAS 112 (21), 6568e6572.
- Basabe, J.M., 1973. Dientes humanos del Musteriense de Axlor (Dima, Vizcaya). Trabajos de Antropología 16, 187-207.
- Baumel, J.J., 1993. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Beacham, E.B., Durand, S.R., 2007. Eggshell and the archaeological record: new insights into turkey husbandry in the American Southwest. Journal of Archaeological Science 34, 1610-1621.
- Bedetti, C., Pavia, M., 2013. Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, Southern Italy). Paleontographica, Abt A. Palaeozoology-Stratigraphy 298 (1-6), 31-53.
- Bedetti, C., Pavia, M., 2007. Reinterpretation of the Late Pleistocene Ingarano Cave deposits based on the fossil bird associations (Apulia, South-Eastern Italy). Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 113, 487-507.
- Bennàsar, M.L., 2010. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina. Tesis Doctoral. Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Bennàsar, M., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G., 2016. Paleoecological and microenvironmental aspects of the first European hominids inferred from the taphonomy of small mammals (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain). Comptes Rendus Palevol 15, 635-646.
- Bennàsar, M.L., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., Blain, H.-A., Rofes, J., 2015. Exceptional biting capacities of the Early Pleistocene fossil shrew *Beremendia fissidens* (Soricidae, Eulipotyphla, Mammalia): new taphonomic evidence. Historical Biology 27, 978-986.
- Berger, G.W., Pérez-González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Ku, T.L., 2008. Luminescence chronology of cave sediments in the Atapuerca Palaeoanthropological site, Spain. Journal of Human Evolution 55, 300-311.
- Bergman, H.H., Klaus, S., 1994. Restoration plan for the hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in Germany. Gibier Faune Sauvage/Game Wildl 11 (2), 35-56.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martín Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Martín-Francés, L., Lapresa, M., Olejniczak, A., Carbonell, E., 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del

- Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. *Journal of Human Evolution* 61 (1), 12-25.
- Bermúdez de Castro, J.M., Pérez-González, A., Martínón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Rosell, J., Prado, L., Sarmiento, S., Carbonell, E., 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Journal of Human Evolution* 55, 729-735.
- BirdLife International, 2012a. *Coturnix coturnix*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2012:e.T22678944A38819371.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22678944A38819371.en>.
- BirdLife International, 2012b. *Columba oenas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012:e.T22690088A62568586.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T22690088A62568586.en>.
- BirdLife International, 2012c. *Columba palumbus*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2012:e.T22690103A38884674.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22690103A38884674.en>.
- BirdLife International, 2014a. *Rallus aquaticus*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2014:e.T22725141A40739842.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T22725141A40739842.en>.
- BirdLife International, 2014b. *Phoenicurus ochruros*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014:e.T22710051A62582233.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T22710051A62582233.en>.
- BirdLife International, 2015. *Lagopus muta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T22679464A85043765. <http://www.iucnredlist.org/details/22679464/0>.
- BirdLife International, 2016a. *Bonasa bonasia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22679494A85936486.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679494A85936486.en>.
- BirdLife International, 2016b. *Lagopus lagopus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22679460A89520690.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679460A89520690.en>.
- BirdLife International, 2016c. *Lagopus muta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22679464A113623562.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679464A89358137.en>.
- BirdLife International, 2016d. *Lyrurus tetrix*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22679480A85944601.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679480A85944601.en>.
- BirdLife International, 2016e. *Mergellus albellus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22680465A85991357.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22680465A85991357.en>.
- BirdLife International, 2016f. *Perisoreus infaustus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T22705775A87356809.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22705775A87356809.en>. Downloaded on 05 November 2018.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., 2008. The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261, 177-192.
- 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(1), 55-65.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Bennàsar, M., Rofes, J., Jópez-García, J.M., Huguet, R., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Sciences Reviews* 29(23), 3034-3044.

- Blain, H.-A., López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2011. A very diverse amphibian and reptile assemblage from the late Middle Pleistocene of the Sierra de Atapuerca (Sima del Elefante, Burgos, Northwestern Spain). *Geobios* 44, 157-172.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11(4), 265–282.
- Blasco-Sancho, M.F., 1995. Hombres, fieras y presas. Estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del paleolítico medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). Universidad de Zaragoza. ISBN 84-920431-1-3.
- Bocheński, Z., 1974. Ptaki Młodszeo Czwartorzedu Polski (The Birds of the Late Quaternary of Poland). Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa-Kraków.
- Bocheński, Z., 1981. Fossil remains of Birds from Mamutowa Cave. *Folia Quaternaria* 54, 1-24.
- Bocheński, Z., 1984. Middle Pleistocene remains of birds from Kozi Grzbiet in the Swietokrzyskie Mts. (Holy Cross Mts. Central Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 27, 177-186.
- Bocheński, Z., 2000. Interpretacja Składu Gatunkowego Zespołu Ptaków Dzikich. En: Bocheński, Z. (Ed.), *Podstawy Archeozoologii*, 84-98.
- Bocheński, Z. 2007. The Middle Pleistocene avifauna from Pinilla del Valle (Spain). *Geobios* 40(1), 31-37
- Bocheński, Z., Kurochkin, E.N., 1987. New data on Pliocene phasianids (Aves: Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine. *Acta Zoologica Cracoviensia* 30(7), 81-96.
- Bocheński, Z., Tomek, T., 2004. Bird remains from a rock shelter in Krucza (Central Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 47 (1-2), 27-47.
- Bocheński, Z., Bocheński, Z.M., Tomek, T., 2012. A history of Polish birds. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences. ISBN-13: 9788361358442.
- Bocheński, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. En: O'Connor, T. (Ed.): *Biosphere to Lithosphere*. 9th ICAZ Conference, Durham, 31-45.
- Bocheński, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37(1), 177-190.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., 1994. Pattern of bird bone fragmentation in pellets of the Long eared Owl *Asio otus* and their taphonomic interpretations. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (1), 177-190.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. En: Serjeantson, D. (Ed.): *Subsistence and symbol: papers from the ICAZ Bird Working Group Meeting, 1995*. *International Journal of Osteoarchaeology* 7(4), 372–387.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., 2004. Bird remains from a rock shelter in Kruzka Skala (Central Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 47 (1-2), 27-47.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Preliminary Determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow.
- Bocheński, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30 (12), 1665-1671
- Bocheński, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36 (2), 313-328.
- Bocheński, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles, *Aquila heliaca*. *International Journal of Osteoarchaeology* 7 (2), 165-171.
- Bocheński, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellet of gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeol Science* 25(5), 425–433.
- Bocheński, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31–39.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009a. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the White-Tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36(1), 122–129.
- Bocheński, Z.M., Tomek, T., Wilczynski, J., Svoboda, J., Wertz, K., Wojtal, P., 2009b. Fowling during the Gravettian: The avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science*, 36, 2655-

- Bocheński, Z.M., Tomek, T., Wertz, K., Kaczanowska, M., Kozłowski, J.K., Sampson, A., 2017. Who ate the birds: the taphonomy of Sarakenos Cave, Greece. *Archaeol. Anthropol. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1007/s12520-017-0488-3>.
- Boessneck, J., 1969. Die Knochenfunde vom Cerro del Real bei Galera (Prov. Granada). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 1, 1-42.
- Boessneck, J., 1973. Vogelknochen aus der phönizischen und römischen Niederlassung von Toscanos. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 4, 101-108.
- Boessneck, J., 1985. Zum Vorkommen des Schreieseeadlers, *Haliaeetus vocifer* (Daudin, 1800) im alten Ägypten. *Spixiana* 8(1), 17-23.
- Boessneck, J., Driesch, A.v.d., 1980. Knochenfunde aus dem römischen Munigua (Mulva), Sierra Morena. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 7, 160-185.
- Boev, Z.N., 1997. *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae-Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria. *Geologica Balcanica* 27(3-4), 69-78.
- Boev, Z.N., 1999. Neogenski I Kvaternern iptisi (Aves) ot Balgarya (Neogene and Quaternary Birds (Aves) from Bulgaria). *Disertatsiyaza doctor naukite (DrSc Thesis)*. National Museum of Natural History, Sofia.
- Boev, Z.N., 2000. The presence of *Apus baranensis* Jánossy, 1977, (Aves: Apodidae) in the Late Pliocene of Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* 52(2), 43-52.
- Boev, Z.N., 2009. Avian remains from Early Chalcolithic settlement in Burgas (SE Bulgaria). *Acta Zoologica Bulgarica* 61(2), 157-160.
- Bouchud, J., 1952. Les oiseaux d'Isturitz. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 49, 450-459.
- Bouchud, J., 1958. La faune de la Grotte de Gargas. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle* 93, 383-390.
- Bouchud, J., 1972. L'Avifaune des Grottes d'Aurensan et de Lourdes (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Association française pour l'étude Quaternaire* 1, 51-58.
- Bramwell, D., Yalden, D.W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the Golden Eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14(2), 195-200.
- Bravo, A.M., Yébenes, M., Martín, H., 2009. Cáscaras de huevo de tipo Aepyornis del Mioceno superior de Alicante (España). *Aproximación filogenética*. *Revista Española de Paleontología* 24, 47-58.
- Brodkorb, P., 1978. Catalogue of fossil birds: part 5 (Passeriformes). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 7, 179-293.
- Bronk Ramsey, C., Highman, T., Bowles, A., Hedges, R., 2004a. Improvements to the pretreatment of bone at Oxford. *Radiocarbon* 46-1, 155-163.
- Bronk Ramsey, C., Higham, T., Leach, P., 2004b. Towards high-precision AMS: progress and limitations. *Radiocarbon* 46-1, 17-24.
- Brugal, J.P., Argant, J., Crispim, J.A., Figueredo, S., Martín-Serra, A., Palmqvist, P., 2012. The Complex Carnivore-Rich Assemblages from Furninha (Peniche, Portugal): A Multidisciplinary Approach. *Journal of Taphonomy* 10 (3-4), 417-438.
- Bruner, E., Písová, H., Martín-Francés, L., Martínón-Torres, M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2017. A human parietal fragment from the late Early Pleistocene Gran Dolina-TD6 cave site, Sierra de Atapuerca, Spain. *Comptes Rendus Palevol* 16, 71-81.
- Buckman, J., 1859. On some fossil reptilian eggs, from the Great Oolithe of Cirencester. *Quarter Journal of the Geological Society of London* 16, 107-110.
- Buffetaut, E., Pereda-Suberbiola, X., Corral, C., Angst, D., 2015. First Iberian record of the giant Late Cretaceous *Gargantuavis*. *I Congreso Internacional Las aves en la historia natural, en la prehistoria y en la historia (Origen, evolución y domesticación)*. Lisboa.
- Bugalhão, J., Gomes, S., Sousa, M.J., Fogado, D., González-Tinturé, A., Moreno-García, M., Dias, M.I., Prudêncio, M.I., 2008. Produção e consumo de cerâmica islâmica em Lisboa: conclusões de um projeto de investigação. *Arqueologia Medieval* 10, 113-134.

- Cabaço, N., 2011. Restos faunísticos em contexto funerário nos Perdígões, Reguengos de Monsaraz (Sepulcros 1 e 2). En: Bicho, N.F., Carvalho, A.F. (Eds): Actas das IV Jornadas de Jovens em Investigação Arqueológica. Universidade do Algarve, 259-267.
- Campaña, I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Ortega, A.I., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2017. Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina Archaeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433, 63-84.
- Canals, A., Vallverdú, J., Carbonell, E., 2003. New Archaeo-Stratigraphic Data for the TD6 Level in the Relation to *Homo antecessor* (Lower Pleistocene) at the Site of Atapuerca, North-Central Spain. *Geoarchaeology: An International Journal* 18(5), 481-504.
- Canudo, J.I., 2018. The collection of type fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage* 10, 385-392.
- Canudo, J.I., Aurell, M., Gasca, J.M., Badiola, A., Blain, H.-A., Cruzado-Caballero, P., Gómez-Fernández, D., Moreno-Azanza, M., Parrilla, J., Rabal-Garcés, R., Ruiz-Omenaca, J.I., 2010. La Cantalarea: an excepcional window onto the vertebrate biodiversity of the Hauterivian-Barremian transition in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 36(2), 205-224.
- Čapek, V., 1917. A püspekfürdoi praeglacialis madárfauna (A preglacial avifauna from Püspökfürdő). *Barlangkutató* 5, 25-32.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Díez, J.C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., 1995. Lower Pleistocene Hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 729-892.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martín-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergés, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452, 465-470.
- Cardoso, J.L., 1993. Contribuição para o conhecimento da alimentação em contexto islâmico: Estudos dos restos mamalógicos e malacológicos das mesas do Castelhinho (Almofôvar). *Arqueologia Medieval* 2, 103-107.
- Cardoso, J.L., Detry, C., 2005. A lixeira baixo-imperial da villa da Quinta das Longas (Elvas): análise arqueozoológica e significado económico-social. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 8(1), 369-386.
- Carrascal, L.M., Moreno, E., Tellería, J.L., 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forest in Winter. *Holarctic Ecology* 13, 105-111.
- Carrera, L., Pavia, M., Peresani, M., Romandini, M., 2018. Late Pleistocene fossil birds from Buso Doppio del Broion Cave (North-Eastern Italy): Implications for palaeoecology, palaeoenvironment and palaeoclimate. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 57(2), 145-174.
- Casoli, P.F., 1980. L'avifauna del Pleistocene superior delle Arene Candide (Liguria). *Memorie dell'Istituto Italiano di Paleontologia Umana, nuova serie* 3, 155-234.
- Cassoli, P.F., Tagliacozzo, A., 1997. Butchering and Cooking of Birds in the Palaeolithic Site of Grotta Romanelli (Italy). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 303-320.
- Castaños, P.M., 1981. Estudio de los restos óseos. *Noticiario Arqueológico Hispánico* 12, 275-285.
- Castaños, P.M., 1988a. Apéndice I: análisis de restos animales procedentes de Apardues, Ascaz y Puyo. En: Jusue, C. (Ed): Poblamiento rural de Navarra en la Edad Media, 397-407.
- Castaños, P.M., 1988b. Estudio de los restos óseos de Muru-Astrain. *Trabajos de arqueología navarra* 7, 221-235.
- Castaños, P.M., 1988c. Estudio de los restos faunísticos del yacimiento de Zafranales. *Annales V*: 147-161
- Castaños, P.M., 2005. Revisión actualizada de las faunas de macromamíferos del Würm antiguo en la Región Cantábrica. En: Lasheras, J.A., Montes, R. (Eds): Neandertales cantábricos, estado de la cuestión. Museo de Altamira, Santander, 201-207.
- Castaños, J., Castaños, P., Martín-Bueno, M., 2006. Estudio arqueozoológico de la fauna de Bilbilis (Zaragoza). *Salduie* 6, 29-57.
- Catusse, M., Mothe, T., Menoni, E., 1992. La Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* existe dans les Pyrénées. *Alauda*

60 (3), 129-199.

- Cheneval, J., Adrover, R., 1993. L'avifaune du Miocène supérieur d'Aljezar B (Los Aljezars, province de Teruel, Espagne). *Systématique et Paléoécologie. Paleontologia i Evolució* 26-27, 133-144.
- Clarke, S.J., Miller, G.H., Murray-Wallace, C.V., David, B., Pasveer, J.M., 2007. The geochronological potential of isoleucine epimerization in cassowary and megapode eggshells from archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 34, 1051-1063.
- Clot, A., 1983. Déterminations de Paléontologie Quaternaire dans le bassin de l'Adour (Première Série). *Cahiers du Groupe Archeologique des Pyrénées Occidentales* 3, 121-139.
- Clot, A., 1985a. Déterminations de Paléontologie Quaternaire dans le bassin de l'Adour (Deuxième série). *Reviste de Comminges* 98, 157-170.
- Clot, A., 1985b. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de la Garonne (Deuxième et Troisième Séries). *Cahiers du Groupe Archeologique des Pyrénées Occidentales* p. 5.
- Clot, A., Evin, J., 1986. Gisements naturels Pléistocène et Holocènes des cavités des Pyrénées Occidentales Françaises: inventaire et datages 14C. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 38, 185-194.
- Clot, A., Mourer-Chauviré, C., 1986. Inventaire systematique des oiseaux quaternaires des Pyrenées Francaises. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 38, 171-184.
- Clot, A., Chaline, J., Jammot, D., Mourer-Chauviré, C., Rage, J.C., 1976. Les poches ossifères du Pléistocène moyen et inférieur de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle* 112 (1-2), 146-161.
- Clot, A., Brochet, G., Chaline, J., Desse, G., Evin, J., Granier, J., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Omnes, J., Rage, J.C., 1984. Faune de la grotte préhistorique du Bois du Cantet (Espèche, Hautes-Pyrénées, France). *Munibe* 36, 33-55.
- Cohen, A., Serjeantson, D., 1996. A manual for the identificarion of Bird Bones from Archaeological sites. Archetype Publications.
- Cooper, J.H., 1999. The Late Pleistocene Avifaunas of Gibraltar and Their Palaeoenvironmental Significance. Ph.D. Thesis. University of London.
- Cooper, J. H., 2005. Pigeons and pelagics: interpreting the Late Pleistocene avifaunas of the continental 'island' of Gibraltar. *Proceedings Of The International Symposium "Insular Vertebrate Evolution: The Palaeontological Approach" September 16-19 Mallorca. Monografies De La Societat D'història Natural De Les Balears* 12:101-112.
- Cortes, J.E., Finlayson, J.C., Mosquera, M.A., García, E.F.J., 1980. The Birds of Gibraltar. Gibraltar Bookshop, 119pp.
- Cortés-Gracia. A.L., Casas-Sainz, A.M., 1996. On the transition from detachment folds to fault-propagation folds: example from the Aguilón anticline (Iberian Chain). *Geogaceta* 19, 7-10.
- Costa, C., 2008. Aspectos tafonómicos em Castanheiro do Vento (Vila Nova de Foz Côa) com base no estudo da arqueofauna. *Promontoria* 6, 159-222.
- Costa, C., 2009. As espécies animais representadas nas villae romanas da região de Freixo de Numão (Vila Nova de Foz Côa, Portugal). *Apontamentos de Arqueologia e Património. Lisboa: Núcleo de Investigação Arqueológica* 4, 15-22.
- Costa, C., 2012. Restos faunísticos de animais vertebrados do Sector I dos Perdígões (Fossas e Fossos 3 e 4). *Apontamentos de Arqueologia e Património. Núcleo de Investigação Arqueológica* 6, 53-74.
- Costa, C., Brás, A.F., 2007. Estudo da fauna mamalógica, ornitológica e malacológica recolhida nos contextos medievais de Frielas. *Promontoria* 5, 9-43.
- Costa, C., Lopes, G., 2012. O Paço dos Lobos da Gama: faunas do arrabalde ocidental de Évora islâmica. En; *Actas do V encontro de Arqueologia do Sudoeste Peninsular*, 795-808.
- Courty, M.A., Goldberg, P., MacPhail, R., 1989. Soils and micromorphology in archaeology. Cambridge Universty Press.
- Covaneiro, J., Cavaco, S., 2010. Gostos e sabores: o caso do Convento das Bernardas (Tavira). *Xelb* 10, 635-654.
- Covaneiro, J., Cavaco, S., Lopes, G., 2004. O bairro Almóada do Convento de Nossa Senhora de Graça-Tavira. *Notícia preliminar. En; Bicho, N.F. (Ed.): Actas do IV Congresso de Arqueologia Peninsular. A ocupação*

islámica do Península Ibérica. Universidade do Algarve 51-62.

- Cramp, S., 1998. The complete birds of the western Palearctic. Oxford: Oxford University Press. CD-Rom. Version 1.
- Cramp, S., Perrins, C., 1994. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of Western Palearctic, Volumen 8. Oxford University Press.
- Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, Debar, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.B., Frérebeau, N., Kuntz, D., Krzepkowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Oppliger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thinon, M., 2014. The Karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International* 339-340 (7), 41-61.
- Crosta, L., Bürkle, M., Timossi, L., Kaleta, E., 2002. Unilateral Pentadactyly in a Yellow-Shouldered Amazon (*Amazona barbadensis*). *Journal of Avian Medicine and Surgery* 16(1), 26-30.
- Cuchí, J.A., Gómez, L., Gisbert, M., Pastor, M., Asensio, J.L., Montañes, J.L., Manso, J.A., 2015. Nota sobre la presencia de moonmilk en una cavidad del valle de Hecho (Huesca). *Lucas Mallada* 14, 181-185.
- Cuenca-Bescós, G., 2018. Quaternary Micro-mammal zones. *The Encyclopedia of Archaeological Sciences*. 8 pp: 1-4. <https://doi.org/10.1002/9781119188230.saseas0487>
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1995. Los Arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de la Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Española de Paleontología* 10(2), 202-218.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 2001. La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie* 105(1), 115-130.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., García-Pimienta, J.C., 2005. Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. En: Head, M.J., Gibbard, P.L. (Eds.): *Early Middle Pleistocene Transitions: The Land-Ocean Evidence*. Geological Society, London, Special Publications 247, 277-286.
- Cuenca-Bescós G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Ramón del Río, D., Rabal-Garcés, R., Canudo, J.I., 2010a. Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del Sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España (New Quaternary fauna of the south of the Ebro River in Aguilón, Zaragoza, Spain). En: Santos, A., Mayoral, E., Meléndez, G., da Silva, C.M., Cachao, M., (Eds): *Iberia en el centro de las relaciones atlántico-mediterráneas. III Congreso Ibérico de Paleontología. XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Lisboa. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza. Vol. 9, Zaragoza.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., de Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M., Bennàsar-Serra, M.L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010b. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212, 109-119.
- Cuenca-Bescós, G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Gisbert, M., 2011a. Sondeos en la entrada de la Cueva P5, continuación de limpieza en la entrada de la Cueva P7 de Aguilón y labores de prospección paleontológica en el sistema kárstico del sector Muel, Jaulín, Aguilón y Mezalocha (Provincia de Zaragoza). Informe inédito. Gobierno de Aragón, Departamento de Educación, Cultura y Deporte, Servicio de Investigación y Difusión del Patrimonio Cultural, Direcció de Patrimonio Cultural, Universidad de Zaragoza, Universidad de Alcalá de Henares, Universidad Complutense, Fundación Ancestros. Expedientes: 089/2009 y 137/2010.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Rofes, J., Martínez, I., Arsuaga, J.L., Blain, H.-A., López-García, J.M., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2011b. The Early-Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human expansion in the Western Europe: A case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 60, 481-491.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International* 295, 28-35.
- Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Galindo-Pellicena, M., García-Pereda, R., Gisbert, J., Rofes, J., Ventura,

- J., 2014. The Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from South Western Europe. *Integrative Zoology* 9,481-497.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International* 389, 148-158.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Rofes, J., López-García, J.M., Lozano-Fernández, I., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol* 15, 621-634.
- Cuenca-Bescós, G., Rosell-Ardevol, J., Morcillo-Amo, A., Galindo-Pellicena, M.A., Santos, E., Moya-Costa, R., 2017. Beavers (*Castoridae*, *Rodentia*, *Mammalia*) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International* 433, 263-277.
- Cyrek, K., Nadachowski, A., Madeyska, T., Bocheński, Z., Tomek, T., Wojtal, P., Miekina, B., Lipecki, G., Garapich, A., Rzebik-Kowalska, B., Stworzewicz, E., Wolsan, M., Godawa, J., Kosciow, R., Fostowicz-Frelik, L., Szyndlar, Z., 2000. Excavation in the Deszczowa Cave (Kroczyckie Rocks, Czestochowa Upland, Upper Poland). *Folia Quaternaria* 71, 5-84.

D

- d'Errico, F., Sánchez-Goñi, M.F., 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Sciences Reviews* 22(8-9) 769-788.
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Hvidberg, C. S., Steffensen, J. P., Sveinbjornsdottir, A. E., Jouzel, J., Bond, G., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364, 218-220.
- Daura, J., Sanz, M., 2003. El jaciment de ca n' Aymerich de Castelldefels. IV Trobada d'Estudios del Garraf. Diputació de Barcelona, 165-168.
- Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.-A., Sánchez-Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J. 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro Frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Sciences Reviews* 60, 26-48.
- Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J.J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J.M., Blain, H.-A., Ortiz, J.E., Torres, T., Albert, R.M., Rodríguez-Cintas, A., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A.R., Asmeron, Y., Polyak, V.J., Garcés, M., Arnold, L.J., Demuro, M., Pike, A.W.G., Euba, I., Rodríguez, R.F., Yagüe, A.S., Villaescusa, L., Gomez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J.M., Zilhão, J. 2015. Cova del Rinoceront (Castedefells, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Sciences Reviews* 114, 203-227
- Daura, J., Sanz, M., Allué, E., Vaquero, M., López-García, J.M., Sánchez-Marco, A., Domènech, R., Martinell, J., Carrión, J.S., Ortiz, J.E., Torres, T., Arnold, L.J., Benson, A., Hoffmann, D.L., Skinner, A.R., Julià, R. 2017. Palaeoenvironments of the last Neanderthals in SW Europe (MIS3): Cova del Coll Verdaguer (Barcelona, NE of Iberian Peninsula). *Quaternary Sciences Reviews* 177, 34-56.
- Davidson, I., 1989. La economía del final del Paleolítico en la España oriental. Diputación Provincial de Valencia. Serie trabajos varios 58.
- Davis, S.J.M., 2002. The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 5(2), 29-98.
- Davis, S.J.M., 2006. Faunal remains from Alcáçova de Satarém, Portugal. *Instituto Português de Arqueologia* 43, 140pp.
- Davis, S.J.M., 2007. Mammal and bird remains from the Iron Age and Roman periods at Castro Marim, Portugal. *Instituto Português de Arqueologia-CIPA*, 107.
- Davis, S.J.M., 2009. Animal remains from 18th-19th century AD pit in the Palácio Centeno, Lisbon. *Revista*

Portuguesa de Arqueologia 12(2), 239-250.

- Davis, S.J.M., Gonçalves, M.J., Gabriel, S., 2008. Animal remains from the Moslem period 12th/13th century AD) lixeira (garbage dump) in Silves, Algarve, Portugal. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 11(1), 183-258.
- Davis, S.J.M., Mataloto, R., 2012. Animal remains from Chalcolithic São Pedro (Redondo, Alentejo): evidence for a crisis in the Mesolithic. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 15, 47-85.
- de Juana, E., Kirwan, G.M., 2013. Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*). En: del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E. (Eds): *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J., 1992. *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 1: Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Delpech, F., 1975. Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Thèse Doctorat d'Etat n°479, Bordeaux.
- Demarq, G., Mourer-Chauviré, C., 1976. L'indice thermique, un essai de méthode pour comparer et utiliser climatologiquement les gisements quaternaires. Application aux oiseaux du Pléistocène Français. *Geobios* 9 (2), 125-141.
- Depéret, C., 1892. Sur la faune d'Oiseaux pliocènes du Roussillon. *Comptes Rendus de la Academia des Sciences de Paris* 114(12), 680-691.
- Desbrosse, R., Mourer-Chauviré, C., 1972. Les oiseaux magdaléniens de Pierre-Châtel (Ain). *Sonderbrückaus Quartär* 23/24.
- Detry, C., 2008. Vertebrates from Cabeço dos Morros: a Mesolithic shell midden near Salvaterra de Magos, in the lower Tagus valley, Portugal. *Promontoria* 6, 51-71.
- Detry, C., Arruda, A.M., 2013. A fauna da idade do Ferro e da Época Romana de Monte Molião (Lagos, Algarve): continuidades e rupturas na dieta alimentar. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 16, 213-226.
- Deville, J., 1996. VI.3. Restes d'oiseaux de la Grotte d'Escoural fouilles 1989, 1990, 1991. En: Otte, M., Silva, A.C., (Eds): *Recherches préhistoriques à la grotte d'Escoural, Portugal*. ERAUL 337-341.
- Díez Fernández-Lomana, C., Sánchez-Marco, A., Moreno-Lara, V., 1995. Grupos avicaptadores del Tardiglacial: Las aves de Berroberria. *Munibe (Antropología-Arqueología)* 47, 3-22.
- Domingues-Figueiredo, S., 2010. A avifauna plistocénica de Portugal: especificidades evolutivas, anatómicas e o seu contexto paleontológico, geológico e arqueológico. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca-Universidad Autónoma de Lisboa.
- Driesch, A.v.d., 1972. Osteoarchäologische Untersuchungen auf der Iberischen Halbinsel. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 3, 1-261
- Driesch, A.v.d., 1973. Nahrungsreste tierischer herkunft aus einer tartessischen und einer spätbronzezeitlichen bis iberischen siedlung in sudspänien. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 4, 9-32,
- Driesch, A.v.d., 1975. El estudio de los huesos de animales. En: Almagro, M.J. (Ed): *El poblado y la necrópolis del Barranquete (Almería)*. *Acta Arqueológica Hispánica* 6, 219-227.
- Driesch, A.v.d., 1982. Vogelknochen aus dem kupferzeitlichen Valencina de la Concepción (Sevilla). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 8, 179-184.
- Driesch, A.v.d., Boessneck, J., 1969. Die fauna des "Cabezo Redondo" bei Villena (Prov. Alicante). *Estudios über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 1, 43-95.
- Driesch, A.v.d., Boessneck, J., 1976. Castro do Zambujal Die Fauna. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 5, 4-142
- Driesch, A.v.d., Boessneck, J., 1980. Tierknochenfunde aus Sacaos bei La Bañeza (provinz Leon). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 7, 122-159.
- Driesch, A.v.d., Kokabi, M., 1977. Tierknochenfunde aus der Siedlung "Cerro de los Castellones" bei Laborcillas/Granada. *Archäologie und Naturwissenschaften* 1, 129-143.
- Driesch, A.v.d., Morales, A., 1977. Los restos del yacimiento de terrera Ventura (Tabernas, Almería). *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología* 4, 15-34.
- Driesch, A.v.d., Amberger, G., Schubart, H., 1985. Tierknochenfunde aus der bronzezeitlichen Höhengiedlung

Fuente Álamo, Provinz Almeria. Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel 9, 1-75.

E

- Eastham, A., 1984. The avifauna of the Cave of Ekain. En: Altuna, J., Merino, J.M. (Eds): El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain (Deva, Gipuzkoa). Eusko Ikaskuntza, Sociedad de Estudios Vascos, 331-344.
- Eastham, A., 1985. The magdalenian avifauna at Erralla cave. En: Altuna, J., Baldeon, A., Mariezkurrena, K. (Eds.): Cazadores magdalenienses de la cueva de Erralla. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 37, 59-80.
- Eastham, A., 1986a. The birds of Cueva de Nerja. En: Jordá, J.F., (Ed): La prehistoria de la Cueva de Nerja (Málaga). *Trabajos sobre la Cueva de Nerja* 1, 109-131.
- Eastham, A., 1986b. The La Riera Avifauna. En: Strauss, L.G., Clarck, G.A., (Eds): La Riera Cave: Stone Age Hunter-Gatherer Adaptations in Northern Spain. *Anthropological Research Papers* 36, 275-284.
- Eastham, A., 1988. Magdalenians and Snowy Owls: bones recovered at the grotte de Bourrouilla (Arancou, Pyrénées Atlantiques). *Paléo* 10, 95-107.
- Eastham, A., 1989a. Cova Negra and Gorham's Cave. Evidence of the Place of birds in Musterian communities. En: Clutton-Brock, J. (Ed): *The walking larder*, 350-357.
- Eastham, A., 1989b. The bird bones in the Cave of Amalda. En; Altuna, J., Baldeón, A., Mariezkurrena, K. (Eds): La Cueva de Amalda (Zestoa, País Vasco). *Ocupaciones paleolíticas y Postpaleolíticas*. Fundación J.M. Barandiarán Eusko Ikaskuntza, 239-253.
- Eastham, A., 1989c. The Magdalenian Avifauna at Erralla Cave. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 37, 59-80.
- Eastham, A., 1998. Magdalenians and Snowy Owls: bones recovered at the Grotte de Bourrouilla, Arancou (Pyrénées Atlantiques). *Paleo* 10, 95-108.
- Eastham, A., 2001. Choughs, Man and a shared environment: A study of Chough bones from Upper Pleistocene sites in southwest Europe. En: *Animals and Man in the Past*. ARC Publicatie 41, Groningen Institute of Archaeology, Groningen, 178-191.
- Eastham, A., 2005. Papageno down the ages: A study in fowling methods with particular reference to the Palaeolithic of Western Europe. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 57(1), 369-397.
- Elorza, M., 1989. Avifauna de la cueva sepulcral de Urtao II (Oñate, Guipúzkoa). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 41, 79-80.
- Elorza, M., 1990. Restos de aves en los yacimientos prehistóricos vascos. *Estudios realizados*. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 42, 263-267.
- Elorza, M., 1993. Revisión de la avifauna de Ermitia (Gipuzkoa). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 45, 175-177.
- Elorza, M., 1997. La avifauna del yacimiento de Urratxa III (Orozko, Bizkaia). En: Muñoz-Salvatierra, M., Berganza, E. (Eds): *El yacimiento de la cueva de Urratxa III (Orozko, Bizkaia)*. Universidad de Deusto, Deusto.
- Elorza, M., 2000. Restos de aves del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 52, 187-192.
- Elorza, M., 2014. Explotación de aves marinas en el Tardiglaciario del Golfo de Bizkaia. *Las Aves de Santa Catalina*. *Kobie* 4, 263-296
- Elósegui, J., 1985. Navarra. Atlas de las aves nidificantes. Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.
- Erben, H.K., Hoefs, J., Wedepohl, K.H., 1979. Paleobiological and isotopic studies of eggshells from a declining dinosaurs species. *Paleobiology* 5, 380-414.
- Erbersdobler, K., 1968. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittlegroßer Hühnervogel. Inaugural-Dissertation zu Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig Maximilians Universität München. 92pp.
- Ericson, P.G.P., 1987. Interpretation of archaeological bird remains: a taphonomical approach. *Journal of*

Archaeological Science 14, 65-75.

Estévez, J., 1975-1976. Hallazgo de una pantera en el Pleistoceno Catalán. *Speleon* 22, 171-178.

Estévez, J., 1979. La fauna del Pleistoceno Catalán. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona, 517 pp.

Evans, E.M.N., Van Couvering, J.A.H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution* 10, 99-116.

Évora, M., 2004. Análise de restos alimentares encontrados do Mosteiro de São Vicente de Fora, Lisboa. En: Bicho, N.F. (Ed): *Actas do IV Congresso de Arqueologia Peneinsular: animais na Pré-História e Arqueologia da Península Ibérica*. Universidade do Algarve 241-246.

Expósito, I., Burjachs, F., Allué, E., 2017. Filling the gaps: The contribution of non-pollen palynomorphs to knowledge about the local environment of the Sierra de Atapuerca caves during the Pleistocene. *Quaternary International* 433, 224-242.

F

Falguères, C., Bahain, J.J., Yokohama, Y., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L., Dolo, J.M., 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 37, 343-352.

Fernández Rodríguez, C., Villar Quinteiro, R., Varela, P., Rey, J. M., Elorza, M., 1996. Primeros datos cronológicos y paleontológicos de yacimiento de Pala Da Vella (Biobro, Ourense). En: Ramil-Rego, P., Fernández Rodríguez, C., Rodríguez Guitián, M., (Eds): *Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica*. Santiago de Compostela, 249-260.

Fernández, F.J., del Papa, L.M., Mange, E., Teta, P., Crivelli Montero, E., Pardiñas, U.F.J., 2016. Human subsistence and environmental stability during the last 2200 years in Epullán Chica cave (northwestern Patagonia, Argentina): A perspective from zooarchaeological record. *Quaternary International* 391, 38-50

Fernández-García, F., 1971. Aportación al descubrimiento de nuevas pinturas parietales en el País Vasco. *Munibe* 23, 399-404.

Fernández-Jalvo, Y., 1995. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114, 167-195.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19, 407-428.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2016. Atlas of taphonomic identifications. Springer Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, 359pp.

Fick, O.K.W., 1974. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen europäischer Taubernarten. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der tiermedizinischen Doctorwürde der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München. 90pp.

Finlayson, C., 2011. *Avian Survivors: the History and Biogeography of Palearctic Birds*. Bloomsbury Publishing, 320pp.

Fladerer, F.A., Reiner, G., 1996. Hoch- und spätglaziale Wirbeltierfaunenausvier Höhlen der steiermark. *Mitteilungen der Abteilung Geologie Paläontologie und Bergbau am Joanneum* 54, 43-60.

Fortea, J., 2001. La cueva de Llonin. (Peñamenera Alta). En: Silverio Cañada (Ed): *Enciclopedia temática de Asturias*. Tomo 13, 222-225.

Fortea, J., Rasilla, M. de la y Rodríguez, V. 1992. La cueva de Llonin (Llonin, Peñamellera Alta). Campañas de 1987 a 1990. *Excavaciones Arqueológicas en Asturias 1987-90*, 2, 9-18.

Fortea, J., Rasilla, M. de la, Rodríguez, V., 1995. La cueva de Llonin (Llonin, Peñamellera Alta). Campañas de 1991 a 1994. *Excavaciones Arqueológicas en Asturias 1991-94*, 3, 33-43.

Fortea, J., Rasilla, M. de la, Rodríguez, V., 1999. La cueva de Llonin (Llonin, Peñamellera Alta). Campañas de 1995 a 1998. *Excavaciones Arqueológicas en Asturias 1995-98*, 4, 60-68.

Fortea, J., Rasilla, M. de la, Rodríguez, V., 2007. La cueva de Llonin (Llonin, Peñamellera Alta). Campañas de 1999 a 2002. *Excavaciones Arqueológicas en Asturias 1995-98*, 5, 77-86.

- Friesch, K., 1987. Die Tierknochenfunde con Cerro de la Encina bei Monachil, provinz Granada (Grabungen 1977-1984). Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel 11
- Fuentes, C., 1980. Estudio de la fauna de El Pendo. En: Gonzalez Echegaray, J.G., (Ed): El yacimiento de la Cueva de El Pendo (Excavaciones 1943-1957). Bibliotheca Prehistorica Hispana 27, 215-236
- Fuentes, C., Meijide, M., 1970. Estudio de los vertebrados fósiles de la turbera de El Padul (Granada). Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología) 68, 199-206
- Fuentes, C., Meijide, M., 1975. Fauna fósil de la Cueva Horá (Granada). Estudios Geológicos 31, 777-784.

G

- Gal, E., 2003. Bird remains from Curata and Bordu Mare Caves (Romania). *Archaeofauna* 12, 183-192.
- Gala, M., Tagliacozzo, A., 2010. The avifauna from Late Glacial archaeological sites in Italy: A tentative synthesis. *Proceedings of the 6th Meeting of ICAZ Bird Working Group in Groningen. Part IV. Paleontology and Zoogeography of birds.* 284.
- Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2015. Bats from some new Quaternary high-mountain localities in the Spanish Pyrenees-preliminary results. En: Jagt, J.W.M., Hebda, G., Mitrus, S., Jagt-Yazikova, E.A., Bodzioch, A., Konietzko-Meier, D., Kardynal, K., Gruntmejer, K., (Eds.): XIII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologist (EAVP) Opole, Poland, 8-12 July 2015. Abstracts book.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2016a. The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): First results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *Comptes Rendus Palevol* 15, 647-657.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Sauqué, V., Núñez-Lahuerta, C., 2016b. Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 16(5), 501-514.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2018. Los Batanes (Biescas, Spain), a roost for Pyrenean horseshoe bats in the late Pleistocene and its palaeoenvironmental implications. *Quaternary International* 481, 135-145
- Gárate, D., 2012. Neandertales y Cromañones. Los primeros pobladores de Bizkaia. *Guías del Arkeologi Museoa* 2, Bilbao.
- Gárate-Maidagán, D., 2015. Arte Parietal paleolítico en el País Vasco después de Jose Miguel de Nrandiaran: Una visión actualizada. *Kobie Serie Paleoantropología* 34, 169-184.
- García, N., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Rosas, A., Huguet, R., 2008. The Epivillafranchian carnivore *Pannonictis* (Mammalia, Mustelidae) from Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Spain) and a revision of the Eurasian occurrences from a taxonomic perspective. *Quaternary International* 179, 42-52.
- García i Petit, L., 1995. Un probable xiulet paleolític a Davant Pau (Serinyà, El Pla de l'Estany). En: Institut d'estudis Ceretans. Cultures i Medi de la Prehistòria a l'Edat Metjana. 20 anys d'arqueologia pirinenca. Homenaje al Professor Jean Guilaine. X Colloqui Internacional d'Arqueologia de Puigcerdà, 195-206.
- García i Petit, L., 2002. Els ocells del quaternari. Els vertebrats fòssils del Pla de l'Estany. *Quaderns del Centre d'Estudis comarcals de Banyoles* 23, 87-106.
- García i Petit, L., 2005. Recent studies on prehistoric to medieval bird bone remains from Catalonia and Southeast France. En: Grupe, G., Peters, J. (Eds.): *Feathers Frit and Symbolism, Birds and Humans in the Ancient Old and New World.* Proceedings of the 5th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, *Documenta Archaeobiologiae* 3. 147-163.
- García-González, R., 2012. New Holocene *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) skulls from the southern Pyrénées. *Comptes Rendus Palevol* 11, 241-249.
- García-Matarranz, V., 2013. Guía de identificación de rapaces ibéricas por restos óseos. 1º Parte, grandes rapaces. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- García-Vázquez, A., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Cuenca-Bescós, G., Grandal-d'Anglade, A., 2016. Influence of growth and trophic level in bone collagen stable isotopes of *Ursus arctos* from

- Pyrenees (Spain). En: Manzanares, E., Ferrón, H.G., Suñer, M., Holgado, B., Crespo, V.D., Mansino, S., Fagoaga, A., Marquina, R., García-Sanz, I., Martínez-Pérez, C., Joanes-Rosés, M., Cascales-Miñana, B., Marin-Monfort, M.D. (Eds): *New Perspectives on the Evolution of Phanerozoic Biotas and Ecosystems Conference Proceedings 1st International Meeting of Early-Stage Researches in Paleontology*, Alpuente.
- Gautier, F., Heintz, E., 1974. Le gisement villafranchien de la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bulletin du Museum National D'Historie Naturelle* 228, 113-137.
- Giebel, C. G. 1847. *Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere*. Vol. I (2): Vögel und Amphibien. Leipzig: Brockhaus, xi + 217 pp
- Gilbert, B.M., Martin, L.D., Savage, H.G., 1981. *Avian Osteology*. Modern Printing Co, Laramie, Wyoming.
- Gil-Delgado, J.A., Tamarit, R., Viñals, A., Gómez, J., Vives-Ferrándiz, C., 2014. *Galemys* 21(2), 3-11.
- Gill, B.J., 2003. Osteometry and systematics of the extinct New Zealand ravens (Aves: Corvidae: *Corvus*). *Journal of Sytematic Palaeontology* 1(1), 43-58.
- Gill, F., 2007. *Ornithology*, Third Edition. W.H. Freeman and Company. 725pp.
- Gisbert, M., Pastor, M., 2009. *Cuevas y Simas de la provincia de Zaragoza*. Centro de Espeleología de Aragón Zaragoza: CEA.
- Godefroit, P., Cau, A., Dong-Yu, H., Escuillié, F., Wenhao, W., Dyke, G., 2013. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature* 498, 359-362.
- Gomes, M.V., 2012. Silo islámico de Albufeira (Rua Henrique Calado). Instituto de Arqueologia e Paleociências da Universidade Nova de Lisboa.
- Gómez-Olivencia, A., Sala, N., Gómez-Robles, A., Pantoja-Perez, A., Núñez-Lahuerta, C., Sanchis, A., Arlegi, M., Arganda-Carreras, I., Rios-Garaizar, J., 2018a. New Neandertal fossils and first data of Middle Paleolithic bird and carnivore exploitation in the Cantabrian Region. 8th Annual European Society for the study of Human Evolution (ESHE) Meeting, 13-15 September 2018, Faro, Portugal.
- Gómez-Olivencia, A., Sala, N., Núñez-Lahuerta, C., Sanchis, A., Arlegi, M., Rios-Garaizar, J., 2018b. First data of Neandertal bird and carnivore exploitation in the Cantabrian Region (Axlór; Brandíaran excavations; Dima, Biscay, Northern Iberian Peninsula). *Scientific Reports* 8, 10551
- Gonçalves, M.J., 2005. Alguns dados para a reconstituição dos hábitos alimentares da população de um arrabalde da Silves islâmica. *Xelb* 6, 141-154.
- González Pumariega, M. 2007. La Cueva de Llonin. *La Prehistoria en Asturias. Un legado artístico único en el mundo*. La Nueva España. Oviedo, 321-354.
- González, L.M., 2008. Origin and formation of the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Journal of Ornithology* 149, 151-159.
- González, L.M., 2012. Águila imperial ibérica-*Aquila adalberti*. En: Salvador, A., Morales, M.B., (Eds): *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- González, L.M., Hiraldo, F., Delibes, M., Calderón, J., 1989. Zoogeographic support to consider the Spanish Imperial Eagle as a distinct species. *Bulletin of the British Ornithological Club* 109, 86-93.
- González-Sainz, C., 1986. El Magdaleniense Superior-Final de la región cantábrica. Universidad de Cantabria. Facultad de Filosofía y Letras. Departamento de Prehistoria y Arqueología, Santander.
- González-Urquijo, J.E., Ibañez, J.J., Lazuén, T., Mozota, M., 2014. Cordillera y litoral cantábrico: Axlór. En: Sala, R., (Ed): *Los cazadores recolectores del Pleistoceno y del Holoceno en Iberia y el Estrecho de Gibraltar: Estado actual del conocimiento del registro arqueológico*. Universidad de Burgos, Burgos.
- Gourichon, L., 1993. Les harfangs (*Nyctea scandiaca* L.) du gisement magdalénein du Morin (Gironde). Analyse taphonomique des restes d'un rapace nocturne chasse et exploité par les homes préhistoriques. *Mémoire de Maîtrise d'Ethnologie (Préhistoire)*. Université Lumière.
- Gourichon, L., Cardoso, J.L., 1995. L'avifaune de l'habitat fortifié chalcolitique de Leciea (Oeiras, Portugal). *Estudos Arqueológicos de Oeiras* 5, 165-186.
- Grant, P.R. 1971. Variation in the tarsus length of birds in island and mainland regions. *Evolution* 25, 599-614.
- Gray, N., Thomas, G., Trewby, M., Newton, S.F., 2004. The status and distribution of Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) in the republic of Ireland 2002/03. *Irish Birds* 7 (2), 147-156.

- Greenacre, M.J., 1984. Theory and Applications of Correspondence Analysis. Academic Press, London, 364pp.
- Guerra-Rodríguez, C., 2015. Avifauna del Pleistoceno Superior-Holoceno de las Pitiusas: Passeriformes y sus depredadores. Memoria de Tesis, Universidad de Salamanca.
- Guerra, C., Bover, P., Alcover, J.A., 2012. A new species of extinct little owl from the Pleistocene of Mallorca (Balearic Islands). *Journal of Ornithology* 153(2), 347-354.
- Günther, A., Einwich, A., Sjulstok, E., Feederle, R., Bolte, P., Koch, K.-W, Solov' yov, I.A., Mouritsen, H., 2018. Double-Cone Localization and Seasonal Expression Pattern Suggest a Role in Magnetoreception for European Robin Cryptochrome 4. *Current Biology* 28(2), 211-223.
- Gutiérrez, R., de Juana, E., Lorenzo, J.A., 2012. Lista de las aves de España. Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife). 28pp.

H

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1), 9pp.
- Hardy, B.L., 2010. Climatic variability and plant food distribution in Pleistocene Europe: Implications for Neanderthal diet and subsistence. *Quaternary Sciences Reviews* 29, 662-679.
- Harlé, E., 1912. Ensayo de una lista de mamíferos y aves del Cuaternario conocidos hasta ahora en la Península Ibérica. *Boletín del Instituto Geológico de España* 32, 135-162.
- Harrison, C.J.O., 1983. A new wader, *Recurvirostridae* (Charadriiformes), from the early Eocene of Portugal. *Ciências da Terra* 7, 9-16.
- Harrison, R.J. Moreno-López, G., Legge, A.J., 1987. Moncín: Poblado prehistórico de la Edad de Bronce. *Noticiario Arqueológico Hispánico* 29, 90-102.
- Haws, J., Valente, M.J., 2006. Animal carcass utilization during the later Upper Paleolithic occupation of Lapa do Suão (Portugal). En: Haws, J., Brugal, J.P., Hockett, B (Eds): *Palaolithic zooarchaeology in practice*. Oxford: Archaeopress 29-37.
- Hayward, M.W., Henschel, P., O'Brien, J., Hofmeyr, M., Balme, G., Kerley, G.I.H., 2006. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *Journal of Zoology* 270(2), 298-313.
- Heinrich, H., 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research*, 29, 142-152.
- Hernández-Carrasquilla, F., 1990. Los restos aviares de la Cartuja de Sevilla. I. Celda del Prior. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid.
- Hernández-Carrasquilla, F., 1992. Estudi de l'avifaune. En: Sanmartí, J., Santacana, J. (Eds): *El poblat iberic d'Alorda Park, Calafell, Baix Penedés*. Generalitat de Catalunya. Departamento de Cultura.
- Hernández-Carrasquilla, F., 1993. Catálogo provisional de los Yacimientos con aves del Cuaternario de la Península Ibérica. *Archaeofauna* 2, 231-275.
- Hernández-Carrasquilla, F., 1994. Addenda al Catálogo provisional de yacimientos con aves del Cuaternario de la Península Ibérica. *Archaeofauna* 3, 77-92.
- Hernández-Carrasquilla, F., 2001. A new species of vulture (Aves, Aegypiinae) from the Upper Pleistocene of Spain. *Ardeola* 48(1), 47-53.
- Hernández, E.C., Martín, M., Rando, J.C., 1993. Estudio osteológico comparado de dos subespecies de *Corvus corax* (Aves: Passeriformes). *Archaeofauna* 2, 181-190.
- Hernández-Pacheco, E., 1921. La llanura Manchega y sus mamíferos fósiles (yacimiento de La Puebla de Almoradier). *Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas* 28, 43pp.
- Hernández-Pacheco, F., 1929. Pistas de aves fósiles en el Oligoceno de Peralta de la Sal (Lérida). *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 15, 379-382.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation* 42, 47-58.
- Hiraldo, F., Delibes, M., Calderón, J., 1976. Sobre el estatus taxonómico del Águila Imperial Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata* 3, 171-182.

- Hockett B., Haws, J., 2009. Continuity in animal resource diversity in the Late Pleistocene human diet of Central Portugal. *Before Farming* 2, 1-14.
- Holder, K., Montgomerie, R., 1993. Rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). En: Poole, A., Gill, F., (Eds): *The birds of North America*. Washington (DC): Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and American Ornithologists' Union.
- Holm, S.R., Svenning, J.C., 2014. 180,000 Years of Climate Change in Europe : Avifaunal Responses and Vegetation Implications. *PLoS One* 9 (4), e94021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094021>.
- Hope, S., 2002. The Mesozoic radiation of Neornithes. En: Chiappe, L.M., Mitmer, L.M (Eds): *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. University of Carolina Press, 339-388.
- Hou, L., 1993. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian. *The Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*, 19, 165-1297.
- Hughes, P.D., Gibbard, P.L., Ehlers, J., 2013. Timing of glaciations during the last glacial cycle: Evaluating the concept of a global "Last Glacial Maximum" (LGM). *Earth Sciences Reviews* 125, 171-198.
- Huguet, R. 2007. Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: Paleoeconomía en la Sierra de Atapuerca (Burgos) y la Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior. Tesis doctoral. Àrea de Prehistòria. Departament de Història i Història de l'Art. Universitat Roviria I Virgili, 569pp.
- Huguet, R., Saladié, P., Cáceres, I., Díez, C., Rosell, J., Bennàsar, M., Blasco, R., Esteban-Nadal, M., Gabucio, M.J., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., 2013. Succesfull subsistence strategies of the first humans in south-western Europe. *Quaternary International* 295, 168-182.
- Huguet, R., Vallverdú, P., Rodríguez-Álvarez, X.P., Terradillos-Bernal, M., Bargalló, A., Lombera-Hermida, A., Menéndez, L., Modesto-Mata, M., van der Made, J., Soto, M., Blain, H.A., García, N., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Merino, G., Pérez-Martínez, R., Expósito, I., Allué, E., Rofes, J., Burjachs, F., Canals, T., Bennàsar, M., Núñez-Lahuerta, C., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. 2017. Level TE9c of Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Spain): A comprehensive approach. *Quaternary International* 433(a), 278-295.

J

- Jánossy, D., 1974. Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 21, 531-564.
- Jánossy, D., 1979. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes. *Aquila* 85, 11-39.
- Jánossy, D. 1983a. Humeri of the Central European smaller Passeriformes. *Fragmenta Mineralogica Paleontologica* 11, 85-112.
- Jánossy, D., 1983b. Lemming-remain from the Older Pleistocene of Southern Hungary (Villány, Somssich-hegy 2). *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica* 11, 55-60.
- Jánossy, D., 1985. Wildvögelreste aus archäologischen Grabungen in Ungarn (Neolithicum bis Mittelalter). *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica* 12, 67-103.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy* 8, 208.
- Jánossy, D., 1987. Ältestpleistozäne Vertebratenfauna von Beremend 15 (Süd-Ungarn). *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica* 13, 89-96.
- Jaubert, J., Kervazo, B., Brugal, J.P., Chalard, P., Falguères, C., Jarry, M., Jeannet, M., Lemorini, C., Louchart, A., Maksud, F., Mourre, V., Quinif, Y., Thiébaud, C., 2005. Coudoulous I (Tour de Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : bilan pluridisciplinaire. En: Molines, N., Monnier, J.L., Mondel, M.H. (Eds.): *Données récentes sur les premiers peuplements en Europe*. Actes du Colloque de Rennes. Archeopress, 227-251.
- Johnson, B.J., Miller, G.H., Fogel, M.L., Beaumont, P.B., 1997. The determination of late Quaternary paleoenvironment at Equus Cave, South Africa, using stable isotopes and amino acid racemization in ostrich eggshell. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 121-137.

Junge, G.C.A., 1953. Fossil bones of a White-Tailed Eagle *Haliaeetus albicilla* (L.) from the Tegelen clay. Proceedings Bulletin van der Koninklijke Akademie de Wetenschappen 56, 285-290.

K

- Kai, A., Miki, T., Ikeya, M., 1988. ESR dating of teeth, bones and eggshells excavated at a Paleolithic site of Douara Cave, Syria. Quaternary Sciences Reviews 7, 503-507.
- Katzner, T.E., Bragin, E.A., Knick, S.T., Smith, A.T., 2005. Relationship between demographics and diet specificity of Imperial Eagles *Aquila heliaca* in Kazakhstan. Ibis 147, 576-586.
- Kingdon, J., 1977. East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Volume 3, part A: carnivores. London: Academic Press.
- Keepax, C.A., 1981. Avian Eggshell from Archaeological Sites. Journal of Archaeological Science 8, 315-335,
- Koby, F.E., 1957. La faune aviaire de la grotte de la Vache. Bulletin de la Société Préhistoire 12, 79-96.
- Koby, F.E., Spahni, J.C., 1956. Découvert dans le quaternaire espagnol d'un petit Hamster: *Allocricetus bursae* Shaub. Mémoires de la Société Paléontologique Suisse 1956, 543-545
- Konidaris, G.E., Tourloukis, V., Kostopoulos, D.S., Thompson, N., Giusti, D., Michailidis, D., 2015. Two new vertebrate localities from the Early Pleistocene of Mygdonia Basin (Macedonia, Greece): Preliminary results. Comptes Rendus Palevol 14(5), 353-362.
- Kraft, E., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen and Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer kleinerer Jühnervogel. Unpublished PhD Dissertation. Universität Munchen.
- Kretzoi, M., 1962. Madár-Maradvánok a Betfiai alsónpleisztocén faunából. Aquila 67-68, 167-174

L

- Lacasa-Ruiz, A., 1981. Nota preliminar sobre el hallazgo de restos óseos de un ave fósil en el yacimiento neocomiense del Montsec, Prov. De Lérida, España. Ilerda 47, 203-206.
- Lagerholm, V.K., Sandoval-Castellanos, E., Vaniscotte, A., Potapova, O.R., Tomek, T., Bocheński, Z.M., Shepherd, P., Barton, N., Van Dyck, M.C., Miller, R., Höglund, J., Yoccoz, N.G., Dalén, L., Stewart, J.R., 2017. Range shifts or extinction? Ancient DNA and distribution modeling reveal past and future responses to climate warming in cold-adapted birds. Global Change Biology 23, 1425-1435. <https://doi.org/10.1111/gcb.13522>.
- Lambrecht, K. 1915. Az első magyar praeglaciális madárfauna/Die erste ungarische präglaciale Vogelfauna. Aquila, 22: 160-175.
- Lambrecht, K., 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Verlag con Genröder. Berlin. 1024pp.
- Langer, G., 1980. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen in Mitteleuropa Vorkommender Mittelgrosser Eulenarten. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde der Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München. 206pp.
- Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte: Applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège). These. Universite de Bordeaux.
- Laroulandie, V., 2002a. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. En: O'Connor, T., (Ed.): Biosphere to lithosphere. 9th ICAZ Conference; Durham
- Laroulandie, V., 2002b. Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological. En: Bocheński, Z.M., Bocheński, Z., Stewart, J.R., (Eds): Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland; 2001 Sep 11–15. Acta Zoologica Cracoviensia 45, 331–339.
- Laroulandie, V., 2010. Alpine chough *Pyrrhocorax graculus* from Pleistocene sites between Pyrenees and Alps: natural versus cultural assemblages. En: Prummel, W., Zeiler, J.T., Brinkhuizen, D.C. (Eds): Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen. Groningen Archaeological Studies 12, 219-232.

- Laroulandie, V., 2016. Hunting fast-moving, low-turnover small game: The status of the snowy owl (*Bubo scandiacus*) in the Magdalenian. *Quaternary International* 414, 174-197.
- Laudet, F., Selva, N., 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 226, 272-286.
- Lauk, H.D., 1976. Tierknochenfunde aus bronzezeitlichen Siedlungen bei Monachil und Purullena (Prov. Granada). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 6, 1-109.
- Lebreton, L., Descalux, E., Hanquet, C., Moigne, A.M., Perrenoud, C., 2016. Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q-R levels. *Quaternary International* 411, 182-192.
- Lentacker, A., 1986. Preliminary results of the fauna of Cabeço de Amoreira and Cabeço de Arruda (Muge, Portugal). *Trabalhos de Antropologia e Etnologia* 26(1-4), 9-26.
- Lloveras, L., Thomas, R., Lourenco, R., Caro, J., Dias, A., 2014. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science* 49,455-471.
- Lomoschitz, A., Sánchez-Marco, A., Huertas, M.J., Betancort, J.F., Isern, A., Sanz, E., Meco, J., 2016. A reappraisal of the stratigraphy and chronology of Early Pliocene palaeontological sites from Lanzarote Island containing fossil terrestrial animals. *Journal of African Earth Sciences* 123, 338-349.
- Long, J.A., Stoy, P.C., 2013. Quantifying the periodicity of Heinrich and Dansgaard-Oeschger events during marine oxygen isotope stage 3. *Quaternary Research* 79(3),413-423.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2012. Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas,) from the Late Pleistocene to the Holocene. *Spanish Journal of Paleontology* 27(2), 117-124.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X., 2010a. First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97, 753-761.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M.B., Gil, M.J., Dorado, M., Valdeolmillos, A., Ortega, A.I., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010b. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pliocene of El Portalón site (Sierra de Atapuerca, northwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 453-464.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., de Marfà, R., García, A., Martinell, J., Bennisar, M.L., Cuenca-Bescós, G., 2011. Small-mammals from the Middle Pleistocene layers of the Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, northwestern Spain). *Geologica Acta* 9(1), 29-43.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Bennisar, M., Sanz, M., Daura, J., 2013. Heinrich event 4 characterized by terrestrial proxies in southwestern Europe. *Climate of the Past* 9, 1053-1064.
- Lorenc, M., 2007. Reconstruction of the Vistulian Paleotemperatures based on the Fossil bird Assemblages. *Seria Geografia* 73, 168pp.
- Lorenzo, C., Pablos, A., Carretero, J.M., Huguet, R., Vallverdú, J., Martín-Torres, M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2015. Early Pleistocene human hand phalanx from the Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution* 78, 114-121.
- Louchart, A., 2002. Les Oiseaux de Pléistocene de Corse, et de quelques localités Sardes : Écologie, évolution, biogéographie et extinctions. *Documents du Laboratoire Géologique du Lyon* 155, 287.
- Louchart, A., Soave, R., 2002. Changement d'ampleur de l'exploitation des oiseaux entre le Magdalénien et l'Azilien : l'exemple du Taï 2 (Drome). *Quaternaire* 13, 297e312.
- Louchart, A., Bedetti, C., Pavia, M., 2005. A new species of Eagle (Aves: Accipitridae) close to the Steppe Eagle, from the Pleistocene of Corsica and Sardinia, France and Italy. *Palaeontographica Abt A.* 272(5-6), 121-148.
- Lozano-Fernández, I., Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., López-García, J.M., Agustí, J., 2013. *Mimomys savini* size evolution in the Early Pleistocene of south-western Europe and possible biochronological implications. *Quaternary Science Reviews* 76, 96-101.
- Luzón, A., Pérez, A., Soriano, M.A., Pucoví, A., 2008. Sedimentary record of Pleistocene paleodoline evolution in the Ebro basin (NE Spain). *Sedimentary Geology* 205, 1-13.

M

- Madge, S., 2009. Red-billed chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). En: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E., (Eds): Handbook of the Birds of the World Alive, Lynx Edicions, Barcelona.
- Madge, S., de Juana, E., 2014. Eurasian Jackdaw (*Corvus monedula*). En: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E., (Eds): Handbook of the Birds of the World Alive, Lynx Edicions, Barcelona.
- Magish, D.P., Harris, A.H., 1977. Fossil ravens from the Pleistocene of Dry Cave, Eddy County, New Mexico. *The Condor* 78, 399-404.
- Malez, V., 1988. Pleistocene bird fauna from Vindija Cave in Northwestern Croatia. *Rad Jugoslavenske Akademije Znanosti i Umjetnosti. Vardin* 2, 31-203.
- Manne, T., Cascalheira, J., Évora, M., Marreiras, J., Bicho, N.F., 2012. Intensive subsistence practices at Vale Boi, an Upper Paleolithic site in southwestern Portugal. *Quaternary International* 264, 83-99.
- Mariezkurrena, K., Altuna, J., 1981. Alimentación de origen animal de los habitantes del Castillo Aitzorrotz (Escoriaza, Guipúzkoa). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 33, 199-229
- Marín-Arroyo, A.B., Rios-Garaizar, J., Straus, L.G., Jones, J.R., de la Rasilla, M., González-Morales, M.R., Richards, M., Altuna, J., Mariezkurrena, K., Ocio, D., 2018. Chronological reassessment of the Middle to Upper Paleolithic transition and Early Upper paleolithic cultures in cantabrian Spain. *PLoS ONE* 13(4), e0194708.
- Martí, R., Del Moral, J.C., 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Sociedad Española de Ornitología.
- Martínez, J.A., Zuberogoitia, I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales. *Bird Study* 51 (2), 163-169.
- Martínez-Cruz, B., Godoy, J.A., 2007. Genetic evidence for a recent divergence and subsequent gene flow between Spanish and Eastern imperial eagles. *BioMedCentral Evolutionary Biology* 7, 170.
- Martínez-Navarro, B., 1992. Revisión sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). En: Gibert, J. (Ed): Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992): Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia. Ayuntamiento de Orce, Granada, Spain, 21-85.
- Martins, S., 2011. Estudo faunístico do Silo 8 do Castelo de Salir (Loulé). Contribuição para o conhecimento da dieta alimentar islâmica. En: Bicho, N.F., Carvalho, A.F. (Eds): Actas das IV Jornadas de Hovbens em Investigação Arqueológica. Universidade do Algarve 16(1), 277-282.
- Mayr, G., 2014. The origins of Crown Groups Birds: Molecules and Fossils. *Palaeontology* 57, 231-242.
- Mayr, G., Gregor, H.-J., 1999. Eine fossil Ralle aus dem Plio-Pleistozän von Bobila Ordis bei Banyols (Gerona, NE-Spanien). *Documenta Naturae* 127, 1-7.
- McGrady, M., 1997. *Aquila chrysaetos*, Golden Eagle. *Birds Western Palearctic Update* 1, 99-114.
- McNall, M.C.E., (ON LINE). Avian Osteology-Bird Bone Identification Guide. Royal BC Museum. royalbcmuseum.bc.ca/Natural_History/Bones/homepage.htm
- Meijer, H.J.M., Pavia, M., Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M. 2016. A revision of fossil Eagle owls (Aves: Strigiformes: *Bubo*) from Europe and the description of a new species, *Bubo ibericus*, from Cal Guardiola (NE Iberian Peninsula). *Historical Biology* 29(6), 822-832.
- Mein, P., Dauphin, Y., 1995. Des coquilles d'oeufs de type Aepyornis dans le Bassin de Teruel (Pliocène basal, Espagne. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 3, 182-191.
- Menéndez-Granda, L., Rosell i Ardévol, J., Canals i Salomón, A., Mosquera- Martínez, M., 2009. El nivel G de Las Fuentes de San Cristóbal (Huesca, España): nuevas aportaciones al estudio del Paleolítico medio del Pre-Pirineo aragonés. *Revista C&G* 23 (1-2), 95-111.
- Meyer, H., 1860. *Trionyx* Eier im Mainzer Becken. *Jahrbuch fuer Mineralogie, Geologie und Paleontologie* 554-555.
- Michel, P., 2005. Un repaire Würmien d'hyènes des cavernes: La Grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantiques, France). Museo de Altamira. *Monografías* 20, 131-150.
- Miguel, F.J. de, 1987. Estudio comparado de las faunas de vertebrados asociadas a yacimientos holocénicos

- ibéricos. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Miguel, F.J. de, Morales, A., 1983. Informe sobre los restos faunísticos recuperados en el yacimiento del Cerro de Santa Ana (Entrena, Logroño). *Berceo* 1, 49-169.
- Miguel, F.J. de, Morales, A., 1985. Informe sobre los restos faunísticos recuperados en el yacimiento del Pico de la Muela (Valera de Abajo, Cuenca). *Trabajos de Prehistoria* 42, 129-148.
- Mikhailov, K.E., 1991. Classification of fossil eggshells of Amniotic vertebrates. *Acta Paleontologica Polonica* 36, 193-238.
- Mikhailov, K.E., Bray, E.S., Hirsch, K.F., 1996. Parataxonomy of fossil egg remains (Veterovata): principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 763-769.
- Mikhailov, K.E., 1997a. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. Paleontological Association.
- Mikhailov, K.E., 1997b. Avian eggshells: an Atlas of Scanning Electron Micrographs. *British Ornithologist' Club Occasional Publications* 3, 88pp.
- Miller, G.H., Fogel, M.L., Wagee, J.W., Gagan, M.K., 2016. Disentangling the impacts of climate and human colonization on the flora and fauna of the Australian arid zone over the past 100ka using stable isotopes in avian eggshell. *Quaternary Science Reviews* 151, 27-57.
- Milne-Edwards, A., 1875. Observations sur les Oiseaux dont les ossements ont _et_e trouvés dans les cavernes du Sud-Ouest de la France. *Matériaux Histoire Primitive naturelle de l'Homme* 2 (6), 473-503.
- Milz, A., 1986. Fie Tierknochenfunde aus drei argarzeitlichen Siedlungen in der Prov. Granada (Spanien). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 10, 1-134.
- Mlíkovský, J., 1995. Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1: Musil's talus cone. En: Musil, R. (Ed). *Stránská skála Hill: excavations of open air sediments 1964-1972*. *Anthropos (Brno)* 26, 111-126.
- Mlíkovský, J., 1996a. Early and Middle Pleistocene birds from the Bohemian Karst, Czech Republic. *Acta Societatis Zoologica Bohemiensia* 60, 187-190.
- Mlíkovský, J., 1996b. New data on the food of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands. *Lake Baikal. Buteo* 8, 115-118.
- Mlíkovský, J., 1998. Early Pleistocene birds of Deutsch-Altenburg. Austria. *Acta Societatis Zoologica Bohemiensia* 62, 135-141.
- Mlíkovský, J., 2002. *Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe*. Ninox Press, Praha. 417pp.
- Moncel, M.H., Allué, E., Bailon, S., Barshay-Szmidt, C., Béarez, P., Crégut, E., Daujeard, C., Desclaux, E., Debard, E., Lartigot-Campin, A.S., Puaud, S., Roger, T., 2015. Evaluating the integrity of palaeoenvironmental and archaeological records in MIS5 to 3 karst sequences from southeastern France. *Quaternary International* 378, 22-39.
- Monroe Jr, B.L., Sibley, C.G., 1993. *A world checklist of birds*. New Haven, CT: Yale University press.
- Morales, A., 1976. Contribución al estudio de las faunas mastozoológicas asociadas a yacimientos prehistóricos españoles. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Morales, A., 1978. Análisis faunístico del yacimiento de la Tiñosa (Huelva). *Huelva Arqueológica* IV, 282-289.
- Morales, A., 1981. Primer informe sobre la fauna de Barchín del Hoyo. *Noticiario Arqueológico Hispánico* 11, 227-236.
- Morales, J., Aguirre, E., 1976. Carnívoros de Venta del Moro. *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*, 5: 31- 81.
- Moreno-Azanza, M., 2014. Los huevos fósiles de amniotas del Cretácico de la península ibérica: tafonomía, formación de la cáscara y sistemática. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza.
- Moreno-Azanza, M., Bauluz, B., Canudo, J.I., Gasca, J.M., Torcida Fernández-Baldor, F., 2016. Combined Use of Electron and Light Microscopy Techniques Reveals False Secondary Shell Units in Megaloolithidae Eggshells. *PLoS One* 11, e0153026. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153026>.
- Moreno, D., Falguères, C., Pérez-González, A., Voinchet, P., Ghaleb, B., Despriée, J., Bahain, J.J., Sala, R., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., 2015. New radiometric dates on the lowest stratigraphical section (TD1 to TD6) of Gran Dolina site (Atapuerca, Spain). *Quaternary Geochronology* 30, 535-540.
- Moreno, E., 1985. Clave Osteológica para la Identificación de los Passeriformes Ibéricos. *Ardeola* 32(2), 295-

- Moreno-García, M., 2011. Exploração de recursos faunísticos de origem terrestre. En: Araújo, A.C. (Ed): O concheiro de Toledo no contexto Mesolítico Inical do litoral da Estremadura. IGESPAR, 99-125.
- Moreno-García, M., 2017. Estudio de la avifauna de la cueva de Praileaitz I (Deba, Gipuzkoa). Munibe Monographs, Anthropology and Archaeology Series 1, 287-325
- Moreno-García, M., Davis, S.J.M., 2001. Estudio de las asociaciones recuperadas en Alcácer do Sal, Convento de S. Francisco y Sé de Lisboa. En: Lacerda, M., Soromenho, M., Ramalho, M., Lopes, C. (Eds): Garb: sítios islâmicos do Sul de Portugal. Instituto Português do Património Arquitectónico-Consejería de Cultura de la Junta de Extremadura, 231-255.
- Moreno-García, M., Detry, C., 2008. The dietary role of hens, chickens and eggs among a 17th-century monastic order: the Clarisse of Santa Clara-a-Velha, Coimbra (Portugal). En: Prummel, W., Zeiler, J., Brinkhuizen D.E. (Eds): Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen. Groningen: Groningen University Library, 45–56.
- Moreno-García, M., Pimenta, C.M., 2002. The Paleofaunal Context. En: Zilhão, J., Trinkaus, E. (Eds): Portrait of the artist as a child: the gravettian human skeleton from the Abrigo de Lagar Velho and its archaeological context. Instituto Português de Arqueologia, 112-131.
- Moreno-García, M., Pimenta, C.M., 2004. Arqueozoologia cultural; a aerofone de Conímbriga. Revista Portuguesa de Arqueologia 7 (2), 407-426.
- Moreno-García, M., Sousa, A.C., 2013. A exploração de recursos faunísticos no Penedo do Lexim (Mafra) durante o Neolítico Final. En: Gonçalves, V.S., Diniz, M., Sousa, A.C. (Eds): 5º Congresso do Neolítico Peninsular. Cascais: Câmara Municipal 67-76.
- Moreno-García, M., Valera, A.C., 2007. Os restos faunísticos de vertebrados do sítio do Mercado (Mourão). Vipsca II (2), 133-146.
- Moreno-García, M., Pimenta, C.M., Roselló-Izquierdo, E., Morales, A., Gonçalves, D., 2007. Um retrato faunístico dos vertebrados de Alcaria de Arge (Portimão). Xelb 8(1), 275-306.
- Morin, E., Laroulandie, V., Smith, F.H., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. PLoS ONE. 7(3):e32856.
- Mourer-Chauviré, C., 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 64 (2 fasc), 624.
- Mourer-Chauviré, C., 1980. Las aves del sitio de ocupación Achelense de Áridos 1 (Arganda, Madrid). En: Santonja, M., López, N., Pérez, A (Eds): Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama. Publicaciones de la Excelentísima Diputación Provincial de Madrid, 145-160.
- Mourer-Chauviré, C., 2004. The birds of the Late Pliocene of Saint-Vallier (Drôme, France). Geobios 37, 97-114.
- Mourer-Chauviré, C., Antunes, M.T., 2000. Présence du Grand Pingouin *Pinguinus impennis* (Aves, Charadriiformes) dans le Pléistocène du Portugal. Geobios 24(2), 201–205.

N

- Nabais, M., 2014. Animal bones from the Roman site of Tróia (Grândola, Portugal): mammal and bird remains from the fish-salting workshop 2(2007/2008). En: Detry, C., Dias, R. (Eds): Zap First Zooarchaeology Conference in Portugal: Book of Abstracts,
- Nadachowski, A., Harrison, D.L., Szyndlar, Z., Tomek, T., Wolsan, M., 1993. Late Pleistocene vertebrate fauna from Oblazowa 2 (Carpathians, Poland): palaeoecological reconstruction. Acta Zoologica Cracoviensia 36 (2), 281-290.
- Naughton, F., Sánchez-Goñi, M.F., Rodrigues, T., Salgueiro, E., Costas, S., Desprat, S., Duprat, J., Michel, E., Rossignol, L., Zaragosi, S., Voelker, A.H.L., Abrantes, F., 2016. Climate variability across the last deglaciation in NW Iberia and its Margin. Quaternary International 414, 9-22.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2005. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Bellaterra: Universidad Autónoma de Barcelona. ISBN

932860-8-7.

- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016a. First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain). *Quaternary International* 421, 12-22.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2016b. Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain. *Historical Biology* 28(6), 774-786.
- Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Cuenca-Bescós, G., 2016c. Small birds of the TD10 level of Gran Dolina: new data on the Middle Pleistocene of Atapuerca (Spain). XIV Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologist, 6-10 July 2016, Netherlands.
- Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G., 2018a. The role of birds in Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe. *Quaternary International* 481, 101-112.
- Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., 2018b. Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees. *Quaternary International* 481, 123-134.
- Núñez-Lahuerta, C., Gómez-Olivencia, A., Arlegi, M., San Emeterio-Gómez, A., Galán, J., Cuenca-Bescós, G., 2018c. Aves del Cuaternario del País Vasco : Nuevos Datos. XVI Encuentro de Jovenes Investigadores en Paleontología/XVI Ikertzaile Paleontologo Gazteen Topaketa (EJIP). 11-14 de abril 2018, Zarautz.

O

- O'Connor, J., Chiappe, L.M., Bell, A., 2011. Pre-modern Birds: Avian Divergences in the Mesozoic. En: Dyke, G., Kaiser, G (Eds): *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. J. Wiley & Sons. 39-114.
- Olson, S.L., James, H.F., 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-Passeriformes. *Ornithological Monographs* 45. The American Ornithologists' Union. 86pp.
- Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín-Merino, M.A., Pérez-Martínez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122-137.
- Otto, C. v., 1981. Vergleichend morphologische untersuchungen an einzelknochen in Zentraleuropa Vorkommender Mittlegrosser Accipitridae. 1-Schädel, Brustbein, Schultergürtel und Vorderextremität. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde der Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München, 182pp.

P

- Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C., (Eds). 2007. *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Madrid: Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMY.
- Panteleyev, A.V., Burchak-Abramovich, N.I., 2000. Vorob'inye ptiy iz binagadinskikh pleistotsenovykh asfaltov. I. Vvodiaya chasty. *Russkii Ornitologicheskii Zhurnal, Ekspres-vypusk* 112, 3-8.
- Parés, J.M., Pérez-González, A., 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science* 269, 830-832.
- Parés, J.M., Pérez-González, A., 1999. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37, 325-342.
- Passepartout, E., 1924. Les stations paléolithiques du Pays Basque et leurs relations avec les terrasses d'alluvions. Impr. Bodiou, Bayonne. Philippe, 1852. Mémoire sur les Cavernes à ossements des environs de Bagnères-de-Bigorre. *Actes Société Linnéenne de Bordoix*. 18, 129-144.
- Pavia, M., 2001. The Middle Pleistocene fossil avifauna from the 'Elephas mnaidriensis Faunal Complex' of Sicily (Italy): preliminary results. En: Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R., (Eds): *The World of Elephants-International Congress, Consiglio Nazionale per le Ricerche*; Rome.
- Pavia, M., Bedetti, C., 2013. Early Pleistocene fossil birds from Cava Sud, Soave (Verona, North-Eastern Italy).

- Proceedings of the 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. Naturhistorisches Museum Wien, 171-184.
- Pavia, M., Göhlich, U.B., Mourer-Chauviré, C., 2012a. Description of the type-series of *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892 (Aves: Phasianidae) with the selection of a lectotype. *Comptes Rendus Paleovol* 11, 257-263.
- Pavia, M., Zunino, M., Coltorti, M., Angelone, C., Azarello, M., Bagnus, C., Bellucci, L., Colombero, S., Marcolini, F., Peretto, C., Petronio, C., Petrucci, M., Pieruccini, P., Sardella, R., Tema, E., Villier, B., Pavia, G., 2012b. Stratigraphical and paleontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south Eastern Italy). *Quaternary International* 267, 40-55.
- Pereira, V., 2012. Alcairas de Odeleite: perspectivas zooarqueológicas. En: *Actas do V Encontro de Arqueologia do Sudoeste Peninsular*, 821-830.
- Pereira, V., 2013. Das faunas às populações: reflexos islâmicos do Castelo de Paderne. *Techne* 1, 67-73.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *PNAS* 108, 3888-3893.
- Pérez-González, A., Parés, J.M., Carbonell, E., Aleixandre, T., Ortega, A.I., Benito, A., Martín Merino, M.A., 2001. Géologie de la Sierra de Atapuerca et stratigraphie des remplissages karstiques de Galería et Dolina (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie* 105, 27-43.
- Peters, J., Driesch, A.v.d., 1990. Archazoologische Untersuchung der Tierreste aus der kupperzeitlichen Siedlung von Los Millares (Almeria). *Studien über frühe Tierknochenfunde vom der Iberischen Halbinsel* 12, 51-109.
- Pimenta, C.M., 2014. Microvertebrates. En: Carbalho, A.F. (Ed): *Bom Santo Cave (Lisbon) and the Middle Neolithic Societies of Southern Portugal*. Universidade do Algarve, 61-75.
- Pimenta, C.M., Moreno-García, M., 2006. Ossos e música após séculos de silêncio... uma nota solta de Estácio da Veiga. *Xelb* 7, 357-364.
- Pimenta, C.M., Moreno-García, M., 2008. Voando com as aves no passado V: Birdwatchers no tempo. *Pardela* 32, 26-27.
- Pimenta, C.M., Moreno-García, M., Gomes, R.V., 2009. Aves no prato e... não só! A ornitofauna recuperada no Sector Sul do Castelo de Silves. *Xelb* 10, 399-419.
- Pimenta, C.M., Moreno-García, M., Lourenço, A., 2015. O registo ornito-arqueológico em Portugal: inventários, comentários e mapas. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 18, 289-312.
- Pineda, A., Saladié, P., Expósito, I., Rodríguez-Hidalgo, A., Cáceres, I., Huguet, R., Rosas, A., López-Polín, L., Estalrich, A., García-Taberner, A., Vallverdú, J., 2017a. Characterizing hyena coprolites from two latrines of the Iberian Peninsula during the Early Pleistocene: Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos) and la Mina (Barranc de la Boella, Tarragona). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 480, 1-17.
- Pineda, A., Saladié, P., Huguet, R., Cáceres, I., Rosas, A., Estalrich, A., García-Taberner, A., Vallverdú, J., 2017b. Changing competition dynamics among predators at the late Early Pleistocene site Barranc de la Boella (Tarragona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 477, 10-26.
- Pinzon-Rodriguez, A., Bensch, S., Muheim, R., 2018. Expression patterns of cryochrome genes in avian retina suggest involvement of Cry4 in light-dependent magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface* 15, 140. DOI:10/1098/rsif.2018.0058
- Pleguezuelos, J.M., 1992. Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado. Servicio de Publicaciones Universidad de Granada.
- Portis, A., 1889. Gli ornitoliti del Valdarno Superiore e su alcune altre località plioceniche di Toscana. *Memorie Regio Istituto di Studi Superiori e Pratici*, 1-20.
- Purroy, J., Purroy, F.J., 2016. Graja, *Corvus frugilegus*. En: Salvador, A., Morales, M.B. (Eds.): *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.

Q

Quinn, B., 1994. Fossilized eggshell preparation. *Vertebrate Paleontological techniques* 1, 146-153.

R

- Raaf, J.M.F., Beets, C., Kortembout, G., 1965. Lower Oligocene bird-tracks from northern Spain. *Nature* 207, 146-148.
- Rabal-Garcés, R., 2013. Estudio paleontológico de *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1974 del Pleistoceno superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, España). Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza.
- Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Torres, T., 2012. Was the European cave bear an occasional scavenger? *Lethaia* 45, 96-108.
- Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., 2014. Un Nuevo yacimiento de osos de alta montaña en el Pirineo aragonés: la Brecha del Rincón (Huesca, España). En: Arreguín-Rodríguez, G., Colmenar Lallena, J., Díaz-Berenguer, E., Galán, J., Legarda-Lisarrri, A., Parrilla-Bel, J., Puertólas-Pascual, E., Silva-Casal, R., (Eds.), *New Insights on Ancient Life*. Universidad de Zaragoza, pp. 178-181.
- Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., 2015. A new Pleistocene cave bear site in the high mountains of the Spanish Pyrenees: La Brecha del Rincón (Huesca, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 14 (4), 311-320.
- Radmilli, A.M., 1974. Gli scavi nella Grotte Polesini a Ponte Lucano di Tivoli e la piúantica arte nel Lazio. *Origines*, Sansoni, Firenze.
- Rasilla, M. de la. 2014. Los espacios rupestres paleolíticos de la cuenca de los ríos Cares-Deva (Asturias). En: Balbín, R. de Blas, M. Á de, Corchón, M. S., Rasilla, M. de la.: *Expresión simbólica y territorial: los cursos fluviales y el arte paleolítico*. Real Instituto de Estudios asturianos. Oviedo, 93-128.
- Rasilla, M. de la, Santamaría, D., 2011-2012. El Paleolítico Medio en Asturias. *Mainake* XXXIII, 31-62.
- Rasilla, M. de la, Santamaría, D., Rodríguez, V., 2014. Llonin. En: Sala, R. (Ed.): *Los cazadores recolectores del Pleistoceno y del Holoceno en Iberia y el estrecho de Gibraltar*. Universidad de Burgos y Fundación Atapuerca. Burgos.
- Rasilla, M. de la, Santamaría, D., Duarte, E., 2016. Asturias en la geografía neandertal y musteriense de la península ibérica. *Espacio, Tiempo y Forma* 8, 237-260.
- Rasilla Vives, M. de la, Duarte, E., Cañaveras, J.C., Sanchis, A., Marín-Arroyo, A.B., Carrión, Y., Real, C., Tormo, C., Sánchez-Moral, S., Gutiérrez-Zugasti, I., Martínez-Cuesta, R., Sauqué, V., Jones, J.R., Agudo, L., Badal, E., Pérez Ripoll, M., Santos, G., 2018. Environment and subsistence strategies at La Viña rock shelter and Llonin Cave (Asturias, Spain) during MIS3. In XVIII Congreso Mundial de la Union International des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques-UISPP (París, 4-9 de junio de 2018): 1311-1312.
- Rauhut, O.W.M., 2000. The dinosaur fauna from the Guimarota mine. En: *Guimarota-A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Ray, N., Adams, J.M., 2001. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000BP). *Internet Archaeology* 11 <https://doi.org/10.11141/ia.11.2>.
- Reading, R.P., Kenny, D., Azua, J., Garret, T., Willis, M.J., Purevsuren, T., 2010. Ecology of Eurasian black vultures (*Aegypius monachus*) in Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia. *Erforschungsbiologischer Ressourcen der Mongolei* 11, 177-188.
- Regala, F.T., Gomes, E., 2002. Grutas arqueológicas da Maceira. *Trogle* 4, 12-21.
- Ríos González, S., García de Castro Valdés, C., Rasilla Vives, M. de la, Fortea Pérez, F.J. 2007. Arte rupestre prehistórico del Oriente de Asturias. Consorcio para el desarrollo rural del Oriente de Asturias. Ediciones Nobel. Oviedo.
- Rios-Garaizar, J., 2017. A new chronological and technological synthesis for Late Middle Paleolithic of the Eastern Cantabrian Region. *Quaternary International* 433, 50-63.
- Rios-Garaizar, J., González Urquijo, J. E., Ibáñez Estévez, J. J., 2003. La excavación en Axlor. Las formas de vida

- de los últimos neandertales. *Boletín de la SEDECK* 5, 62-83.
- Roche, J., Ferreira, O.d.V., 1967. Les fouilles récentes dans les amas coquilleirs mésolithiques de Muge (1952-1965). *O Arqueólogo Português* III (1), 19-41.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., van der Made, J., Pérez-González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García-Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennàsar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Sciences Reviews* 30, 1396-1412
- Rodríguez-Hidalgo, A., Rivals, F., Saladié, P., Carbonell, E., 2016. Season of bison mortality in TD10.2 bone bed at Gran Dolina site (Atapuerca): integrating tooth eruption, wear, and microwear methods. *Journal of Archaeological Science: Reports* 6, 780-789.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Morales, J.I., Cebrià, A., Courtenay, L.A., Fernández-Marchena, J.L., García-Aguado, G., Marín, J., Saladié, P., Soto, M., Tejero, J.M., Fullola, J.M., 2018. The Châtelperronian Neandertals of Cova Foradada (Calafell, Spain) used Iberian Imperial Eagle phalanges for symbolic purposes. *PeerJ*. En Revisión.
- Roger, T., 2004. L'avifaune du Pléistocène moyen et Supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italy), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie*. These. Muséum National d'Historie Naturelle, Paris.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., Petraglia, M.D., 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS ONE*. 9(7):e101278.
- Rosas, A., Pérez-González, A., Carbonell, E., Van der Made, J., Sánchez-Marco, A., Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., Parés, J.M., Huguet, R., 2001. Le gisement pléistocène de la Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Espagne). *L'Anthropologie* 105, 301-312).
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez-González, A., Carbonell, E., Vallverdú, J., van der Made, J., Allué, E., García, N., Pérez-Martínez, R., Rodríguez-Mendez, J., Sala, R., Saladié, P., Simón, G., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sánchez, A., Parés, J.M., 2004. Initial approach to the site formation and paleoecology of the Sima del Elefante: a Pleistocene karst locality at Atapuerca Hill. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Geología, Alcalá de Henares, Museo Arqueológico regional.
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez-González, A., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Vallverdú, J., van der Made, J., Allué, E., García, N., Martínez-Pérez, R., Rodríguez, J., Sala, R., Saladié, P., Benito, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sánchez, A., Parés, J.M., 2006. The "Sima del Elefante" cave site at Atapuerca (Spain). *Estudios Geológicos* 62(1), 327-348.
- Ruiz-Bustos, A., 1978. Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (Sierra de Alfaguara, Granada). *Estudios Geológicos* 34, 323-330,
- Ruiz-Bustos, A., 1992. Estudio de la Fauna. En; Navarrete, M.S., Carrasco-Rus, J., Gámiz, J., (Eds): *La cueva del Coquino* (Loja, Granada). Monografía del SIPP. 217-230.
- S**
- Saint-Périer, R., 1921. Le Solutréen supérieur de la grotte des Harpons à Lespuge (H.G.) *Congrès A.F.A.S* 45, 825-832.
- Saint-Périer, R., 1924. Les fouilles de 1923 dans la grotte des Rideaux à Lespuge (H.G.). *L'Anthropologie* 34 (1-2), 1-15.
- Saint-Périer, R., 1927. La grotte de Goufferris à Lespuge. *L'Anthropologie* 37, 233-276.
- Saladié, P., 2009. *Mossegades d'omnívors. Aproximació experimental y aplicació zooloquiològica a la Sierra de Atapuerca*. Tesis Doctoral, Departamento de Història I Geografia. Tarragona, Universitat Rovira i Virgili (940pp).
- Saladié, P., Huguet, R., Díez, C., Rodríguez-Hidalgo, A., Cáceres, I., Vallverdú, J., Rosell, J., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Carcass transport decisions in *Homo antecessor* subsistence strategies.

Journal of Human Evolution 61, 425-446.

- Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Huguet, R., Cáceres, I., Díez, C., Vallverdú, J., Canals, A., Soto, M., Santander, B., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., 2014. The role of carnivores and their relationship to hominin settlements in the TD6-2 level from Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Spain). *Quaternary Science Reviews* 93, 47-66.
- Saladié, P., Fernández, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Huguet, R., Pineda, A., Cáceres, I., Marín, J., Vallverdú, J., Carbonell, E., 2017. The TD6.3 faunal assemblage of the Gran Dolina site (Atapuerca, Spain): a late Early Pleistocene hyena den. *Historical Biology* DOI:10.108./08912963.2017.1384476
- Sánchez, B., Cerdeño, E., 1992. Apéndice 2. La fauna del yacimiento de la Coronilla (Molina de Aragón, Guadalajara). Campaña 1986. En: Cerdeño, M.L., García, R. (Eds): El castro de la Coronilla. Excavaciones Arqueológicas en España. 133-136.
- Sánchez-Góñi, M.F., d'Errico, F., 2005. La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000-10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos Paleolíticos. Museo de Altamira, Monografías 20, 115-129.
- Sánchez-Góñi, M.F., Bard, E., Landais, A., Rossignol, L., d'Errico, F., 2013. Air-sea temperature decoupling in Western Europe during the last interglacial-glacial transition. *Nature Geosciences* 6, 837-841.
- Sánchez-Marco, A., 1986. Las aves fósiles de La Cueva (Asturias). *Estudios Geológicos* 42, 475-478.
- Sánchez-Marco, A., 1987. Aves fósiles de Atapuerca. En: Aguirre, E., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M. (Eds.): El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca 1, 68-74.
- Sánchez-Marco, A., 1989. Huéscar-1 (Granada, España): avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía. En: Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P., (Eds): Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos del Neógeno Cuaternario 11, 175-182.
- Sánchez-Marco, A., 1995a. Las aves de la unidad estratigráfica TG-11 de la Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). *Evolución Humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca* 1, 137-146.
- Sánchez-Marco, A., 1995b. Tertiary localities in Spain. En: Mlíkovský, J.,: Tertiary avian faunas of Europe. Acta of the University of Carolina.
- Sánchez-Marco, A., 1996. Aves fósiles del Pleistoceno Ibérico: rasgos climáticos, ecológicos y zoogeográficos. *Ardeola* 43 (2), 207-219.
- Sánchez-Marco, A., 1999a. Aves del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). Patrones ecológicos del Pleistoceno Medio. En: Carbonell-Roura, E., Rosas-González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C., (Eds.): Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería, Memorias. Arqueología en Castilla y León 7, 211-224.
- Sánchez-Marco, A., 1999b. Catálogo paleornitológico del Terciario ibérico y balear. *Estudios Geológicos* 55 (3-4), 163-171
- Sánchez-Marco, A., 1999c. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 37, 375-388.
- Sánchez-Marco, A., 2000. Aves fósiles de Madrid. En: Morales, J. (Ed): Patrimonio paleontológico de la comunidad de Madrid, *Arqueología, Paleontología y Etnografía* 6, 247-248.
- Sánchez-Marco, A., 2001. Aves del yacimiento mesolítico del Cubío Rendondo (Cantabria). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 53, 57-60
- Sánchez-Marco, A., 2002. Aves fósiles de la península Ibérica: las avifaunas del Terciario y el Cuaternario. *Quercus* 191, 27-42.
- Sánchez-Marco, A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. *Ardeola* 51 (1), 91-132.
- Sánchez-Marco, A., 2005. Avifaunas cuaternarias de la península ibérica: sistemática, Paleoecología y paleozoografía. Tesis Doctoral Universidad Autónoma de Madrid.
- Sánchez-Marco, A., 2006. *Miophasiauns* and *Palaeoperdix* (Galliformes, Aves) from three Miocene localities of Spain. *Estudios Geológicos* 62(1), 249-256
- Sánchez-Marco, A., 2007. Cambios climáticos en la región mediterránea occidental durante el pleistoceno: Estudio paleornitológico. Poster Presentation: I Congreso Nacional sobre Cambio Global Getafe.

- Sánchez-Marco, A., 2009. New Iberian Galliform and Reappraisal of Some Pliocene and Pleistocene Eurasian Taxa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(4), 1148-1161.
- Sánchez-Marco, A., 2011. Aves del Pleistoceno Superior de Aitzbitarte III (País Vasco). En: Altuna, J., Mariezkurrena, K., Rios, J. (Eds). *Ocupaciones humanas en Aitzbitarte III (País Vasco)* 33.600-618.400BP (Zona de Entrada de la Cueva). EKOB, Euskal Kultura Ondare Bilduma, Colección de Patrimonio Cultural Vasco 5, Vitoria-Gasteiz.
- Sánchez-Marco, A., 2017. Las rapaces y otras aves de Batallones. En: Morales, J. (Ed): *La colina de los tigres dientes de sable. Los yacimientos miocenos del cerro de los Batallones*. Museo Arqueológico Nacional, 383-391.
- Sánchez-Marco, A., 2018a. Aves fósiles de la Península Ibérica, Canarias y Baleares: Balance de los estudios realizados. *Revista PH. Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico* 94, 154-181,
- Sánchez-Marco, A., 2018b. Las aves de la excavación histórica de El castillo: 200-300. En: Castaños, P.M. (Ed). *El Castillo: Historia de una Fauna Olvidada. Monografías del Museo de Prehistoria y arqueología de Cantabria* 1.
- Sánchez-Marco, A. (En Prensa). Miocene birds from the Valles-Penedes basin. Chapter 4. En: Alba, D., Solà-Moyà, S., Almécija, S. (Eds): *Fossil hominoid primates from the Valles-Penedes basin: taxonomy and paleobiology*. Springer Publishers. *Vertbrate Paleobiology and Paleoanthropology Book Series*.
- Sánchez-Marco, A., Sastre-Páez, I., 2001. Historia de la Paleornitología en España a Través de los Documentos científicos. *Revista Española de Paleontología* 16(1), 99-113.
- Sanchis, A., Real, C., Sauqué, V., Núñez-Lahuerta, C., Égüez, N., Tormo, C., Pérez-Ripoll, M., Carrión-Marco, Y., Duarte, E., Rasilla, M. de la. 2019. Neanderthal and carnivore activities at Llonin Cave, Northern Iberian Peninsula: faunal study of the basal levels (MIS3). *Comptes Rendus Palevol* 18(1), 113-141.
- Sancho, C., Arenas, C., Vázquez-Urbez, Pardo, G., Lozano, M.V., Peña-Monné, J.L., Hellstrom, J., Ortiz, J.E., Osácar, M.C., Auqué, L., Torres, T., 2015. Climatic implications of the Quaternary fluvial tufa record in the NE Iberian Peninsula over the last 500ka. *Quaternary Research* 84, 398-414.
- SanEmeterio-Gómez, A., Larrea, M., Gárate-Maidagán, D., Rios-Garaizar, J., Gómez-Olivencia, A., Cubas, M., García, A., Regalado-Bueno, E., Ugarte, A., Líbano-Silvente, I., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Cueva de Abitaga. I Campaña. *Arkeoikuska: Investigación Arqueológica* 2016, 207-210.
- Santamaría, R., López, G., Casanovas, M.L., 1989-1999. Nuevos yacimientos de icnitas de mamíferos en el Oligoceno de los alrededores de Agramunt (Lleida, España). *Paleontología Evolutiva* 23, 141-152.
- Sanz, J.J., 1995. Environmental restrictions on reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 83, 421-430.
- Sanz, J.L., Ortega, F., 2002. The birds from las Hoyas. *Science Progress* 85, 113-130.
- Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G., 2013. The Iberian Peninsula, the last refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the Upper Pleistocene. *Quaternaire* 24,35-48.
- Sauqué, V., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sola-Almagro, C., Rabal-Garcés, R., Martínez, I., Mazo, C., Cuenca-Bescós, G., 2014a. Neandertales en el Pleistoceno Superior del Valle del Ebro, paleoambiente y evidencias tafonómicas en Aguilón P-7. Teruel: Fundamental.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Sola-Almagro, C., Cuenca-Bescós, G., 2014b. Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo Massif (Zaragoza, NE Spain). *PLoS ONE*. 9(3):e92144.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Gisbert, M., 2015. Bucardos y osos fósiles del Pirineo: recuperación de restos paleontológicos, catalogación y datación de los yacimientos del Pleistoceno-Holoceno de las cavidades del Pirineo Oscense. *Lucas Mallada* 17, 247-289.
- Sauqué, V., García-González, R., Cuenca-Bescós, G., 2016a. A Late Pleistocene (MIS3) ungulate mammal assemblage (Los Rincones, Zaragoza, Spain) in the Eurosiberian-Mediterranean boundary. *Historical Biology* 28(3), 358-389.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Castanera, D., García-Vázquez, A., Gisbert, M., Cuenca-Bescós, G., 2016b. New ichonological record of ursids from the Spanish Pyrenees. En: Marín-Monfort, M.D., Manzanares- Ubeda, cords (Eds.): *New perspectives on the evolution of phanerozoic biotas and ecosystems-conference proceedings. 1st International Meeting of Early-stage Researchers in Palaeontology*.

XIV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Ayuntamiento de Alpuente. ISBN 978-84-608-7449-2.

- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.M., 2012. NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9(7), 671-675.
- Seibold, I., Helbig, A.J., Meyburg, B.U., Negro, J.J., Wink, M., 1996. Genetic differentiation and Molecular Phylogeny of European *Aquila* eagles according to Cytochrom b Nucleotide Sequences. En: Meyburg, B.U., Chancellor, R.D., (Eds): *Eagle Studies*. World Working Group on Birds of Prey, London, 1-15.
- Serrano, X., Cañadas, E., 1995. Geomorfología de la sierra de Tendeñera (Pirineo aragonés). *Ería Revista Cuatrimestral de Geografía* 37, 143-158.
- Sevilla, P., Chaline, J., 2011. New data on bat fossils from Middle and Upper Pleistocene localities of France. *Geobios* 44, 289-297.
- Sidell, E.J., 1993a. A methodology for the identification of avian eggshell from archaeological sites. *Archaeofauna. Archaeornithology: Birds and the Archaeological Record* 2, 45-51.
- Sidell, E.J., 1993b. *A Methodology for the Identification of Archaeological Eggshell*. University of Pennsylvania, Philadelphia.
- Simić, D., Marinković, S., Paunović, K., Dajović, L., Poullis, T., Stanimirović, Ž., 2008. Wintering of Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* near Veliko Ratno island in Belgrade. *Ciconia* 17, 29-33.
- Snow, D.W., 1954. Trends in Geographical variation in Palearctic members of the genus *Parus*. *Evolution* 8, 19-28.
- Solti, B., 1996. The Comparative Osteomorphological Study of the European Small-statured Falcons (Aves: Falconidae). *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 21, 5-282.
- Stewart, J.R., 1999. The Evolution of Quaternary birds in the Western Palearctic: Aspects of taxonomy and Ecomorphology. Ph.D. Dissertation, Cambridge.
- Stewart, J.R., 2007. An Evolutionary Study of some Archaeologically Significant Avian Taxa in the Quaternary of the Western Palearctic. Oxford Archaeopress. *British Archaeological Reports*, 217pp.
- Stewart, J.R., Jacobi, R.M., 2015. The Long Term Response of Birds to Climate Change: New Results from a Cold Stage Avifauna in Northern England. *PLoS One* 10 (5), e0122617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122617>.
- Stewart, J.R.M., Allen, R.B., Jones, A.K.G., Penkman, K.E.H., Collins, M.J., 2013. ZooMS: making eggshell visible in the archaeological record. *Journal of Archaeological Science* 40 (4), 1979-1804.
- Suarez-Bilbao, A., Elorza, M., Castaños, J., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.J., Murelaga, X., 2018. The Late Pleistocene avifauna from Artazu VII (Basque Country, northern Iberian Peninsula). *Historical Biology* <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1491566>.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., 2010. *Guía de aves: España, Europa y región mediterránea*. Ediciones Omega, 446.

T

- Temple, S.A., 1974. Winter Food habits of Ravens on the Arctic Slope of Alaska. *Arctic* 27 (12), 41-46.
- Terradillos-Bernal, M., Rodríguez-Álvarez, X.P., 2014. The influence of raw material qualities in the lithic technology of Gran Dolina (Units TD6 and TD10) and Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain): a view from experimental archaeology. *Comptes Rendus Palevol* 13, 527-542.
- Texier, P.-J., Porraz, G., Parkington, J., Rigaud, J.-P., Poggenpoel, C., Miller, C., Tribolo, C., Cartwright, C., Coudennau, A., Klein, R., Steele, T., Verna, C., 2010. A Howiesons Poort tradition of engraving ostrich eggshell containers dated to 60,000 years ago at Diepkloof Rock Shelter, South Africa. *PNAS* 107, 6180-6185.
- Tomek, T., Bocheński, Z., 2005. Weischelian and Holocene bird remains from Komarowa Cave, Central Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 48a (1-2), 43-65.
- Tomek, T., Bocheński, Z.M., 2000. *The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of Their Skeletal Elements*. Institute of Systematics and Evolution of Animals,

Polish Academy of Sciences, Krakow.

- Tomek, T., Bocheński, Z.M., 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Galliformes and Columbiformes. Publications of the Polish Institute of Systematics and Evolution of Animals, Krakow.
- Tomek, T., Bocheński, Z.M., Socha, P., Stefaniak, K., 2012. Continuous 300,000-year fossil record: changes in the ornithofauna of Bisnik Cave, Poland. *Paleontologia Electronica* 15(1), 20, 2A.
- Tortosa, J.E.A., Villaverde-Bonilla, V., Pérez-Ripoll, M., Martínez-Valle, R., Calatayud, P.G., 2002. Big Game and Small Prey: Paleolithic and Epipaleolithic Economy from Valencia (Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 3, 215-268.
- Trinkaus E., Marks, A., Brugal, J.P., Bailey, S., Rink, W.J., Richter, D., 2003. Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal. *Journal of Human Evolution* 43, 219-226.
- Turner, A., Antón, M., 1997. The big cats and their fossil relatives: an illustrated guide to their evolution and natural history. New York: Columbia University Press.
- Tyler, C., 1964. Wilhelm Von Nathusius 1821-1899 on Avian Eggshells: A Translated and Edited Version of His Work. University of Reading.
- Tyrberg, T., 1991. Arctic, Montane and Steppe birds as Glacial relicts in the West Palearctic. *Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 25, 29-49.
- Tyrberg, T., 1998. Pleistocene Birds of the Palearctic: a catalogue. Publications of the Nutall Ornithological Club 27, 720pp.
- Tyrberg, T., 2001. Avifaunal Responses to Warm Climate: The Message from Last Interglacial Faunas. *Records of the Australian Museum* 6, 193-205.
- Tyrberg, T., 2007. Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Publications of the Nuttall Ornithological Club. <http://web.telia.com/~u11502098/pleistocene.html>

U

- Uerpmann, H.P., Uerpmann, M., 1973. Tierknochenfunde aus der Siedlung und Nekropole auf dem "Cerro de la Tortuga". *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 4, 35-100.
- Ueta, M., Ryabtsev, V.V., 2001. Migration routes of four juvenile Imperial Eagles *Aquila heliaca* from the Baikal region of Eastern Russia. *Bird Conservation International* 11, 93-99.

V

- Valente, M.J., 1998. Análise preliminar da fauna mamalógica do Abrigo de Pena d'Água (Torres Novas): Campanhas 1992-1994. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 1(2), 85-96.
- Vallespi, E., Ruiz de Gaona, M., 1970. Puntas foliáceas de retoque plano en las series líticas de Coscobilo, de Olazagutía (Navarra). *Anuario Eusko-Folklore. Sociedad de Ciencias Aranzadi*, tomo XXIII. II Paleontografía, 209-215.
- Valsecchi, V., Sánchez Goñi, M.F., Londeix, L., 2012. Vegetation dynamics in the Northeastern Mediterranean region during the past 23000 yr: insights from a new pollen record from the Sea of Marmara. *Climate of the Past* 8, 1941-1956.
- Varela, S., Lobo, J.M., Rodríguez, J., 2010. Influencia de los cambios climáticos en la extinción de la hiena manchada (*Crocuta crocuta* Erxleben 1777) en la Península Ibérica. *Zona Arqueológica* 14, 179-182.
- Veiga, S.P.M.E., 1886. Antiguidades monumentais do Algarve. Universidade do Algarve.
- Vilette, P., 1983. Avifaune du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina* 11, 1-90
- Villalta, J.F., 1963. Las aves fósiles del Mioceno español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 61, 263-285.
- Villalta, J.F., 1964. Datos para un catálogo de aves fósiles del Cuaternario español. *Speleon* 15, 79-102
- Villalta, J.F., Crusafont, M., 1950. Sobre algunas aves fósiles de Cataluña. *Notas y Comunicaciones* 20, 143-156.

Villaverde, V., Aura, J. E. & Barton C. M., 1998. The Upper Paleolithic in Mediterranean Spain: A Review of Current Evidence. *Journal of World Prehistory* 12(2), 121-198.

W

Walker, M., 2001. Excavations at Cueva Negra del Estrecho del Rio Quipar and Sima de las Palomas del Cabezo Gordo: two sites in Murcia (south-east Spain) with Neanderthal skeletal remains, Mousterian assemblages and late Middle to early Upper Pleistocene fauna. En: Milliken, S., Cook, J., (Eds.): *A Very Remote Period Indeed: Papers on the Palaeolithic presented to Derek Roe*. Oxford: Oxbow Books

Watson, J., 2010. *The Golden Eagle*. T & AD Poyser, London.

Wedel, M.J., 2009. Evidence for bird-like air sacs in Saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology* 311A(8),611-628.

Wertz, K., Wilczynski, J., Tomek, T., Roblickova, M., Oliva, M., 2016. Bird remains from Dolní Věstonice I and Predmostí (Pavlovian, the Czech Republic). *Quaternary International* 421, 190-200.

Willis, K.J., van Andel, T.H., 2004. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Sciences Reviews* 23, 2369-2387.

Woelfle, E., 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Unpublished PhD Dissertation. Universität München.

Wójcik, J.D., 2002. The comparative osteology of the humerus in European thruses (aves: *Turdus*) including a comparison with other similarly sized genera of passerine birds-preliminary results. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45 (Special Issue), 369-381.

Wolf, B. 1939-41. *Fossilium Catalogus, I: Animalia. Fauna fossilis cavernarum I-III* (82,87,92). 's-Gravenhage Wood, D.S., Schnell, G.D., 1986. Revised world inventory of avian skeletal specimens. Norman, Oklahoma, American Ornithologist Union and Oklahoma Biological Survey.

Woolfenden, G.E., 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 6(1). University of Florida.

Zhao, Z., 1979. The advancement of research on the dinosaurian eggs in China. En: *Mesozoic and Cenozoic Redbeds in Southern China*, Beijing: Science Press, 30-40.

Zheng, X., Wang, X., Sullivan, C., Zhang, X., Zhang, F., Wang, Y., Li, F., Xu, X., 2018. Exceptional dinosaur fossil reveal early origin of avian-style digestion. *Scientific Reports*, 8:14217. doi:10.1038/s41598-018-32202-x

Z

Ziegler, R., 1990. Tierreste aus der prähistorischen Siedlung von los Castillejos bei Montefrío (Prov. Granada). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel* 12, 1-46.

Zilhão, J., Davis, S.J.M., Duarte, C., Soares, A.M., Steier, P., Wild, E., 2010. Pego do Diabo (Loures, Portugal): Dating the emergence of anatomical modernity in westernmost Eurasia (Pego do Diabo). *PloS ONE* 5(1), 8880.

Zinke, J., 1998. Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* 72 (1-2), 179-189.

Zuccon, D., Pasquet, E., Ericson, P.G.P., 2008. Phylogenetic relationships among Palearctic-Oriental starlings and mynas (genera *Sturnus* and *Acridotheres*: Sturnidae). *The Norwegian Academy of Science and Letters, Zoologica Scripta*, 37(5),469-481.

Índice de figuras y tablas

<i>Corvus</i> (TE9c)	Este trabajo	48,9	45,2	10,4	4,0	12,6	75,8	21,2	7,5	16,9	9,5	94,2	12	5,5	10,8	7,6	56,2	52,3	9,4	6,5	8,3	12,4	59,2	12,3	5,3	5,4	
<i>Corvus pliocaenus</i>	Pavia & Bedetti, 2013									16,1			11,5	4,8	9,0	7											10,7
<i>C. pliocaenus janossy</i>	Mourer-Chauviré, 1975	45,5			4,0	14,3	84,1	21,1	7			93,0		5,4	9,7		59,4						12,6				11,4
<i>C. corax antecorax</i>	Mourer-Chauviré, 2004	56,9			4,4	10,5	86,2	21	8,1					6,0	10,7		63,4					10,7	63,9				13,7
<i>C. corax antecorax</i>	Mourer-Chauviré, 2004	56,9			4,4	10,5	86,2	21	8,1							10,1											13,0
<i>C. praecorax</i>	Mourer-Chauviré, 1975								7,5			90,5			5,5	9,8											
<i>C. hungaricus</i>	Mourer-Chauviré, 2004									13,5																	
<i>Corvus corax</i>	Mourer-Chauviré, 1975	60,3			4,8	17,8	94,5	25,4	8,7			114,1		6,4	11,7		69,4						17,7	69,7			15,0
<i>Corvus corax</i>	Tomek & Bochenki, 2000	60,8	55,7	13,2	4,6	17,8	95,9	26,7	8,8	21,1	12,3	115,1	14,7	6,3	13,2	9,4	69,7	63,3	12,6	7,7	10	14,9	69,2	15,0	6,6	5,7	
<i>Corvus corax</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000	62,1	56,7	13,6	4,7	18,2	97,3	27,5	9,0	21,4	12,6												70,9	15,3		6,9	
<i>Corvus corax</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000	59,7	54,8	12,9	4,5	17,4	94,6	26,0	8,7	20,6	12,1												68,2	14,8		6,5	
<i>Corvus corax</i>	MNHN (n=4)	58,0	52,6	13	4,5	15,7	91,5	26,2	8,9	19,9	12,1	108,7	13,9	6,2	12,4	8,2	67,9	61,1	11,8	7,4	9,4	14,3	65,1	14,4	6,3	5,5	
<i>Corvus corax</i>	LAACL (n=4)	58,7	53,6	12,6	4,7	17,0	92,5	26,1	8,8	20	12	111,4	14,4	6,5	13,0	9,3	67,2	60,9	12,1	7,6	9,7	14,9	67,2	14,8	6,6	5,8	
<i>C. corax corax</i>	Hernández et al., 1993						89,9					109,4															67,6
<i>C. corax tingitanus</i>	Hernández et al., 1993						81,2					98,7															62,9
<i>C. corax hispanicus</i>	Stewart, 1999	58,7					90,5					98,7					67,3										
<i>C. corax neomexicanus</i>	Magjsh et al., 1977	52,4					82,2					109,7															
<i>Corvus macrorhynchos</i>	Mourer-Chauviré, 1975	50,6			3,8	23,2	77,1	20,2	6,8			89,8		5,5	9,7		54,5					11,9	59,2			12,0	
<i>Corvus albicollis</i>	Mourer-Chauviré, 1975	56,7			4,7	19,1	94,0	23,9	8,0								68,0					14,2	65,6			14,4	
<i>Corvus albicollis</i>	MNHN (n=2)	58,0	53,9	13,4	4,7	17,3	96,5	26,6	8,3	20,8	11,4	122,3	14,5	6,4	13,0	9,8	70,9	61,8	12	7,4	9,8	14,6	66,0	14,0	6,2	5,5	
<i>Corvus ruficapillus</i>	Mourer-Chauviré, 1975	46,9			3,8	14,6	78,0	19,1	6,9			97,7		5,2	9,1		57,2					11,6	54,8			11,4	
<i>Corvus ruficollis</i>	Mourer-Chauviré, 1975	47,3			4,0	15,0	77,8	20,0	7,0			97,6		5,2	9,7		57,7					12,3	51,4			10,5	
<i>Corvus corone</i>	Tomek & Bochenki, 2000	44,6	41,1	9	3,2	12,6						80,1	10,4	4,7	9,5	6,7	49,0	44,7	8,9	5,6	7,4	10,5	52,8	10,3	4,5	4,1	
<i>Corvus corone</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000	45,8	42,2	9,3	3,3	13,1						81,8	10,6			9,8	6,9	50,1	45,5	9,2	5,9	10,8	54,0	10,6	4,6	4,2	
<i>Corvus corone</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000	43,9	40,5	8,8	3,1	12,4						79,3	10,2			9,5	6,7	48,6	44,3	8,8	5,6	10,5	52,1	10,2	4,5	4,0	
<i>C. corone corone</i>	Tomek & Bochenki, 2000						65,8	18,5	5,9	14,9	8,1																
<i>C. corone corone</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000							18,9																			
<i>C. corone corone</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000							18,2																			
<i>C. corone cornix</i>	Tomek & Bochenki, 2000						67,3	18,9	6,2	15,3	8,3																
<i>C. corone cornix</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000						69,3	19,7	6,4	16																	
<i>C. corone cornix</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000						66,9	18,5	6,1	15,1																	
<i>Corvus frugilegus</i>	Tomek & Bochenki, 2000	42,5	39,6	8,7	3,1	12,2	64,6	18,1	5,9	14,1	8,3	79,3	9,8	4,4	9,1	6,4	48,1	44,2	8,4	5,1	6,9	10,3	49,0	9,8	4,3	3,9	
<i>Corvus frugilegus</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000	43,3	40,2	8,8		13,0	66,0	18,3	6,0	14,3	8,6	80,8	10		9,3	6,6	49,1	45,1	8,6			10,5	50,0			9,9	
<i>Corvus frugilegus</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000	41,7	38,9	8,5		11,8	63,3	17,8	5,9	13,8	8,1	77,3	9,6		8,9	6,3	47,0	43,1	8,2			10,2	48,0			9,7	
<i>Corvus monedula</i>	Tomek & Bochenki, 2000	31,6	29,4	6,6	2,3	9,0	46,6	14,4	4,6	10,9	6,3	57,9	7,3	3,4	7,0	4,9	35,9	33,1	6,3	3,8	5,2	7,6	37,6	7,5	3,2	3,0	
<i>Corvus monedula</i> ♂	Tomek & Bochenki, 2000	35,6	32,8	6,8	2,5	9,7	47,5	14,7		11,1													38,5	7,8			
<i>Corvus monedula</i> ♀	Tomek & Bochenki, 2000	33,8	31,2	6,5	2,3	9,2	46,1	14,2		10,7													37,0	7,6			
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	Tomek & Bochenki, 2000	36,1	33,6	8,3	2,4	10,0	52,9	15,7	5,3	12,5	6,8	65,2	8,4	3,9	7,9	5,6	38,9	35,7	7,5	4,8	6	9,0	41,6	8,3	3,6	3,5	
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	Tomek & Bochenki, 2000	34,5	29,4	6,6	2,3	9,0	43,4	14,2	4,6	11,3	6,4	57,4	7,6	3,5	7,3	4,7	35,5	32	6,5	4,1	5,7	8,1	40,0	7,3	3,1	3,0	

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1: Introducción

Fig. 1: Cladograma calibrado de las aves modernas y su distribución temporal. Modificado de Zhang et al., 2018.2

Fig. 2: Cladograma calibrado de Neornithes y extensión temporal. Los puntos azules indican el registro fósil más antiguo. Los puntos verdes indican las familias u órdenes presentes actualmente en Europa. Extraído y modificado de Mayr, 2014.....3

Fig. 3: Localización de los yacimientos con aves de la península ibérica del Cretácico, Eoceno, Oligoceno, Mioceno y Plioceno. En gris los macizos carbonatados. Yacimientos del Cretácico: 1-Laño (Buffetaut et al., 2015); 2-Pedreira del Montsec (Lacasa-Ruiz, 1981); 3-La Cantalera (Canudo et al., 2010); 4-Las Hoyas (Sanz & Ortega, 2002); 5-Guimarota (Rauhut, 2000). Yacimientos del Eoceno: 6-Silveirinha (Harrison, 1983). Yacimientos del Oligoceno: 7-Liédena (Icnitas)(Raaf et al., 1965); 8-Peralta de la Sal (Icnitas)(Hernández-Pacheco, 1929); 9-Agramunt (Icnitas)(Santamaría et al., 1989-1999); 10-Tárrega (Sánchez-Marco, 1999); 11-Sùria (Sánchez-Marco, 1999); 12-Los Barros (Sánchez-Marco, 1999). Yacimientos del Mioceno: 13-Salinas de Añana (Antón et al., 1993); 14-Cuesta del Rey (Sánchez-Marco, 1999); 15-Cerro del Otero (Lambrecht, 1933); 16-Cevico de la Torre (Cáscaras de huevo)(Amo et al., 2000); 17-Escobosa de Calatañazor (Sánchez-Marco, 1999); 18-Valles de Fuentidueña (Villalta & Crussafont, 1950); 19-La Artesilla (Sánchez-Marco, 1999); 20-Toril (Sánchez-Marco, 2006); 21-Hostales de Piérola (Sánchez-Marco, 2006); 22-Viladecaballs (Sánchez-Marco, en prensa); 23-El Fallol (Sánchez-Marco, en prensa); 24-Can Mas (Sánchez-Marco, 2006); 25-Els Casots (Sánchez-Marco, 1999); 26-Jatiel (Cáscaras de huevo)(Amo et al., 2000); 27-Navarrete (Adrover, 1975); 28-Daroca (Cáscaras de huevo)(Amo et al., 1999); 29-Córcoles (Sánchez-Marco, 1999); 30-Estación Imperial (Sánchez-Marco, 1999); 31-Paracuellos 3 y 5 (Sánchez-Marco, 1995); 32-Cerro de los Batallones (Sánchez-Marco, 2017); 33-Aljezar B (Cheneval & Adrover, 1993), Puente Minero, Concud 1, Valdecebro (Sánchez-Marco, 1999), Mansuetos (Villalta, 1963); 34-Alto de Ballester (Sánchez-Marco, 1999); 35-Libros (Anadón et al., 1989); 36-La Retama (Sánchez-Marco, 1999); 37-Ribesalbes (Plumas)(Sánchez-Marco, 1999); 38-Venta del Moro (Morales & Aguirre, 1976); 39-Amôr (Antunes & Mein, 1981); 40-Aveiras do Baixo (Sánchez-Marco, 1999); 41-Lisboa (Sánchez-Marco, 1999); 42-Setúbal (Sánchez-Marco, 1999); 43-Jumilla (Cáscaras de huevo)(Amo et al., 2000); 44-Canteras del Embalse de Cenajo (Sánchez-Marco, 1999); 45-Crevillente (Cáscaras de huevo)(Sánchez-Marco, 2018a); 46-Torrellano (Bravo et al., 2009). Yacimientos del Plioceno: 47-Layna (Sánchez-Marco, 2009); 48-Orrios III (Sánchez-Marco, 1999); 49-La Gloria 4 (Cáscaras de huevo)(Mein et al., 1995), El Arquillo III (Adrover et al., 1978), Escoriuhela (Sánchez-Marco, 1999); 50-Cerro de los Espejos (Sánchez-Marco, 1999); 51-Las Higuieruelas (Sánchez-Marco, 2005); 52-Puebla de Almoraid (Hernández-Pacheco, 1921); 53-Mazarrón (Sánchez-Marco, 1999); 54-Moreda (Sánchez-Marco, 1999).....5

Fig. 4: Localización de los yacimientos con aves de la península ibérica del Cuaternario (Pleistoceno Inferior y Pleistoceno Medio). En gris los macizos carbonatados. Yacimientos del Pleistoceno Inferior: 1- Sima del Elefante, Gran Dolina (Sánchez-Marco, 2005a); 2-Incarcal I (García i Petit, 2002); 3-Bobila Ordis (Mayr & Gregor, 1999); 4-Cal Guardiola (Meijer et al., 2016); 5-Barranc de la Boella (Pineda et al., 2017); 6-Puebla -de Valverde (Gautier & Heintz, 1974); 7-Jarama VI (Sánchez-Marco, 2005a); 8- Casablanca (Almenara I)(Sánchez-Marco, 2005a); 9-Quibas (Sánchez-Marco, 2005a); 10-Cueva Negra del Estrecho del Río Quipar (Walker, 2001); 11-Huéscar I (Sánchez-Marco, 2005a); 12-Venta Micena (Martínez-Navarro, 1992); 13- Cueva Victoria (Sánchez-Marco, 2005a). Yacimientos del Pleistoceno Medio: 1- Gran Dolina, Galería (Sánchez-Marco, 2005a); 14-Torralba (Sánchez-Marco, 2005a), Ambrona (Sánchez-Marco, 2005b); 15-Villacastín (Arribas, 1994); 16-Áridos I (Mourér-Chauviré, 1980); 17-Pinilla del Valle (Bocheński, 2007); 18- Galería Pesada (Trinkaus et al., 2003).....6

Fig. 5: Localización de los yacimientos con aves de la península ibérica del Cuaternario (Pleistoceno Superior). En gris los macizos carbonatados. 1-Pala da Vella (Fernández-Rodríguez et al., 1996); 2- Cueva del Conde (Altuna, 1977); 3-La Cuevaona (Sánchez-Marco, 1986); 4-Cueto de la Mina (Sánchez-Marco, 2005); 5-La Riera (Sánchez-Marco, 2005); 6-Cueva del Esquilleu (Baena et al., 2005); 7-El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b); 8-Altamira (Hernández-Carrasquilla, 1993); 9-Cueva de Hornos de la Peña (Harlé, 1912); 10-Cueva de El Pendo (Fuentes, 1980); 11-Cueva de La Arenaza (Elorza, 1990); 12-Urratxa (Elorza, 1997); 13-Santimamiñe

(Elorza, 1990); 14-Santa Catalina (Elorza, 2014); 15-Lumentxa (Elorza, 1990); 16-Laminak II (Hernández-Carrasquilla, 1993); 17-Praileaitz I (Moreno-García, 2017); 18-Ermitia (Elorza, 1993), Ekain (Eastham, 1984), Amalda (Eastham, 1989b), Erralla (Eastham, 1989c); 19-Aitzbitarte IV (Elorza, 1990), Cueva de la Torre (Barandiarán, 1971); 20-Berroberria (Diez Fernández-Lomana et al., 1995); 21-Artazu VII (Suárez-Bilbao et al., 2018), Lezetxiki (Elorza, 1990); 22-Labeko Koba (Elorza, 2000); 23-Abauntz (Altuna et al., 2002); 24-Cueva de Juan Berchmans, Cueva del Caballón (Wolf, 1939-41); 25- Valdegoba (Sánchez-Marco, 2004); 26-Gabasa I (Hernández-Carrasquilla, 2001); 27-Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2005); 28-Cueva del Parco (Hernández-Carrasquilla, 1993); 29-Balma del Gai (García i Petit, 2005); 30-Cova dels Ermitons (García i Petit, 2005); 31-Cueva de S'Espasa (Estévez, 1975-1976); 32-Mollet I (Estévez, 1979); 33-Davant Pau (García i Petit, 2002); 34-Reclau Viver (García i Petit, 2002); 35-Cau del Duc d'Ulla (Sánchez-Marco, 2005); 36-L'Arbreda (García i Petit, 2002), El Roc de la Melca (Vilette, 1983); 37-Cueva del Toll (Sánchez-Marco, 2005), Cueva de las Tuxuneras (Villalta, 1964); 38-Abriç Romani (Sánchez-Marco, 2004); 39-Brechas de la Cantera de l'Altiscent (Daura & Sanz, 2003); 40-Font Voltada (García i Petit, 2005); 41-Cueva de la Guineu (García i Petit, 2005); 42-Avenc del Gegant (Sánchez-Marco, 2004); 43-Coll Verdaguer (Daura et al., 2017); 44-Terrases de la Riera dels Canyars (Daura et al., 2013); 45-Cova Foradada (Rodríguez-Hidalgo, en revisión); 46-Cova del Rinoceront (Daura et al., 2015); 47-El Muscle (Sánchez-Marco, 2005); 48-Els Colls (García i Petit, 2005); 49-Karst de Prádena (Sánchez-Marco, 2002); 50-Pontón de la Oliva (Sánchez-Marco, 2000); 51-Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005); 52-Matutano (Eastham, 2001); 53-Cova de Blaus (Villaverde et al., 1998); 54-Jarama II (Sánchez-Marco, 2005); 55-Cueva del Volcán del Faro (Davidson, 1989); 56-Parpalló (Davidson, 1989); 57-Cova Foradà (Eastham, 2001); 58-Covas de Cendres (Sánchez-Marco, 2004); 59-Mallaetes (Davidson, 1989); 60-Cova Negra de Bellús (Eastham, 2005); 61-Cova Bolumini (Tortosa et al., 2002); 62-Tossal de la Roca (Sánchez-Marco, 2005); 63-El Salt (Eastham, 2001); 64-Cueva del Niño (Eastham, 2001); 65-Sima de las Palomas del Cabezo Gordo (Walker, 2001); 66-Cueva de Ambrosio (Sánchez-Marco, 2005); 67-La Carihuela (Sánchez-Marco, 2005); 68-Cueva de la Campaña del Pinar (Koby & Spahni, 1956); 69-Las Yedras (Ruiz-Bustos, 1978); 70-Zafarraya (Eastham, 1989a); 71-El Padul (Fuentes & Meijide, 1970); 72-Cueva de Nerja (Eastham, 1986); 73-Genista Cave, Gorham's Cave, Devil's Cave, Vanguard Cave, Ibex Cave (Cooper, 2005), Cuevas, Beefsteak (Cortés et al., 1980); 74-Abriço do Lagar Velho (Moreno-García & Pimenta, 2002); 75-Gruta do Gruta do Caldeirão (Davis, 2002); 76-Lapa do Picareiro (Hockett & Haws, 2009); 77-Gruta da Furninha (Brugal et al., 2012), Casa da Moura (Domingues-Figueiredo, 2010); 78-Lapa do Suão (Haws & Valente, 2006), Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figueiredo, 2010); 79-Lapa da Rainha (Regala & Gomes, 2002); 80-Gruta do Pego do Diabo (Zilhão et al., 2010); 81-Gruta da Figueira Brava (Mourer-Chauviré & Antunes, 2000); 82-Gruta do Escoural (Deville, 1996); 83-Vale de Boi (Manne et al., 2012).....7

Fig. 6: Localización de los yacimientos con aves de la península ibérica del Cuaternario (Holoceno). En gris los macizos carbonatados. 1-Plaza del Marqués (Hernández-Carrasquilla, 1994); 2- La Riera (Sánchez-Marco, 2005); 3-Cueva de Mazaculos II (Hernández-Carrasquilla, 1993); 4-Cubío Redondo (Sánchez-Marco, 2001); 5-Cueva de El Pendo (Fuentes, 1980); 6-Cueva de la Arenaza (Elorza, 1990); 7-Urratxa III (Elorza, 1997); 8-Santimamiñe (Elorza, 1990); 9-Santa Catalina (Elorza, 2014); 10-Herriko Barra (Sánchez-Marco, 2005), Lumentxa, Urriaga (Elorza, 1990); 11-Ermitia (Elorza, 1993), Ekain (Eastham, 1984), Amalda (Eastham, 1989); 12-Urtao II (Elorza, 1989); 13-Aitzbitarte IV (Elorza, 1990); 14-Castillo de Aitzorrotx (Mariezcurrera & Altuna, 1981); 15-Jentilén-Lahioa (Altuna, 1974); 16-Muru-Astrain (Castaños, 1988b); 17-Cerro de Santa Ana (de Miguel & Morales, 1983); 18-El Puyo, Apardues (Castaños, 1988a); 19-La Rada (Hernández-Carrasquilla, 1993); 20-La Hoya (Altuna & Mariezcurrera, 1983); 21-Sacajos (Driesch & Boessneck, 1980); 22-Fuenteungrillo (Hernández-Carrasquilla, 1993); 23-El Soto de la Medinilla (Hernández-Carrasquilla, 1993); 24-La Mota (Hernández-Carrasquilla, 1993); 25-Melgar de Abajo (Hernández-Carrasquilla, 1993); 26-Tiermes II (Hernández-Carrasquilla, 1993); 27-Añamaza (Cáscaras de huevo)(Sancho et al., 2015); 28-Moncín (Harrison et al., 1987); 29-Bilbilis (Castaños et al., 2006); 30-Los Castellazos (Hernández-Carrasquilla, 1993); 31-Zafranales (Castaños, 1988c); 32-Cueva del Parco (Hernández-Carrasquilla, 1993); 33-Cingle Vermell (Vilette, 1983); 34-Cueva de la Guineu (García i Petit, 2005); 35-Sant Gregori (Hernández-Carrasquilla, 1993); 36-Alorda Park (Hernández-Carrasquilla, 1992); 37-Castanheiro do Vento (Costa, 2008); 38-Freixo de Numão (Costa, 2009); 39-Cerro Redondo (Hernández-Carrasquilla, 1993); 40-Villa de Hyppolytus (Hernández-Carrasquilla, 1994), El Bungalés (Hernández-Carrasquilla, 1993); 41-Angosta de los Mancebos, San Isidoro, Cava Baja, Plaza del Rollo (Hernández-Carrasquilla, 1993); 42- San Antonio (Hernández-Carrasquilla, 1993); 43-Tinto de Juan de la Cruz (Hernández-Carrasquilla, 1994); 44-Torrecilla de Iván Crispín (Hernández-Carrasquilla, 1993); 45-Calatalifa (Hernández-Carrasquilla, 1993); 46-Villarejo de Salvanes (Hernández-Carrasquilla, 1993); 47-El Castro de la Coronilla (Sánchez & Cerdeño, 1992); 48-Recopolis (Hernández-Carrasquilla, 1993); 49-Poblado de San Esteban (Castaños, 1981); 50-Torre del Andador (Hernández-Carrasquilla, 1993), Castillo de Albarracín (Hernández-Carrasquilla, 1994); 51-Cova Fosca (Vilette, 1983); 52-Cueva de Pedro Fernández (de Miguel,

1987); 53-Pico de la Muela (de Miguel & Morales, 1985); 54-Fuente de la Mota (Morales, 1981); 55-Reillo (Hernández-Carrasquilla, 1993); 56-Cueva del Cuco (de Miguel, 1987); 57-Morra de Quintanar (Hernández-Carrasquilla, 1993); 58-Cova del Barranc Fondo (de Miguel, 1987); 59-El Amarejo (Aguilar, 1990); 60-Cueva de la Sarsa (Driesch & Boessneck, 1980); 61-El Acequión (Hernández-Carrasquilla, 1993); 62-Cabezo Redondo (Driesch & Boessneck, 1969); 63-Azuer, Los Palacios (Driesch & Boessneck, 1980); 64-Calatrava la Vieja (Hernández-Carrasquilla, 1993); 65-Begastri (Hernández-Carrasquilla, 1993); 66-Los Saladares (Driesch, 1973); 67-Castellón Alto, Loma de la Balanuca (Milz, 1986), Cerro del Real (Boessneck, 1969), Cerro de la Virgen (Driesch, 1972); 68-La Bastida de Totana (Hernández-Carrasquilla, 1993); 69-Terrera del Reloj (Milz, 1986); 70-Terrera Ventura (Driesch & Morales, 1977); 71-El Tarajal (Morales, 1976); 72-Fuente Álamo (Driesch et al., 1985); 73-El Barranquete (Driesch, 1975); 74-Los Millares (Peters & Driesch, 1990); 75-Cuesta del Negro (Lauk, 1976); 76-Cerro de la Encina (Friesch, 1987); 77-Cueva del Coquino (Ruiz-Bustos, 1992); 78-Cueva Horá (Fuentes & Meijide, 1975); 79-Castillejos de Montefrío (Ziegler, 1990), Cerro de los Castellones (Driesch & Kokabi, 1977); 80-Toscanos (Boessneck, 1973), Nerja (Eastham, 1986); 81-Cerro de la Tortuga (Uerpmann & Uerpmann, 1973); 82-Gorham's Cave (Cooper, 2005), Genista Cave (Hernández-Carrasquilla, 1993), Sevels (Wolf, 1939-1941); 83-Cueva de la Dehesilla (Boessneck & Driesch, 1980); 84-Cueva del Parralejo (Boessneck & Driesch, 1980); 85-Castillo de Doña Blanca (Hernández-Carrasquilla, 1993); 86-Munigua (Boessneck & Driesch, 1980); 87-Cerro de las Cabezas (Driesch, 1982); 88-Cerro Macareno (Amberger, 1985), Celda del Prior en la Cartuja (Hernández-Carrasquilla, 1990); 89-M. de Santa Clara-a-Velha (Moreno-García & Detry, 2008); 90-Conímbriga (Moreno-García & Pimenta, 2004); 91-Gruta do Caldeirão (Davis, 2002); 92-Abrigo da Pena d'Água (Valente, 1998); 93-Botijas (Morales, 1976); 94-Vale de Frade (Araújo et al., 2014); 95-Convento de São Francisco (Moreno-García & Davis, 2001), Alcáçova de Satarém (Davis, 2006); 96-Concheiro de Toledo (Moreno-García, 2011); 97-Algar do Bom Santo (Pimenta, 2014); 98-Cabeço da Arruda, Cabeço da Amoreira (Lentacker, 1986), Moita do Sebastião (Roche & Ferreira, 1967); 99- Castro do Zambujal (Driesch & Boessneck, 1976); 100-Cabeço Dos Morros (Detry, 2008); 101-Penedo do Lexim (Moreno-García & Sousa, 2013); 102-Palacio de Sintra (Amaro, 1992); 103-Frielas (Costa & Brás, 2007), Leceia (Gourichon & Cardoso, 1995); 104-Núcleo Arqueológico da Rua dos Correios (Bugalhão et al., 2008), Sé de Lisboa (Moreno-García & Davis, 2001); 105-C. de São Vicente de Fora (Évora, 2004), Palacio Centeno (Davis, 2009); 106-Gruta da Figueira Brava (Mourer-Chauviré & Antunes, 2000); 107-Tróia (Nabais, 2014); 108-Caselo de Alcácer do Sal (Moreno-García & Davis, 2001); 109-Quinta das Longas (Cardoso & Detry, 2005); 110-Castelo de Évoramonte (Costa, 2012); 111-Paço dos Lobos da Gama (Costa & Lopes, 2012); 112-Gruta do Escoural (Deville, 1996); 113-Praça do Giraldo (Antunes, 2004); 114-São Pedro (Davis & Mataloto, 2012); 115-Perdigões (Cabaço, 2011); 116-Mercador (Moreno-García & Valera, 2007); 117-Silos de Beja (Pimenta & Moreno-García, 2008); 118-Mértola: Biblioteca (Pimenta et al., 2015), Barrio Islámico (Moreno-García & Pimenta, 2004), Casa II (Antunes, 1996); 119-Alcaira Longa (Antunes, 1996); 120-Mesas do Castelinho (Cardoso, 1993); 121-Cacela (Pimenta & Moreno-García, 2006); 122-Ribat de Arrifana (Antunes, 2011); 123-Monte Molião (Detry & Arruda, 2013); 124-Necrópolis de Alacalar (Veiga, 1886); 125-Alcaira de Arge (Moreno-García et al., 2007); 126-Portela 3 (Pimenta et al., 2015), Silves (Antunes, 1997), Castelo de Silves (Pimenta et al., 2009), Silves-Lixeira (Davis et al., 2008), Silves-Arrabalde (Gonçalves, 2005); 127-Gruta do Quinta do Ribeiro (Antunes et al., 2001-2002); 128-Convento das Bernardas (Covaneiro & Cavaco, 2010); 129-Castelo de Salir (Martins, 2011), Serro da Pedra (Veiga, 1886); 130-C. de Nossa Senhora da Graça (Covaneiro et al., 2004), Quinta do Marim (Antunes & Mourer-Chauviré, 1992); 131-Castro Marim (Davis, 2007); 132-Alcairas de Odeleite (Pereira, 2012), Castelo do Paderne (Pereira, 2013); 133-La Tiñosa (Morales, 1978), Puerto 10 (Hernández-Carrasquilla, 1993), Puerto 6 (Aguilar & Hernández, 1989), Cabezo de San Pedro (Driesch, 1973).....8

Fig. 7: Datación y localización de los yacimientos estudiados en esta tesis.....10

Fig. 8: Metodología utilizada para el procesado de muestras y la recuperación de restos durante las campañas de campo. a) Excavación sistemática en la Sima del Elefante (Atapuerca); b) muestras de sedimento organizados en las cuadrículas duplicadas de cada yacimiento (Atapuerca); c) etiqueta la sigla en una muestra en remojo; d) muestras puestas en remojo para facilitar la disgregación de arcillas (cada agrupación de cubos se corresponde con una muestra); e) estructura de andamiaje con varios puestos de lavado en Atapuerca; f) columna de tamices utilizada para eliminar la matriz arcillosa y separar las fracciones; g) secado de muestras; h) procesado de muestras durante el trabajo de campo.....12

Fig. 9: Trabajo de laboratorio en el Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza. a) Medición de los restos mediante el uso de calibre digital; b) fotografiado de muestras de pequeño tamaño mediante el uso de una lupa binocular y una cámara acoplada.....13

Fig. 10: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. a) Vértebra, vistas dorsal y craneal; b) escápula, vista lateral; c) coracoides, vistas dorsal y medial; d) húmero, vistas caudal y craneal. Basado y modificado de Baumel, 1993.....14

Fig. 11: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. a) Ulna, vistas dorsal y ventral; b) radio, vistas dorsal y ventral; c) carpometacarpo, vistas dorsal y ventral; d) fémur, vistas craneal y caudal. Basado y modificado de Baumel, 1993.....15

Fig. 12: Principales huesos estudiados en esta tesis y sus partes anatómicas. a) Tibiotarso, vistas proximal, caudal y craneal; b) tarsometatarso, vistas proximal, dorsal y plantar; c) aspecto del esqueleto de un ave en conexión anatómica. a, b basados y modificados de Baumel, 1993.....16

CÁPITULO 2: Las Aves del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, España)

Fig. 1: Contexto geográfico de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. a) Situación geográfica de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; b) plano esquemático del sistema kárstico de Atapuerca. Modificado de Ortega et al., 2013.....23

Fig. 2: Columna estratigráfica sintética de la sección centro-norte de la Sima del Elefante. Las siluetas marcan los niveles en los que se han recuperado restos de aves. Modificado de Carbonell et al., 2008. Dataciones de López-García et al., 2011; Arnol & Demuro, 2015; Cuenca-Bescós et al., 2015.....24

Fig. 3: Perfil topográfico de la Sima del Elefante. Modificado de Huguet et al., 2017.....25

Fig. 4: Restos de Anseriformes y Galliformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE). a) Anseriformes indet., pico, vista superior (TE9c); b) *Anas* sp., coracoides izquierdo, vista dorsal (TE12); c) *Anas* sp., húmero derecho, vista posterior (TE9c); d) *Bonasa* sp., tibiotarso izquierdo, vista proximal (TE9c); e) *Coturnix coturnix*, húmero izquierdo, vista posterior (TE12). Restos de *Paleocryptonyx donmezani*: f) coracoides derecho, vista ventral (TE9c); g) Húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); h) carpometacarpo derecho, vista ventral (TE9c); i) fémur izquierdo, vista posterior (TE10); j) tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE9); k) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE9c); l) tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE9a); m) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE10).....32

Fig. 5: Restos de aves rapaces recuperados en de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE). a) *Haliaeetus albicilla*, húmero derecho, vista posterior (TE7); b) *Haliaeetus albicilla*, coracoides derecho, vista ventromedial (TE7); c) *Haliaeetus albicilla*, tarsometatarso izquierdo, vistas proximal y dorsal (TE12); d) *Aquila* cf. *heliaca*, tarsometatarso izquierdo, vistas proximal y dorsal (TE9c); e) *Falco peregrinus*, húmero derecho, vista anterior (TE9c); f) *Bubo* sp., tibiotarso derecho, vista anterior; g) *Bubo* sp., tarsometatarso izquierdo, vista dorsal; h) *Haliaeetus albicilla*, falange I del dedo II, vista superior (TE9c); i) *Aquila* cf. *heliaca*, falange I del dedo II, vista superior (TE9d); j) *Falco tinnunculus*, húmero izquierdo, vista anterior (TE9c); k) *Athene noctua*, tarsometatarso derecho, vista dorsal (9c).....35

Fig. 6: Diagrama con las medidas de longitud total y anchura proximal (expresadas en mm) de las falanges I del dedo II de *Aquila* y *Haliaeetus* de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca, comparadas con medidas tomadas en ejemplares actuales. Extraído y modificado de Rodríguez-Hidalgo et al., 2018. Medidas expresadas en milímetros.....38

Fig. 7: Restos de Gruiformes, Charadriiformes y Columbiformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. a) *Rallus aquaticus*, húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); b) *Gallinago* sp., húmero izquierdo, vista anterior (TE9c); c) *Gallinula chloropus*, húmero derecho, vista anterior (TE9c); d) *Calidris* sp., carpometacarpo derecho, vista anterior (TE9c). Restos de *Columba livia/oenas*: e) coracoides izquierdo, vista ventral (TE13); f) húmero derecho, vista posterior (TE10); g) carpometacarpo derecho, vista anterior (TE9c); h) tarsometatarso derecho, vista dorsal (TE13).....41

Fig. 8: Restos de Passeriformes de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. *Corvus* cf. *pliocoenus*: a) coracoides derecho, vista ventral (TE9c); b) húmero izquierdo, vista posterior (TE9c); c)

ulna izquierda, vista ventral (TE9c); d) carpometacarpo izquierdo, vista posterior (TE9c); e) fémur izquierdo, vista posterior (TE9c); f) tarsometatarso izquierdo, vista dorsal (TE9c); g) *Coccothraustes coccothraustes*, mandíbula, vista inferior (TE9c).....45

Fig. 9: Restos de *Haliaeetus albicilla* en el nivel TE7 en la Sima del Elefante en semiconexión anatómica. Fotografía de Xosé Pedro Rodríguez del Equipo de Investigación de Atapuerca.....46

Fig. 10: Abundancia relativa de los grupos de aves presentes en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. a) Abundancia relativa de los córvidos respecto a todos los demás grupos de aves en los diferentes niveles analizados; b) abundancia relativa de los grupos de aves sin la representación de los córvidos a lo largo de los niveles analizados. El grupo “rapaces diurnas” incluye a los Accipitriformes y Falconiformes. El grupo “Passeriformes” incluye a todos los passeriformes no córvidos.....47

Fig. 11: Observaciones tafonomicas y patologías en los restos fósiles de Aves de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca.. a) Coracoides de rapaz con una punción producida por un mordisco o picotazo; b) fémur proximal de cuervo con marcas indeterminadas; c) ulna distal de cuervo con pátina negra de óxidos de manganeso; d) marcas de roedores sobre huesos largos de ave, y sobre una ulna proximal de pigargo; e) tarsometatarso de cuervo posiblemente afectado por polidactilia; f) falanges con recrecimientos anómalos de hueso (junto a una falange no patológica). La escala representa 1cm en todos los casos.....48

Fig. 12: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos de las alas (wing elements) y los elementos de las patas (leg elements) en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Laroulandie, 2000, 2002; Bocheński et al., 1993, 1998, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg 2003, Mlíkovský, 1996b, Bramwell et al., 1987.....49

Fig. 13: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos proximales (proximal elements) y los elementos distales (distal elements) en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Bocheński et al., 1993, 1997, 1998, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg 2003, Mlíkovský, 1996b, Bramwell et al., 1987.....50

Fig. 14: Resultados de los análisis de la relación entre los elementos del esqueleto axial (core elements) y el esqueleto apendicular (limb elements) en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Extraído y modificado de Bocheński, 2005; datos de Laroulandie, 2000, 2002; Bocheński et al., 1993, 1998, 1997, 1999; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Tornberg 2003, Mlíkovský, 1996b, Bramwell et al., 1987.....51

Fig. 15: Resultados de los análisis de ponderación de hábitats en faunas de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Datos de herpetofauna y micromamíferos extraídos de Rodríguez et al., 2011, datos de quirópteros extraídos de Galán et al., 2016.....53

CAPÍTULO 3: *Corvus cf. pliocaenus* en el Pleistoceno Inferior del yacimiento de la Sima del Elefante (Atapuerca)

Fig. 1: Contexto geográfico de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. a) Situación geográfica de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; b) plano esquemático del sistema kárstico de Atapuerca. Modificado de Ortega et al., 2013.....58

Fig. 2: Columna estratigráfica sintética de la sección centro-norte de la Sima del Elefante. Las siluetas marcan los niveles en los que se han recuperado restos de cuervo. NISP: número de restos; NMI: número mínimo de individuos. Modificado de Carbonell et al., 2008. Dataciones de López-García et al., 2011; Arnold & Demuro, 2015; Cuenca-Bescós et al., 2015.....59

Fig. 3: Resumen de la distribución temporal de las distintas especies de cuervo grande identificadas en Europa durante el Pleistoceno. En gris las localidades en las que el taxón se ha identificado como cf. o aff. La banda gris marca el rango temporal cubierto por el material de la Sima del Elefante analizado en este trabajo. Datos de

Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré, 2004; Pavia & Bedetti, 2013.....60

Fig. 4: Esquema de las medidas tomadas en los restos de cuervo de la Sima del Elefante. Modificado de Tomek & Bocheński, 2000.....62

Fig. 5: Gráfico con las medidas de la longitud total del coracoides de distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975). Medidas expresadas en milímetros.....67

Fig. 6: Coracoides pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista craneal; fila inferior (2) vista caudal. a) *Corvus corax* (LARC-449); b) *Corvus corax* (LARC-1813); c) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); d) *Corvus corax* (MNHN 1997-949); e) *Corvus corone* (LARC-227); f) *Corvus frugilegus* (UNIFE 370); g) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; h) *Corvus corax antecorax* de Saint-Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 2004); i) *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013).....67

Fig. 7: Características morfológicas de los coracoides de los cuervos del nivel TE9c la Sima del Elefante. a) Vista caudal, 1: posición de la cresta ósea; 2: ausencia de apertura. b) Vista craneal, 3: depresión poco marcada; 4: amplio arco entre la facies articular furcular y la diáfisis. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....68

Fig. 8: Características morfológicas de las escápulas y los radios de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Escápula, porción procimal, parte articular, 1: vista ventral, altura similar del tubérculo coracoideo y el acromion; 2: vista lateral, presencia de pequeño nódulo bajo la facies articularis humeralis; 3: vista medial ausencia de depresión en la base de la facies articularis humeralis. b) Radio, parte proximal, vista caudal, 1: el tuberculum bicipitale se proyecta poco respecto a la diáfisis; 2: no se observa depresión en la base del mismo. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....68

Fig. 9: Gráfico con medidas del húmero de distintos córvidos. a) Longitud máxima del húmero; b) anchura distal del húmero. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *Corvus corax tingitanus* y *Corvus corax corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993). Medidas expresadas en milímetros.....69

Fig. 10: Húmeros pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista caudal; fila inferior (2) vista craneal. a) *Corvus corax* (LARC-449); b) *Corvus corax* (LARC-1336); c) *Corvus corax* (MNHN 1939-384); d) *Corvus corax* (MNHN 1997-949); e) *Corvus albicollis* (MNHN 1997-543); f) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); g) *Corvus corone* (LARC-227); h) *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); i) *Corvus corax antecorax* de Saint Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 2004); j) *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013); k) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante.....70

Fig. 11: Características morfológicas de los húmeros de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Parte proximal (de izquierda a derecha vista caudal, proximodorsal y anterior), 1: la inserción del músculo es difícil de delimitar; 2: la depresión en la cresta bicipital es poco profunda; 3: el límite de la cresta bicipital es ancho; 4: fosa neumática estrecha; 5: la impronta de la inserción muscular es larga; 6: conexión angular entre la cresta deltopectoral y la diáfisis; 7: cresta bicipital inclinada. b) Parte distal (de izquierda a derecha vista caudal, anterior y distal), 8: el ápice interno del proceso supracondilar es ligeramente más largo que el externo; 9: el ápice externo apunta hacia lateral; 10: el borde del proceso braquial es poco profundo; 11: no hay abultamiento en el lado dorsal del cóndilo dorsal. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....70

Fig. 12: Medidas de la ulna de distintos córvidos. a) Longitud máxima de la ulna; b) anchura proximal de la ulna. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el

cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *Corvus monedula*, *Corvus frugilegus*, *Corvus corone* y *Corvus corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *Corvus praecorax*, *Corvus pliocaenus janossy* y *Corvus corax antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *Corvus corax tingitanus* y *Corvus corax corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993), datos de *Corvus pliocaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.....71

Fig. 13: Ulnas pertenecientes a córvidos de gran tamaño. a) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; b) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); c) *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013); d) *Corvus* de TE; e) *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013); f) *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013); g) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; h) *Corvus corax* (LARC-449); i) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); j) *Corvus corone* (LARC-227); k) *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); l) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; m) *Corvus corax* (LARC-1336). a, b y c vista anterior; d, e y f vista dorsal; h,g,i, j y k vista ventral; l y m vista posterior.....72

Fig. 14: Características morfológicas de las unas del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Parte proximal de la ulna (de izquierda a derecha vista craneal, vista ventral y vista dorsal), 1: el límite del cótilo dorsal se curva hacia distal; 2: el olecranon es estrecho; 3: el límite del cótilo ventral se inclina unos 45° respecto a la diáfisis; 4: el surco tendineo alcanza el límite del cótilo ventral; 5: depresión bajo el cótilo ventral es corta; 6: el cótilo dorsal se inclina unos 45° respecto al eje de la diáfisis; 7: muesca en el olecranon poco visible. b) Parte distal (de izquierda a derecha vista ventromedial y vista dorsal, 8: no se observa abultamiento en el lado caudal del cóndilo dorsal; 9: la superficie del tubérculo retinaculi es ancha. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....72

Fig. 15: Carpometacarpos pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (2) vista ventral; fila inferior (2) vista dorsal. a) *Corvus albicollis* (MNHN 1997-543) ; b) *Corvus corax* (LARC-449); c) *Corvus corax* (LARC-1336); d) *Corvus corax* (MNHN 1993-384); e) *Corvus corax* (MNHN 1997-949); f) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); g) *Corvus corone* (LARC-227); h) *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); i) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; j) *Corvus pliocaenus* de Pirro Nord (extraído de Bedetti & Pavia, 2013).....73

Fig. 16: Medidas del carpometacarpo de grandes córvidos. a) Longitud máxima del carpometacarpo, b) anchura proximal del carpometacarpo. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. praecorax*, *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. pliocaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.....73

Fig. 17: Características morfológicas de los carpometacarpos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Parte proximal (de izquierda a derecha vista dorsal, vista ventrocraneal y vista proximal) 1: el límite proximal del proceso intermetacarpal alcanza el final del espacio intermetacarpal; 3: el límite proximal de la placa ósea inclinada distalmente; 4: hueco estrecho entre proceso pisiforme y proceso alular; 5: el proceso alular no alcanza la base de la palca ósea; 6: proceso extensorio estrechado; 7: límite recto de la tróclea carpal. b) Parte distal (de izquierda a derecha vista anterior y vista posterior), 8: límite ventral de la facies articular aproximadamente recto; 11: transición entre facies articular del dedo mayor y la diáfisis es inclinada; 13: depresión profunda en la parte más distal; 9: transición gradual entre la depresión de la parte articular y la facies articular del dedo mayor; 10: placa ósea en el límite caudal; 12: el nódulo del lado dorsal de la facies articular es más corto que el límite ventral. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....74

Fig. 18: Falange alular del cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante; a) vista ventral; b) vista dorsal. Escala 1 centímetro.....75

Fig. 19: Medidas de la longitud total del fémur en distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando esta disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. c. tingitanus* y *C. c. corax* extraídos de Hernández y colaboradores (1993). Medidas expresadas en milímetros.....75

Fig. 20: Fémures pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) en vista craneal; fila inferior (2) en vista caudal. a) *Corvus corax* (LARC-449); b) *Corvus corax* (MNHN 1995-285); c) *Corvus corax* (MNHN 1997-949); d) *Corvus corone* (LARC-227); e) *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); f) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante.....76

Fig. 21: Medidas de los fémures de grandes cuervos. a) Anchura proximal del fémur; b) anchura distal del fémur. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. pliocaenus* extraídos de Pavia & Bedetti (2013). Medidas expresadas en milímetros.....76

Fig. 22: Características morfológicas de los fémures de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Parte proximal (de izquierda a derecha vista lateral, vista craneal y vista medial), 1: cresta distal de la parte proximal alargada; 2: límite craneal del trocánter femoral inclinado; 3: depresión leve bajo el límite de la parte articular; 4: límite de la parte articular claro; 5: cresta ósea curvada cranealmente. b) Parte distal (de izquierda a derecha vista medial y vista lateral), 6: diáfisis recta; 7: no se observa depresión en la base del cóndilo medial; 8: cóndilo medial elongado; 9: no se observa impresión del músculo inferior; 10: nódulo visible. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....77

Fig. 23: Medidas de la anchura distal del tibiotarso de distintos córvidos. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. praecorax*, *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975). Medidas expresadas en milímetros.....78

Fig. 24: Medidas del tarsometatarso de grandes córvidos. a) Longitud máxima del tarsometatarso; b) anchura proximal del tarsometatarso. El punto representa la media y la línea el rango de tamaños (cuando está disponible). Los puntos negros representan especies actuales, los puntos grises especies extintas, el punto blanco representa los valores para el cuervo del nivel TE9c de la Sima del Elefante, la banda gris el rango de tamaños del mismo. Datos de *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone* y *C. corax* extraídos de Tomek & Bocheński (2000), datos de *C. praecorax*, *C. p. janossy* y *C. c. antecorax* extraídos de Mourer-Chauviré (1975), datos de *C. c. tingitanus* y *C. c. corax* extraídos de Hernández et al. (1993). Medidas expresadas en milímetros.....78

Fig. 25: Tarsometatarsos pertenecientes a córvidos de gran tamaño. Fila superior (1) vista dorsal; fila central (2) vista plantar; fila inferior (3) vista proximal. a) *Corvus corax* (LARC-449); b) *Corvus corax* (LARC-1336); c) *Corvus corax* (LARC-1813); d) *Corvus corax* (MNHN 1939-384); e) *Corvus corax* (MNHN 1997-949); f) *Corvus corone* (LARC-227); g) *Corvus frugilegus* (UNIFE-370); h) *Corvus* del nivel TE9c de la Sima del Elefante; i) *Corvus corax antecorax* de Saint-Vallier (extraído de Mourer-Chauviré, 1975); j) *Corvus pliocaenus* de Cava Sud (extraído de Pavia & Bedetti, 2013).....79

Fig. 26: Características morfológicas de los tibiotarsos y los tarsometatarsos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante. a) Tibiotarso, parte distal, vista craneal; 4: el límite de la parte articular entre cóndilo medial y el cóndilo distal lateral es horizontal; 5: el nódulo del puente supratendíneo tiene forma de cresta. b) Tarsometatarso, parte proximal, vista dorsal, 1: no hay inflexión en la eminencia intercondilar. c) Tarsometatarso, parte distal (de izquierda a derecha y de arriba abajo vista dorsal, vista plantar y vista distal), 2: ausencia de un segundo foramen; 3: ausencia de surco en la tróclea del metatarso II; 4: el surco en el lado plantar de la tróclea del metatarso III es ancho; 5: la cresta paralela a la cresta plantar lateral es afilada. Las flechas indican los caracteres indicados en el texto con el número correspondiente.....80

Fig. 27: Comparación de los valores medios de las longitudes totales de distintos huesos largos de los cuervos de distintos niveles de la Sima del Elefante y otros córvidos actuales y extintos. a) Ulna y húmero; b) carpometacarpo y húmero; c) carpometacarpo y ulna; d) fémur y húmero; e) tarsometatarso y húmero; f) tarsometatarso y ulna; g) tarsometatarso y carpometacarpo; h) tarsometatarso y fémur; i) fémur y anchura proximal del tarsometatarso. La recta representada es la recta de regresión. (1) Tomek & Bocheński, 2000; (2) Mourer-Chauviré, 1975; (3) medidos en MNHN; (4) medidos en LARC; (5) Hernández et al., 1993; (6) Stewart, 1999; (7) Mourer-Chauviré,

2004. Medidas expresadas en milímetros.....	85
Fig. 28: Gráfico de dispersión de los tarsometatarsos de <i>C.c. antecorax</i> , <i>C. pliocaenus</i> , <i>C. hungaricus</i> , <i>C. corax</i> y los cuervos de la Sima del Elefante. Anchura proximal del tarsometatarso respecto a la longitud total del tarsometatarso. Modificado de Mourer-Chauviré, 1975. Medidas expresadas en milímetros.....	86

CAPÍTULO 4: Avian eggshell remains from the level TD6 of Gran Dolina (Atapuerca)

Fig. 1: Geographical context of the Atapuerca complex. a) Location of the Atapuerca sites in Iberian Peninsula; b) Atapuerca complex map. The dot points the Gran Dolina location. Modified from Ortega et al., 2017.....**95**

Fig. 2: Stratigraphic context of the Gran Dolina site. a) Schematic view of the lithostratigraphic units and cave morphology of the Gran Dolina from the railway trench view; b) schematic stratigraphic profile of the Gran Dolina infill. Modified from Berger et al. 2008.....**96**

Fig. 3: Simplified sedimentary facies column of TD6 level. Modified from Campaña et al., 2017.....**97**

Fig. 4: Avian eggshell structure. a) General avian eggshell structure and nomenclature sensu Mikhailov (1991, 1997a, b). 1: under polarised light, 2: under non-polarised light, 3: electron microscope; b) scheme of the eggshell inner surface: mammillae diameter and mammillae packaging measurement.....**100**

Fig. 5: Type A eggshells under secondary-electron microscope (SEM). a) Radial sections showing the ultrastructure of the eggshell (TD6.1 G12-8); b) inner surface, showing the eroded mammillae (TD6.1 G12-18); c) sub-micron vesicles in the Squamatic zone (TD6.1 G12-9).....**102**

Fig. 6: Type A eggshells under petrographic microscope (TD6.1 G12-4). a) Non polarized light; b) polarized light.....**103**

Fig. 7: Type B eggshells under secondary-electron microscope (SEM). a) Radial sections showing the ultrastructure of the eggshell (TD6.1 G12-2 on the left, TD6.1 G12-6 on the right); b) detail of a pore opening in the outer surface (TD6.1 G12-6).....**104**

Fig. 8: Type B eggshells under petrographic microscope (TD6.1 G12-1). a) Non polarized light; b) polarized light.....**104**

Fig. 9: Radial sections of Type C eggshells under secondary-electron microscope (SEM) (TD6.1 G12-14 on the left, TD6.1 G12-5 on the right).....**106**

Fig. 10: Radial section of an eggshell under petrographic microscope and polarize light showing authigenic calcite crystals on the left (TD6.1 G12-4). Cratered and uncratered bases of the mammillae in the inner surface of TD6.1 G12-2 on the right.....**107**

Fig. 11: Composition remarks of the analyzed eggshells. a) Non luminescence results under Cathodoluminescence analysis (TD6.1 G12-6 on the left; TD6.1 G12-4 on the right); b) backscattered secondary electrons (BSE) images showing a homogeneous composition (TD6.1 G12-6 on the left, TD6.1 on the right).....**108**

CAPÍTULO 5: The role of birds in the late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe

Fig. 1: Location of the analyzed sites. The dotted line represents the current Eurosiberian-Mediterranean boundary. The dashed line represents the limit between the Atlantic and Central European areas. White dots represent the position of sites located in the Mediterranean Region. Grey (Atlantic) and black dots represent the position of sites located in the Eurosiberian Region: 1-Casa da Moura, Furninha, 2-Lapa da Rainha, 3-Gruta Nova da Columbeira, 4-El Castillo, 5-Valdegoba, 6-Labeko, 7-Ermitia, Praileaitz, 8-Erralla, 9-Aitzbitarte, 10-Berroberria, 11-Bourrouilla, 12-La Vache, 13-Cau d'en Borrás, 14- Gorham, Vanguard, Devil's Tower,

15-Morin, 16-Combe Sauniere, 17-Tai, 18-Pierre-Chatel, 19-Lazaret, 20-Fate, 21-Arene Candide, 22-Fumane, 23-Coscia, 24-Castiglione, 25-Ortucchio, 26-Polesini, 27-Ingarano, 28-Santuario della Madonna, 29-Romanelli, 30-Vindija, 31-Luegloch, 32-Dolni Vestonice, Pavlov, 33-Premosti, 34-Oblazowa, 35-Mumotwa, 36-Koziarnia, Nietoperzowa, 37-Bišnik, Krucza Skala, 38-Deszczowa, 39 Komarowa, 40-Zamkowa Dolna, 41-Raj, 42- Kalman Lambrecht, 43-Pilisszanto, 44-Curata, 45-Devetashka.....117

Fig. 2: Detrended Correspondence Analysis (DCA) Results. The white dots represent the Mediterranean sites. Grey (Atlantic) and black (Central Europe) dots represent the Eurosiberian sites. Crosses represent the situation of the taxa in the plot.....118

Fig. 3: Landscape distribution during the LGM. Simplified from Hardy (2010).....119

Fig. 4: The dashed line represents the limit of the Eurosiberian and Mediterranean regions. a) Current boundary; b) proposed boundary during the Late Pleistocene. The color code of the dots follows the previous figures.....127

CAPÍTULO 6: Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

Fig. 1: Aguilón P-7 site context. a) Geographical and geological location of the Aguilón P-7 site (modified from Cortés-García & Casas-Sainz, 1996). b) Images of the AGP-7 cave entrance.....135

Fig. 2: Plan view of AGP-7 and the excavation grid. H: Hiedra, E: Entrada, C: Centro, P: Pendiente, G: Galería, F: Fondo. Modified from Gisbert & Pastor, 2009 and Cuenca- Bescós et al., 2010a.....137

Fig. 3: Fossil avian remains from AGP-7: a) *Gallus gallus domesticus*, notarium (from Wedel, 2009); b) *Lagopus* sp., notarium (MPZ 2014/386); c) *Gyps fulvus*, cervical vertebra (MPZ 2014/391). d) *Aquila chrysaetos*, unguis phalanx (MPZ 2014/387); e) *Haliaeetus albicilla*, unguis phalanx (from Morin et al., 2012); f) *Gyps fulvus*, unguis phalanx (MPZ 2014/388); g) Galliformes indet., tarsometatarsus, proximal end (MPZ 2014/357); h) *Anthus* sp., left humerus (MPZ 2014/349); i) *Corvus monedula*, left ulna, distal end (MPZ 2014/331); j) *Sturnus* cf. *unicolor*, right humerus (MPZ 2014/383); k) *Prunella collaris*, right humerus (recent, UNIFE collection, 376/1); l) *Prunella modularis* right humerus, proximal end (MPZ 2014/383); m) *Sturnus* cf. *unicolor*, right coracoid (MPZ 2014/360).....141

Fig. 4: Results of the taphonomic analysis: a) Proportion of the total number of wing to leg bones (1-Laroulandie, 2000; 2-Laroulandie, 2002b; 3-Bocheński et al., 1993; 4-Bocheński & Nekrasov, 2001; 5-Bocheński & Tomek, 1994; 6-Bocheński et al., 1998; 7-Bocheński et al., 1999; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlíkovsky, 1996; 10-Bramwell et al., 1987; 11-Bocheński et al., 1999); b) proportion of proximal versus distal elements (1-Bocheński et al., 1998; 2-Bocheński & Tomek, 1997; 3-Laroulandie, 2000; 4-Laroulandie, 2002b; 5-Bocheński et al., 1993; 6-Bocheński & Nekrasov, 2001; 7-Bocheński & Tomek, 1994; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlíkovsky, 1996; 10-Bocheński et al., 1999; 11-Bramwell et al., 1987); c) presence of punctures and digestion marks. From left to right: left ulna, distal end (MPZ 2014/338), left humerus, distal end (MPZ 2014/337), with puncture marks and carpometacarpus, proximal end (MPZ 2014/325) with digestion marks; d) proportion of broken versus complete elements, based on Table 1. 4a,b modified from Bocheński 2005.....146

Fig. 5: Paleoenvironmental reconstruction, results of the application of the mutual climatic range method. a) *Lagopus muta*; b) *Aquila chrysaetos*; c) *Gyps fulvus*; d) *Prunella modularis*; e) *Sturnus unicolor*; f) *Corvus monedula*; g) overlapping area: the black dot shows the location of the AGP-7 site. Numbers show the location of the points used in the Paleoenvironmental reconstruction (data in Table 2): 1-Truchas; 2-Soto y Amió; 3-Boca de Huérgano; 4-Merindad de Montijo; 5-Sierra Urbasa; 6-Jaca; 7-Sort; 8-Mijares; 9-Navacerrada; 10-Cuenca. Data from Araújo et al. 2011.....147

CAPÍTULO 7: Bird remains from the Upper Pleistocene (MIS3 Levels) of Llonin Cave (Peñamellera Alta, Asturias)

Fig. 1: The Llonin Site. a) Geographical location of the site in the north of the Iberian Peninsula. b) Cave entrance in Peñamellera Alta. c) Cave floor scheme and position of the different sectors. Photo: J. Fortea.....153

Fig. 2: Stratigraphic cross-sections of the analyzed sectors: Galería and Cono Posterior. Modified from Sanchis et al., 2019.....154

Fig. 3: Location of the upper Pleistocene sites with which the association of Llonin have been compared to: 1: Casa da Moura (Domingues-Figuereido, 2010), Furninha (Brugal et al., 2012); 2: Lapa da Rainha (Domingues-Figuereido, 2010); 3: Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figuereido, 2010); 4: Llonin (this work); 5: El Castillo (Sánchez-Marco, 2018b); 6: Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005); 7: Labeko (Elorza, 2000); 8: Ermitia (Elorza, 1993), Praileaitz 1 (Moreno-García, 2017); 9: Erralla (Eastham, 1985); 10: Aitzbitarte (Sánchez-Marco, 2011); 11: Artazu VII (Suárez-Bilbao et al., 2018); 12: Berroberria (Sánchez-Marco, 2005); 13: Bourrouilla (Eastham, 1988); 14: La Vache (Laroulandie, 2000); 15: Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005); 16: Gorham's, Vanguard's, Devil's Tower (Cooper, 1999); 17: Morin (Gourichon, 1993); 18: Combe Saunière (Laroulandie, 2000); 19: Taï (Louchart & Soave, 2002); 20: Pierre-Châtel (Desbrosse & Mourer-Chauviré, 1972); 21: Lazaret (Roger, 2004); 22: Fate (Roger, 2004); 23: Arene Candide (Cassoli, 1980); 24: Fumane (Perezani et al., 2011); 25: Buso Doppio del Broion (Carrera et al., 2018); 26: Coscia (Louchart, 2002); 27: Castiglione (Louchart, 2002); 28: Ortucchio (Alhaique & Rechi, 2001); 29: Polesini (Radmilli, 1974); 30: Ingarano (Bedetti & Pavia, 2007); 31: Santuario della Madonna (Gala & Tagliacozzo, 2010); 32: Romanelli (Cassoli & Tagliacozzo, 1997); 33: Vindija (Malez, 1988); 34: Luegloch (Fladerer & Reiner, 1996); 35: Dolní Věstonice (Wertz et al., 2016), Pavlov (Bocheński et al., 2009b); 36: Premostí (Wertz et al., 2016); 37: Oblazowa (Nadachowski et al., 1993); 38: Mamutowa (Bocheński, 1981); 39: Koziarnia, Nietoperzowa (Bocheński, 1974); 40: Biśnik (Tomek et al., 2012), Krucza Skala (Bocheński & Tomek, 2004); 41: Deszczowa (Cyrek et al., 2000); 42: Komarowa (Tomek & Bocheński, 2005); 43: Zamkowa Dolna (Bocheński, 1974); 44: Raj (Bocheński, 1974); 45: Kalman Lambrecht (Jánossy, 1986); 46: Pilisszántó (Jánossy, 1986); 47: Curata (Gal, 2003); 48: Devetashka (Boev, 1999). White dots represent the position of sites located in the Mediterranean Region. Grey (Atlantic) and black dots represent the position of sites located in the Eurosiberian Region.....155

Fig. 4: Bird bones recovered from CP-VIII: *Pyrrhocorax pyrrhocorax* remains: a) left coracoid, ventral view; b) left humerus, posterior view; c) left ulna, ventral view; d) right carpometacarpus, posterior view; e) left femur, posterior view; f) right tarsometatarsus, plantar view. *Pyrrhocorax graculus* remains: g) right humerus, posterior view; h) left carpometacarpus, posterior view; i) left tarsometatarsus, plantar view. j) *Columba livia/oenas*, right ulna, ventral view; k) *Bonasa bonasia*, right coracoid, ventral view; l) *Lagopus lagopus*, left tarsometatarsus, dorsal view.....159

Fig. 5: Bird fossil bones recovered from layer CP-VII: a) *Pyrrhocorax graculus*, right humerus, posterior view; b) *Bonasa bonasia*, right humerus, posterior view; c) *Strix aluco*, right humerus, anterior view; d) *Merguillus albellus*, left humerus, posterior view; e) *Falco naumanni*, left humerus, posterior view; f) *Gyps fulvus*, ulna diaphysis. Scale bar=1cm.....161

Fig. 6: Dispersion graphics of the measurements of the chough (*Pyrrhocorax*) remains from Llonin (circles) in comparison with the chough remains from Praileaitz 1 (triangles): a) tarsometatarsus measurements comparison, total length vs. proximal length (a vs. b sensu Tomek & Bocheński, 2000); b) humerus measurements comparison, total length vs. maximum width of the diaphysis (a vs. g sensu Tomek & Bocheński, 2000). Data taken and graphic modified from Moreno-García, 2017.....165

Fig. 7: Taphonomic remarks from the Llonin MIS3 bird assemblages. a) Cranial remains from CP-VIII level (upper view); b) juvenile tarsometatarsus from CP-VIII level (plantar view); c) ulna with puncture, from CP-VII (dorsal view); d) humerus with scavenging marks, from CP-VII (anterior view); e) proportions between the main groups present in the assemblages; f) percentage of whole bones in the three levels; g) wing vs. leg elements; h) core vs. limb elements; i) proximal vs. distal elements. g, h and i modified from Bocheński, 2005. Data from Bocheński et al., 1993; 1997; 1998; 1999; Bocheński & Tomek, 1994; Bocheński & Nekrasov, 2001; Bocheński & Tornberg, 2003; Bramwell et al., 1987; Laroulandie, 2000; 2002; Mlikovsky, 1996.....167

Fig. 8: Detrended Correspondence Analysis (DCA) Results. The white dots represent the Mediterranean sites. Grey (Atlantic) and black (Central Europe) dots represent the Eurosiberian sites. The star represents the position of the Llonin MIS3 assemblage. Crosses represent the situation of the taxa in the plot. Data from Núñez-Lahuerta et al., 2018a.....168

CAPÍTULO 8: Aves del Cuaternario del País Vasco: Nuevos Datos

Fig. 1: Localización geográfica de los yacimientos analizados. Los puntos rojos indican la posición de los yacimientos. Los puntos blancos indican localidades de la zona.....174

Fig. 2: Restos de aves procedentes del yacimiento de Atxuri 1: a) *Gyps fulvus*, falange alular, vista ventral; b) *Gyps fulvus*, falange, vista dorsal; c) *Gyps fulvus*, falange ungueal, vista lateral; d) *Gyps fulvus*, tarsometatarso izquierdo, vista dorsal; e) *Corvus monedula*, húmero derecho, vista caudal; f) *Pyrhacorax pyrrhacorax*, húmero derecho, vista caudal; g) *Pyrhacorax pyrrhacorax*, ulna izquierda, vista ventral; h) *Pyrhacorax pyrrhacorax*, carpometacarpo izquierdo, vista ventral. La escala mide 1cm.....178

Fig. 3: Restos de aves procedentes del yacimiento de Axlor: a) *Falco tinnunculus*, húmero izquierdo, vista caudal; b) *Sturnus* sp., húmero izquierdo, vista caudal; c) *Pyrhacorax pyrrhacorax*, fémur derecho, vista posterior. La escala mide 1cm.....180

Fig. 4: Restos de aves del yacimiento de Koskobilo: a) *Lyrurus tetrrix*, tarsometatarso derecho, vista dorsal; b) *Lagopus muta*, tarsometatarso derecho, vista dorsal; c) *Perdix perdix*, tarsometatarso derecho, vista dorsal. La escala mide 1cm.....181

Fig. 5: Restos de *Pyrhacorax pyrrhacorax* procedentes del yacimiento de Abittaga: a) coracoides izquierdo, vista ventral; b) ulna derecha, vista ventral; c) ulna derecha, vista ventral; d) fémur izquierdo, vista posterior. La escala es 1cm.....184

Fig. 6: Abundancia relativa de los diferentes grupos, excluyendo los restos sin identificar. Los datos están expresados en porcentaje: Corvidae incluye: Corvidae indet., *Pyrhacorax* sp., *Pyrhacorax pyrrhacorax*, *Pyrhacorax graculus*, *Corvus* sp., *Corvus monedula*/*Pyrhacorax graculus*, *Corvus monedula* y *Corvus corax*. Passeriformes incluye: Passeriformes indet., Alaudidae indet., *Alauda* sp., *Miliaria calandra*, *Sturnus* sp., *Turdus* sp., y *Turdus viscivorus*. Columbiformes incluye: Columbiformes indet., *Columba livia/oenas*, Falconiformes incluye: Falconiformes indet. y *Falco tinnunculus*. Accipitriformes incluye: *Gyps fulvus* y *Aquila chrysaetos*. Anseriformes incluye Anseriformes indet.....186

Fig. 7: Características tafonómicas de los restos analizados. a) Fragmento de cráneo procedente de Atxuri 1; b) pico procedente de Abittaga; c) húmero encostrado y con manchas negras debidas a mineralizaciones; d) húmero procedente de Koskobilo con posibles marcas de picotazos; e) fémur y tibiotarso de águila real (*Aquila chrysaetos*) con marcas de corte procedente de Axlor; f) ulna de cuervo (*Corvus corax*) con marcas de corte procedente de Axlor. 7e, f extraídos de Gómez-Olivencia et al., 2018a.....188

CAPÍTULO 9: Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees

Fig. 1: Sites in the Pyrenees with bird remains. The black dots represent the location of known paleontological sites with avian remains: 1-Urtiaga (Elorza, 1990); 2-Erralla (Eastham, 1985); 3-Abrigo de Aitzbitarte (Elorza, 1990); 4-Abauntz (Altuna et al., 2002); 5-Cueva de Berroberria (Villalta, 1964); 6-Abri Olha (Passemard, 1924); 7-Grotte Duruthy (Delpech, 1975); 8-Grotte Bourrouilla (Eastham, 1998); 9-Isturitz (Bouchud, 1952); 10-Unikote (Michel, 2005); 11-Grotte des Sources de la Nive (Clot, 1985b); 12-Grotte Gatzarria (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 13-Grotte Uthutti Kotxe punta (Clot, 1985b); 14-Gouffre PT10 (Clot, 1985b); 15-Trou 824 du Massif de l'Oueillarraise (Clot, 1985b), Grotte Napia (Clot, 1985b); 16-Gouffre Couste (Clot, 1985b); 17-Tutte de Carreloré (Astre, 1947); 18-Grotte de Junqua (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 19-Grotte du Bois de la Tournarie (Clot, 1985b); 20-Grotte de Monrepos (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 21-Grotte Noelle (Clot & Mourer-Chauvire, 1986), Gouffre TP11 (Clot, 1985b), Gouffre du Haut de la Coume des Arrats (Clot, 1983), Grotte d'Escurens (Clot, 1983), Porche de la Bouhad ere (Clot & Mourer-Chauvire, 1986), Petit Gouffre près du Soum d'Ech (Clot, 1985b), Gouffre Monjousté (Clot, 1983); 22-Grotte des Chocards (Clot, 1983); 23-Abri effondre du Calvaire (Clot & Mourer-Chauvire, 1986), Grotte de Castillet (Clot, 1985b), Grotte des Espeluges (Mourer-Chauvire, 1975), Grotte de la Chevre (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 24-Grande Grotte de Bedat (Clot, 1985a), Grotte d'Aurensan (Bouchud, 1972); 25-Bois du Cantet (Clot et al., 1984); 26-Grotte de Labastide (Clot, 1985a); 27-Grotte de Brebis (Clot, 1985a); Grotte de Lortet (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 28-Grotte de Couret (Clot, 1985a); 29-Grotte de Gargas (Bouchud, 1958); 30-Grotte de

Gourdan (Milne-Edwards, 1875); 31-Puits de Peyreignes (Clot & Mourer-Chauvire, 1986), Grotte de Tibiran (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 32-Grotte-abri du Moulin (Clot, 1985a), Grotte de Saint Araille (Clot, 1985a); 33-Grotte Sous la Chapelle de Saint Brice (Clot, 1985a); 34-Grotte des Rideaux (Saint-Perier, 1924), Grotte des Chiens (Clot, 1985a), Grotte des Harpons (Saint-Perier, 1921), Grotte de Gouerris (Saint-Perier, 1927); 35-Grotte de Aurignac (Milne-Edwards, 1875); 36-Grotte de Tarte (Mourer-Chauvire, 1975); 37-Grotte des Trois Freres (Mourer-Chauvire, 1975); 38-Mas d'Azil (Vilette, 1983); 39-Grotte de las Buffios (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); Grotte de Soulabe (Mourer-Chauvire, 1975); Grotte de Malarnaud (Mourer-Chauvire, 1975); 40-Grotte de Massat (Milne-Edwards, 1875); 41-Grotte du Portel (Clot & Mourer-Chauvire, 1986); 42-Tutto de Camayot (Astre, 1939); 43-Abri Rhodes (Delpech, 1975); 44-Grotte de la Vache (Koby, 1957); 45-Grotte des Eglises (Delpech, 1975); 46-Grotte de las Morts (Astre, 1942); 47-Cauna de Belvis (Vilette, 1983); 48-Abri de Dourgne (Vilette, 1983); 49-Grotte d'Embulla (Vilette, 1983); 50-Grotte Noire (Vilette, 1983), Grotte l'Arago (Mourer-Chauvire, 1975); 51-Cova d'els Colls (Garcia i Petit, 2005); 52-Cueva Davant Pau (Garcia i Petit, 1995), L'Arbreda (Garcia i Petit, 2002), Reclau Viver (Garcia i Petit, 2002); 53-Cau d'Olopte (Sanchez-Marco, 2002); 54-Gabasa (Hernandez-Carrasquilla, 2001). The white dots represents the location of the new sites presented in this work. 1-La Brecha del Rincon (B-9) and B-8 caves; 2-D-2 cave; 3-C-15 cave; 4-Los Batanes (C-4) cave.....193

Fig. 2: La Brecha del Rincon B-9 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains where recovered. a) Area of recovering of *Ursus cf. deningeri*; b) area of recovering of chiropters remains; c) area where the bird remains where recovered, along with chiropters and *U. arctos* remains. Topography provided by the CEA.....195

Fig. 3: B-8 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains where recovered. Topography provided by the CEA.....196

Fig. 4: Los Batanes C-4 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains where recovered. Topography provided by the CEA.....197

Fig. 5: C-15 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains where recovered. Topography provided by the CEA.....197

Fig. 6: D-2 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains where recovered. Topography provided by the CEA.....198

Fig. 7: Taphonomical remarks. a) Cranial remains from B-8 cave, belonging to an indeterminate bird; b) scavenging marks in a left humerus, the right humerus is not affected. From B-8 cave, belonging to *L. muta*; c) punctures in a cranium and a right humerus from C-15 cave, both belonging to *C. frugilegus*; d) proportion between complete and incomplete bones in the B-8 Cave; e) proportion between the total number of wing to leg elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Laroulandie, 2000; 2-Laroulandie, 2002; 3-Bocheński et al., 1993; 4-Bocheński & Nekrasov, 2001; 5-Bocheński & Tomek, 1994; 6-Bocheński et al., 1998; 7-Bocheński et al., 1999; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlikovsky, 1996; 10-Bramwell et al., 1987; 11-Bocheński et al., 1999), Extracted from Bocheński (2005); f) Proportion between the total number of core to limb elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Bocheński et al., 1993; 2-Bocheński & Nekrasov, 2001; 3-Bocheński & Tomek, 1994; 4-Bocheński et al., 1998; 5-Bocheński et al., 1997; 6-Bocheński & Tornberg, 2003; 7-Mlikovsky, 1996; 8-Bocheński et al., 1999; 9-Bramwell et al., 1987), extracted from Bocheński (2005); g) proportion between the total number of Proximal to distal elements in the B-8 compared to the bibliography (1-Bocheński et al., 1998; 2-Bocheński et al., 1997; 3-Laroulandie, 2000; 4-Laroulandie, 2002; 5-Bocheński et al., 1993; 6-Bocheński & Nekrasov, 2001; 7-Bocheński & Tomek, 1994; 8-Bocheński & Tornberg, 2003; 9-Mlikovsky, 1996; 10-Bocheński et al., 1999; 11-Bramwell et al., 1987), extracted from Bocheński (2005).....200

Fig. 8: Remains from the new Pyrenean sites. a) *B. bonasia* left humerus, from B-8 cave; b) *R. aquaticus* synsacrum, from C-15 cave; c) *C. palumbus* right humerus, from B-8 cave; d) *F. hypoleuca* right humerus, from B-8 cave; e) *P. ochruros* left humerus, from B-9 cave; f) *O. oenanthe* right humerus, from B-9 cave; g) *Lanius* sp. right humerus, from B-8 cave; h) *C. coccothraustes* mandible, from B-8 cave; i) cf. *P. infaustus* left mandible, from B-8 cave; j) *P. graculus* right humerus, from B-8 cave.....205

CAPÍTULO 10: Discusión

Fig. 1: Distribución estratigráfica y geográfica de los yacimientos incluidos en esta tesis. a) Distribución temporal de los yacimientos en el contexto del Cuaternario; b) localización en el norte de la península ibérica de los yacimientos. En gris los macizos carbonatados.....214

Fig. 2: Distribución actual de las especies (rojo) ausentes actualmente del norte de la península ibérica. Los puntos rojos representan los yacimientos incluidos en esta tesis donde esas especies están registradas. Los puntos azules marcan los yacimientos de Pleistoceno superior del norte de la península donde la especie también se ha registrado. a) *Mergellus albellus*; b) *Lyrurus tetrrix*; c) *Lagopus muta*; d) *Lagopus lagopus*; e) *Bonasa bonasia*; f) *Perisoreus infaustus*. Distribución las especies según BirdLife International 2016a,b,c,d,e,f.....223

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1: Introducción

Tab. 1: Relación de ejemplares fotografiados y medidos en las diferentes colecciones anatomía comparada visitadas durante la tesis (nombre de la especie y sigla de cada centro). EBD: Estación Biológica de Doñana; MNHN: Muséum National d'Historie Naturelle de Paris; LARC: Laboratorio de Arqueociências de Lisboa; UNIFE: Sezione di Scienze Preistoriche e Antropologiche del Dipartimento di Studi Umanistici dell'Università di Ferrara. (Páginas siguientes).....17

CAPÍTULO 2: Las Aves del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, España)

Tab. 1: Restos de aves en los distintos niveles de la Sima del Elefante, TE, en Atapuerca, expresado como número de restos identificados, entre paréntesis número mínimo de individuos (sn-sin nivel adscrito).....28

Tab. 2: Tabla de representación anatómica de los distintos grupos presentes en la asociación de aves de la Sima del Elefante. Rapaces diurnas incluye a Accipitriformes y Falconiformes. NISP: número de restos identificados, NME: número mínimo de elementos. COR: coracoides, SCA: escápula, RAD: radio, HUM: húmero, ULN: ulna, CMC: carpometacarpo, FEM: fémur, TBT: tibiotarso, TMT: tarsometatarso, CRA: cráneo, MAN: mandíbula, VER: vértebra, PDA: falange alular, PEL: pelvis, STE: esternón, FAL: falange, FUN: falange ungueal, CUA: cuadrado, FUR: fúrcula.....31

Tab. 3: Medidas de coracoides húmeros y carpometacarpos de distintas especies de Galliformes y de los restos de *Palaeocrypronyx donnezani* recuperados en la Sima del Elefante. Las medidas están expresadas en mm. El número entre paréntesis expresa el número de medidas tomadas. Modificado de Sánchez-Marco, 2009. (1)Bocheński & Kurochkin, 1987; (2) Jánossy, 1974; (3) Boev, 1997; (4) Mlíkovský, 1996a; (5) Mlíkovský, 1998; (*) medidas publicadas originalmente en Sánchez-Marco, 2009. Las siglas de los restos presentados aquí reflejan el nivel, subnivel y cuadro en el que se han recuperado.....33

Tab. 4: Medidas de los tarsometatarsos de distintas especies de Galliformes y de los restos de *Palaeocrypronyx donnezani* recuperados en la Sima del Elefante. Medidas expresadas en mm, el número entre paréntesis expresa el número de medidas tomadas. Modificado de Sánchez-Marco, 2009. (1)Bocheński & Kurochkin, 1987; (2) Jánossy, 1974; (3) Boev, 1997; (4) Mlíkovský, 1996a; (5) Mlíkovský, 1998; (*) medidas publicadas originalmente en Sánchez-Marco, 2009. Las siglas de los restos presentados aquí reflejan el nivel, subnivel y cuadro en el que se han recuperado.....34

Tab. 5: Medidas de los tarsometatarsos de Accipitriformes recuperados en la Sima del Elefante. (1) García-Matarranz, 2013; (2) McNall (On line); (3) Boessneck, 1985; (4) Olson & James, 1991; (5) Alcover et al., 2004; (6) Guerra-Rodríguez, 2015; (7) Jánossy, 1985; (8) Louchart et al., 2005.....37

Tab. 6: Medidas de las falanges I del dedo II del pie de los restos fósiles de las aves rapaces recuperadas en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca. Las medidas se expresan en mm.....38

Tab. 7: Restos de *Corvus cf. pliocaenus* recuperados en cada uno de los niveles del Pleistoceno Inferior de la Sima del Elefante (TE), Atapuerca, expresados en número de restos identificados). COR: coracoides, SCA: escápula, RAD: radio, HUM: húmero, ULN: ulna, CMC: carpometacarpo, FEM: fémur, TBT: tibiotarso, TMT: tarsometatarso, CRA: cráneo, MAN: mandíbula, VER: vértebra, PDA: falange alular, PEL: pelvis, STE: esternón, FAL: falange, FUN: falange ungueal, CUA: cuadrado, FUR: fúrcula.....44

Tab. 8: Preferencias de hábitat para cada taxón utilizado en la ponderación de hábitats.....52

CAPÍTULO 3: *Corvus cf. pliocaenus* en el Pleistoceno Inferior del yacimiento de la Sima del Elefante (Atapuerca)

Tab. 1: Valores medios de las medidas de los restos de cuervo de la Sima del Elefante en los diferentes niveles del yacimiento. Datos ampliados en la Tabla 5 al final del capítulo. Medidas expresadas siguiendo las claves de Tomek & Bocheński (2000). Medidas en milímetros.....66

Tab. 2: Medidas de diferentes especies de córvidos, la nomenclatura de las medidas (a, b, c...) sigue la clave de Tomek & Bocheński, 2000. Medidas expresadas en milímetros.....81

Tab. 3: Comparación del tamaño de los principales huesos de los cuervos del nivel TE9c de la Sima del Elefante, de *C.c. antecorax* y de *C.p. janossy*. Ver abreviaturas en el apartado 2.3. La media de cada medida está expresada en milímetros.....83

Tab. 4: Valores de los índices de robustez (IR) y de las proporciones entre la longitud total de la ulna (ULN) respecto a la longitud total del tarsometatarso (TMT) para los cuervos de la Sima del Elefante y otras especies extintas y actuales.....84

Tab. 5: Número de medidas (n), mínimo (min), máximo (Max), media y desviación estándar (Ds) de las medidas tomadas en distintos huesos largos de los cuervos de los distintos niveles de la Sima del Elefante. Expresado siguiendo las claves de Tomek & Bochenki (2000). Medidas en milímetros. (3 páginas siguientes).....89

CAPÍTULO 4: Avian eggshell remains from the level TD6 of Gran Dolina (Atapuerca)

Tab. 1: Identified bird taxa in the level 6 of the Gran Dolina site assemblage. Data from Sánchez-Marco, 2004, 2005.....98

Tab. 2: Descriptive characteristics of the three identified groups.....101

Tab. 3: Taxa attribution of the eggshell remains recovered from the level TD6 of the Gran Dolina, Atapuerca. MPZ-Natural Science Museum of the University of Zaragoza.....111

CAPÍTULO 5: The role of birds in the late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe

Tab. 1: bDb matrix. The numbers represent the percentage of remains of each taxa in the sites.....130

CAPÍTULO 6: Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

Tab. 1: Avian fossil remains from Aguilón P-7 site.....149

Tab. 2: Temperatures and precipitation measured at points located in the potential overlapping area. TM (°C): maximum temperature; Tm (°C): minimum temperature; T (°C): medium temperature. Situation of the points in Fig. 5 (data from Ninyerola et al., 2005).....147

CAPÍTULO 7: Bird remains from the Upper Pleistocene (MIS3 Levels) of Llonin Cave (Peñamellera Alta, Asturias)

Tab. 1: Faunal composition of the Llonin site. Data expressed in NISP (number of identified specimens). Data from Sanchis et al., 2019.....153

Tab. 2: Bird remains from the three analyzed levels of Llonin. Abundance in terms of number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (NMI).....157

Tab. 3: Anatomic representation of the Corvidae remains (NISP) recovered in the G-VI, CP-VII and CP-VIII levels of Llonin. Abbreviations in the methodology section.....163

Tab. 4: bDb matrix. The numbers represent the percentage of remains of each taxa in the sites. Extended from Núñez-Lahuerta et al., 2018a.....170

CAPÍTULO 8: Aves del Cuaternario del País Vasco: Nuevos Datos

Tab. 1: Restos de aves recuperados en los cuatro yacimientos. Expresado en NISP (Número de restos identificados).....177

CAPÍTULO 9: Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees

Tab. 1: New sites data. m a.s.l.: meters above sea level; NISP: number of identified specimens.....194

Tab. 2: Bird remains recovered in the new sites. The numbers represent the NISP, the number between brackets represent the MNI.....202

Tab. 3: Avian fossil remains from the Pyrenees sites. MPZ-Natural Science Museum of the University of Zaragoza.....210

CAPÍTULO 10: Discusión

Tab. 1: Datación de los diferentes yacimientos incluidos en esta tesis.....215

Tab. 2: Origen de la acumulación de los restos de aves en los diferentes yacimientos incluidos en esta tesis....215

Tab. 3: Restos de cada uno de los 73 taxones de Aves identificados en los yacimientos incluidos en esta tesis. Abundancia expresada en términos de número de restos identificados.....217

Tab. 4: Presencia de taxones en los yacimientos analizados que actualmente no aparecen en las áreas cercanas a los mismos.....222

ANEXO 1

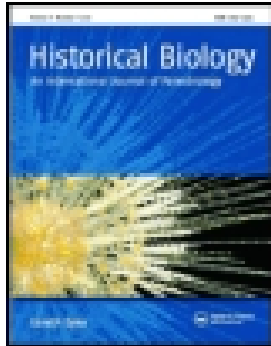
Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2016. **Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain.** *Historical Biology* 28(16), 774-786.

This article was downloaded by: [Carmen Núñez-Lahuerta]

On: 19 April 2015, At: 10:19

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Historical Biology: An International Journal of Paleobiology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/ghbi20>

Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

Carmen Núñez-Lahuerta^a, Gloria Cuenca-Bescós^a, Víctor Sauqué^a & Julia Galán^a

^a Grupo Aragosaurus, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain

Published online: 13 Apr 2015.



CrossMark

[Click for updates](#)

To cite this article: Carmen Núñez-Lahuerta, Gloria Cuenca-Bescós, Víctor Sauqué & Julia Galán (2015): Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain, *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI: [10.1080/08912963.2015.1028928](https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1028928)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2015.1028928>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain

Carmen Núñez-Lahuerta*, Gloria Cuenca-Bescós, Víctor Sauqué and Julia Galán

Grupo Aragosaurus, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain

(Received 28 January 2015; accepted 10 March 2015)

Aves are represented by abundant fossil remains in Quaternary sites. Birds are well adapted to the environment they inhabit, so they make very good paleoenvironmental indicators for Quaternary sites. Here we analyse the avian remains from the Late Pleistocene (probably MIS3) site of Aguilón P-7 (AGP-7). The Pleistocene sediments fill up a shallow cave, which is located in the Zaragoza part of the Iberian Range, 55 km south of the city of Zaragoza. We have for the first time provided a taxonomic and taphonomic study of the avian assemblage of AGP-7, as well as a preliminary paleoenvironmental analysis based on these data. Nine avian taxa have been identified: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor* and *Corvus monedula*. The taphonomic analysis did not provide conclusive information. However, it suggests an accumulation of uneaten food remains by diurnal birds of prey. The identified taxa currently inhabit the Iberian Peninsula, populating woodland environments with rocky areas. They are found in areas with an oceanic climate, in contrast to the Mediterranean climate that now prevails in Aguilón.

Keywords: birds; Spain; paleoenvironmental reconstruction; taphonomy

1. Introduction

Aves is currently the most diverse group of vertebrates, amounting to almost 10,000 species (Monroe and Sibley 1993). Birds are present in every ecosystem in the world, and they usually show specific habitat preferences (Gill 2007).

In general, Quaternary avian remains are both direct and indirect. Fossil birds represent a variable percentage in Pleistocene assemblages, but birds of prey such as owls play a major role in the accumulation of small vertebrates (Andrews 1990). They are the main agent of small-mammal accumulations, through the production of pellets and food remains (Andrews 1990; Fernández-Jalvo 1995; Laroulandie 2002b; Bocheński 2005; Bocheński, Tomek, Tornberg, et al. 2009). Bird fossil remains from Quaternary sites have also been studied throughout Europe (Boev 2000; Laroulandie 2000; Pavia 2001; Bocheński, Tomek, Wilczyński, et al. 2009; Boev 2009). In Spain the pioneering works of Alcover and Sánchez-Marco (Sánchez-Marco 1987; Alcover 1989; Sánchez-Marco 1989; Alcover and McMinn 1995; Alcover 2001; Sánchez-Marco 2002) laid the foundations for the study of Quaternary birds (Castaños et al. 2006; Bocheński 2007; Blasco and Fernández Peris 2012; Guerra et al. 2012).

The main aim of the present paper is to present the first description of an Upper Pleistocene (probably MIS3) avian assemblage in the central Ebro Valley: the cave of Aguilón P-7, one of the few localities in the region with Neanderthal tracks (Cuenca-Bescós et al. 2010, 2011; Sauqué, Galán, et al. 2014; Galán et al. 2015). We have

analysed the taxonomic and taphonomic composition of the assemblage, and the paleoenvironmental implications have also been analysed and discussed.

1.1 Geographical and geological situation of the Aguilón P-7 site

The site of Aguilón P-7 (AGP-7) is a cave located in a karstic complex formed in a limestone hill called Cerro Pezón. This hill is located on the left bank of the ravine of Valdeaguilón, close to the town of Aguilón, 55 km south of the city of Zaragoza (Spain) (Figure 1(a)), in the northern face of the Iberian Range. The main entrance opens to the north, at an altitude of 683 m above sea level (Gisbert and Pastor 2009).

All the caves comprising the karstic complex are formed at the contact between two Upper Jurassic formations; the marls and clays of the Loriguilla (Kimmeridgian) and the thick limestones of the Higuera (Tithonian) (Cortés-Gracia and Casas-Sainz 1996; Cuenca-Bescós et al. 2010) (Figure 1(b)).

As in other speleogeneses in the Iberian Peninsula, these carbonates will have been affected by dissolution during the Pliocene-Early Pleistocene (Ortega et al. 2013). As occurred with other caves in the northern flank of the Iberian Range, the geometry of the site and its filling were conditioned by the incision of the main rivers in the area and the development of the hydrological basin of the Ebro River. According to Luzón et al. (2008), the central area of the Ebro River basin was a braided system with high water

*Corresponding author. Email: cnunez@unizar.es

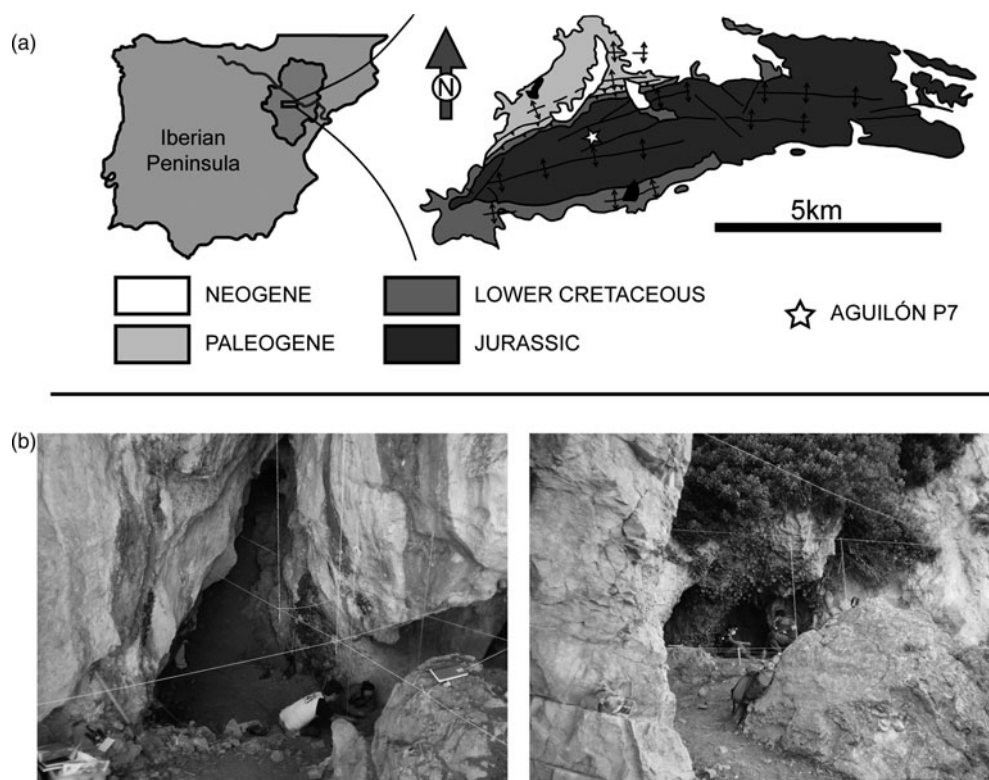


Figure 1. (a) Geographical and geological location of the Aguilón P-7 site. Modified from Cortés-García and Casas-Sainz 1996. (b) Images of the AGP-7 cave entrance.

availability and alternating high- and low-energy periods during the Pleistocene. After a preliminary geological survey of the area undertaken in May 2010 (Sasowsky, personal communication), it was observed that the drainage of the karst system has changed in orientation from an exit towards the Huerva River (the main river in the area) to its current exit towards the ravine of Valdeaguilón, a secondary incision in the hydrological system of the Aguilón area.

The paleontological excavation took place in the entrance hall of AGP-7 and in an inner gallery (Figure 2). The cave filling of the entrance hall comprises a single sedimentary level, which is 85 cm thick. It consists of a reddish clay matrix with heterometric limestone ridges from the cave wall, and it presumably corresponds to a single deposition event. Six different sectors have been distinguished in the AGP-7 entrance hall: Hiedra, Entrada, Pendiente, Centro, Galería and Fondo.

A radiocarbon dating was made using a bone from a roe deer (*Capreolus capreolus*) exhumed from the base of the section. This gave an age of just under 46.3 ka BP (for the methodology see Bronk Ramsey, Highman, Bowles, et al. 2004; Bronk Ramsey, Highman, Leach, et al. 2004). The faunal assemblage points to a Late Pleistocene biostratigraphic age [a warm moment, with the presence of

Iberomys cabreræ (Cuenca-Bescós et al. 2014)], likely from the beginning of Marine Isotope Stage 3 (MIS3), which was a period with rapid climatic changes (Sánchez-Góñi and d'Errico 2005).

1.2 The faunal assemblage from the Aguilón P-7 site

The paleontological study of the site reveals great taxonomic richness, notwithstanding the small amount of sediment excavated. The faunal list of mammals is as follows (Cuenca-Bescós et al. 2010; Galán et al. 2015): *Crocidura* sp., *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis* gr. *myotis/blythii*, *Myotis* cf. *bechsteinii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentoni*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hipsugo savii* vel *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii*, *Miniopterus schreibersii*, Lagomorpha indet., *Apodemus* sp., *Microtus* sp., *Microtus (Terricola)* sp., *Iberomys cabreræ*, *Chionomys nivalis*, *Cuon alpinus*, *Canis lupus*, *Crocota crocota*, *Panthera pardus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Lynx pardinus*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Cervus elaphus*, *Capra pyrenaica*, *Capreolus capreolus*, *Rupicapra pyrenaica* and *Equus ferus*.

The cave may have been used as a den by large carnivores because there are some punctures present in the herbivore remains, and the amount of carnivore taxa is

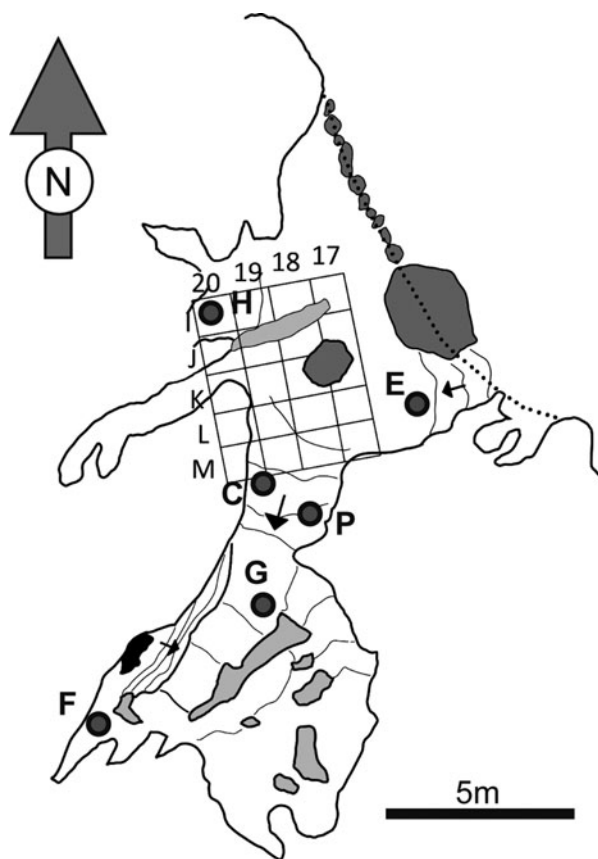


Figure 2. Plan view of AGP-7 and the excavation grid. H: Hiedra, E: Entrada, C: Centro, P: Pendiente, G: Galería, F: Fondo. Modified from Gisbert and Pastor (2009) and Cuenca-Bescós et al. 2010.

high (Sauqué, Galán, et al. 2014). Also, Mousterian tools have been recovered, including a scraper, suggesting that the cave was visited by Neanderthals. They are anthropogenic marks on the herbivores remains. The high level of fracturation, and the low carnivore modification points that the accumulation of the macrofauna had an anthropogenic origin (even if the cave was occupied by carnivores temporally) (Sauqué, Galán, et al. 2014; Sauqué, García-González, et al. 2014; Sauqué, Rabal-Garcés, et al. 2014), although no human remains have been found (Cuenca-Bescós et al. 2010).

1.3 Institutional abbreviations

MPZ: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza; AGP-7: Aguilón P7 cave. GA: Argosaurus Group-IUCA, Zaragoza; UNIFE: Università Degli Studi di Ferrara, Dipartimento di Studi Umanistici; CIAMA: International Centre for Water and Environment-La Alfranca, Zaragoza; CEA: Speleological Centre of Aragón.

2. Material and methods

In this work we have analysed fossils recovered both during excavation and during water screening the sediments.

2.1 Sample processing

The fossil remains studied in this work come from the excavation campaigns carried out at the Aguilón P-7 cave in 2005, 2009 and 2010. Six different sectors were distinguished in order to organise the paleontological excavation: Entrada (E), Pendiente (P), Centro (C), Galería (G), Fondo (F) and Hiedra (H) (Figure 2). The surface material was cleaned from sectors E, P, C and H. *In situ* test material was extracted from sector F, and *in situ* material was systematically excavated at regular deep intervals from sectors E, P, C and H.

Sixty-four samples obtained during the excavation were revised, and 29 of them contain bird remains. The samples are the residues left when the sediment from the excavation was processed by water-screening techniques that allow the small-vertebrate remains to be recovered from the sediment. For sieving-screening we used superimposed 0.2- and 0.05-cm mesh screens. The whole process of washing, sieving and drying took three days. The amount of matrix processed totalled approximately 280 kg.

The recovered fossil samples are housed in the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza. The laboratory work was accomplished in the laboratories of the University of Zaragoza. This consisted of first identifying and picking out the avian fossils and separating them from the rest of the fossil vertebrate remains. Then, the birds were taxonomically analysed. Those obtained by sieving-screening were also analyzed taphonomically.

Two binocular microscopes, an Olympus SZX12 and an Olympus SZ61, were used. Images of the bird remains were obtained using Olympus software associated with the binocular microscopes: *Matrox Inspector* and *LCmicro*.

2.2 Taxonomy

A systematic analysis of the avian fossils was undertaken. The nomenclature of the general anatomy follows Baumel (1993); the nomenclature and taxonomy of the passerine humerus follow Jánossy (1983). The reference collections were from the GA, Paleontology Department of the Universidad de Zaragoza, Università Degli Studi di Ferrara, Dipartimento di Studi Umanistici and the Centro de Recuperación de Fauna Silvestre de La Alfranca (CIAMA).

2.3 Taphonomy

To focus the taphonomic approach we did a preliminary study of the remains. Only 12% of the remains showed digestion marks. That allows us to discard carnivores as the principal accumulation agents (Andrews 1990) and study birds of prey as principal accumulators. Though, the high presence of carnivores in the assemblage (Sauqué, Galán, et al. 2014) points that they could act as secondary accumulators in some moments.

Also the effect of trampling on the bones has to be taken into account. It can have a destructive effect on the microvertebrate remains (Andrews 1990), specially on the fragile bird bones. The relative abundance of avian remains in the site assemblage (approximately 10% of the microvertebrate assemblage) prompts that trampling was not an important taphonomic agent; however, it could occur in the moments when the cave was occupied.

Methodologies for taphonomic analysis have been developed by several authors for the study of birds as agents of accumulation in Quaternary sites (Andrews 1990; Laroulandie 2002a; Bocheński 2005; Bocheński, Tomek, Tornberg, et al. 2009). These methodologies were developed for large-bird remains, within large samples. In the present paper, these modes of analysis have been applied to the samples acquired by sieving-screening. The aim of these analyses is to discriminate whether or not the bird remains correspond to eaten prey, and whether they were eaten by diurnal or nocturnal birds of prey. The small size of the sample has hampered the application of this methodology. There are other, different methodologies for studying the origin of accumulations (Bocheński 2005; Bocheński, Tomek, Tornberg, et al. 2009), but the nature of the sample did not allow them to be applied.

Consequently, the results should be taken as a tentative approach to the mechanism of accumulation of the small-bird fossils.

2.3.1 Pellets vs. uneaten remains

To discriminate whether the remains correspond to eaten or uneaten prey, we studied the presence of signs of biting or digestion in the fossils. These criteria involve scanning the fossil-bone surface for bite marks (Andrews 1990) and punctures (Bocheński, Tomek, Tornberg, et al. 2009; Bocheński, Tomek, Wilczyński, et al. 2009; Bennàsar 2010; Bennàsar et al. 2014). The other analysis undertaken with this objective in mind focused on the relation between the amount of wing elements and leg elements, as described by Bocheński (2005). According to the author, this ratio varies according to the type of feeding characteristic of the bird of prey. The ratio is calculated

as follows:

$$\frac{\sum(\text{humerus} + \text{ulnae} + \text{carpometacarpus})}{\sum(\text{femurs} + \text{tibiotarsus} + \text{tarsometatarsus})}$$

The result is represented as a proportion. High values for wing elements in relation to leg elements suggest uneaten remains. In pellets, the proportion approaches 1:1. The result obtained was compared with the data presented by Bocheński (2005).

2.3.2 Diurnal vs. nocturnal birds of prey

To discriminate whether the agent of the accumulation was a diurnal or nocturnal bird of prey, and to infer what kind of bird of prey produced the assemblage (according to the three groups described by Bocheński 2005), two types of analysis were undertaken. First we analysed the degree of fracturing, using the criteria proposed by Bocheński (2005), which relates to the ratio between complete and fractured elements. The highest proportion of broken bones (more than 70%) is produced by type 1, i.e. diurnal birds of prey that produce pellets. Type 2 is the intermediate group, with values for complete bones of between 30% and 60%. This corresponds to nocturnal birds of prey (owls), which eat a part of the prey, producing pellets and leave the rest uneaten. The third group produces the highest values for complete bones, usually above 60%. This corresponds to diurnal birds of prey that leave the food remains uneaten, and to owls producing pellets.

We also used the ratio between proximal and distal elements proposed in the same paper. This ratio is as follows:

$$\frac{\sum(\text{scapula} + \text{coracoids} + \text{humerus} + \text{femurs} + \text{tibiotarsus})}{\sum(\text{ulnas} + \text{radius} + \text{carpusmetacarpus} + \text{tarsusmetatarsus})}$$

The result obtained was represented as a proportion and compared with the data presented by Bocheński (2005).

2.4 Paleoenvironmental reconstruction

As birds of the late Quaternary have living representatives, in the present paper we have used the mutual climatic range method (in Blain et al. 2009) to infer the paleoenvironment. This consists of a study of the current distribution area of each identified taxon, ascertaining the regions in which these areas overlap. These overlapping regions define the potential areas where the assemblage could occur now. An analysis of the climatic conditions in these areas reflects the climatic conditions that would have prevailed when the accumulation of the avian remains was taking place. The data for the present distribution of the

taxa were taken from Araújo et al. (2011). The climatic data for the overlapping areas were taken from Ninyerola et al. (2005).

The current habitats occupied by each taxon in the fossil association were also analysed and compared.

3. Results and discussion

3.1 Taxonomy

Sixty-seven avian fossils were recovered in the Aguilón P-7 cave site. Most of the fossils have only been identified to the family level as Passeridae due to their poor conservation and the lack of diagnostic elements (Table 1).

Class AVES Linnaeus, 1758

Order GALLIFORMES Temminck, 1820

Galliformes indet

Material: tarsometatarsus, proximal end (MPZ 2014/357)

Description: fragmented proximal end of a tarsometatarsus. The medial cotyle and the lateral cotyle are preserved. These are separated by a pronounced and blunt eminentia intercotylaris (Figure 3(g)).

Remarks: gallinaceous birds are essentially terrestrial birds and are not very nimble for flight. They appear throughout Europe (Svensson et al. 2010).

Family Phasianidae Horsfield, 1821

Genus *Lagopus* Brisson, 1809

Lagopus sp

Material: Notarium (MPZ 2014/386)

Description: the bone is incomplete due to fragmentation. The crista dorsalis is fragmented, and the distal part is absent. It is 4 cm in length, and 2 cm in width. The size of the bone rules out smaller galliform genera such as *Perdix* or *Alectoris*. The bone shows two foramina in the crista ventralis (Figure 3(b)). This character allows the bone to be assigned to the ptarmigan, *Lagopus*, as opposed to fowl (*Gallus gallus*), which present only one foramen (Figure 3(a)).

Remarks: ptarmigans need specific cold weather conditions to inhabit an ecosystem; that is to say, they are climate indicator species (Sánchez-Marco 2004). At present, the distribution of species of *Lagopus* is mainly limited to circumpolar areas (Holder and Montgomerie 1993), outside the Mediterranean region (Cramp 1998). However, there are some redoubts in the highest areas of the Pyrenees (*Lagopus muta pyrenaica*) and the Alps (*Lagopus muta helvetica*) (Svensson et al. 2010) where they currently inhabit (Figure 5(a)), and it is known that *Lagopus* was a common genus in the Upper Pleistocene of Spain (Tyrberg 1998).

Order ACCIPITRIFORMES Vieillot, 1816

Family Accipitridae Vigors, 1824

Genus *Aquila* Brisson, 1760

Aquila chrysaetos Linnaeus, 1758

Material: unguis phalanx (MPZ 2014/387)

Description: sharp phalanx, almost complete. The surface of the phalanx is smooth, with the sulcus neurovascularis absent (Figure 3(d)). The articular joint is separated from the tubercle by a ridge. The section of the phalanx is trapezoidal in shape.

Unlike the unguis phalanges of *Aquila chrysaetos*, the phalanges of *Gyps fulvus* have a porous surface. The phalanges unguis of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) have a smoother articular tubercle (Figure 3(e)).

Remarks: the golden eagle is a typical bird of prey in mountainous regions and montane forests, although it also hunts in open areas (McGrady 1997; Watson 1997). At present its distribution covers the entire Iberian Peninsula (Figure 5(b)), and it is common in the rest of Europe as well, even in circumpolar zones (Svensson et al. 2010).

Order ACCIPITRIFORMES Vieillot, 1816

Family Accipitridae Vigors, 1824

Genus *Gyps* Savigny, 1809

Gyps fulvus Hablizl, 1783

Material: 3 unguis phalanges (MPZ 2014/388, MPZ 2014/389, MPZ 2014/390). Cervical vertebra (MPZ 2014/391)

Description: these fossils show the typical features of bones of birds of prey. The phalanx unguis is very sharp and robust. The sulcus neurovascularis is absent, and the surface is porous. The articular joint is concave, and it only shows one side, facing the rear. The articular tubercle is less rounded than those from the genus *Aquila* (Figure 3(f)).

The cervical vertebra is almost complete. Only one ansa costotransversaria is missing. The foramina transversaria are practically the same size as the foramen vertebrae. They are oval in shape. The sulcus caroticus is broad, and the processus caroticus is not very developed. This has a robust arcus vertebrae, and an ansa costotransversaria with substantial lateral development.

The zygapophysis cranialis (prezygapophysis) is wide, and the shape is elongated parallel to the vertebra. The zygapophysis caudales (postzygapophysis) extends towards the dorsal side, and so the lacuna interzygapophysis has a sharp V shape (Figure 3(c)).

The size of the vertebra allows other scavengers, such as the cinereous vulture (*Aegypius monachus*), the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*), to be ruled out.

Table 1. Avian fossil remains from Aguilón P-7 site.

Sample	Element	Taxa
MPZ 2014/386	Notarium	<i>Lagopus</i> sp.
MPZ 2014/357	Tarsometatarsus, proximal end.	Galliformes indet.
MPZ 2014/387	Ungual phalanx	<i>Aquila chrysaetos</i>
MPZ 2014/391	Cervical vertebra.	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/388	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/389	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/390	Ungual phalanx	<i>Gyps fulvus</i>
MPZ 2014/349	Humerus, left proximal end	<i>Anthus</i> sp.
MPZ 2014/383	Humerus, right proximal end.	<i>Prunella modularis</i>
MPZ 2014/360	Coracoid, right.	<i>Sturnus</i> cf. <i>unicolor</i>
MPZ 2014/369	Right humerus.	<i>Sturnus</i> cf. <i>unicolor</i>
MPZ 2014/331	Ulna, distal end	<i>Corvus monedula</i>
MPZ 2014/330	Humerus, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/337	Humerus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/379	Humerus, proximal end.	Passeriformes indet.
MPZ 2014/326	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/332	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/338	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/339	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/353	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/354	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/370	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/372	Ulna, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/384	Ulna, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/348	Carpometacarpus, proximal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/336	Tarsometatarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/380	Tarsometatarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/327	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/347	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/385	Tibiotarsus, distal end	Passeriformes indet.
MPZ 2014/333	Right humerus	Aves indet.
MPZ 2014/340	Left humerus	Aves indet.
MPZ 2014/350	Humerus, right	Aves indet.
MPZ 2014/358	Humerus, right	Aves indet.
MPZ 2014/366	Ulna, diaphysis	Aves indet.
MPZ 2014/334	Radius	Aves indet.
MPZ 2014/359	Radius	Aves indet.
MPZ 2014/325	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/346	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/361	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/373	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/376	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/377	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/378	Carpometacarpus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/445	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/446	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/341	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/342	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/343	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/344	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/345	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/352	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/355	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/356	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/362	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/363	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/364	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/365	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/367	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/368	Ungual phalanx	Aves indet.

(Continued)

Table 1. – continued

Sample	Element	Taxa
MPZ 2014/374	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/375	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/381	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/382	Ungual phalanx	Aves indet.
MPZ 2014/335	Sternum	Aves indet.
MPZ 2014/351	Tibiotarsus, proximal end	Aves indet.
MPZ 2014/371	Tarsometatarsus, distal end	Aves indet.

Remarks: the griffon vulture is a scavenger bird typical of the Mediterranean region (Figure 5(c)). It nests in mountainous areas, cliffs and other areas hardly accessible to potential predators (Svensson et al. 2010). At present griffon vultures inhabit the ledges located near the entrance to the P-7 cave.

Order PASSERIFORMES Linnaeus, 1758

Family Motacillidae Horsfield, 1821

Genus *Anthus* Bechstein, 1805

Material: Humerus, left proximal end (MPZ 2014/349)

Description: the fossae (pneumoanconea and tricipitalis) are deep and confluent. They are not completely

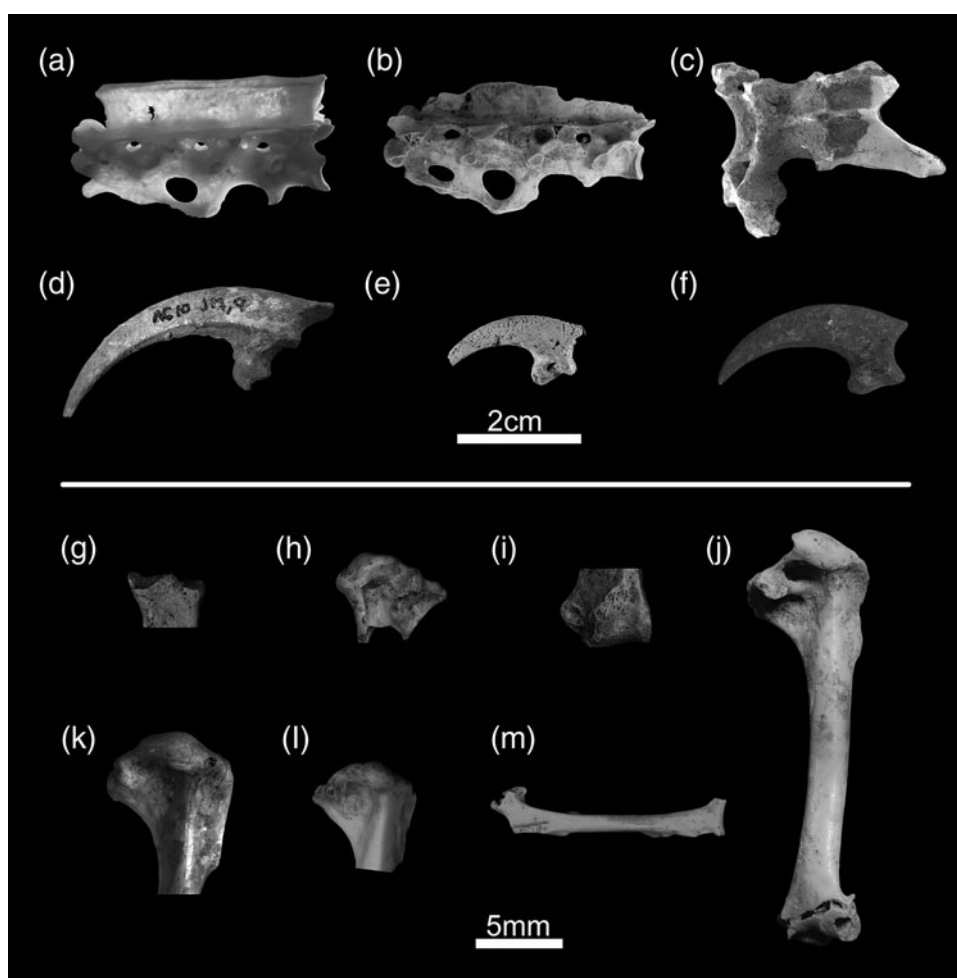


Figure 3. Fossil avian remains from AGP-7: (a) *Gallus gallus domesticus*, notarium (From Wedel 2009); (b) *Lagopus* sp., notarium (MPZ 2014/386); (c) *Gyps fulvus*, cervical vertebra (MPZ 2014/391); (d) *Aquila chrysaetos*, unguual phalanx (MPZ 2014/387); (e) *Haliaeetus albicilla*, unguual phalanx (from Morin et al. 2012); (f) *Gyps fulvus*, unguual phalanx (MPZ 2014/388); (g) Galliformes indet., tarsometatarsus, proximal end (MPZ 2014/357); (h) *Anthus* sp., left humerus (MPZ 2014/349); (i) *Corvus monedula*, left ulna, distal end (MPZ 2014/331); (j) *Sturnus* cf. *unicolor*, right humerus (MPZ 2014/383); (k) *Prunella collaris*, right humerus (recent, UNIFE collection, 376/1); (l) *Prunella modularis* right humerus, proximal end (MPZ 2014/383); (m) *Sturnus* cf. *unicolor*, right coracoid (MPZ 2014/360).

separated by the crus dorsale fossae, as described by Jánossy (1983). The fossae are broad and marked (Figure 3(h)). The incisura capitis is well developed. The crista deltopectoralis in *Motacilla* is shorter than in *Anthus*. The *Anthus spinoletta* humerus is very similar to that of *Anthus trivialis*, but the crista deltopectoralis in *Anthus spinoletta* is longer. In the fossil remain, the crista is incomplete, so we attribute the bone to *Anthus* sp.

Remarks: the pipits are typical of open areas with dispersed trees or woodlands alternating with open areas. They can appear at the edges of montane forests (Svensson et al. 2010).

Family Prunellidae Richmond, 1908

Genus *Prunella* Vieillot, 1816

Prunella modularis Linnaeus, 1758

Material: humerus, right proximal end (MPZ 2014/383)

Description: right proximal end of a humerus. The fossa tricipitalis and the fossa pneumoanconeae are not separated by the medial bar; they appear fully joined and deep (Figure 3(l)). The outer margin of the crus ventrale fossae is reduced, and the angle between the diaphysis and proximal epiphysis is wide, as described by Jánossy (1983). The crista pectoralis is short and dorsally not extended. The width of the proximal end allows this humerus to be assigned to *Prunella modularis* as opposed to *Prunella collaris* (Jánossy 1983) (Figure 3(k)).

Remarks: the dunnoek is a migratory bird, common in Europe. It used to breed in open woodlands and moorlands (Svensson et al. 2010).

Currently the dunnoek inhabits the north of the Iberian Peninsula all year long (Figure 5(d)). It also inhabits the south of the Iberian Peninsula during the winter (Svensson et al. 2010).

Family Sturnidae Rafinesque, 1815

Genus *Sturnus* Linnaeus, 1758

Sturnus cf. *unicolor* Linnaeus, 1758; Temmink, 1820

Material: humerus (MPZ 2014/369), coracoid (MPZ 2014/349)

Description: complete right coracoid, slender, with a well-developed sternal articular joint. The facies articularis humeralis has a groove, which is marked at the distal end (Figure 3(m)).

The right humerus appears to be almost complete. The fossae pneumotricipitalis are deep and are separated by the crus dorsale fossae (Figure 3(j)). The crista deltaica pectorale is short and small. The sulcus scapula tricipitalis and fossa olecrani are well defined. The two fossae that are well separated by the crus dorsale fossae is a distinctive feature of the genus *Sturnus*.

Remarks: the spotless starling is a gregarious bird, typical in open woodlands and cliffs. At present it is an abundant species in the Iberian Peninsula (Figure 5(e)), but it is scarce in the north of Europe (Svensson et al. 2010). *Sturnus vulgaris* (common starling) and *Sturnus unicolor* (spotless starling) are very similar. These two species separated less than 1 Ma, and hybridisation is currently habitual (Zuccon et al. 2008).

Family Corvidae Vigors, 1825

Genus *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus monedula Linnaeus, 1758

Material: ulna, left distal end (MPZ 2014/331)

Description: distal epiphysis of a left ulna. The tuberculum carpale is rounded. There is no bulge in the caudal side of the dorsal condyles, as described by Tomek and Bocheński (2000). The incisura tendinosa is not well marked. (Figure 3(i)).

Remarks: the western jackdaw nests in deciduous forest, marine cliffs or low mountains. It currently inhabits central and southern Europe all year long and also northern areas in summer (Figure 5(f)).

3.2 Taphonomy

Most of the recovered fossil bones belong to the appendicular skeleton. In order of abundance, the items found are: unguis phalanx, ulnae, humerus, carpometacarpus, tibiotarsus, coracoid, radius, tarsometatarsus, femur, sternum, scapula, notarium and vertebra (Table 1).

The remains were also analysed in order to find anthropogenic marks similar to those described by Morin et al. (2012) and by Romandini et al. (2014). Some anthropogenic manipulation marks appear in the macro mammal remains of the site (Sauqué, Galán, et al. 2014), nevertheless, no anthropogenic mark were discovered in the avian fossils of AGP-7.

3.2.1 Pellets vs. uneaten remains

Analysis of the surface of the bird remains revealed the presence of both digestion marks and punctures (Figure 4(c)). However, neither is abundant or dominant (only 7% of the remains show punctures, and 12% shows digestion marks). The presence of this kind of marks does not allow inferring if there is a dominance of pellets or uneaten remains because the punctures can also appear in pellets (Lloveras et al. 2014).

On the other hand, the ratio of the wing and leg elements shows a clear predominance of wing elements (Figure 4(a)). According to Bocheński (2005), this

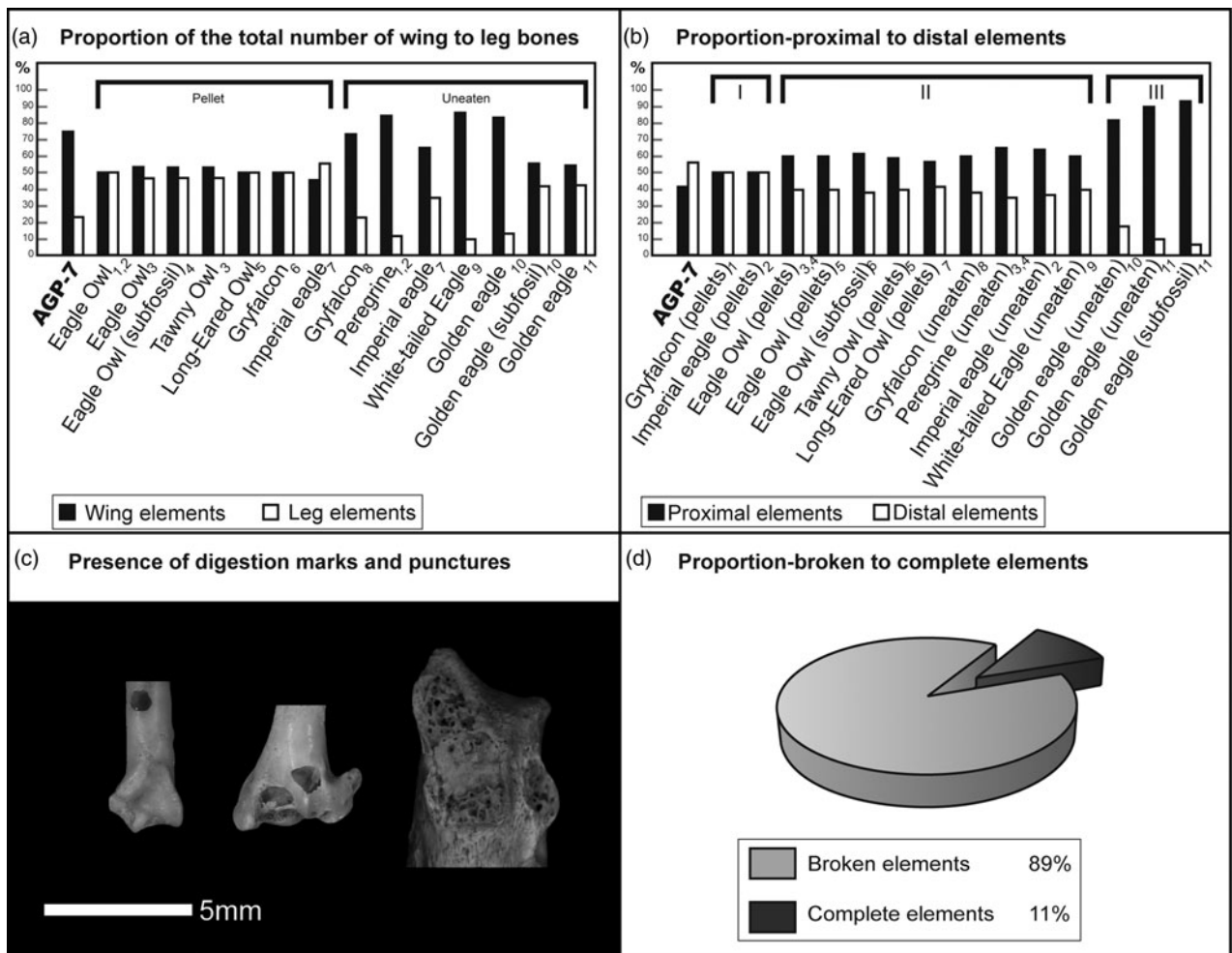


Figure 4. Results of the taphonomic analysis: (a) Proportion of the total number of wing to leg bones (1 – Laroulandie 2000; 2 – Laroulandie 2002b, 3 – Bocheński et al. 1993; 4 – Bocheński and Nekrasov 2001; 5 – Bocheński and Tomek 1994; 6 – Bocheński et al. 1998; 7 – Bocheński et al. 1999; 8 – Bocheński and Tornberg 2003; 9 – Mlíkovský 1996; 10 – Bramwell et al. 1987; 11 – Bocheński et al. 1999). (b) Proportion of proximal versus distal elements (1 – Bocheński et al. 1998; 2 – Bocheński and Tomek 1997; 3 – Laroulandie 2000; 4 – Laroulandie 2002b; 5 – Bocheński et al. 1993; 6 – Bocheński and Nekrasov 2001; 7 – Bocheński and Tomek 1994; 8 – Bocheński and Tornberg 2003; 9 – Mlíkovský 1996; 10 – Bocheński et al. 1999; 11 – Bramwell et al. 1987). (c) Presence of punctures and digestion marks. From left to right: left ulna, distal end (MPZ 2014/338), left humerus, distal end (MPZ 2014/337), with puncture marks and carpometacarpus, proximal end (MPZ 2014/325) with digestion marks. (d) Proportion of broken versus complete elements, based on Table 1. 4(a),(b) extracted from Bocheński 2005.

suggests a greater proportion of uneaten remains in the assemblage.

3.2.2 Diurnal vs. nocturnal birds of prey

Study of the degree of fracture of the remains shows a greater proportion of broken elements (Figure 4(d)). Only one of the long bones present in the sample appears to be complete. According to the analysis of Bocheński (2005), this suggests that the fossils are pellets or uneaten food remains of diurnal birds of prey or owls. However, the high degree of fracture could also be due to the trampling effect of the carnivores (or hominids) who occupied the cave.

The ratio between proximal and distal elements approaches 1:1, with a slight predominance of distal elements (Figure 4(b)). Type 1 birds of prey tend to produce a 1:1 proportion. According to Bocheński (2005), however, no type of bird of prey shows a predominance of distal elements; types 2 and 3 both show a dominance of proximal elements. The result from AGP-7 may be due to the small size of the sample.

These results suggest a type 1 bird of prey. Nevertheless, the analyses used were created for studying abundant samples of large-bird remains, and in this paper we have applied them to a limited sample of small birds. Thus, the results should be taken as an approximation.

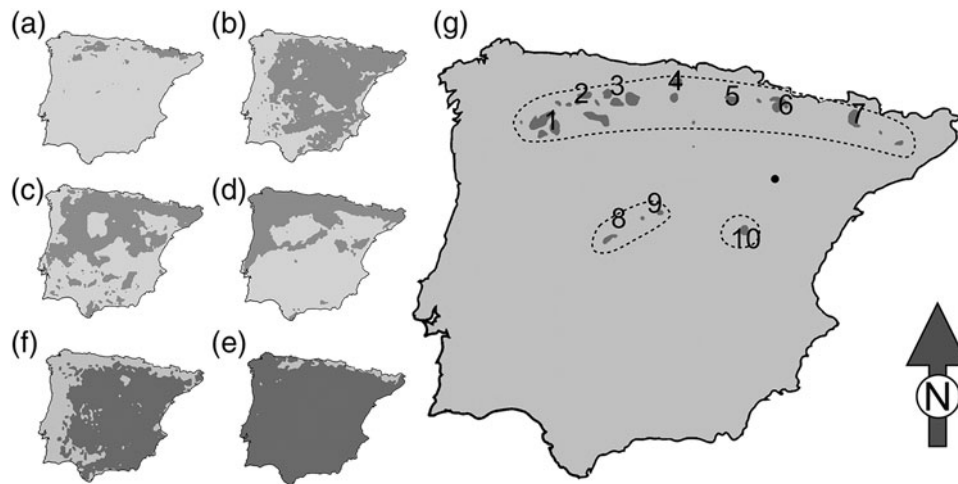


Figure 5. Paleoenvironmental reconstruction, results of the application of the mutual climatic range method. (a) *Lagopus muta*; (b) *Aquila chrysaetos*; (c) *Gyps fulvus*; (d) *Prunella modularis*; (e) *Sturnus unicolor*; (f) *Corvus monedula*; (g) overlapping area: the black dot shows the location of the AGP-7 site. Numbers show the location of the points used in the Paleoenvironmental reconstruction (data in Table 2): 1 – Truchas; 2 – Soto y Amió; 3 - Boca de Huérgano; 4 – Merindad de Montijo; 5 – Sierra Urbasa; 6 – Jaca; 7 – Sort; 8 – Mijares; 9 – Navacerrada; 10 – Cuenca. Data from Araújo et al. 2011.

3.3 Paleoenvironmental reconstruction

The results from the mutual climatic range analysis show that the potential area where all the identified taxa currently live corresponds to an area now located near the Atlantic coast (Figure 5), in the north of the Iberian Peninsula. The area obtained does not include the location of the Aguilón P-7 site (Figure 5(g)), which is located inland and to the southeast of the area, in a Mediterranean-influenced region. The current climate in Aguilón has an average temperature similar to the temperatures recorded at various points located within the potential area (Table 2). However, the rainfall data differ; the potential area where all the taxa currently live has higher rainfall levels than those today in the town of Aguilón (Ninyerola et al. 2005).

Table 2. Temperatures and precipitation measured at points located in the potential overlapping area.

Locality	Rainfall (mm)	T_M (°C)	T_m (°C)	T (°C)
Aguilón	471	18.5	6.7	12.6
Truchas	837	14	2	8
Soto y Amió	796	14	8	8
Boca de Huérgano	1497	14	3	9
Merindad de Montija	1187	16	5	10
Sierra Urbasa	1185	15	4	10
Jaca	820	16	3	10
Sort	651	15	3	9
Mijares	1203	20	7	14
Navacerrada	1326	9.9	2.9	6.4
Cuenca	688	15	1	8

Note: T_M (°C): maximum temperature; T_m (°C): minimum temperature; T (°C): medium temperature. Situation of the points in Figure 5. Data from Ninyerola et al. (2005).

As far as the environment is concerned, the golden eagle (*Aquila chrysaetos*) is typical of mountainous regions and montane forests. Currently it covers the entire Iberian Peninsula and is common in the rest of Europe as well, indeed even in circumpolar zones. The pipits (*Anthus* sp.) and the dunnock (*Prunella modularis*) also appear in montane areas and open areas and woodlands. The griffon vulture (*Gyps fulvus*) inhabits the Mediterranean region, and nests in mountainous areas. The only exception is the ptarmigan (*Lagopus* sp.). This grouse dwells only in circumpolar or high mountain areas.

The fossil mammals from Aguilón P-7 show highly diverse habitat preferences, including forests, transitional areas, open land and rocky areas. These mammal taxa are mostly adapted to a temperate climate. The dominant small mammal in the assemblage is *Iberomys cabreræ*, an endemism adapted to Mediterranean conditions and evergreen meadows (López-García and Cuenca-Bescós 2012; Cuenca-Bescós et al. 2014) other small mammals show different preferences. *Apodemus* sp. is adapted to woodland, and *Chionomys nivalis* is adapted to rocky areas. This suggests a mixed landscape, as is suggested by the avian assemblage. The chiropters suggest the same environment, but the meadow habitat is under-represented in comparison with the rest of the mammal faunas (Galán et al. 2015).

It is important to note the presence of two cool-climate taxa in the assemblage: *Chionomys nivalis* (Palomo et al. 2007) and *Lagopus* sp. (Martí and del Moral 2003). However, these taxa have a very low presence in the total assemblage. Three large-mammal taxa are linked to an oceanic climate: *Rupicapra pyrenaica*, *Canis lupus* and

Ursus arctos (Palomo et al. 2007). Two large-mammal taxa currently have a tropical distribution: *Crocota crocuta* and *Panthera pardus* (Hayward et al. 2006). Nevertheless, these data must be treated with caution because some authors have pointed out that *Crocota crocuta* has had climatically favourable conditions in the Iberian Peninsula for the last 120,000 years (Varela et al. 2010), and *Panthera pardus* is found in virtually all habitats (except very dry ones) (Kingdon 1977; Turner and Antón 1997; Sauqué and Cuenca-Bescós 2013).

Marine Isotope Stage 3 was a period in which a number of rapid climate changes took place (D'Errico and Sánchez Goñi 2003; Long and Stoy 2013). These rapid climate variations during the Pleistocene conditioned the existence of communities without present-day equivalent (López-García et al. 2010; Sauqué, García-González, et al. 2014; Sauqué, Rabal-Garcés, et al. 2014). The Aguilón P-7 assemblage is an example of such mixed communities. The presence of cool-climate taxa (*Chionomys* and *Lagopus*) probably represents a relict distribution of these taxa after a transition from a cold to a warmer climate. This phenomenon has been documented by López-García et al. (2010) at the Cova Colomera site.

Taking into account all these data, our proposal based on a study of the avian assemblage is that the Aguilón P-7 area was composed of forest and meadowland, with rocky areas present as well. The prevalent climate was more ocean-influenced than at present in the same area, with a water supply enough to maintain vegetative cover and a wetter climate.

4. Conclusions

This first study of the avian assemblage from the Aguilón P-7 site has enabled nine taxa to be identified: Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus* sp., *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor* and *Corvus monedula*. A taphonomic analysis, which sought to infer the mechanism of accumulation of the small-avian remains, suggests a diurnal bird of prey producing pellets as the principal agent in question. However, the effects of trampling or carnivore action as secondary agent could have also affected the sample in lesser extent. Given the nature of the sample, which is small, these results should be taken as tentative.

All the avian taxa identified are currently present in the Iberian Peninsula, but the avian assemblage is typical of regions with an oceanic climate rather than the Mediterranean climate prevalent today in Aguilón. The paleoenvironmental reconstruction inferred from the avian assemblage agrees with that obtained by studies of the rest of the fauna. The area around the AGP-7 cave was composed of an alternation of forest and meadowland, with rocky areas present and a high water supply. The climate conditions were ocean-influenced. The presence of cool-climate taxa

can be explained as a relict distribution of these animals after a transition from a cold to a warm climate.

Acknowledgements

Arturo Hernandez discovered AGP-7, and the CEA undertook the topography of the cave. We would like to thank the excavation and sieving-screening team (Juan Rofes, Raquel Rabal-Garcés, Diana Ramón and Jorge Ruiz). We would also like to thank the staff of the CIAMA for their help during the taxonomic analysis. Thanks to Rupert Glasgow for revising the English grammar. Thanks to the three anonymous reviewers; their corrections, suggestions and comments really improved this work.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work is a contribution to the project 'Grupos Consolidados H54' of the Gobierno de Aragón and the European Social Fund. This work has also been partially supported by MICINN project [grant number CGL2009-12703-C03-03], [grant number CGL2012-38434-C03-01] and the Fundación Ancestros. J. Galán and C. Núñez-Lahuerta are recipients of a Ph.D. fellowship from the Gobierno de Aragón.

References

- Alcover JA. 1989. Les aus fòssils de la Cova de Ca na Reia. *Endins*. 14–15:95–100.
- Alcover JA. 2001. Nous Avenços en el coneixement dels Ocells fòssils de les Balears. *Anuari Ornitològic de les Balears*. 16:3–13.
- Alcover JA, McMin M. 1995. Fossil birds from the Canary Islands. *Cour Forsch-Inst Senckenberg*. 181:207–213.
- Andrews P. 1990. Owls, caves and fossils: Predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. London: University of Chicago Press.
- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R. 2011. Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación al Cambio Climático de la Biodiversidad Española. 2 Fauna de Vertebrados. Madrid: Dirección general de medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino.
- Baumel JJ. 1993. *Nomina Anatomica Avium* [Handbook of avian anatomy]. 23. Cambridge, MA: Publications of the Nuttall Ornithological.
- Bennàsar ML, Cáceres I, Cuenca-Bescós G, Huguet R, Blain HA, Rofes J. 2014. Exceptional biting capacities of the Early Pleistocene fossil shrew *Beremedia fissidens* (Soricidae, Eulipotyphla, Mammalia): new taphonomic evidence. *Hist Biol*. doi:<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2014.918611>
- Bennàsar ML. 2010. *Taonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina* [Ph.D. thesis]. [Tarragona, Spain]: Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili. 535 p.
- Blain HA, Bailon S, Cuenca-Bescós G, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2009. Long-term climate record inferred from Early-Middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina cave, Atapuerca, Spain. *J Hum Evol*. 56(1): 55–65. doi:[10.1016/j.jhevol.2008.08.020](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.08.020).
- Blasco R, Fernández Peris J. 2012. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *C R Palevol*. 11(4):265–282. doi:[10.1016/j.crpv.2012.01.003](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2012.01.003).

- Bocheński ZM. 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: Terry O'Connor biosphere to lithosphere. 9th ICAZ Conference; Durham. Oxford: Oxbow Books p. 31–45.
- Bocheński ZM. 2007. The Middle Pleistocene avifauna from Pinilla del Valle (Spain). *Geobios*. 40(1):31–37. doi:10.1016/j.geobios.2005.06.006.
- Bocheński ZM, Boev Z, Mitev I, Tomek T. 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) an their taphonomic implications. *Acta Zool Cracov*. 36(2):313–328.
- Bocheński ZM, Huhtala K, Jussila P, Pulliainen E, Tornberg R, Tunkkari PS. 1998. Damage to bird bones in pellet of gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci*. 25(5):425–433. doi:10.1006/jasc.1997.0213.
- Bocheński ZM, Huhtala K, Sulkava S, Tornberg R. 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the golden eagle *Aquila Chrysaetos*. *Archaeofauna*. 8:31–39.
- Bocheński ZM, Nekrasov AE. 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zool Cracov*. 37(1):177–190.
- Bocheński ZM, Tomek T. 1994. Pattern of bird fragmentation in pellets of the Long Eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zool Cracov*. 37(1):177–190.
- Bocheński ZM, Tomek T. 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. In D. Serjeantson (ed.) Subsistence and symbol: papers from the ICAZ Bird Working Group Meeting, 1995. *Int J Osteoarchaeol*. 7(4):372–387.
- Bocheński ZM, Tomek T, Tornberg R, Wertz K. 2009. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the White-Tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *J Archaeol Sci*. 36(1):122–129. doi:10.1016/j.jas.2008.07.018.
- Bocheński ZM, Tomek T, Wilczyński J, Svoboda J, Wertz K, Wojtal P. 2009. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *J Archaeol Sci*. 36(12):2655–2665. doi:10.1016/j.jas.2009.08.002.
- Bocheński ZM, Tornberg R. 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci*. 30(12):1665–1671. doi:10.1016/S0305-4403(03)00069-4.
- Boev Z. 2000. The presence of *Apus baranensis* Jánossy, 1977, (Aves: Apodidae) in the Late Pliocene of Bulgaria. *Acta Zool Bulg*. 52(2):43–52.
- Boev Z. 2009. Avian remains from Early Chalcolithic settlement in Burgas (SE Bulgaria). *Acta Zool Bulg*. 61(2):157–160.
- Bramwell D, Yalden DW, Yalden PE. 1987. Black grouse as the prey of the Golden Eagle at an archaeological site. *J Archaeol Sci*. 14(2):195–200. doi:10.1016/0305-4403(87)90006-9.
- Bronk Ramsey C, Highman T, Bowles A, Hedges R. 2004. Improvements to the pretreatment of bone at Oxford. *Radiocarbon*. 46-1:155–163.
- Bronk Ramsey C, Highman T, Leach P. 2004. Towards high-precision AMS: progress and limitations. *Radiocarbon*. 46-1:17–24.
- Castaños J, Castaños P, Martín-Bueno M. 2006. Estudio arqueozoológico de la fauna de Bilbilis (Zaragoza). *Saldvie*. 6:29–57.
- Cortés-Gracia AL, Casas-Sainz AM. 1996. On the transition from detachment folds to fault-propagation folds: example from the Aguilón anticline (Iberian Chain). *Geogaceta*. 19:7–10.
- Cramp S. 1998. The complete birds of the western Palearctic. Oxford: Oxford University Press. CD-Rom. Version 1.
- Cuenca-Bescós G, Martínez I, Mazo C, Sauqué V, Rabal-Garcés R, Gisbert M. 2011. Sondeos en la entrada de la Cueva P5, continuación de limpieza en la entrada de la Cueva P7 de Aguilón y labores de prospección paleontológica en el sistema kárstico del sector Muel, Jaulín, Aguilón y Mezalocha (Provincia de Zaragoza). *Inedit Report*. Gobierno de Aragón, Departamento de Educación, Cultura y Deporte, Servicio de Investigación y Difusión del Patrimonio Cultural, Dirección de Patrimonio Cultural, Universidad de Zaragoza, Universidad de Alcalá de Henares, Universidad Complutense, Fundación Ancestros. Expedientes: 089/2009 y 137/2010.
- Cuenca-Bescós G, Martínez I, Mazo C, Sauqué V, Ramón del Río D, Rabal-Garcés R, Canudo JI. 2010. Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del Sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España [New Quaternary fauna of the south of the Ebro River in Aguilón, Zaragoza, Spain]. In: Santos A, Mayoral E, Meléndez G, da Silva CM, Cachao M, editors. Ibérica en el centro de las relaciones atlántico-mediterráneas. III Congreso Ibérico de Paleontología. XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología; Lisboa. Zaragoza: Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza. Vol. 9, p. 106–108.
- Cuenca-Bescós G, López-García JM, Galindo-Pellicena M, García-Pereda R, Gisbert J, Rofes J, Ventura J. 2014. The Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from South Western Europe. *Integr Zool*. 9:481–497.
- d'Errico F, Sánchez Goñi MF. 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quat Sci Rev*. 22(8-9):769–788. doi:10.1016/S0277-3791(03)00009-X.
- Fernández-Jalvo Y. 1995. Small mammal taphonomy at La Trincheras de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 114:167–195.
- Galán J, Cuenca-Bescós G, López-García JM, Sauqué V, Núñez-Lahuerta C. 2015. Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *C R Palevol*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2014.12.003>.
- Gill F. 2007. Ornithology. New York: W.H. Freeman and Company.
- Gisbert M, Pastor M. 2009. Cuevas y Simas de la provincia de Zaragoza. Zaragoza: CEA.
- Guerra C, Bover P, Alcover JA. 2012. A new species of extinct little owl from the Pleistocene of Mallorca (Balearic Islands). *J Ornithol*. 153(2):347–354. doi:10.1007/s10336-011-0749-3.
- Hayward MW, Henschel P, O'Brien J, Hofmeyr M, Balme G, Kerley GIH. 2006. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *J Zool*. 270(2):298–313.
- Holder K, Montgomerie R. 1993. Rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). In: Poole A, Gill F, editors. The birds of North America. Washington (DC): Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and American Ornithologists' Union.
- Jánossy D. 1983. Humeri of Central European smaller Passeriformes. *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica*. 11:85–112.
- Kingdon J. 1977. East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Volume 3, part A: carnivores. London: Academic Press.
- Laroulandie V. 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège) [Thèse d'Université]. Bordeaux: Université de Bordeaux I.
- Laroulandie V. 2002a. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: Terry O'Connor biosphere to lithosphere. 9th ICAZ Conference; Durham; 25–30.
- Laroulandie V. 2002b. Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological. In: Bocheński ZM, Bocheński Z, Stewart JR, editors. Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland; 2001 Sep 11–15. *Acta Zool Cracov* 45 (special issue). p. 331–339.
- Lloveras L, Thomas R, Lourenço R, Caro J, Dias A. 2014. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *J Archaeol Sci*. 49:455–471. doi:10.1016/j.jas.2014.06.005.
- Long JA, Stoy PC. 2013. Quantifying the periodicity of Heinrich and Dansgaard-Oeschger events during marine oxygen isotope stage 3. *Quat Res*. 79(3):413–423. doi:10.1016/j.yqres.2013.02.003.
- López-García JM, Blain HA, Allué E, Bañuls S, Bargalló A, Martín P, Morales JI, Pedro M, Rodríguez A, Solé A. 2010. First fossil evidence of an 'interglacial refugium' in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften*. 97(8):753–761.
- López-García JM, Cuenca-Bescós G. 2012. Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas.) from the Late Pleistocene to the Holocene. *Spanish J Paleontol*. 27(2):117–124.
- Luzón A, Pérez A, Soriano MA, Pocióvi A. 2008. Sedimentary record of Pleistocene paleodoline evolution in the Ebro basin (NE Spain). *Sediment Geol*. 205:1–13.
- Martí R, Del Moral JC. 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Sociedad Española de Ornithología.

- McGrady M. 1997. *Aquila chrysaetos*, Golden Eagle. Birds Western Palearctic Update. 1:99–114.
- Mlíkovský J. 1996. New data on the food of the White-Tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, lake Baikal. Buteo. 8:115–118.
- Monroe Jr, BL, Sibley CG. 1993. A world checklist of birds. New Haven, CT: Yale University press.
- Morin E, Laroulandie V, Smith FH. 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. PLoS ONE. 7(3):e32856. doi:10.1371/journal.pone.0032856.
- Ninyerola M, Pons X, Roure JM. 2005. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Bellaterra: Universidad Autónoma de Barcelona. ISBN 932860-8-7.
- Ortega AI, Benito-Calvo A, Pérez-González A, Martín-Merino MA, Pérez-Martínez R, Parés JM, Aramburu A, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. Geomorphology. 196:122–137. doi:10.1016/j.geomorph.2012.05.031.
- Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, editors. 2007. Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Madrid: Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMY.
- Pavia M. 2001. The Middle Pleistocene fossil avifauna from the 'Elephas mnaidriensis Faunal Complex' of Sicily (Italy): preliminary results. In: Cavaretta G, Gioia P, Mussi M, Palombo MR, editors. The World of Elephants-International Congress, Consiglio Nazionale per le Ricerche; Rome. p. 497–501.
- Romandini M, Peresani M, Laroulandie V, Metz L, Pastoors A, Vaquero M, Slimak L, Petraglia MD. 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. PLoS ONE. 9(7):e101278. doi:10.1371/journal.pone.0101278.
- Sánchez-Goñi MF, d'Errico F. 2005. La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000-10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos Paleolíticos. Museo de Altamira, Monografías 20, 115–129.
- Sánchez-Marco A. 1987. Aves fósiles de Atapuerca. In: El Hombre Fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca I. Junta de Castilla y León; p. 67–74.
- Sánchez-Marco A. 1989. Huéscar-1 (Granada, España): Avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía. In: Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario. Museo Nacional de Ciencias Naturales; p. 175–182.
- Sánchez-Marco A. 2002. Aves fósiles de la Península Ibérica. Quercus. 191:27–41.
- Sánchez-Marco A. 2004. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. Ardeola. 51(1):91–132.
- Sauqué V, Cuenca-Bescós G. 2013. The Iberian Peninsula, the last refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the Upper Pleistocene. Quaternaire. 24:35–48.
- Sauqué V, Galán J, Núñez-Lahuerta C, Sola-Almagro C, Rabal-Garcés R, Martínez I, Mazo C, Cuenca-Bescós G. 2014. Neandertales en el Pleistoceno Superior del Valle del Ebro, paleoambiente y evidencias tafonómicas en Aguilón P-7. Teruel: Fundamental.
- Sauqué V, García-González R, Cuenca-Bescós G. 2014. A Late Pleistocene (MIS3) ungulate mammal assemblage (Los Rincones, Zaragoza, Spain) in the Eurosiberian-Mediterranean boundary. Hist Biol. doi:10.1080/08912963.2014.945926.
- Sauqué V, Rabal-Garcés R, Sola-Almagro C, Cuenca-Bescós G. 2014. Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo Massif (Zaragoza, NE Spain). PLoS ONE. 9(3):e92144.
- Svensson L, Mullarney K, Zetterström D. 2010. Guía de aves: España, Europa y región mediterránea. Barcelona: Ediciones Omega.
- Tomek T, Bocheński ZM. 2000. The comparative osteology of European corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Krakow: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences.
- Turner A, Antón M. 1997. The big cats and their fossil relatives: an illustrated guide to their evolution and natural history. New York: Columbia University Press.
- Tyrberg T. 1998. Pleistocene birds of the Palearctic: a catalogue. Cambridge (MA): Publications of the Nuttall Ornithological Club.
- Varela S, Lobo JM, Rodríguez J. 2010. Influencia de los cambios climáticos en la extinción de la hiena manchada (*Crocuta crocuta* Erxleben 1777) en la Península Ibérica. Zona Arqueológica. 14:179–182.
- Watson J. 1997. The Golden Eagle. London: T & AD Poyser.
- Wedel MJ. 2009. Evidence for bird-like air sacs in Saurischian dinosaurs. J Exp Zool. 311A(8):611–628. doi:10.1002/jez.513.
- Zuccon D, Pasquet E, Ericson PGP. 2008. Phylogenetic relationships among Palearctic-Oriental starlings and mynas (genera *Sturnus* and *Acridotheres*: Sturnidae). The Norwegian Academy of Science and Letters, Zoologica Scripta. 37(5):469–481. doi:10.1111/j.1463-6409.2008.00339.x.

ANEXO 2

Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016. **First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain).** Quaternary International 421, 12-22.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain)



Carmen Núñez-Lahuerta^{a,*}, Gloria Cuenca-Bescós^a, Rosa Huguet^{b, c, d}

^a Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, c. Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, Spain

^b IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/Marcellí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^c Àrea de Prehistoria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

^d Unit Associated to Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN), Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Available online 1 October 2015

Keywords:

Atapuerca
Early Pleistocene
Birds
Sima del Elefante

ABSTRACT

The sites of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) are renowned for providing a complete Quaternary record, both archaeological and paleontological. The record consists of cave filling sediments in a karst system, developed in carbonate rocks. The Sima del Elefante site is divided into three units, in accordance with its geological features: the lower red unit (TELRU) (Early Pleistocene), the middle white unit, and the upper red unit (TEURU) (Middle Pleistocene). In this work we present the first results of a study of the bird association from the lowest level of the TELRU, TE7. A first analysis of the avian remains from level TE7 shows sixteen avian taxa: Anseriformes indet., *Anas crecca*, *Haliaeetus albicilla*, Galliformes indet., *Coturnix coturnix*, Passeriformes indet., *Galerida cristata*, *Lullula arborea*, *Anthus campestris*, *Motacilla cinerea*, *Turdus pilaris/viscivorus*, *Turdus iliacus/merula/philomelos*, *Muscicapa* sp., *Corvus frugilegus*, *Corvus frugilegus/corone*, and *Corvus corax antecorax*. The present work represents the first paleontological record of *Motacilla cinerea* and *Corvus frugilegus*, and the first record in the Iberian Peninsula of *Anas crecca*, *Haliaeetus albicilla*, *Galerida cristata*, *Anthus campestris*, the genus *Muscicapa*, and *Corvus corax antecorax*. Unlike in other papers published on the Aves of Sima del Elefante, all the specimens studied were obtained by concentrating the sediment by a process of washing and sieving the sedimentary materials acquired from excavations of the site.

© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The sites of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) (Fig. 1a) are renowned for providing a complete Quaternary record, both archaeological and paleontological, which covers more than the last million years of the Earth's history (Carbonell et al., 1995, 2008; López-García et al., 2010; Arsuaga et al., 2014; Rodríguez et al., 2014). Among the sites that make up the Sierra de Atapuerca complex, there are some internationally known localities of the Middle and Early Pleistocene, such as Gran Dolina, Galería, Sima de los Huesos, and Sima del Elefante, which is the focus of the present paper.

The Atapuerca sites were exposed as a result of to the construction of a railway cutting (Trinchera) in the 19th century. The

sites are divided into two main cave systems (Fig. 1b): Trinchera, and the Cueva Mayor-Sima de los Huesos system (Ortega et al., 2013). The Sima de los Huesos site corresponds to the Trinchera localities, specifically to the Galería Baja system.

Thousands of vertebrate remains have been recovered in the Sima del Elefante site, including mammals, squamates, reptiles, amphibians and birds (Rosas et al., 2001, 2004, 2006; Blain et al., 2010; Cuenca-Bescós et al., 2010, 2013, 2015). Human remains and lithic industries have also appeared in Sima del Elefante, which corresponds to the first human occupation in western Europe (Carbonell et al., 2008; Cuenca-Bescós et al., 2013; Huguet et al., 2013; Lorenzo et al., 2015). These remains consist of an incomplete jawbone with some teeth and a phalanx, initially assigned to *Homo antecessor* (Carbonell et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2010), but in a comparative morphological study of the hominin mandible ATE9-1 published by Bermúdez de Castro et al. (2011) state that it is preferable not to include specimen ATE9-1 in any named taxon and refer to it instead as *Homo* sp. These human

* Corresponding author.

E-mail address: cnunez@unizar.es (C. Núñez-Lahuerta).

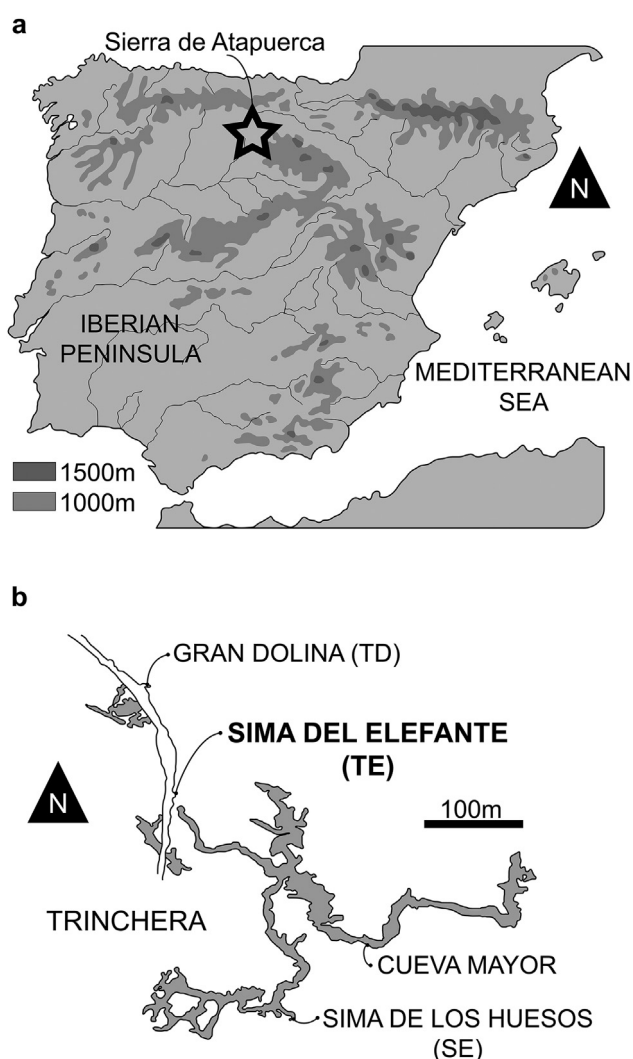


Fig. 1. Situation of the Atapuerca sites. a: geographical location of the Sierra de Atapuerca, in the north of the Iberian Peninsula. b: Map of the karstic system of the Atapuerca Hill, with the two main sets of localities (Trinchera and Cueva Mayor-Sima de los Huesos system). From Cuenca-Bescós et al. (2010).

remains have been dated as Early Pleistocene (approximately 1.2–1.1 Ma) (Carbonell et al., 2008).

Birds have been studied in Pleistocene sites as direct remains in the assemblages and also as major accumulators of small vertebrates (Andrews, 1990). They are the main agent involved in small-mammal accumulations, and also in bird accumulations (Fernández-Jalvo, 1995; Laroulandie, 2002; Bochenski, 2005; Laudet and Selva, 2005). Direct avian fossil remains have been studied (thanks to the osteological works of Eyton (1858), Milne-Edwards (1867), van Oort (1904) and Shufeldt (1909) among others) throughout Europe (Lambrecht, 1933; Mourer-Chauviré, 1975, 2004; Mourer-Chauviré and Weesie, 1986; Cassoli and Tagliacozzo, 1997; Döppes and Rabeder, 1997; Laroulandie, 2000; Boev, 2000b; Pavia, 2001; Gal, 2008; Bochenski et al., 2009; Domingues-Figueroa, 2010; Stewart, 2010; Bedetti and Pavia, 2013; Peresani et al., 2014) and throughout the world (Sagebiel, 2010; Wang et al., 2012; Lefèvre and Laroulandie, 2014; Val, 2016). In Spain, papers on the north of the Iberian Peninsula (Harlé, 1911; Villalta, 1964; Vilette, 1983; Altuna and Mariezkurrena, 1983; Eastham, 1984, 1985), and the works of

Alcover, Sánchez-Marco and Elorza, among others (Sánchez-Marco, 1986, 1989; Alcover et al., 1988; Alcover, 1989; Alcover and Florit, 1989; Elorza, 1990; Elorza and Sánchez-Marco, 1993; Alcover and McMinn, 1995) were the precursors to an abundance of investigations into the avian assemblages of Spain (Elorza, 2000; Hernández-Carrasquilla, 2001; Castaños et al., 2006; Bochenski, 2007; Carrion et al., 2008; Blasco and Fernández-Peris, 2009, 2012; Guerra et al., 2012; Huguet et al., 2013; Núñez-Lahuerta et al., 2015).

Previous investigations into the avian assemblages of Atapuerca have been undertaken by Sánchez-Marco (Sánchez-Marco, 1987, 1995, 1999a, 1999b). Sánchez-Marco studied the avian assemblages of the Sima del Elefante site from level TE9 to TE14, and published two lists of taxa. The first of these (Rosas et al., 2001) reported seven different taxa: *Anas* sp., *Haliaeetus albicilla*, *Falco* sp., Charadriiformes indet., *Columba livia*, *Carduelis chloris* and *Corvus antecorax*. In 2004, a new revised list was published by the same author (Sánchez-Marco, 2004), reporting seventeen avian taxa: *Anas* sp., *Haliaeetus albicilla*, *Falco* cf. *tinnunculus*, *Lagopus muta*, *Perdix palaeoperdix*, *Coturnix coturnix*, *Vanellus vanellus*, *Lymnocyrtus minimus*, *Columba livia/oenas*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus* spp., *Acanthis flammea*, *Carduelis carduelis*, *Carduelis chloris*, *Pyrhacorax pyrrhacorax*, *Corvus corax/fragilegus* and *Corvus antecorax*. The main objective of this work is to complete the list with new results from an analysis of the avian remains recovered by washing and sieving, which were excluded from the previous works.

2. Sima del Elefante site

The Sima del Elefante site is located in the Sierra de Atapuerca, 14 km east of Burgos, in the northwest of the Iberian Peninsula. The site is a cave that belongs to the Las Torcas karst system, developed in the Late Cretaceous marine limestone that outcrops in the Sierra de Atapuerca during the Neogene and Early Pleistocene (Ortega et al., 2013). The archaeological and paleontological record consists of the cave-filling sediments in the karst system.

2.1. Sima del Elefante sequence

The 25 m-thick Sima del Elefante sequence is divided into 16 stratigraphic units: from TE7 (the oldest, at the bottom of the sequence, the focus of the present work) to TE21 (Fig. 2b). These levels are divided into three sedimentary phases in accordance with their geological features: the lower red unit (TELRU), the middle white unit, and the upper red unit (TEURU) (Rosas et al., 2001, 2004, 2006; Carbonell et al., 2008; Blain et al., 2010; López-García et al., 2011; Cuenca-Bescós et al., 2013, 2015).

Level TE7, where the analyzed samples were recovered, is the oldest level of the lower red unit. The TELRU comprises levels TE7 to TE14, which are characterized by their red color and their paleontological richness (Cuenca-Bescós et al., 2013). The oldest human presence in Atapuerca is registered in this unit, specifically in level TE9 (Fig. 2a), comprising a hominin mandible and a phalanx; Mode 1 lithic tools and cut marks are also recorded in this level (Carbonell et al., 2008; Blasco et al., 2011; Huguet et al., 2013; Lorenzo et al., 2015).

The small-mammal assemblages of the TELRU display the same species composition from level TE7 to level TE14. In this work, we present the first results of a study of the bird association from the lowest level of the TELRU, TE7, which belongs to the *Allophaiomys lavocati* Biozone, dating to 1.5–1.1 Ma (Cuenca-Bescós et al., 2010, 2013, 2015).

The lower levels of Sima del Elefante were also dated using paleomagnetism and the radioactive decay of cosmogenic ^{26}Al and ^{10}Be . The reversed polarity from TE7 to TE16, and the inversion in

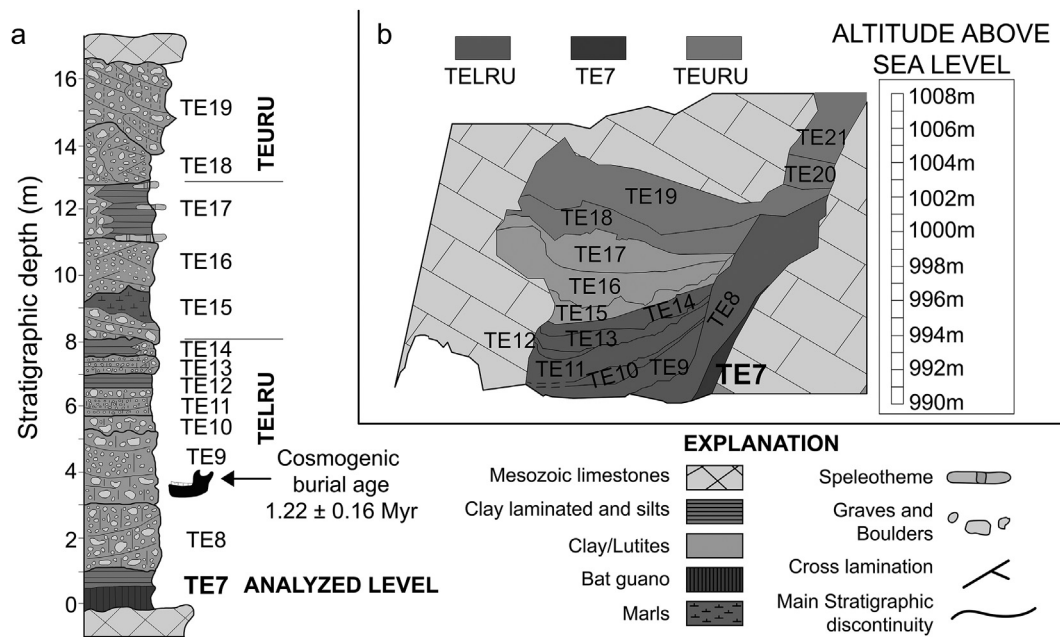


Fig. 2. Geological context. a: Synthetic column with the lithostratigraphic units of the northern section of the Sima del Elefante Site (Units TE20 to TE22 only outcrop in the southern section). b: Geological profile and lithostratigraphic units of the deposits of Sima del Elefante cave. From Cuenca-Bescós et al. (2010).

TE17, have been correlated with the Brunhes–Matuyama event, pointing to an age of >0.78 Ma for the lower levels (Parés et al., 2006). The cosmogenic analysis gave an age of 1.13 ± 0.18 Ma for TE7, and an age of 1.22 ± 0.16 Ma for TE9 (Carbonell et al., 2008). These ages are statistically consistent, and suggest a pre-Jaramillo age for the deposits; however, a post-Jaramillo age is also possible (Cuenca-Bescós et al., 2015).

3. Material and methods

This is the first study of the avian fossil remains from level TE7. All the fossil bird remains studied here were recovered after washing and sieving the sediment excavated during the field campaigns of the Atapuerca project. The washing and sieving processes take place simultaneously to the Atapuerca excavation campaign, and about 18 tons of sediments are processed each field campaign. This differs from the methodology employed in other works on the fossil birds of Sima del Elefante (Rosas et al., 2001; Sánchez-Marco, 2004) which revised the fossil remains directly unearthed during the excavation.

3.1. Field work

The samples from level TE7 were processed by water-screening techniques. These allow the fossil to be separated from the clay matrix by the action of a water motor pump that extracted water from the River Arlanzón as it passes through the town of Ibeas de Juarros. The water is allowed to drop over the samples, which are placed on a sieve platform so as to remove the matrix attached to the fossils. Superimposed 10.5 and 0.5 mm mesh screens are used in this process. The product obtained is a concentrate consisting of calcareous fragments from the cave walls, fossil remains of small vertebrates, and fragments of large vertebrates. The concentrates are packed and labeled by year, site, layer, square, and excavation depth.

The bird remains were recovered from the concentrate by picking out the avian fossils and separating them from the rest of the vertebrate fossils in the Paleontology Section of the Earth

Sciences Department of the University of Zaragoza. Then, the bird fossil samples were bagged, labeled maintaining the concentrate code, and stored with the rest of the concentrate. The labeled samples are housed in the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza. The laboratory work was accomplished in the laboratories of the University of Zaragoza.

3.2. Laboratory identification

The bird remains were separated from other groups using a stereo microscope in the laboratories of the University of Zaragoza. They were photographed with a digital camera attached to an Olympus trinocular SZ61 stereo microscope.

The systematic analysis was done using the general nomenclature following Baumel (1993), and Jánossy (1983) for the humerus nomenclature; the identification keys used are Jánossy (1983), Cohen and Serjeantson (1996), Gilbert et al. (1981), Kraft (1972), Tomek and Bochenski (2000, 2009), Bochenski and Tomek (2009), and Woolfenden (1961). For the study of the thrushes, the work of Wójcik (2002) was used. The reference collections were those of the Museum of Natural Sciences Museum of the University of Zaragoza, the University of Ferrara, and the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris.

For the analysis of the paleontological record of the species, the works of Mlíkovský (2002) and Tyberg (2007) were used.

3.3. Abbreviations

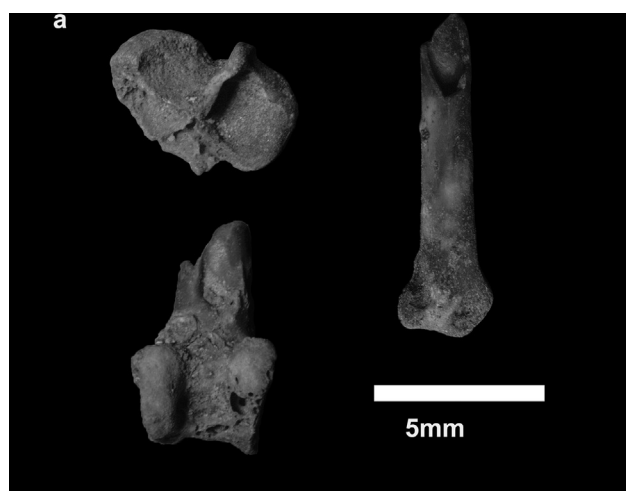
Institutional: MPZ-Museo Paleontológico de Zaragoza, Zaragoza, Spain.

Fieldwork labels and geographic abbreviations: ATA-Atapuerca; TE-Sima del Elefante site; TELRU -Sima del Elefante lower red unit (comprising levels TE7 to TE14); Z-depth.

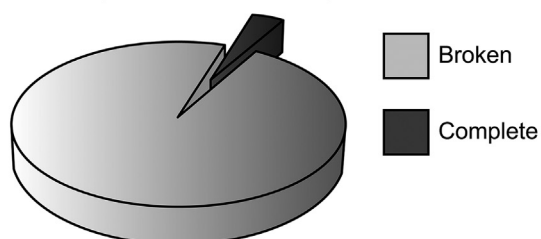
4. Taphonomic remarks

In order to discern the origin of the accumulation, we studied the state of conservation of the avian remains. Digestion marks are

not abundant on the bone surfaces; they are present in less than 10% of cases (Fig. 3a), which allows us to rule out carnivores as the main agents of the accumulation of bird remains (Andrews, 1990), and focus on birds of prey as the main accumulators, as observed in other Pleistocene sites. There is also a high percentage of different anatomical elements represented, and most of them appear broken (more than 90%) (Fig. 3b). The proportion of proximal and distal elements represented (scapula, coracoideum, humerus, femur, tibiotarsus vs. ulna, radius, carpometacarpus, tarsometatarsus, as proposed by Bochenski and Nekrasov, 2001) is approximately 1:1 (Fig. 3c). These data suggests that the pellets correspond to birds of prey hunting in mixed areas (forest and open lands), with mammals, medium-sized birds, ducks, ptarmigans and others as prey (Bochenski, 2005). The low proportion of bones with digestion marks also points in this direction. The remains have been analyzed in order to find anthropogenic marks, but no anthropogenic marks have been discovered on these avian remains. The results of the analysis suggest that the avian association of level TE7 is representative of the ecosystem of the area.



b Proportion broken to complete elements:



c Proportion proximal to distal elements:

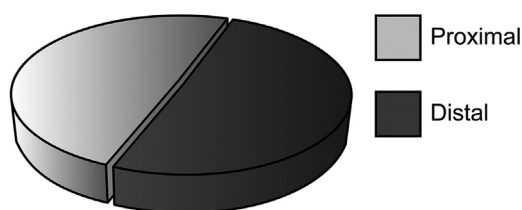


Fig. 3. Taphonomic signatures on the bones. a: Digestion marks on the bones. b: Proportion of broken versus complete elements (Bochenski, 2005). c: Proportion of distal versus proximal elements (Bochenski and Nekrasov, 2001).

5. Results and discussion

Sixteen avian taxa were identified among the fossils obtained by washing and sieving the sediments in layer TE7 of the TELRU levels of the Sima del Elefante site. Most of the fossils appeared broken and only the epiphysis of the long bones could be recorded in many cases. This prevented us from taking certain measurements that would have been useful in identification.

5.1. Order Anseriformes Wagler, 1831

Anseriformes indet

Material: Right tarsometatarsus, proximal end (ATA'09 TE7 M29 Av-7).

This is the proximal epiphysis of a tarsometatarsus, the width of which is 8 mm. There are four cristae hypotarsi (the crista lateralis hypotarsi, two cristae intermediales hypotarsi and the crista medialis hypotarsi) with the same orientation as the diaphysis (Fig. 4a). The lateral edge of the proximal part is also almost parallel to the long axis of the shaft. According to Gilbert et al. (1981), this feature is only present in the Anseriformes order.

Deeper classification of these fossils is not possible because of the poor state of conservation. The absence of the diaphysis prevents us from measuring the length of the whole bone (Bochenski and Tomek, 2009). The fossil belongs to small sized anseriform.

Remarks: The species of the order Anseriformes are associated with bodies of water. The small anseriforms (Anatinae subfamily) are adapted to swimming, and they also feed on the water surface (Svensson et al., 2010).

Anas crecca Linnaeus, 1758

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M29 Av-1).

Description: The proximal end of the humerus is 14 mm wide. The diaphysis is absent, the fossa pneumoanconeae is well developed, and the crista deltopectoralis does not extend dorso-cranially (Fig. 4b). The tuberculum intermedium is small and does not extend distally, which allows galliforms to be ruled out (Bochenski and Tomek, 2009). The attachment of the musculus supraspinatus is clearly visible, and borders the fossa pneumoanconeae. This allows the fossil to be assigned to the order Anseriformes. The size allows large Anseriformes to be discarded. The fossa pneumoanconeae is open, so the genus *Aythya* can be ruled out (Woolfenden, 1961). *Anas crecca* and *Anas querquedula* have a similar size and morphology. Comparison of the bones with present-day specimens of these taxa reveal that the tuberculum dorsale is not highly developed; this character matches with *Anas crecca*. The tuberculum dorsale in *Anas querquedula* is much more developed.

Remarks: One anseriform taxon has been previously reported in the Sima del Elefante site: *Anas* sp. (Rosas et al., 2001; Sánchez-Marco, 2004). The common teal has been reported in other sites of the Atapuerca complex: Galería (Sánchez-Marco, 1999a) and Gran Dolina (Sánchez-Marco, 1999b). It breeds in fresh and brackish waters in coastal bays and in shallow lakes. It appears throughout Europe (Svensson et al., 2010).

The first record of the taxon is from the Late Miocene (MN9-10) site of Sokolov, in the Ukraine (Vojnitsvens'kyj, 1967). The species is common in the Pleistocene sites of Europe (Tyberg, 2007). It has been reported in the Early-Middle Pleistocene of Huéscar-1 (Sánchez-Marco, 2004), the Middle Pleistocene of Pinilla del Valle (Bochenski, 2007) and Galería (Sánchez-Marco, 1999a), and the Early Pleistocene of Dolina (Sánchez-Marco, 2004). The record of the common teal in level TE7 of the Sima del Elefante site constitutes the oldest record of the species in the Iberian Peninsula.

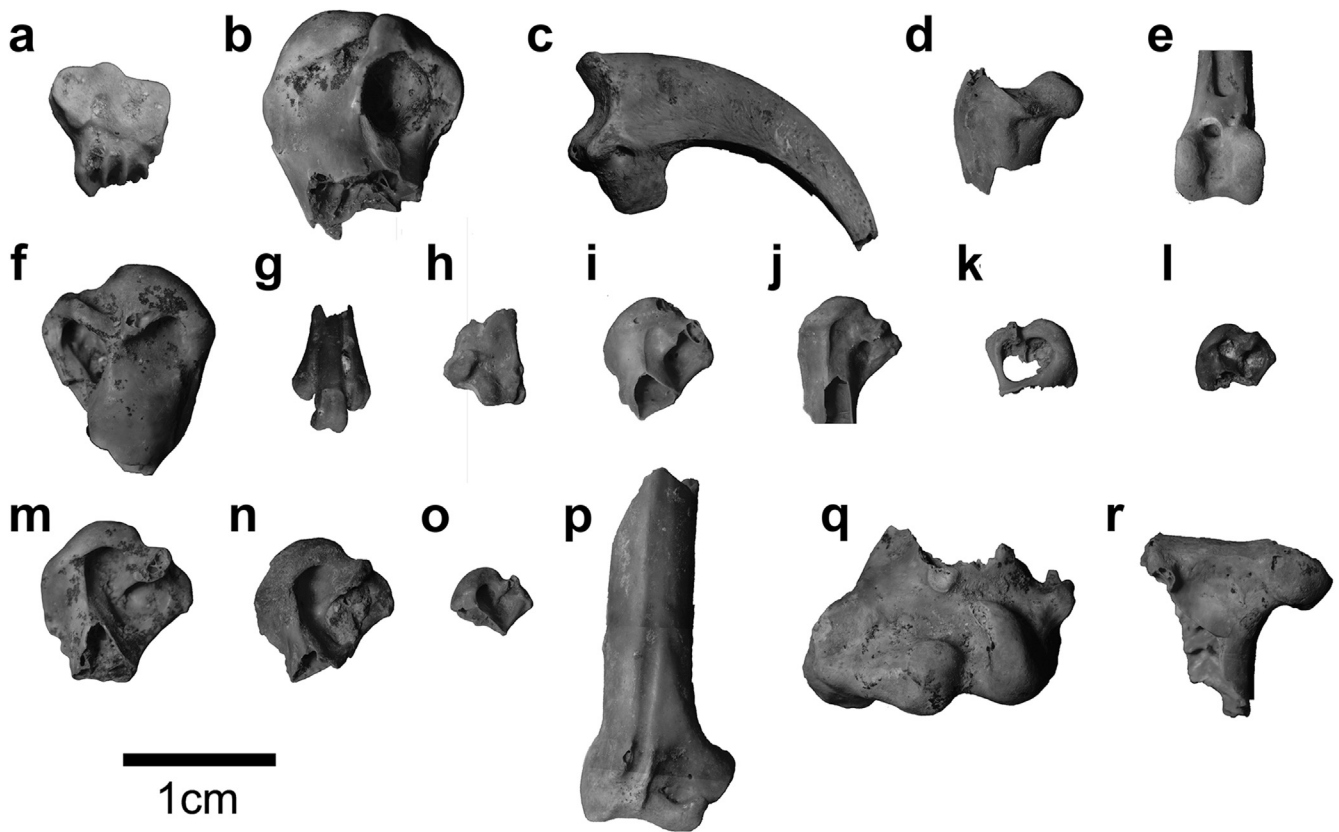


Fig. 4. Birds from the TE7 level of the Sima del Elefante Site. a: Anseriformes indet., right tarsometatarsus, proximal end. b: *Anas crecca*, left humerus, proximal end. c: *Haliaeetus albicilla*, unguis phalanx. d: Galliformes indet., left femur, proximal end. e: Galliformes indet., left tibiotarsus, distal end. f: *Coturnix coturnix*, right humerus, proximal end. g: *Coturnix coturnix*, left tarsometatarsus, distal end. h: *Coturnix coturnix*, left humerus, distal end. i: *Galerida cristata*, left humerus, proximal end. j: *Lullula arborea*, left humerus, proximal end. k: *Anthus campestris*, right humerus, proximal end. l: *Motacilla cinerea*, left humerus, proximal end. m: *Turdus pilaris/viscivorus*, left humerus, proximal end. n: *Turdus merula/iliacus/philomelos*, left humerus, proximal end. o: *Muscicapa* sp., left humerus, proximal end. p: *Corvus frugilegus/corone*, right ulna, distal end. q: *Corvus corax antecorax*, left humerus, distal end. r: *Corvus corax antecorax*, left femur, proximal end.

5.2. Orden Falconiformes Sharpe, 1874

Haliaeetus albicilla Linnaeus, 1758

Material: Ungual phalanx (ATA'09 TE7 M28-29 Av-2(MPZ2015/1438))

Description: a sharp claw 2 cm long, it is almost complete, and does not present a neurovascular groove (Fig. 4c). The morphology fits with a raptorial bird. The size of the claw points to a large raptorial bird. The claws of *Aquila* and *Haliaeetus* are similar in size, but the morphology of the tubercle, which is separated from the articular joint by a ridge, points to *Haliaeetus albicilla*.

Remarks: in the previous works on the birds of the Sima del Elefante site, *Haliaeetus albicilla* (Rosas et al., 2001; Sánchez-Marco, 2004) was reported. The white-tailed eagle is a large bird of prey. It is an opportunistic bird, but its diet is based largely on fish. Nevertheless, the white-tailed eagle can also hunt other birds, or even feed as a scavenger. It nests and breeds near the sea or near big lakes (Svensson et al., 2010). The oldest remains of the white-tailed eagle are from the Early Pleistocene (MN17) of Tegelen, in Holland (Junge, 1953). The first record of this taxon in the Iberian Peninsula is from the TE9 of Sima del Elefante (Rosas et al., 2001); The present paper thus represents the oldest record of *Haliaeetus albicilla* in the Iberian Peninsula.

5.3. Order Galliformes Temmink, 1820

Galliformes indet

Material: Left femur, proximal end (ATA'13 TE7c M28 1640-1650 Av-42 (MPZ2015/1439)), right femur, proximal end (ATA'13 TE7c M28 1640-1650 Av-43 (MPZ2015/1440)), left tibiotarsus, distal end (ATA'09 TE7 M29 Av-6 (MPZ2015/1457)), left tibiotarsus distal end (ATA'09 TE7 M29 Av-8 (MPZ2015/1458)).

Description: The proximal epiphyses of the femurs are both approximately 8 mm wide. The fovea lig. capitis is present, but it is shallow. The trochanter femoris projects above the articular surface, and the fossa trochanteris is well defined. The femur caput also projects proximally, above the articular surface (Fig. 4d). These are features that could fit with both the order Galliformes and Charadriiformes. Nevertheless, impressio iliotrochanterica can be seen on the lateral side of the bones; according to Bochenski and Tomek (2009) this is a feature of the order Galliformes. The state of conservation of the bones does not allow either the measurement or the observation of certain features. For this reason, we propose that they belong to Galliformes indet.

Distal epiphysis of two tibiotarsi, approximately 6 mm wide. The pons supratendineus is horizontal (Fig. 4e). The anterior edge of the condylus lateralis medialis is rounded (Bochenski and Tomek, 2009). The pons supratendineus is long proximodistally, and the condylus lateralis is wider than the condylus medialis

(Kraft, 1972). These features allow the tibiotarsi to be identified as Galliforms.

Remarks: the birds of the order Galliformes are essentially terrestrial. They appear throughout all Europe (Svensson et al., 2010).

5.3.1. Family Phasianidae

5.3.1.1. Genus *Coturnix* Bonnaterra, 1791. *Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758

Material: right humerus, proximal end (ATA'09 TE7 N28 1450-1460 Av-12 (MPZ2015/1441)), left humerus, distal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av 30), left tarsometatarsus, distal end (ATA'12 TE7 N27 1470-1480-Av-13 (MPZ2015/1442)), right tarsometatarsus, distal end (ATA'09 TE7 L28 1720-1730 Av-6 (MPZ2015/1443)).

Description: The proximal epiphysis of the humerus is 11.2 mm wide. The intermedium tuberculum is a protuberance that extends distally to the bone, and the crista coracoidea has a rounded, arch-like shape (Fig. 4f). These are features of the order Galliformes (Kraft, 1972).

The tarsometatarsi are 5 and 7 mm wide. The diaphyses of the bones are totally absent. There is a clear difference between the lengths of the metatarsi (Fig. 4g); trochlea metatarsi III is longer than trochlea metatarsi II and IV. Trochlea metatarsi II shows a projection, a feature that is typical in the order Galliformes (Bochenski and Tomek, 2009). The edge of trochlea metatarsi III is straight and has the same direction as the shaft of the bone; according to Tomek and Bochenski (2009), this allows discarding the family Tetraonidae. The small size of the bone leaves only the small galliforms as options.

The distal epiphysis of the humerus is 5.5 mm wide. The processus supracondylaris dorsalis is absent because of the breakage of the bone. The impressio musculi brachialis is clear (Bochenski and Tomek, 2009). The attachment of the musculus pronator brevis forms a projection, a feature that differs from Columbiformes and matches with Galliformes (Fig. 4h).

The size of the described bones allows them to be identified as *Coturnix coturnix* since there are absolute differences between the size of the bones of *Perdix*, *Alectoris* and other small galliforms, and *Coturnix*, which is smaller (Kraft, 1972).

Remarks: The common quail is a small gregarious galliform which breeds in open country and mountainous areas (Svensson et al., 2010).

The first record of *Coturnix coturnix* is the Early Pliocene Italian site of Gargano (Ballman, 1976). It appears in the Early Pleistocene of La Pedrera de S'Onix (Sondaar et al., 1995) and in Quibas (Montoya et al., 2001) with an age similar to this site.

5.4. Order Passeriformes Linnaeus, 1758

5.4.1. Passeriformes indet

Many passeriform remains have been recovered during this work. Due to their state of conservation and the similarities of anatomy among the passerines, it has not been possible to identify them beyond the order level.

5.4.2. Family Alaudidae Vigors, 1825

5.4.2.1. Genus *Galerida* Boie, 1828. *Galerida cristata* Linnaeus, 1758

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M29 Av-18 (MPZ2015/1445)), left humerus, proximal end (ATA'13 TE7c M28 1640-1650 Av-46 (MPZ2015/1446)).

Description: 7.5 mm width. The fossa pneumoanconea is well developed, and the fossa tricipitalis is barely present (Fig. 4i). The inner part of the fossa pneumoanconea is pneumatized, a feature of the family Alaudidae (Jánossy, 1983). *Calandrella* and

Melanocorypha can be ruled out because of their size. Among the other Alaudidae taxa, the angular outline of the crista bicipitalis allows the humeri to be assigned to *Galerida cristata*.

Remarks: Crested larks inhabit dry open country areas (Hayman and Hume, 2004); they show a preference for areas that are not hilly, and also appear in morass areas (Svensson et al., 2010). Crested larks are currently present in the north of Africa, Europe, and western Asia (Guillaumet et al., 2006).

Galerida cristata appears in other European sites with an age similar to TE7, namely Somssichhegy 2 (Jánossy, 1986) and Beftia 5 (Kessler, 1975). However this is the oldest record of *Galerida cristata* in the Iberian Peninsula. It has previously been reported in other sites of Atapuerca: the Middle Pleistocene of Galería (Sánchez-Marco, 1999a) and Gran Dolina (800 ka) (Sánchez-Marco, 1999b).

5.4.2.2. Genus *Lullula* Kaup, 1829. *Lullula arborea* Linnaeus, 1758

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M29 Av-19 (MPZ2015/1447)).

Description: Humerus with a width of 6.9 mm. Only the fossa pneumoanconea is well developed; the fossa tricipitalis is virtually absent. The inner part of the fossa pneumoanconea is pneumatized, a feature of the Alaudidae (Jánossy, 1983). In this family, *Calandrella* is smaller, and *Melanocorypha* is larger. The size of the humerus fits with *Lullula arborea*; further, the crista deltopectoralis is short, and the morphology also points in this direction (Fig. 4j).

Remarks: the woodlark is a bird typical of heathlands and open spaces with some trees (Hayman and Burton, 1979); it also inhabits forest limits, and open forest, and it appears all along the Mediterranean area (Svensson et al., 2010).

The first record of the woodlark is from the Early Pleistocene (1.6 Ma) of Temnata, Bulgaria (Boev, 1999). The oldest record in Spain is from La Pedrera de S'Onix (1.6–1.84 Ma) (Sondaar et al., 1995) in the Balearic Islands. Cueva Victoria (Sánchez-Marco, 2004) has the first record in the Iberian Peninsula, with an age similar to level TE7.

5.4.3. Family Motacillidae Horsfield, 1821

5.4.3.1. Genus *Anthus* Bechstein, 1805. *Anthus campestris* Linnaeus, 1758

Material: Right humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-13 (MPZ2015/1448)).

Description: proximal epiphysis, broken. Despite the poor state of conservation, it can be seen that the two fossae are fully joined, a feature present in the families Fringillidae, Motacillidae, Prunellidae, Remizidae and Aegithalidae, according to Jánossy (1983). The width of the bone is 6.3 mm, which allows us to rule out Remizidae and Aegithalidae. Among the other taxa, the size and the morphology of the crus ventrale fossae (Fig. 4k) are typical of *Anthus campestris*.

Remarks: the tawny pipit inhabits open dry environments, with rocky areas (Araújo et al., 2011). It also nests in alpine grasslands (Svensson et al., 2010). The tawny pipit appears in the Mediterranean zone.

The first record of the tawny pipit is from the Early Pleistocene of Mas Rambault (2.2–1.6 Ma) in France (Mourer-Chauviré, 1975). Prior to the present paper, the first record of this taxon in the Iberian Peninsula was the Mousterian site of Gorham's Cave (Cooper, 2005), but with this remnant, the record shifts back to the Early Pleistocene of TE7.

5.4.3.2. Genus *Motacilla* Linnaeus, 1758. *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M29 Av-15 (MPZ2015/1449)).

Description: proximal epiphysis of a small humerus, 5.3 mm wide. The two fossae are joined, not separated by the crus dorsale fossae (Fig. 4l). According to Jánossy (1983), this is a feature present in groups that include Motacillidae, Prunellidae, Remizidae and Aegithalidae. Remizidae and Aegithalidae are smaller in size. The crus ventrale fossae is strong, and shows a small notch, present in the genus *Motacilla*, but absent in the family Prunellidae. In the genus *Motacilla*, *Motacilla alba* is the largest species, with a total humerus length of nearly 20 mm. The fossil sample is broken, but the length estimations seem to be smaller than this. The other two species of *Motacilla* are *M. cinerea* and *M. flava*, which have different proportions in the width of the two fossae. In this fossil, the fossa pneumoanconeae is narrower than the fossa tricipitalis, so the humerus belongs to *Motacilla cinerea*.

Remarks: the grey wagtail nests near fast water streams, with forest, or at least solitary trees, on the riversides. It also inhabits areas at the margin of lakes or slower rivers (Svensson et al., 2010).

The oldest record of this species was from the Late Pleistocene of Hayonim in Israel (Stiner, 2005) and Riparo Salvini in Italy (Recchi, 1996). The appearance of this taxon in level TE7 of the Sima del Elefante site constitute the first paleontological record of *Motacilla cinerea*.

5.4.4. Family Turdidae Rafinesque, 1815

5.4.4.1. Genus *Turdus* Linnaeus, 1758. *Turdus pilaris* Linnaeus, 1758

Turdus viscivorus Linnaeus, 1758

Turdus pilaris/viscivorus

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-10 (MPZ2015/1450)), left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-11 (MPZ2015/1451)).

Description: humeri with a reduced medial bar, which does not separate the fossae (Fig. 4m). They belong to the family Turdidae (Jánossy, 1983). The size fits with the large genus *Turdus*. According to Jánossy, the size points to *Turdus pilaris*; *Turdus viscivorus* has a similar shape, but is slightly bigger. Nevertheless, the shape of the fossa pneumoanconeae points to *Turdus viscivorus*. The total length of the bone cannot be measured, and the measurements of the width of the proximal end do not allow *T. pilaris* to be distinguished from *T. viscivorus* (Wójcik, 2002). For this reason, the remains are assigned to *Turdus pilaris/viscivorus*.

Remarks: thrushes generally appear in forest areas, where it is possible to find accumulations of snail remains eaten by them. The mistle thrush (*T. viscivorus*) appears in open forests, or in small groups of conifers (Svensson et al., 2010). The fieldfare (*T. pilaris*) nests in forest areas, with bush, but hibernates in open areas, with nearby wooded areas.

The mistle thrush appears in the Pliocene (MN15) of C'sarnóta 2 (Hungary) (Jánossy, 1979), and the first record in Spain is from the Early Pleistocene of the Pedrera de Gènova (Balearic Islands) (Seguí, 1996). It has previously been reported in Atapuerca, in the Middle Pleistocene of Galería (Sánchez-Marco, 1999a). The first record of the fieldfare is from the Early Pleistocene Czech site of Stránská Skála (Jánossy, 1972), and its first record in the Iberian Peninsula is from the Middle Pleistocene site of Galería (Sánchez-Marco, 1999a).

Turdus merula Linnaeus, 1758

Turdus iliacus Linnaeus, 1766

Turdus philomelos

Turdus merula/iliacus/philomelos

Material: Left humerus, proximal end (ATA'12 TE7 N27 1470-1480 Av-25 (MPZ2015/1452)), left humerus, proximal end (ATA'12 TE7 N27 1470-1480 Av-26 (MPZ2015/1453)), left humerus, proximal end (ATA'12 TE7 N27 1470-1480 Av-27 (MPZ2015/1454)), right humerus, proximal end (ATA'09 TE7 N28 1460-1470 Av-4 (MPZ2015/1455)).

Description: the two fossae are confluent, and the crus dorsale fossae reduced. According to Jánossy (1983), this is a feature of the family Turdidae. Among Turdidae, there are two genera whose size can concur with these fossils: *Turdus* and *Monticola*. According to Wójcik (2002), the shape of the edge of the crista deltopectoralis differentiate these genera. The rounded shape of the crista deltopectoralis indicates that they are *Turdus* humeri.

Within the genus *Turdus*, three species are of the same size as these bones: *Turdus merula*, *Turdus iliacus*, and *Turdus philomelos*. The total length of the bone would make possible the specific determination of the bone, but only the proximal end is recorded (Fig. 4n) according to Wójcik (2002), therefore, it is not possible to distinguish between the thrush species on the basis of these data.

Remarks: the redwing (*T. iliacus*) is found in wooded areas, and also in areas covered by bushes, in both cases with a predominantly Mediterranean climate (Tellería et al., 1999). The common blackbird (*Turdus merula*) occupies a wide range of habitats, including open areas. Nevertheless, the highest density of populations of this species is in wooded areas (Aparicio, 2008). The song thrush (*T. philomelos*) nests in forestal areas, with scrub and bushes (Svensson et al., 2010).

The first record of the redwing, the blackbird and the song thrush corresponds to the Bulgarian Early Pleistocene (MN17) site of Väršec (Boev, 2000a). The redwing and the blackbird have their first Spanish record in the Early Pleistocene site of Pedrera de S'Onix (Balearic Islands) (Sondaar et al., 1995). The redwing (*Turdus iliacus*) appears in the site of Gran Dolina in Atapuerca (800 ka) (Sánchez-Marco, 1999b). The blackbird (*Turdus merula*) has not been reported in the paleontological sites of the Iberian Peninsula. The song thrush (*Turdus philomelos*) has been reported in the Middle Pleistocene of Galería (Sánchez-Marco, 1999a) and Gran Dolina (Sánchez-Marco, 1999b).

5.4.5. Family Muscicapidae Vigors, 1825

5.4.5.1. Genus *Muscicapa* Brisson, 1760. ***Muscicapa* sp.**

Material: Left humerus, proximal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-12 (MPZ2015/1456)).

Description: small bone, 5.4 mm wide. Both fossae are well developed, and the medial bar separates them. The fossa tricipitalis is less deep than the fossa pneumoanconeae (Fig. 4o). The shape of the epiphysis is shortened and laterally widened, which is different from the smaller Turdidae (Jánossy, 1983). Only the proximal epiphysis is recorded, so it is not possible to measure the total length of the bone. For this reason it is not possible to ascertain to which species the bone belongs.

Remarks: flycatchers breed in forest areas, both deciduous and coniferous. The name of the group is due to its alimentacion habits, for they catch their prey while in flight (Del Hoyo et al., 2006).

The first reports of the genus *Muscicapa* stems from the Early Pleistocene sites of Väršec (Bulgaria, MN17) (Boev, 2000a) and Pedrera de S'Onix (Balearic Islands, Spain, MN18) (Sondaar et al., 1995). It has also been identified in the Gran Dolina site (800 ka) (Sánchez-Marco, 1999b). This work constitutes the oldest record of the genus in the Iberian Peninsula.

5.4.6. Family Corvidae Vigors, 1825

5.4.6.1. Genus *Corvus* Linnaeus, 1758. ***Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758**

Material: Left humerus, fragment of the distal end (ATA'09 TE7 M29 Av-9 (MPZ2015/1459)), right femur, distal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-4 (MPZ2015/1461)).

Description: The processus supracondylaris dorsalis of the humerus has two apices, a feature of corvid birds. The most distal part is absent, so it is not possible to make all the necessary measurements to assign the humerus to corvid taxa on the basis of the size.

However, the possibilities can be limited to *Corvus corone* and *Corvus frugilegus*. The internal apex of the processus supracondylaris dorsalis is longer than the internal one. In *Corvus corone* the two apices have the same length, so this humerus belongs to *Corvus frugilegus*.

The distal end of the femur is 12 mm wide. It has a passerine morphology, with the fibular part of the condylus lateralis longer than the medial part. The impression for the musculus iliofibularis is clearly visible. The size of the bone could correspond either to *Corvus frugilegus* or *Corvus corone*. However there is a nodule visible between the impression for the musculus iliofibularis and the fibular part of condylus lateralis, and this feature is, according to Tomek and Bochenski (2000), a character of *Corvus frugilegus*.

Corvus frugilegus/corone

Material: Right ulna, distal end (ATA'09 TE7 M29 Av-5 (MPZ2015/1460))

The diagonal width of the ulna is 10.5 mm. The condylus ventrale ulnaris is broad, and does not project distally (Fig. 4p). The distal margin of the carpal tuberculum is proximally curved (Bochenski and Tomek, 2009). The carpal tuberculum is sharper in the family Accipitridae. The condylus ventrale ulnaris is more pointed in Ciconiiformes, and in Gruiformes there is a groove between the condylus ventrale ulnaris and the tuberculum carpale. The morphology of the bone corresponds to taxa of the family Corvidae. The width of the diaphysis (5.5 mm) matches with *Corvus frugilegus* and *Corvus corone* according to Tomek and Bochenski (2000). The surface of the limit of the retinaculi tuberculum is broad; this character is present in 95% of recent *Corvus frugilegus*, and in 49% of recent *Corvus corone* (Tomek and Bochenski, 2000). For these reasons, the ulna has been determined as *Corvus frugilegus/corone*.

Remarks: the rook nests in high trees, in forests near open areas, where it feed (Svensson et al., 2010). This corvid generally keeps away from bush areas or wetlands (Purroy and Purroy, 2013). The carrion crow breeds in open woodland and coastal forests (Svensson et al., 2010). *Corvus monedula/frugilegus* was reported in previous work on the site (Sánchez-Marco, 2004).

Corvus frugilegus is very common in Middle and Upper Pleistocene sites (Tyberg, 2007), yet it was absent in the Early Pleistocene. By contrast, *Corvus corone* appears in the Late Miocene of Il'inka, in the Ukraine (Vojinstvens'kyj, 1967). Some authors have argued that some of the record of *Corvus corone* may in fact be *Corvus frugilegus*, but the anatomical similarities between these taxa makes identification difficult or even impossible (Mlíkovský, 2002). Nevertheless, *Corvus corone/frugilegus* is also very common in Pleistocene sites (Tyberg, 2007). The present work represents the oldest record of *Corvus frugilegus*.

***Corvus corax antecorax* Mourer-Chauviré, 1975**

Material: Left humerus, distal end (ATA'09 TE7b M29 1580-1600 Av-1 (MPZ2015/1462)), right ulna, proximal end (ATA'13 TE7c M28 1640-1650 Av-1 (MPZ2015/1463)), left femur, proximal end (ATA'09 TE7 M28-29 Av-7 (MPZ2015/1464)).

Description: The distal epiphysis of the humerus is complete, and the diaphysis is absent. The distal width of the bone is 18 mm. The processus supracondylaris dorsalis has two apices (Fig. 4q), a feature that allows this humerus to be identified as belonging to a bird of the family Corvidae. The morphology of the bone does not present any difference with respect to *Corvus corax*, but only the size. The width is greater than any other Corvidae, but smaller than *Corvus corax*, and for this reason we assign this bone to the subspecies *Corvus corax antecorax*.

The epiphysis of the ulna has the typical morphology of a passeriform bird. The large size of the bone only fits with the family Corvidae. The width of the bone is 12.7 mm width; the width of the cotyla dorsalis is 5.7 mm; and the distance from the olecranon to

the dorsal cotyle is 14.1 mm. According to Tomek and Bochenski (2000), a bone of this size is bigger than all the Corvidae except *Corvus corax*, but is smaller than this latter.

The proximal epiphysis of the femur has a width of 12.7 mm. The diaphysis is absent, as well as the anterior side of the bone. The trochanter femoris does not project above the articular surface (Fig. 4r). The long axis of the articular facies stretches latero-medially (Bochenski and Tomek, 2009). The morphology points to a feur belonging to a corvid taxon, specifically to a *Corvus corax* femur; nevertheless, the size of the fossil does not fit with this assignation. The fossil is smaller than *Corvus corax*, and for this reason we assign the femur to the extinct subspecies of this taxon, *Corvus corax antecorax* (Mourer-Chauviré, 1975).

Remarks: the ancestor of the common raven was described as a new species by Mourer-Chauviré (1975); nevertheless, it was subsequently described as a subspecies of *Corvus corax* (Brodkorb, 1978; Mourer-Chauviré, 2004), because the only reported difference between the two taxa was the size. Lately, some different morphological features distinguishing *Corvus corax* and *Corvus antecorax* have been described (Wang et al., 2012). The raven is a common species in the Quaternary sites of the Mediterranean region (Sánchez-Marco, 2004). It has been previously reported in Sima del Elefante (Rosas et al., 2001).

The common raven is the biggest corvid, and also the biggest species in the order Passeriformes. It breeds in mountainous forests, and nests in inaccessible rock cliffs (Svensson et al., 2010).

The first record of this taxon is from the Late Pliocene of Berekend 15, in Hungary (Jánossy, 1987). In the Iberian Peninsula this raven was identified in the Middle Pleistocene of Galería (Sánchez-Marco, 1999a) and Gran Dolina (Sánchez-Marco, 1999b). Remains have also been founded in the Early Pleistocene of the Sima del Elefante level TE10 (Rosas et al., 2001). As the present work refers to a lower level of this site, this is the oldest record of this taxon in the Iberian Peninsula.

6. Conclusions

A first analysis of the avian remains of level TE7 shows that there were at least sixteen avian taxa living altogether in the vicinity of the cave: Anseriformes indet., *Anas crecca*, *Haliaeetus albicilla*, Galliformes indet., *Coturnix coturnix*, Passeriformes indet., *Galerida cristata*, *Lullula arborea*, *Anthus campestris*, *Motacilla cinerea*, *Turdus pilaris/viscivorus*, *Turdus iliacus/merula/philomelos*, *Muscicapa* sp., *Corvus frugilegus*, *Corvus frugilegus/corone*, and *Corvus corax antecorax*. There are resemblances to the avian assemblages given in the previous works on Sima del Elefante (Rosas et al., 2001, 2006; Sánchez-Marco, 2004), but there are also certain differences, some of which can be explained by the methodology. The biggest avian taxa do not appear in the washing and sieving stage, but are recovered during the systematic excavations. The most significant differences appear in the passerine assemblage; there are no small passerines identified common to the present work and the previous ones. The levels analyzed are not the same; this could be the explanation for the difference. The future systematic analysis of the remains recovered by washing and sieving the sediment from the TELRU will resolve the doubts about this.

This work shows the first paleontological record of the grey wagtail (*Motacilla cinerea*) and the rook (*Corvus frugilegus*), and the first record in the Iberian Peninsula of the common teal (*Anas crecca*), the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*), the crested lark (*Galerida cristata*), the tawny pipit (*Anthus campestris*), the flycatchers (genus *Muscicapa*), and the common raven (*Corvus corax antecorax*).

Regarding the paleoenvironment, the association shows a high habitat variation. The Anseriformes (including the common teal,

Anas crecca) and the grey wagtail (*Motacilla cinerea*) inhabit areas near water streams. Nevertheless, there are also species typical of open dry environments, such as the crested lark (*Galerida cristata*), and the tawny pipit (*Anthus campestris*). Even taxa that inhabit woodlands are present, such as *Turdus* and *Corvus*. The association points to a mixed landscape, with open dry environments, woodland and water bodies. The home range of birds is greater than that of other small vertebrates. Thus, the avian association could reflect an environment covering a bigger area. The data must be taken with caution, as the analyzed remains are the product of a very specific methodology (and not all the bird remains of the site have been analyzed); some biases may have been introduced.

The quantity and variety of the fossils point to a high number of taxa, which must be identified in the coming steps of the investigation. A deeper paleoecological analysis will also be undertaken, because there are as yet no available reports based on a paleoecological approach to level TE7.

Acknowledgements

Ruth Blasco and Marco Peresani organized the session “Human-bird interactions” within the XVII World UISPP Congress. The Atapuerca excavation team has helped with the extraction, sieving and washing of the sediments during the last 20 years. The excavation campaigns and the sorting of material were supported by the Junta de Castilla y León, the Fundación Atapuerca, the INAEM, MICINN projects CGL2006-13532-C03-02, CGL2009-12703-C03-01/02/03, CGL2012-38434-C03-01, and the University of Zaragoza. C. Núñez-Lahuerta is the recipient of a Ph.D. fellowship from the Gobierno de Aragón (DGA). Thanks to the University of Ferrara and the Muséum National d’Histoire Naturelle for letting us visiting the avian anatomy collections.

Thanks to Rupert Glasgow for revising the English grammar. We would like to really thank Zbigniew M. Bochenski and to the anonymous reviewer for their proper comments and advice. They have improved this work.

References

- Alcover, J.A., 1989. Les aus fòssils de la Cova de Ca na Reia. *Endins* 14–15, 95–100.
- Alcover, J.A., Florit, X., 1989. Els ocells del jaciment arqueològic de La Aldea, Gran Canària. *Butlletí de la Institució Catalana d’Historia Natural* 56 (Secció de Geologia, 5), 47–55.
- Alcover, J.A., McMinn, M., 1995. Fossil birds from the Canary Islands. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181, 207–213.
- Alcover, J.A., Florit, F., Mouret-Chauviré, C., Weese, P.D.M., 1988. The avifaunas of the isolated Mediterranean islands during the Middle and Late Pleistocene. In: Campbell, K.E. (Ed.), *Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb. Proceedings of the II International Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Natural History Museum of Los Angeles County, pp. 273–278.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K., 1983. Los restos más antiguos de Gallo Doméstico en el País vasco. *Estudios de Arqueología Alavesa* 11, 381–386.
- Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset. UK. University of Chicago Press, London, p. 231.
- Aparicio, R.J., 2008. Mirlo común-*Turdus merula*. In: Carrascal, L.M., Salvador, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.
- Araújo, M.B., Guilhaumon, F., Neto, D.R., Pozo, I., Calmaestra, R., 2011. Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación al Cambio Climático de la Biodiversidad Española. 2 Fauna de Vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, p. 640.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L.J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W.D., Qam, R.M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J.M., Carretero, J.M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A.I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363.
- Ballman, P., 1976. Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien), zweiter Teil. *Scripta Geologica* 38, 1–59.
- Baumel, J.J., 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, vol. 23. Publications of the Nuttall Ornithological Club, p. 401.
- Bedetti, C., Pavia, M., 2013. Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy). *Paleontographica Abt A* 298, 31–53.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado, L., Carbonell, E., 2010. New human evidence of the Early Pleistocene settlement of Europe, from Sima del Elefante site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 223, 431–433.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Gomez-Robles, A., Prado-Simón, L., Martín-Francés, L., Lapresa, M., Olejniczak, A., Carbonell, E., 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. *Journal of Human Evolution* 61 (1), 12–25.
- Blain, H.A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Bennásar, M., Rofes, J., López-García, J.M., Huguet, R., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Science Reviews* 29, 3034–3044.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36, 2213–2223.
- Blasco, R., Fernández-Peris, J., 2012. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11, 265–282.
- Blasco, R., Blain, H.-A., Rosell, J., Díez, J.C., Huguet, R., Rodríguez, J., Arsuaga, J.L., María Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 61, 503–509.
- Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O’Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. 9th ICAZ Conference, Durham, pp. 31–45.
- Bochenski, Z., 2007. The Middle Pleistocene avifauna from Pinilla del Valle (Spain). *Geobios* 40, 31–37.
- Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2), 93–106.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Preliminary Determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow, p. 101.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., Wilczynski, J., Svoboda, J., Wertz, K., Wojtal, P., 2009. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science* 36, 2655–2665.
- Boev, Z., 1999. Neogene and Quaternary Birds (Aves) from Bulgaria. *National Museum of Natural History, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia*, p. 243. D. Sci. thesis.
- Boev, Z., 2000a. Neogene avifaunas of Bulgaria. *Vertebrata Palasiatica* 38, 2–3.
- Boev, Z., 2000b. The presence of *Apus baranensis* Janossy, 1977. (Aves: Apodidae) in the Late Pliocene of Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* 52 (2), 43–52.
- Brodtkorb, P., 1978. Catalogue of fossil birds: part (Passeriformes). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 23, 139–228.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Díez, J.C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 729–892.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452, 465–470.
- Carrion, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P., 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham’s Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27, 2118–2135.
- Cassoli, P.F., Tagliacozzo, A., 1997. Butchering and cooking of birds in the Palaeolithic site of Grotta Romanelli (Italy). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 303–320.
- Castañón, J., Castañón, P., Martín-Bueno, M., 2006. Estudio arqueozoológico de la fauna de Bilbilis (Zaragoza). *Saldvie* 6, 29–57.
- Cohen, A., Serjeantson, D., 1996. *A Manual for the Identification of Bird Bones from Archaeological Sites*. Archetype Publications, p. 115.
- Cooper, J.H., 2005. Pigeons and pelagics; interpreting the Late Pleistocene avifaunas of the continental “Island” of Gibraltar. In: *Proceedings in the International Symposium “Insular Vertebrate Evolution: The Palaeontological Approach”*. September 16–19 Mallorca. *Monografies de la Societat D’Història Natural de Les Balears*, vol. 12, pp. 101–112.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.A., De Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M., Bennásar-Serra, M.L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212, 109–119.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.A., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International* 295, 28–35.

- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International* 389, 148–158.
- Del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D., 2006. *Handbook of the Birds of the World. In: Old World Flycatchers to Old World Warblers*, vol. 11. Lynx Edicions.
- Domingues-Figueroa, S.M., 2010. *A Avifauna Pliocénica de Portugal. Especificidades evolutivas, anatómicas e o seu contexto paleontológico, geológico e arqueológico*. PhD Thesis. Universidad de Salamanca, Universidad Autónoma de Lisboa, p. 584.
- Döppes, D., Rabeder, G. (Eds.), 1997. *Pliozäne und Pleistozäne Faunen Österreichs. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien*, vol. 10, p. 411.
- Eastham, A., 1984. The avifauna of the cave of Ekain. In: Altuna, J., Merino, J.M. (Eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)*. Eusko Ikaskuntza serie, vol. B1, pp. 331–345.
- Eastham, A., 1985. The magdalenian avifauna at Erralla cave. In: Altuna, J., Baldeon, A., Mariezkurrena, K. (Eds.), *Cazadores magdalenenses de la cueva de Erralla. Munibe (Antropología-Arkeología)*, vol. 37, pp. 59–80.
- Elorza, M., 1990. Restos de aves en los yacimientos prehistóricos vascos. *Estudios realizados Munibe (Antropología-Arkeología)* 42, 263–267.
- Elorza, M., 2000. Restos de aves del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 52, 187–192.
- Elorza, M., Sánchez-Marco, A., 1993. Postglacial fossil Great Auk and associated avian fauna from the Biscay Bay. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 45, 179–185.
- Eyton, T.C., 1858. *Osteologia Avium, or, a Sketch of the Osteology of Birds*. R. Hobson, Wellington, Salop, 230pp.
- Fernández-Jalvo, Y., 1995. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114, 167–195.
- Gal, E., 2008. Faunal and taphonomic analyses of a Late Pleistocene bird-bone assemblage from a cave deposit in north-west Hungary. *Geobios* 41, 79–90.
- Gilbert, B.M., Martin, L.D., Savage, H.G., 1981. *Avian Osteology*. Modern printing Co, Laramie (Wyoming).
- Guerra, C., Bover, P., Alcover, J.A., 2012. A new species of extinct little owl from the Pleistocene of Mallorca (Balearic Islands). *Journal of Ornithology* 153, 347–354.
- Guillaumet, A., Pons, J.M., Godelle, B., Crochet, P.A., 2006. History of the Crested Lark in the Mediterranean region as revealed by mtDNA sequences and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 645–656.
- Harlé, E., 1911. *Les mammifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici en Portugal. Mémoire suivi d'une liste générale de ceux de la Péninsule Ibérique. Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal VIII*, 22–85.
- Hayman, P., Burton, P., 1979. *The Birdlife of Britain*. Mitchell Beazley Publishing Limited, London, p. 78.
- Hayman, P., Hume, R., 2004. *The Complete Guide to the Birdlife of Britain and Europe*. Bounty Books, p. 185.
- Hernández-Carrasquilla, F., 2001. A new species of vulture (Aves, Aegypiinae) from the Upper Pleistocene of Spain. *Ardeola* 48 (1), 47–53.
- Huguet, R., Saladié, P., Cáceres, I., Díez, C., Rosell, J., Bennàsar, M., Blasco, R., Esteban-Nadal, M., Gabucio, M.J., Rodríguez-Higaldó, A., Carbonell, E., 2013. Successful subsistence strategies of the first humans in south-western Europe. *Quaternary International* 295, 168–182.
- Jánossy, D., 1972. Die mittelpleistozäne Vogelfauna der Stránska Skála. *Anthropos* 20 (N.S.12), 35–64.
- Jánossy, D., 1979. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian Basin IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes. *Aquila* 85, 1–39.
- Jánossy, D., 1983. Humeri of Central European smaller passeriformes. *Fragmenta Mineralógica et Paleontologica* 11, 85–112.
- Jánossy, D., 1986. *Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary*. Akadémiai Kiadó & Amsterdam. Elsevier, Budapest, p. 208.
- Jánossy, D., 1987. *Áltestpleistozäne Vertebratenfauna von Beremend 15 (Süd-Ungarn)*. *Fragmenta Mineralógica et Paleontologica* 13, 89–96.
- Junge, G.C.A., 1953. Fossil bones of a White-Tailed Eagle *Haliaeetus albicilla* (L.) from the Tegelen clay. *Proceedings Bulletin van der Koninklijke Akademie de Wetenschappen* 56, 285–290.
- Kessler, E., 1975. *Contribuții noi la studiul avifaunei fosile de Beftia (Jud. Bihor) ((Contributions to the study of the fossil avifauna from Beftia (Dept. Bihor))*. *Nymphaea* 4, 133–138.
- Kraft, E., 1972. *Vergleichend morphologische Untersuchungen und Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer kleinerer Jühnervögel*. Unpublished PhD Dissertation. Universität München.
- Lambrecht, K., 1933. *Handbuch der Palaeornithologie*, vol. 35. Verlag Von Gebrüden Borntraegen, Berlin, p. 1024.
- Laroulandie, V., 2000. *These. Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte: Applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège)*, vol. I. Université Bordeaux, p. 396.
- Laroulandie, V., 2002. Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological. In: Bochenski, Z.M., Bochenski, Z., Stewart, J.R. (Eds.), *Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland, 11–15 September, 2001, Acta Zoologica Cracoviensis*, vol. 45 (special issue), pp. 331–339.
- Laudet, F., Selva, N., 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: first taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 226, 272–286.
- Lefèvre, C., Laroulandie, V., 2014. *Avian skeletal part representation: a case study from offing 2, a Hunter-Gatherer-Fisher site in the Strait of Magellan (Chile)*. *International Journal of Osteoarchaeology* 24 (3). <http://dx.doi.org/10.1002/oa.2361>.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M.B., Gil, M.J., Dorado, M., Valdeolmillos, A., Ortega, A.I., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón site (Sierra de Atapuerca, northwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 453–464.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Marfá, R., De García, A., Bennàsar, M., Cuenca-Bescós, G., 2011. Small mammals from the middle Pleistocene layers of the Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, northwestern Spain). *Geologica Acta* 9 (1), 29–43.
- Lorenzo, C., Pablos, A., Carretero, J.M., Huguet, R., Vallverdú, J., Martín-Torres, M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2015. Early Pleistocene human hand phalanx from the Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution* 78, 114–121.
- Milne-Edwards, M.A., 1867. *Oiseaux Fossiles de la France. Recherches Anatomiques et Paléontologiques*. Victor Masson et Fils, Place de l'École de Médecine, Paris.
- Mlíkovský, J., 2002. *Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe*. Ninox Press, Praha, p. 417.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Barbadillo, L.J., van der Made, J., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D., Szyndlar, Z., 2001. Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (Province de Murcia, Espagne). In: *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, vol. 332, pp. 387–393.
- Mourer-Chauviré, C., 1975. *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 64 (2 fasc), 624.
- Mourer-Chauviré, C., 2004. The bird of the Late Pliocene of Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37, 97–S114.
- Mourer-Chauviré, C., Weesie, P.D.M., 1986. *Bubo insularis* n.sp., forme endémique insulaire de Gran-duc (Aves, Strigiformes) du Pléistocène de Sardaigne et de Corse. *Revue de Paléobiologie* 5 (2), 197–205.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2015. *Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain*. *Historical Biology*. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2015.1028928>.
- Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín Merino, M.A., Pérez Martínez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122–137.
- Parés, J., Pérez-González, A., Rosas, A., Benito, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Huguet, R., 2006. Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (Northern Spain). *Journal of Human Evolution* 50 (2), 163–169.
- Pavia, M., 2001. The Middle Pleistocene fossil avifauna from the "Elephas mnai-driensis Faunal Complex" of Sicily (Italy): preliminary results. In: *The World of Elephants-international Congress, Rome*, pp. 497–501.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2014. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (10), 3888–3893.
- Purroy, J., Purroy, F.J., 2013. *Graja-Corvus frugilegus*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. In: Salvador, A., Morales, M.B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.
- Recchi, A., 1996. Bird remains from the Upper Pleistocene of Grotta Breuil (M. Circei, Latina, Italy) and Riparo Salvini (Terracina, Latina, Italy). *Quaternaria Nova* 5, 81–97.
- Rosas, A., Pérez-González, A., Carbonell, E., van der Made, J., Sánchez, A., Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., Parés, J.M., Huguet, R., 2001. Le gisement pléistocène de la "Sima del Elefante" (Sierra de Atapuerca, Espagne). *L'Anthropologie* 105, 301–312.
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez González, A., Carbonell, E., Vallverdú, J., Van der Made, J., Allué, E., García, N., Pérez-Martínez, R., Rodríguez Méndez, J., Sala, R., Saladié, P., Simón, G., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sanchez, A., Parés, J.M., 2004. Initial approach to the site formation and paleoecology of the Sima del Elefante: a Pleistocene karst locality at Atapuerca Hill. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Geología. Alcalá de Henares, Museo Arqueológico Regional, Geología.
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez González, A., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Vallverdú, J., Van der Made, J., Allué, E., García, N., Pérez-Martínez, R., Rodríguez, J., Sala, R., Saladié, P., Benito, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sanchez, A., Parés, J.M., 2006. The Sima del Elefante cave site at Atapuerca (Spain). *Estudios Geológicos* 62 (1), 327–348.
- Rodríguez, J., Blain, H.-A., Mateos, A., Martín-González, J.A., Cuenca-Bescós, G., Rodríguez-Gómez, G., 2014. Ungulate carrying capacity in Pleistocene Mediterranean ecosystems. Evidence from the atapuerca sites. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 393, 122–134.
- Sagebiel, J.C., 2010. Late Pleistocene fauna from Zesch Cave, Mason County, Texas. *Quaternary International* 217, 159–174.

- Sánchez-Marco, A., 1986. Las aves fósiles de La Cueva (Asturias). *Estudios Geológicos* 42, 475–478.
- Sánchez-Marco, A., 1987. Aves fósiles de Atapuerca. In: Aguirre, E., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M. (Eds.), *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*, vol. 1, pp. 68–74.
- Sánchez-Marco, A., 1989. Huéscar-1 (Granada-España): Avance de la lista de Aves y conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía. In: Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P. (Eds.), *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza*.
- Sánchez-Marco, A., 1995. Las aves de la unidad estratigráfica TG-11 de la Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). In: *Evolución Humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*, vol. 1, pp. 137–146.
- Sánchez-Marco, A., 1999a. Aves del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). Patrones ecológicos del Pleistoceno Medio. In: Carbonell-Roura, E., Rosas-Gonzalez, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*, *Memorias. Arqueología en Castilla y León*, vol. 7, pp. 211–224.
- Sánchez-Marco, A., 1999b. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 37, 375–388.
- Sánchez-Marco, A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. *Ardeola* 51 (1), 91–132.
- Seguí, B., 1996. Les avifaunes fossils dels jaciments carsítics del Pliocè, Plistocè i Holocè de les Gimnèsies. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears* 39, 25–42.
- Shufeldt, R.W., 1909. *Osteology of Birds*. Education Department Bulletin. University of the State of New York 447, Albany, p. 381.
- Sondaar, P.Y., McMinn, M., Seguí, B., Alcover, J.A., 1995. Interès Paleontològic dels jaciments carsítics de les Gimnèsies i les Pitiüses (Paleontological finds from the karstic deposits of the Gimnèsies and Pityuses). *Endins* 20, 155–170.
- Stewart, J.R., 2010. The bird remains from the west Runton freshwater bed, Norfolk, England. *Quaternary International* 228, 72–90.
- Stiner, M.C., 2005. The Faunas of Hayonim Cave, Israel. A 200,000 Year Record of Paleolithic Fiet. *Demography and Society*. American School of Prehistoric Research Bulletin 43, Cambridge, Massachusetts, p. 330.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., 2010. *Guía de aves: España, Europa y región mediterránea*, Ediciones Omega, p. 446.
- Tellería, J.L., Asensio, B., Diaz, M., 1999. *Aves Ibéricas II. Passeriformes*. Ediciones Reyero, Madrid.
- Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2000. *The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of Their Skeletal Elements*. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow, p. 102.
- Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2009. *A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Galliformes and Columbiformes*. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow, p. 111.
- Tyberg, T., 2007. *Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue*. Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 27, Cambridge Massachusetts, p. 720.
- Val, A., 2016. New data on the avifauna from the Middle Stone Age layers of Sibudu Cave, South Africa: Taphonomic and Palaeoenvironmental implications. *Quaternary International* 421, 173–189.
- Van Oort, E.D., 1904. *Osteologie des Vogelschwanzes*. Inaugural Dissertation der Philosophischen Fakultät. Universität Bern zur Erlangung der Doctorwürde, p. 143.
- Vilette, P., 1983. *Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne*. *Atacina, Carcassonne* 11, 190.
- Villalta, J.F., 1964. Datos para un catálogo de las aves fósiles del Cuaternario español. *Speleon* 15, 73–102.
- Vojinstvens'kyj, M.A., 1967. *Iskopaemaja ornitofauna Ukrainy. Prirodnaja Obstanovka i Fauny Proslogo* 3, 3–76.
- Wang, M., O'Connor, J.K., Zhou, Z., 2012. The first fossil crow (*Corvus* sp. indet.) from the Early Pleistocene Nihewan Paleolithic sites in North China. *Journal of Archaeological Science* 40, 1623–1628.
- Wójcik, J.D., 2002. The comparative osteology of the humerus in European thrushes (aves: Turdus) including a comparison with other similarly sized genera of passerine birds-preliminary results. *Acta Zoologica Cracoviensis* 45 (Special issue), 369–381.
- Woolfenden, G.E., 1961. *Postcranial osteology of the waterfowl*. Bulletin of the Florida state museum. Biological Sciences 6 (1). University of Florida, Gainesville.

ANEXO 3

Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G., 2018. **The role of birds in Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe.** Quaternary International 481, 113-122.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

The role of birds in Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe

Carmen Núñez-Lahuerta ^{a,*}, Julia Galán ^a, Víctor Sauqué ^a, Gloria Cuenca-Bescós ^a

^a *Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, c. Pedro Cerbuna, 12, 50009, Zaragoza, Spain*

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 December 2016

Received in revised form

12 January 2018

Accepted 21 January 2018

Available online 12 March 2018

Keywords:

Western Europe

Eurosiberian region

Mediterranean region

Aves

ABSTRACT

Birds have been considered good climate indicators in Pleistocene environmental reconstructions, due to their current distribution and specific ecological requirements. They have been analyzed as associations and in some cases also as indicator species for the climate during the Late Pleistocene, which is a stage that shows strong climatic fluctuations. In this work we present an analysis of the relative abundances of thirty-three of these indicator species of Aves in Late Pleistocene Western European sites, in order to characterize the avian associations and bird species behavior, and also shed light on the corresponding ecosystems of the different geographical areas of Europe during this stage. Our analysis reveals four main groups of sites, which correspond mainly to the current biome distribution. Nevertheless, the position of some sites in the analysis is markedly different, revealing a drift southward of the Eurosiberian-Mediterranean boundary during the Late Pleistocene. The results also allow us to analyze the behavior of the various species, whose distributions seem to be controlled by the predominant vegetation in each area more than by the temperature. The different associations of each area suggest that Central Europe was forested or at least point to the presence of forest patches in this area at the end of the Pleistocene. They also reveal the need for avian association analysis instead of the use of isolated bird species to produce landscape and climate reconstructions.

© 2018 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

To characterize the different faunal associations and ecosystems during the last cold stage and decipher the effect of climatic changes, analyses and reconstructions based on the fossil record from this time period have been developed using different methodologies. Small vertebrates (López-García et al., 2013), large mammals (Álvarez-Lao, 2014), and the distribution of plant remains (Hardy, 2010) are some recent examples, among many others.

Birds have been used as climate indicators because they are currently a diverse vertebrate group (Gill, 2007) and are usually associated with particular habitats. Furthermore, they are commonly recorded and well-preserved in sites of Pleistocene age (Mlíkovski, 2002; Tyrberg, 2007; Núñez-Lahuerta et al., 2016a, b).

Many analyses of the Pleistocene climate and ecosystems have been performed on the basis of avian assemblages: e.g. Demarcq and Mourer-Chauviré (1976) developed a method of calculating

thermal indices, which was subsequently applied by Bochenski (2000) and Lorenc (2007) to Polish Vistulian sites; Tyrberg (1991) analyzed the glacial relict distribution of some taxa in the Western Palearctic, and more recently the avian faunas of the Last Interglacial (Tyrberg, 2007); Sánchez-Marco (1996, 1999, 2004, 2007) described the paleoenvironments of the Iberian and European Pleistocene using the bird record; Finlayson (2011) undertook an analysis of the response of bird assemblages to climate change; Tomek and colleagues (2012) studied the avian association of Biśnik (Poland) in order to ascertain the changes in landscape over the last 300,000 years; Holm and Svenning (2014) analyzed the responses of birds to climate changes over the last 180,000 years, using a data matrix with their presence/absence at all European sites; Stewart and Jacobi (2015) also analyzed the responses of birds to climate changes, but using the data from a cold stage site in England. Recently, Lagerholm and colleagues (2017) modeled the distribution of ptarmigans and analyzed ancient DNA in order to shed light on the responses of cold-adapted species to climate warming.

The Quaternary is a period characterized by major climatic fluctuations. These are best known for the Late Pleistocene owing to the overwhelming amount of data recorded in recent decades from

* Corresponding author.

E-mail address: cnunez@unizar.es (C. Núñez-Lahuerta).

ice cores, pollen, marine sediments, etc. (Valsecchi et al., 2012; Sanchez-Goni et al., 2013). The Weichselian (equivalent to the Wisconsinan, Würmian and Devensian) refers to the last glacial cycle. This is a cold stage which covers almost the whole Late Pleistocene, beginning in Marine Isotope Stage (MIS) 5d and ending in the Younger Dryas Stadial (i.e. from 120ka to 10000BP; Hughes et al., 2013). During this period the global ice cover reached a relative maximum, called the Last Glacial Maximum (LGM), about 21ka ago.

The main objective of this work is to study the bird distribution in Western Europe during the Late Pleistocene. To this end, a methodology that has already provided good results for large mammals (statistical analysis of the number of identified specimens; Álvarez-Lao, Álvarez-Lao, 2014; Sauqué et al., 2016) is applied to the avian record. Applied to the Late Pleistocene record, this methodology will reveal whether the bird distribution corresponds to the different paleogeographic provinces in Western Europe, as happens for example with ungulates in relation to the Eurosiberian and Mediterranean regions (Sauqué et al., 2016), and as was pointed out by the work of Sánchez-Marco (2004, 2007). We then analyze the role of the bird species that have classically been considered good climate indicators. Finally, the aim is to compare the results obtained with those from previously published analyses.

2. Material and methods

2.1. Abbreviations

bDb: birds Data base; NISP: number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals; CA: correspondence analysis; DCA: detrended correspondence analysis; LGM: Last Glacial Maximum, around 21ka.

2.2. Matrix construction

In order to analyze the different avian assemblages, data on the NISP (number of identified specimens) of Late Pleistocene European sites have been included in a matrix (our bDb). As the studied sites present a high diversity (Tyrberg, 2007), only the taxa described in previous works as interesting due to their climate-related behavior are included in the analysis (Sánchez-Marco, 2004; Holm and Svenning, 2014). The fossil remains of small passerines have not been added to the bDb. Those taxa identified only at a single site and taxa in open nomenclature have not been added either. The species used in the present study are: *Cygnus olor*, *Cygnus cygnus*, *Anser erythropus*, *Branta bernicla*, *Branta leucopsis*, *Aythya marila*, *Melanitta fusca*, *Melanitta nigra*, *Somateria mollissima*, *Clangula hyemalis*, *Bucephala clangula*, *Mergus merganser*, *Mergellus albellus*, *Gyps fulvus*, *Aegypius monachus*, *Circus macrourus*, *Buteo lagopus*, *Buteo rufinus*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco rusticolus*, *Falco vespertinus*, *Lagopus lagopus*, *Lagopus muta*, *Tetrao urogallus*, *Tetrao tetrix*, *Bonasa bonasia*, *Tetrax tetrax*, *Gallinago media*, *Bubo scandiacus*, *Surnia ulula*, *Aegolius funereus*, *Pyrhacorax pyrrhacorax* and *Pyrhacorax graculus*.

As the analyzed time range is so wide (from 120ka to 10000BP), in some cases different layers of the same site are grouped as one (e.g. Castiglione and Ermitia) provided that all the layers belong to the Late Pleistocene. The small number of sites with the necessary information available prevents us from distinguishing between the different stages of the Late Pleistocene.

The sites are grouped according to the current distribution of ecological regions in Western Europe. The selected regions, applied with aim of analyzing the Eurosiberian-Mediterranean boundary, are as follows: Mediterranean scrubland and forests, Atlantic sites, and Central European sites, the latter two categories belonging to

the Eurosiberian area (Fig. 1). We employ data on the Biogeographical Regions provided by the European Topic Centre on Biological Diversity (available here: http://bd.eionet.europa.eu/activities/Natura_2000/chapter1).

Álvarez-Lao (2014) compared a variety of European sites with a NISP higher than 100 and at least three different taxa. As the available avian information from the sites is not as high as for the mammal record, the original criterion of NISP > 100 used in previous works (Álvarez-Lao, Álvarez-Lao, 2014; Sauqué et al., 2016) proved too high in this case. For this reason, sites with NISP > 50 were added to the bDb. Although the number of Late Pleistocene sites in Europe with bird information is high (Tyrberg, 2007), sites with the NISP available are more limited. There are extensive works that only include the minimum number of individuals (MNI), and some works only include the faunal lists. Fifty-two sites that fulfilled these terms were added to the matrix (Fig. 1, Table 1): Casa da Moura (Domingues-Figueiredo, 2010), Furninha (Brugal et al., 2012), Lapa da Rainha (Domingues-Figueiredo, 2010), Gruta Nova da Columbeira (Domingues-Figueiredo, 2010), El Castillo (Sánchez-Marco, 2005), Valdegoba (Sánchez-Marco, 2005), Labeko (Elorza, 2000), Ermitia (Elorza, 1993), Praileaitz (Moreno-García, 2017), Erralla (Eastham, 1985), Aitzbitarte (Sánchez-Marco, 2011), Berroberria (Sánchez-Marco, 2005), Cau d'en Borrás (Sánchez-Marco, 2005), Gorham (Cooper, 1999), Vanguard (Cooper, 1999), Devil's Tower (Cooper, 1999), Bourrouilla (Eastham, 1988), La Vache (Laroulandie, 2000), Morin (Gourichon, 1993), Combe Saunière (Laroulandie, 2000), Taï (Louchart and Soave, 2002), Pierre-Châtel (Desbrosse and Moruer-Chauviré, 1972), Coscia (Louchart, 2002), Castiglione (Louchart, 2002), Lazaret (Roger, 2004), Fate (Roger, 2004), Arene Candide (Cassoli, 1980), Fumane (Peresani et al., 2011), Ortucchio (Alhaique and Recchi, 2001), Polesini (Radmilli, 1974), Ingarano (Bedetti and Pavia, 2007), Santuario della Madonna (Gala and Tagliacozzo, 2010), Romanelli (Cassoli and Tagliacozzo, 1997), Vindija (Malez, 1988), Luegloch (Fladerer and Reiner, 1996), Dolní Věstonice (Wertz et al., 2016), Pavlov (Bochenski et al., 2009), Přemostí (Wertz et al., 2016), Oblazowa (Nadachowski et al., 1993), Mumotwa (Bochenski, 1981), Koziarnia (Bochenski, 1974), Nietoperzowa (Bochenski, 1974), Biśnik (Tomek et al., 2012), Krucza Skala (Bochenski and Tomek, 2004), Deszczowa (Cyrek et al., 2000), Komarowa (Tomek and Bochenski, 2005), Zamkowa Dolna (Bochenski, 1974), Raj (Bochenski, 1974), Kalman Lambrecht (Jánossy, 1986), Pilisszántó (Jánossy, 1986), Curata (Gal, 2003), Devetashka (Boev, 1999). The NISP data are converted to percentages.

2.3. Statistical analysis

The matrix was analyzed with PAST v.2.14 software (Hammer et al., 2001) by means of a correspondence analysis, which is a recognized method of discovering geographical groupings, patterns and environmental gradients (Greenacre, 1984). It projects a multivariate database onto two dimensions, allowing the grouping patterns to be visualized in a plot. Correspondence analysis (CA) presents some problems: the tendency to compress the end of the ordinate axis squeezes together both samples and data, and the arch effect means that the environmental gradient is not linked with the first axis. For this reason, we have used a detrended correspondence analysis (DCA) (Sauqué et al., 2016), which is also a highly useful tool in the analysis of ecological databases (Hill and Gauch, 1980). To avoid the problems associated with the CA, the DCA rescales itself, and thus removes the compression of the data. Then it performs the detrending and bending of the arch, to link it to the axis.

The “column labels” tool of the DCA in the PAST software was used to establish the relative position of the species with respect to

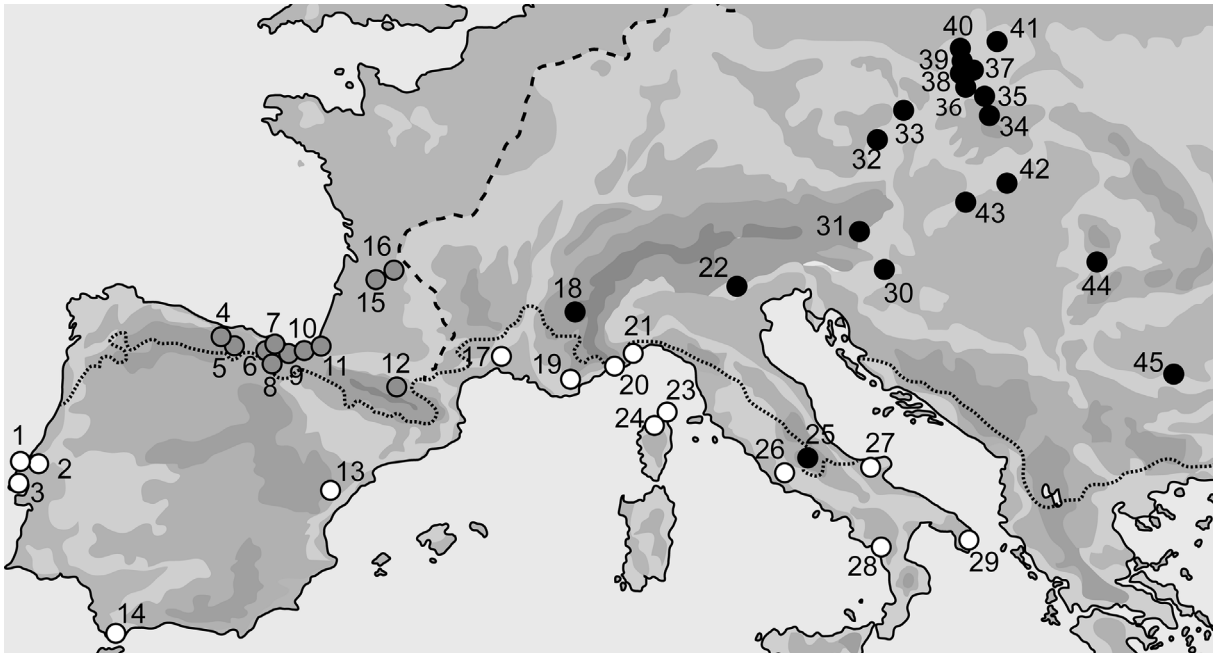


Fig. 1. Location of the Analyzed sites. The dotted line represents the current Eurosiberian-Mediterranean boundary. The dashed line represents the limit between the Atlantic and Central European areas. White dots represent the position of sites located in the Mediterranean Region. Grey (Atlantic) and black dots represent the position of sites located in the Eurosiberian Region: 1-Casa da Moura, Furninha, 2-Lapa da Rainha, 3-Gruta Nova da Columbeira, 4-El Castillo, 5-Valdegoba, 6-Labeko, 7-Ermitia, Praileaitz, 8-Erralla, 9-Aitzbitarte, 10-Berroberria, 11-Bourrouilla, 12-La Vache, 13-Cau d'en Borrás, 14-Gorham, Vanguard, Devil's Tower, 15-Morin, 15-Combe Saunière, 17-Taï, 18-Pierre-Châtel, 19-Lazaret, 20-Fate, 21-Arene Candide, 22-Fumane, 23-Coscia, 24-Castiglione, 25-Ortucchio, 26-Polesini, 27-Ingarano, 28-Santuario della Madonna, 29-Romanelli, 30-Vindija, 31-Luegloch, 32-Dolní Věstonice, Pavlov, 33-Přemostí, 34-Oblazowa, 35-Mumotwa, 36-Koziarnia, Nietoperzowa, 37-Bišnik, Krucza Skala, 38-Deszczowa, 39-Komarowa, 40-Zamkowa Dolna, 41-Raj, 42-Kalman Lambrecht, 43-Pilisszántó, 44-Curata, 45-Devetashka.

the sites in the plot, in order to ascertain the relation of the with the groupings.

3. Results

The DCA shows a separation of the sites into several clusters (Fig. 2). The numbers 1 to 5 have been given to the clusters, in order to facilitate the presentation of the results. The northernmost sites belonging to the Atlantic group are grouped in Cluster 1. The Mediterranean and the southernmost Atlantic assemblages overlap partially to form Cluster 2, including sites that are similar in latitude (those belonging to the Iberian Peninsula and Italy). The southernmost Mediterranean sites are also separated from the rest (Cluster 3) (Fig. 2). Cluster 4 includes Central European and continental Italian sites, and a site from the north of the Iberian Peninsula. Most of the Central European sites (Cluster 5) are grouped together clearly separated from the rest of the assemblages (Fig. 2). The general disposition of the sites over the scatter plot shows a latitudinal gradient long the first axis.

3.1. Cluster 1-northwestern sites of the Atlantic region

This cluster is formed by the northernmost sites belonging to the Atlantic group: Bourrouilla, Combe Saunière and Morin. These sites are all located in the current area of Atlantic influence in Europe, in the central area of France; according to Hardy (2010), the landscape in this area during the LGM was mainly open (Fig. 3). This separation is influenced by the presence of the snowy owl (*B. scandiacus*), the long-legged buzzard (*Buteo rufinus*) and the common merganser (*M. merganser*) (Fig. 2).

3.2. Cluster 2-sites of the Atlantic and Mediterranean region of similar latitude

Cluster 2 is formed by most of the Atlantic sites, and the majority of the sites classified as Mediterranean, except for Taï, Romanelli and Santuario della Madonna. This means that it includes the sites of similar latitude in the Italian and Iberian peninsulas, in areas where the landscape was mostly open during the LGM (Hardy, 2010) (Fig. 3). The arrangement of the sites in the plot keeps the general north-south orientation along Axis 1. The separation of this cluster in the plot seems to be due to the high representation of *P. pyrrhocorax* and *P. graculus*, with influence of other taxa (Fig. 2).

Ingarano is marginally oriented toward the northern Atlantic European group, whereas Arene Candide and Fate are oriented toward the Central European sites. These sites are located very close to the current boundary between the Mediterranean and the Central European climatic areas.

3.3. Cluster 3-southernmost sites of the Mediterranean region

Cluster 3 is formed by the southernmost sites of the matrix: Romanelli and Santuario della Madonna. These two sites are located in the southern part of the Italian Peninsula. The sites are characterized by the dominance of diverse taxa: the little bustard (*T. tetrax*), the brant (*B. bernicla*) and the barnacle goose (*B. leucopsis*). They are also influenced by the presence of the rough-legged buzzard (*B. lagopus*), the pallid harrier (*C. macrourus*) and the whooper swan (*C. cygnus*) (Fig. 2).

3.4. Cluster 4-open Central Europe

The sites of Central Europe occupy the northernmost part of the diagram gradient, forming two clusters. Cluster 4 includes the

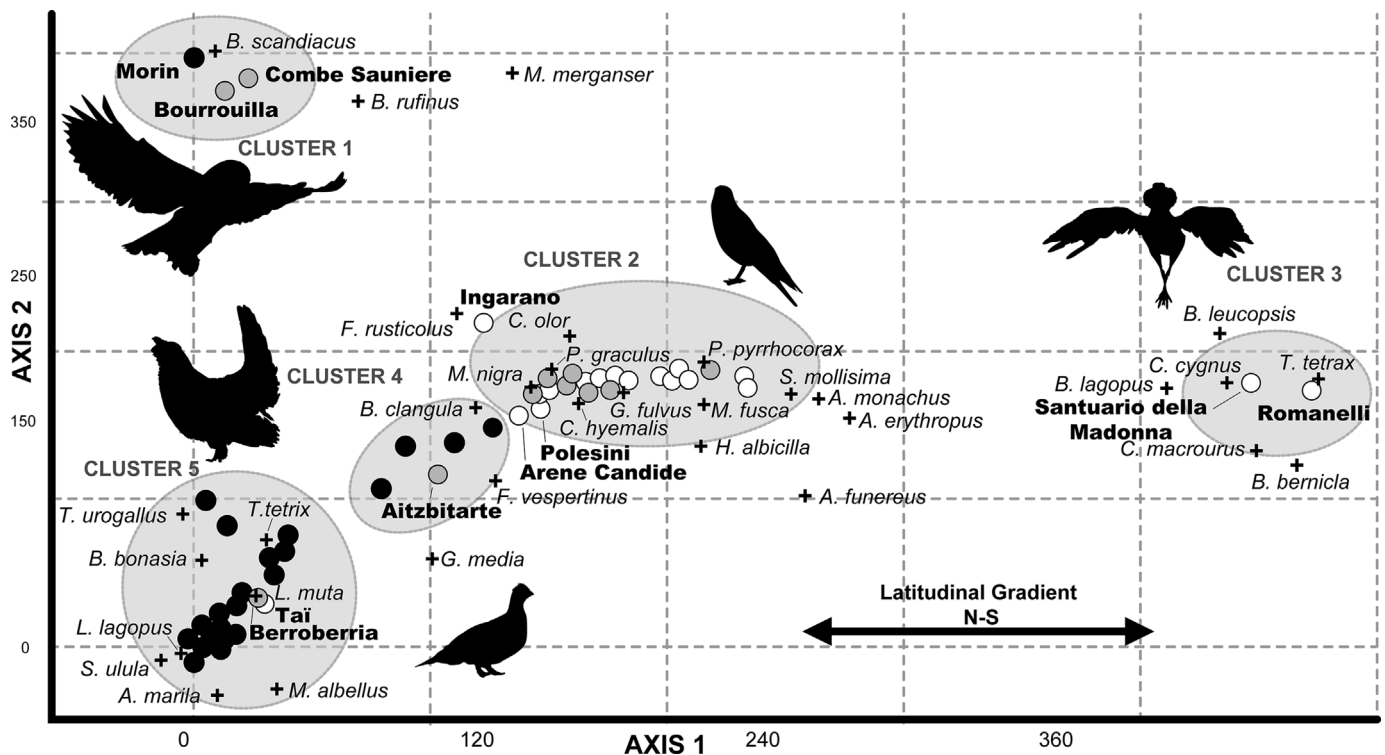


Fig. 2. Detrended Correspondence Analysis (DCA) Results. The white dots represent the Mediterranean sites. Grey (Atlantic) and black (Central Europe) dots represent the Eurosiberian sites. Crosses represent the situation of the taxa in the plot.

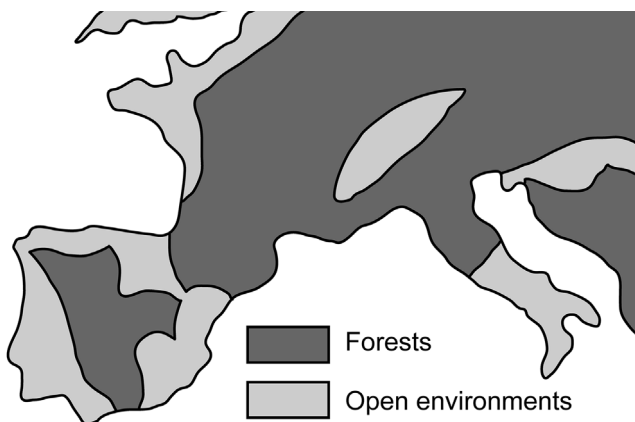


Fig. 3. Landscape distribution during the LGM. Simplified from Hardy (2010).

southernmost sites that belong to the Central European region as well as Aitzbitarte site. The geographical position of these sites explains the intermediate position of the cluster between Mediterranean and northern Central European sites. The presence of open environments in the site areas during the Late Pleistocene (Hardy, 2010) could also explain its separation from the other Central European sites. Cluster 4 is dominated by the common goldeneye (*B. clangula*) and the red-footed falcon (*F. vespertinus*).

3.5. Cluster 5-forested Central Europe

The sites of northern Central Europe are separated from the rest of the sites (Fig. 2). This cluster includes Austrian, Polish, Czech and Bulgarian sites, and also two sites from the north of the Iberian Peninsula and the south of France. The geographical position of

these sites explains the grouping in the diagram. The presence of forest in these areas during the LGM (Hardy) explains the separation of this group of sites from the other northern group (Cluster 1), dominated by open environments. Cluster 5 is dominated by the ptarmigans (*Lagopus* spp.), the black grouse (*T. tetrix*), the capercaillie (*T. urogallus*), the hazel grouse (*B. bonasia*) and the greater scaup (*A. marila*). Remarkable is the presence of both Tai and Berroberria among the northernmost sites of the database.

4. Discussion

4.1. Bird distribution

Some of the analyzed taxa reflect habitat requirements similar to the present, nevertheless, there are other species that present anomalous habitat requirements, and appear to be related to different areas during the Late Pleistocene, as described in previous works (Sánchez-Marco, 1999; Holm and Svenning, 2014).

The mute swan (*C. olor*) appears throughout the Western Europe (Svensson et al., 2010). It appears close to Cluster 2, it is recorded in Atlantic and Mediterranean shores (Furninha and Fate), areas in which it can be found nowadays. The whooper swan (*C. cygnus*) inhabits the northernmost part of Europe, but also has wintering areas in southern regions, even on Adriatic and Aegean shores (Svensson et al., 2010). Although the whooper swan is close to Cluster 3 in the diagram (Fig. 2), the reason for this association is not a change in habitat. There are three sites in the matrix that fit with the current distribution of this taxon, and in which it is recorded: Predmostí, Romanelli and Santuario della Madonna. Romanelli and Santuario della Madonna are located within the current Mediterranean wintering area of *C. cygnus*. This is the reason for the position of the whooper swan in the plot. The only site outside the current distribution of *C. cygnus* is Arene Candide (Table 1). This is a southern irruption of the species, which moved

southward and eastward during this cold period (Sánchez-Marco, 2004).

The lesser white-fronted goose (*A. erythropus*) shows a similar situation to that of *C. cygnus*. Though is a cold climate species, it winters in Adriatic and Aegean areas (Svensson et al., 2010). In the diagram, the lesser white-fronted goose is associated with southern sites (it appears in an intermediate position between Clusters 2 and 3), appearing in Romanelli, Polesini and Coscia. These sites are outside its current habitat range, due to the expansion of the taxon westwards during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004).

The brant (*B. bernicla*) appears close to the southern sites in the diagram. Given that it currently inhabits northern European coasts, its presence at Romanelli and Ortucchio points to an expansion towards the south, as pointed out by Sánchez-Marco (2004). The barnacle goose (*B. leucopsis*) presents a similar situation: its appearance at El Castillo is relatively close to its current distribution (Svensson et al., 2010), but there is no presence of the barnacle goose today in the area of Romanelli, so this constitutes another example of a clear expansion to the south during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004).

The greater scaup (*A. marila*) is associated with the northern Central European sites (Cluster 5) (Fig. 2). It is only registered in three sites in the matrix, Lazaret (Mediterranean region), and Krucza Skala and Mamutowa (Central European region). Lazaret is one of the northernmost sites in the Mediterranean region. The presence of the greater scaup in this site does not represent a huge change in the distribution of the species, as it currently inhabits the northern part of the Adriatic coast (Svensson et al., 2010).

The velvet scoter (*M. fusca*) currently inhabits the northern coast of Europe, including the northern shores of Italy and the Iberian Peninsula (Svensson et al., 2010). It irrupted in the south of both peninsulas during the Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004). Its presence in Deszczowa, Biśnik and El Castillo fits with the current distribution range, whereas its presence at the site of Romanelli represents one of the irruptions in the south east of Italy. Its strong presence at this site explains the presence of this taxon in a central position in the obtained diagram (Fig. 2). The other *Melanitta* species, the common scoter (*M. nigra*), appears also related to Cluster 2 (Fig. 2), which fits with its current habitat (Svensson et al., 2010). Ironically, *M. nigra* appears closer to the Central European sites than *M. fusca*, although *M. nigra* is currently present in milder southernmost areas. Both are close their current distributions. This difference could be due to the scarce data in the matrix, or to a difference in the breeding habitat preferences of these taxa. The velvet scoter (*M. fusca*) breeds in tundra areas, whereas the common scoter (*M. nigra*) breeds both in tundra and forest areas (Svensson et al., 2010).

The common eider (*S. mollissima*) also inhabits European coasts including the north shores of the Italian and Iberian peninsulas (Svensson et al., 2010). Its remains appear in Furninha and in the Santuario della Madonna, which are currently outside its distributional range, representing a southern expansion of the taxon (Sánchez-Marco, 2004). It also appears at the site of Krucza Skala, which lies within its current area of distribution. Its association with Mediterranean sites in the diagram (Fig. 2) is due to the greater presence of the taxon at Furninha and Santuario della Madonna than in Krucza Skala.

The long-tailed duck (*C. hyemalis*) currently inhabits the northern shores of Europe; its southernmost population appears in Brittany (Svensson et al., 2010). Its remains appear in Oblazowa, Berroberria, Romanelli and the Gibraltar sites, which are outside the current range of distribution of the long-tailed duck. This suggests the irruption of a cold taxon within the Mediterranean region, according to Sánchez-Marco (2004). Nevertheless, it sporadically crosses the Alps, and can be observed even in the

Balkan Peninsula (Simic et al., 2008).

The common goldeneye (*B. clangula*) appears in an intermediate position in the graphic. It currently inhabits both Central European and Mediterranean regions (Svensson et al., 2010). It is remarkable that it inhabits Atlantic areas, but it does not appear at Atlantic sites in the matrix. This seems to be due to the absence of coastal north Atlantic sites in the matrix.

The common merganser (*M. merganser*) inhabits the Central European region, and also north Atlantic shores and the east coast of the Adriatic Sea (Svensson et al., 2010). In the diagram obtained, it is associated with the Central European sites (Fig. 2). The smew (*M. albellus*) has a northern distribution, and in the diagram it appears related to Cluster 5, although it is also recorded in Romanelli.

The griffon vulture (*G. fulvus*) has traditionally been associated with Mediterranean ecosystems, which constitute its current distribution (Svensson et al., 2010); this is also the result obtained in the diagram, as it appears related to Cluster 2 (Fig. 2). Nevertheless, it has been recorded at sites located farther north than its current range, such as Pavlov. These northward expansions have been explained by the abundant presence of megafauna throughout Europe, which could have provided a huge amount of available carcasses for scavengers (Holm and Svenning, 2014). *A. monachus* displays similar situation. It has traditionally been associated with mild Mediterranean areas, such as those it currently inhabits. Holm and Svenning (2014) propose that its presence was widespread in the Late Pleistocene. The cinereous vulture not only appears in mild habitats, but can also tolerate cold temperatures such as those of the Gobi Desert (Reading et al., 2010). As is the case with the griffon vulture, the widespread distribution of this taxon in the past seems to be due to the greater availability of carcasses rather than to different temperatures.

The pallid harrier (*C. macrourus*) appears close to Mediterranean sites in the diagram (Fig. 2). It currently inhabits the south and east of Europe, including the Mediterranean shores (Svensson et al., 2010). Pallid harrier remains are found in sites close to this area, and also in one site further west: Lazaret. Holm and Svenning (2014) and Sánchez-Marco (2004) already reported this expansion to the west of Europe. It has also been pointed out that the distribution of the taxon during the Late Pleistocene was throughout almost all Europe, although there are no relic populations today in Western Europe (Tyrberg, 1991).

The long-legged buzzard (*B. rufinus*) inhabits the open plains of southeastern Europe (Svensson et al., 2010). However in the obtained diagram it appears related to the northwestern Atlantic sites (Cluster 1) (Fig. 2). According to Holm and Svenning (2014) the long-legged buzzard has a northwards expansion during the Late Pleistocene. This expansion could be explained with the presence of open landscapes in the Atlantic shores more than due changes in the temperatures. The rough-legged buzzard (*B. lagopus*) currently inhabits northeastern Europe, including the north of Italy and Balkan coast (Svensson et al., 2010). It also appears associated with these areas in the diagram (Fig. 2). It has been reported that the rough-legged buzzard spread towards the south and the west in the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004), as represented by its presence in Valdegoba and Coscia.

The white-tailed eagle (*H. albicilla*) inhabits the north and east of Europe, including eastern Mediterranean shores (Svensson et al., 2010), and in the obtained DCA diagram it appears related to Cluster 2 (Fig. 2). The white-tailed eagle is recorded at several sites in the matrix that are located in the Iberian Peninsula, Cau d'en Borrás, El Castillo, and the Gibraltar sites. These are clearly outside its current range. Its presence in those sites explains the presence of *H. albicilla* in a central position in the diagram.

Remains of the gyrfalcon (*F. rusticolus*) are associated with Atlantic and Mediterranean sites in the analysis (Fig. 2). It currently

appears only on the northern coast of the Scandinavian Peninsula. The presence of this taxon in sites such as Casa da Moura and Vindija clearly lies outside its range. The gyrfalcon undertook a southward expansion during the Late Pleistocene (Holm and Svenning, 2014). *F. rusticolus* feeds mainly on *Lagopus* prey (Svensson et al., 2010); the strong presence of *Lagopus* in southern areas of Europe could have facilitated the expansion of the gyrfalcon in these areas.

The red-footed falcon (*F. vespertinus*) is a bird typical of the northeast of Europe, but it does not reach the Scandinavian Peninsula. It currently appears throughout Italy and Greece, and also on the northern coast of Africa (Svensson et al., 2010). Its current distribution covers the area of the sites with which is related in the diagram: the Mediterranean and Central European groups (Clusters 2 and 4) (Fig. 2).

The willow ptarmigan (*L. lagopus*) appears strongly associated with Cluster 4 (Central European sites) in the DCA diagram (Fig. 2). It currently inhabits Scandinavia and Scotland. During the Late Pleistocene the willow ptarmigan expanded its range toward the south (Holm and Svenning, 2014), appearing in areas outside its current range (Sánchez-Marco, 2004). Both *Lagopus lagopus* and *Lagopus muta* were widely distributed during the Late Pleistocene (Tyrberg, 1991), *Lagopus lagopus* being the dominant species (Lagerholm et al., 2017). Although the willow ptarmigan appears as far away as the Iberian Peninsula, it was not as abundant in this area as its relative, the rock ptarmigan (*L. muta*).

The rock ptarmigan is currently present in Scandinavia, but there are also two relict populations in the Pyrenees and the Alps (Svensson et al., 2010). In the diagram it is associated with the Central European sites (Fig. 2). It has been described as low-dispersive taxon, which underwent a great expansion of its habitat (Sánchez-Marco, 2004). This could be due to higher temperature tolerance, or to the availability of more suitable ecosystems for the rock ptarmigan (Tyrberg, 1991). Genetic analysis indicate that both *Lagopus* species shifted their habitats towards regions of higher latitude and altitude, their ability to fly enabling them to move between suitable habitat patches more easily than mammals (Lagerholm et al., 2017). Currently, the willow ptarmigan is more closely associated with forested areas, and the rock ptarmigan with rocky tundra areas (Svensson et al., 2010), which contrasts with the results of the DCA analysis, in which both are related to Cluster 4. The differentiation in the distribution of ptarmigans in current European populations seems to be a result of the contraction of refugia during the Holocene (Lagerholm et al., 2017), which could explain the association of both species with the same area of the diagram.

The western capercaillie (*T. urogallus*) currently inhabits Central Europe, outside the Atlantic domain. This is also the position that it occupies in the diagram (Fig. 2). As regards the matrix, it appears at Arene Candide, Polesini and Lapa da Rainha, which belong to the Mediterranean area, but its presence is much stronger in the Central European sites. It has been pointed out that it had a more widespread distribution in the past (Holm and Svenning, 2014).

The black grouse (*T. tetrix*) is associated with Cluster 5 (Central European sites) (Fig. 2). This is consistent with the current distribution of the taxon; the black grouse currently inhabits northern and central Europe, also reaching the Alps. It seems to have a widespread distribution (Holm and Svenning, 2014). *B. bonasia* presents a similar distribution; it appears close to the Central European sites in the DCA diagram, which fits with its current distribution. The hazel grouse is currently absent from Atlantic areas (Svensson et al., 2010) except for some sightings in the Pyrenees (Catusse et al., 1992).

The little bustard (*T. tetrix*) currently inhabits Mediterranean areas such as the Iberian Peninsula and parts of the south of Italy or

the north of Africa. It also has some populations on the Atlantic coast of France. The diagram relates this taxon with the southernmost sites of the Mediterranean Region, i.e. Cluster 3 (Fig. 2). These sites lie within the current distribution of the little bustard (Svensson et al., 2010), in the south of Italy. It was common during the Würm (Tyrberg, 1991), and its habitat expanded northward during both cold and mild period, as reflected by its presence in Mamutowa (Holm and Svenning, 2014).

The great snipe (*G. media*) has an eastern distribution at present, and it appears on the Scandinavian Peninsula as well as in the north of Africa (Svensson et al., 2010). Our analysis places *G. media* in an intermediate position, close to Clusters 4 and 5, Central European sites, but not close to northernmost Atlantic sites (Cluster 1) (Fig. 2). Sánchez-Marco (2004) pointed that the great snipe irrupted in the Mediterranean area, with southern and western expansions.

The snowy owl (*B. scandiacus*) is a classic example of southward expansion during the Late Pleistocene (Sánchez-Marco, 2004; Holm and Svenning, 2014; among others). It had a really strong presence during the Late Pleistocene in the more southern Atlantic area of France (Laroulandie, 2016), but currently the snowy owl is only present in the Scandinavian area (Svensson et al., 2010). The position of *Bubo scandiacus* in the diagram is consistent with these observations. It is strongly associated with Atlantic sites, which form Cluster 1 (Fig. 2). In fact the high proportion of its remains at these sites seems to be the main control separating Atlantic sites, as the species also appears at sites in other areas in lower proportions (such as Deszczowa, Romanelli and Ermitia).

S. ulula appears related to the Central European sites in the DCA diagram (Fig. 2), its record in Polish and Hungarian sites (Table 1) represents also a southward expansion (Holm and Svenning, 2014). The northern hawk-owl inhabits the boreal forest of the north paleartic (Svensson et al., 2010).

Aegolius funereus is currently a Central European taxon, with some presences in the Pyrenees (Svensson et al., 2010). The boreal owl also show this tendency in the diagram; is associated with Central European sites, although it also appears in northern Mediterranean sites, such as Lazaret and Arene Candide, as reflects its situation in the diagram (Fig. 2). Its appearance in Mediterranean sites is consistent with the southern irruption described by Sánchez-Marco (2004).

The red-billed chough (*P. pyrrhcorax*) appears in a central part of the diagram, close to the southern sites in both Mediterranean and Atlantic areas (Cluster 2). This position fits with its current distribution, which covers the mountain areas of the Mediterranean region and the European Atlantic coast. Remains of the red-billed chough appear in more than half of the sites in the matrix, i.e. a total of 52 sites (Table 1). Of these sites, the only one belonging to the Mediterranean region in which *P. pyrrhcorax* does not appear is Tai, which is closer to the Central European sites in the DCA diagram. The red-billed chough underwent expansions both during cold and warm pulses (Holm and Svenning, 2014). It was present throughout the south of Europe during the Würm, and its record includes areas from which is now absent due to its disjunct distribution (Tyrberg, 1991, 2007).

The yellow-billed chough (*P. graculus*) has been used as a cold climate indicator (Moncel et al., 2015; Crégut-Bonnoure et al., 2014). Some authors assert that during the analyzed time period, the habitat of the yellow-billed chough expanded to include lower lands (Sánchez-Marco, 1996; Holm and Svenning, 2014). *P. graculus* also expanded its territory northward (Tyrberg, 1991). Today, it occurs in the Pyrenees, the Alps, and also the mountains of the eastern Mediterranean (Svensson et al., 2010). It appears in more sites in the matrix than *P. pyrrhcorax* and is more abundant, representing more than the 90% of the NISP of the analyzed taxa in several sites. It is relatively scarce in the northern Central European

sites. Within the diagram, it is associated with the sites of the Atlantic and Mediterranean region that share a latitudinal range in the southern part of Europe, without taking into account the Mediterranean peninsulas. The reason for the higher proportion of *P. graculus* than *P. pyrrhocorax* in the sites could be the higher tolerance of the yellow-billed cough to cold temperatures by the yellow-billed cough (Tyrberg, 1991). However it seems not to play an important role in the grouping of the colder northern sites.

4.2. Temperature – vegetation influence

According to the maps provided by Hardy (2010), during MIS3 there were open landscapes in the Iberian Peninsula, the central part of southern France, and the Italian Peninsula, whereas the rest of Europe was mainly covered by evergreen taiga, except for some French Atlantic patches, which were covered by mixed forest. During the LGM the general scheme changes, with evergreen taiga extending to the central part of the Iberian Peninsula (the coast retaining an open landscape) and the northern half of the Italian Peninsula. The Atlantic coast of France also had open landscapes (Fig. 3).

Most of the species related to forest habitats are strongly associated with Central European areas (Cluster 5) (Fig. 2); examples are *L. lagopus*, *S. ulula*, *T. urogallus* and *B. bonasia*. According to Hardy (2010), Central Europe was covered by taiga in the LGM, so the high representation of these taxa at the Central European sites fits with previous reconstructions. Central and Eastern Europe was covered by trees during the last glacial cycle, at least in pockets in tundra or in an open taiga (Willis and van Andel, 2004). These data are also consistent with other works on avian assemblages, which have demonstrated the presence of forest patches throughout the Late Pleistocene in Central European areas such as Biśnik, in Poland (Tomek et al., 2012).

Some of the analyzed species are currently associated with open or mixed environments. These appear scattered across the diagram. *T. tetraz*, *C. macrourus*, *G. fulvus* and *A. monachus* currently inhabit milder areas, and are grouped with Mediterranean sites in the diagram (Clusters 2 and 3) (Fig. 2). Their habitat preferences are based on open habitats, and this is consistent with the maps provided by Hardy (2010). Other species are strongly related with open environments, such as *B. scandiacus*. This is associated with northern Atlantic sites (Cluster 1). The separation between Clusters 1 and 5 (the northernmost sites: the Atlantic and Central European sites respectively) seems to be mainly controlled by the presence of open species, in Cluster 1, or forest-related species in Cluster 5. Again this distribution fits with the maps used in the comparison.

There are several species, all of them associated with water bodies (Anseriformes) that appear today in the northernmost

Atlantic part of Europe. Although these are species that inhabit cold areas, they appear in the mildest area of the diagram. Some of them currently have breeding areas in the Mediterranean region. This is the case with: *C. cygnus*, *A. erythropus*, *A. marila* (with presence in Central Europe), *M. fusca*, *M. nigra*, *S. mollissima*, *B. clangula*, and the *Mergus* species (both also with presence in Central Europe). Another group of water-related cold-habitat species does not have current populations in the Mediterranean area: *B. bernicla* (which has some populations in the Atlantic north of Spain), *B. leucopsis* (populations in the Atlantic south of Spain) and *C. hyemalis*. The general situation of these taxa has already been analyzed. There is a pattern that pertains to some species of Anseriformes currently inhabiting the northernmost part of Europe. These appear next close to the southernmost Mediterranean sites (Cluster 3). The association of some of them with this area can be easily explained, as this is where they breed. But some of these species do not currently breed in the Mediterranean region, yet have experienced a southward strong expansion. Two possible explanations for this expansion were proposed by Tyrberg (2001): either it may be due to more favorable temperatures for these species during cold periods, which implies bigger breeding areas, or it may be due to lower temperatures than now in southern European winters. As some authors have pointed out, temperature is not the only, nor even the strongest control on bird distribution (Finlayson, 2011; Holm and Svenning, 2014), or to put it another way, bird distribution does not reflect major temperature shifts in temperature, as other climate proxies do (Tyrberg, 2001). It has even been proposed that birds may reflect milder temperatures than other proxies (Lorenz, 2007). The presence of vegetation in Mediterranean areas that is more similar to that of the Atlantic coast (open environments) than that of Central Europe could have induced the presence of these taxa in milder areas, rather than just a cooling of the climate, as they are absent from Central European sites, where the forest seems to be the most abundant landscape.

Some of the analyzed taxa appear in intermediate areas of the diagram. In the cases of species with a low presence in the matrix this could be due to a lack of data. Two of these species are the most abundant in the matrix, *P. pyrrhocorax* and *P. graculus*, which, as has been mentioned above, could represent a cosmopolitan distribution. Both show preference for open environments. During the Late Pleistocene they expand to the lowlands of Europe (Holm and Svenning, 2014). This expansion could be due to a slight cooling of the climate, and also to the availability of more open environments due to the increased dryness of this period. Although both factors control the distribution of the taxa, the fact that they did not expand toward more northern, colder areas suggest that the second factor is the one with greater weight in the distribution of the taxa.

The distribution of the bird taxa reflects the fact that Central

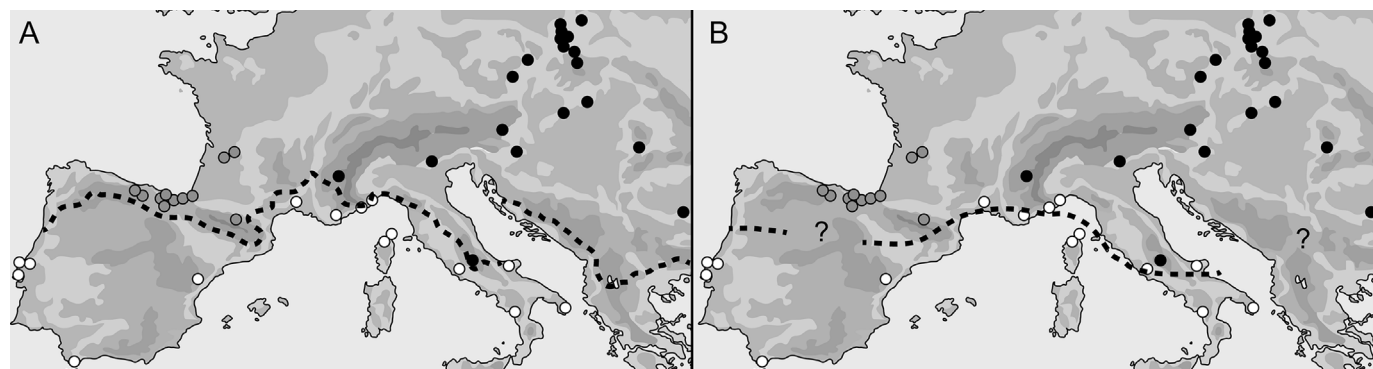


Fig. 4. The dashed line represents the limit of the Eurosiberian and Mediterranean regions. a) Current boundary; b) Proposed boundary during the Late Pleistocene. The color code of the dots follows the previous figures.

Europe was covered by taiga, or at least by tundra with forest patches. This is consistent with other reconstructions not based on bird distribution (Willis and van Andel, 2004; Hardy, 2010) and also with analyses based on bird presences which describe northern Europe as characterized by the presence of trees even in the coldest periods (Tomek et al., 2012; Holm and Svenning, 2014). It contrasts with a different reconstruction of the European vegetation during the last glacial pulse, which defends the presence of steppe tundra in Central and Atlantic Europe, and forest steppe in the Mediterranean region (Ray and Adams, 2001).

4.3. Eurosiberian Mediterranean boundary

The current boundary between the Eurosiberian and Mediterranean regions (Fig. 4a) goes through the north Atlantic coast of Portugal and the Cantabrian coast of Spain drawing an E-W line that reaches the Pyrenees. It changes direction near the Mediterranean coast, turning north and westwards. In the Mediterranean area the line includes the south of France and circumvents the Alps, running diagonally to the Province of Campobasso, avoiding the Apennines. It meets east coast of the Adriatic Sea and runs southwards. This general distribution is reflected in other Late Pleistocene analyses (Sánchez-Marco, 2007; Sauqué et al., 2016), and also is reflected in the analyses carried out in the present work, albeit with some subtle variations.

As has been described in the Results section, the current biogeographical regions are well grouped in the obtained DCA diagram. Southern Mediterranean sites are separated from those Mediterranean sites of the same latitude as the Eurosiberian (Atlantic) sites. As regards the Eurosiberian sites, the north Atlantic sites are separated both from the more southern Atlantic sites and from the Central European sites, which occupy a different region in the diagram, and are also divided into two groups according to the latitude.

The main results of this analysis are the clear separation in some cases, and the slight separation in other cases, of the northernmost Mediterranean sites from the rest of the Mediterranean sites, and their orientation toward the Eurosiberian clusters. Arene Candide and Polesini are not completely separated from the Mediterranean region, but are oriented toward the Central European Eurosiberian sites. They are located on the Mediterranean coast of Italy, near to the Alps and the Apennines, close to the boundary of the region (Fig. 4a). The site of Ingarano has a similar location than Polesini, but on the Adriatic coast. Ingarano is completely separated from the Mediterranean sites, and is oriented toward the northern Atlantic sites. In the light of the reconstruction by Hardy (2010), it is notable that this area has a similar landscape to that of the Atlantic coast of France. This grouping may thus be due to this similarity, and represent a slight southward expansion of the Eurosiberian-Mediterranean boundary, which may continue to the Polesini site and then southward Ingarano (Fig. 4b).

It is different with Taï, which appear completely among the Eurosiberian sites of Cluster 5, even more so than Ortucchio and Fumane (Cluster 4), which are currently in the Eurosiberian area but near to the Mediterranean shores. This distribution of sites could represent a shift in the southern Eurosiberian limit, which could have moved to the south in this region of France, but without reaching the position of Lazaret, which in the diagram has a Mediterranean influence, as is the case today (Fig. 4a).

There are no available data on the position of the boundary in the Iberian Peninsula, as the sites represented in the analyzed matrix belong to the Cantabrian, Atlantic and Mediterranean shores, and the position of these sites in the diagram corresponds to the current situation. Sánchez-Marco (2007), whose reconstruction of the boundary during the LGM in the south of France and Italy is

consistent with the results of the present work, draws the line to include the central part of the Iberian Peninsula in the Eurosiberian area. The reconstruction produced by Ray and Adams (2001) includes the Cantabrian coast of Spain in the Mediterranean region and identifies the central part of the Iberian Peninsula as a tundra area. The results of the DCA diagram obtained in the present paper locate the Eurosiberian sites of northern Spain and southern France at least close to the boundary. Nevertheless, as pointed out above, there are no sites in the matrix belonging to the central part of Iberia, so our results do not allow this boundary to be established in the Iberian Peninsula (Fig. 4b). Likewise, the lack of eastern Adriatic and Balkan sites in the matrix prevent us from locating the boundary in this area.

5. Conclusions

The detrended correspondence analysis applied to a matrix composed of the data of 33 taxa from 52 Late Pleistocene sites reflects a north-south gradient along the first axis, and the current regional distribution of the sites, with some exceptions. These exceptions correspond to sites from the northern area of the Mediterranean region, which are close to the current limit of the Eurosiberian-Mediterranean boundary. These sites are oriented toward the Eurosiberian associations (for example Ingarano, oriented toward the Atlantic cluster, or Polesini and Arene Candide, oriented toward the Central European cluster) or are truly separated from the Mediterranean group (for example Taï, associated with the Central European sites). These results, along with the position of the taxa in the diagram allow us to propose a probable Eurosiberian-Mediterranean boundary for the Late Pleistocene, located in a more southerly position than at the present, as previously proposed by other authors using different methodologies (for example Sánchez-Marco, 2007).

The taxa distribution in the diagram suggests that Central Europe was covered by taiga or at least that there were major forest patches in the tundra. It also points to an open environment in the Atlantic and Mediterranean areas. The distribution of some species of strongly Atlantic Anseriformes near the southernmost Mediterranean sites can be explained by the current hibernation areas of these taxa, as well as by the greater similarity of the Mediterranean region to the Atlantic landscape than of Central Europe. Some taxa show major expansions to the south, as observed by previous authors. Some typically Mediterranean taxa also show northward expansion in this cold stage (*A. monachus* for example). This change in the distribution patterns of some taxa seems to be due to the greater availability of food or to an optimal landscape rather than merely to a temperature change. For this reason, the use of single taxa to reconstruct temperatures should be avoided, especially taxa with a widespread distribution during the Late Pleistocene, such as *P. graculus*. Moreover, birds in general seem not to be genuinely useful in temperature reconstruction, as they do not clearly reflect temperature changes. Nevertheless, they can prove useful in landscape reconstruction (Lorenc, 2007; Holm and Svenning, 2014).

A matrix with more data would allow deeper analyses of areas such as the Iberian Peninsula and France. It would also be of great interest to have a larger matrix so as to separate the cold and mild stages of the Late Pleistocene, also taking into account the origin of the accumulation in each level in order to observe the situation of the taxa at different times using the DCA.

Acknowledgements

The authors would like to thank the organizers of the XIV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología and the 1st International Meeting of Early-Stage Researchers, celebrated in

Alpuente, Valencia, especially to the organizers of the Quaternary Ecosystem session: Ana Fagoaga, Dolores Marin-Monfort, Rafael Marquina and Ignacio Sanz. We also would like to thank the projects: CGL2012-38434-C03-01 and CGL2015-65387-C3-2-01.C. Núñez-Lahuerta and J. Galán are the recipients of Ph.D. fellowships from the Gobierno de Aragón (DGA), co-financed by the European Social Fund (FSE) of the European Union. Thanks to Z.M. Bochenski for his valuable comments and help with bibliography, which have markedly improved this work. Thanks to R. Glasgow for revising the English.

Appendix. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.01.023>.

References

- Alhague, F., Recchi, A., 2001. Preliminary results of the re-analysis of the mammalian and avian remains from Grotta di Ortucchio (Avezzano). *Riv. Antropol.* 79, 19–80.
- Álvarez-Lao, D.J., 2014. The Jou Puerta Cave (Asturias, NW Spain): A MIS 3 large mammal assemblage with mixture of cold and temperate elements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 393, 1–19.
- Bedetti, C., Pavia, M., 2007. Reinterpretation of the Late Pleistocene Ingarano Cave deposits based on the fossil bird associations (Apulia, South-Eastern Italy). *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 113, 487–507.
- Bochenski, Z., 1974. Ptaki Młodszege Czwartorzedu Polski [The Birds of the Late Quaternary of Poland]. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa-Kraków*.
- Bochenski, Z., 1981. Fossil remains of Birds from Mamutowa Cave. *Folia Quaternaria* 54.
- Bochenski, Z., 2000. Interpretacja Składu Gatunkowego Zespołu Ptaków Dzikich. In: Bochenski, Z. (Ed.), *Podstawy Archeozoologii*, pp. 84–98. Ptaki. PWN, Warszawa.
- Bochenski, Z., Tomek, T., 2004. Bird remains from a rock shelter in Kruzka Skala (Central Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 47 (1–2), 27–47.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., Wilczynski, J., Svoboda, J., Wertz, K., Wojtal, P., 2009. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *J. Archaeol. Sci.* 36, 2655–2665.
- Boev, Z.N., 1999. Neogenski I Kvaternerniptsi (Aves) Ot Balgariya (Neogene and Quaternary Birds (Aves) from Bulgaria). *Disertatsiyaza doctor nanaukite (DrSc Thesis)*. National Museum of Natural History, Sofia.
- Brugal, J.P., Argant, J., Crispim, J.A., Figueiredo, S., Martín-Serra, A., Palmqvist, P., 2012. The Complex Carnivore-Rich Assemblages from Furninha (Peniche, Portugal): A Multidisciplinary Approach. *J. Taphon.* 10 (3–4), 417–438.
- Casoli, P.F., 1980. Lavifauna del Pleistocene superior delle Arene Candide (Liguria). *Memorie dell'Istituto Italiano di Paleontologia Umana, nuova serie* 3, 155–234.
- Cassoli, P.F., Tagliacozzo, A., 1997. Butchering and Cooking of Birds in the Palaeolithic Site of Grotta Romanelli (Italy). *Int. J. Osteoarchaeol.* 7, 303–320.
- Catusse, M., Mothe, T., Menoni, E., 1992. La Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* existe dans les Pyrénées. *Alauda* 60 (3), 129–199.
- Cooper, J.H., 1999. Late Pleistocene Avifaunas of Gibraltar and Their Palaeoenvironmental Significance. Ph.D. Thesis, University of London.
- Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, Debard, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.B., Frèrebeau, N., Kuntz, D., Krzypkowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Oppliger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thinin, M., 2014. The Karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quat. Int.* 339–340 (7), 41–61.
- Cyrek, K., Nadachowski, A., Madeyska, T., Bochenski, Z., Tomek, T., Wojtal, P., Miekina, B., Lipecki, G., Garapich, A., Rzebik-Kowalska, B., Stworzewicz, E., Wolsan, M., Godawa, J., Kosciow, R., Fostowicz-Frelik, L., Szyndlar, Z., 2000. Excavation in the Deszczowa Cave (Kroczyckie Rocks, Czesochowa Upland, Upper Poland). *Folia Quaternaria* 71, pp. 5–84.
- Demarq, G., Mourer-Chauviré, C., 1976. *Líndice thermique, un essai de méthode pour comparer et utiliser climatologiquement les gisements quaternaires. Application aux oiseaux du Pléistocène Français.* *Geobios* 9 (2), 125–141.
- Desbrosse, R., Mourer-Chauviré, C., 1972. Les oiseaux magdaléniens de Pierre-Châtel (Ain). *Sonderbrückas Quartär* 23/24.
- Domingues-Figueiredo, S.M., 2010. A Avifauna Plistocénica de Portugal. *Especificidades evolutivas, anatómicas e o seu contexto paleontológico, geológico e arqueológico*. Tesis. Departamento de Prehistoria, Historia Antigua y Arqueología de la Universidad de Salamanca, Departamento de Historia de la Universidad de Lisboa, p. 618.
- Eastham, A., 1985. The Magdalenian avifauna at Erralla Cave. *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 37, 59–80.
- Eastham, A., 1988. Magdalenians and Snowy Owls: bones recovered at the grotte de Bourrouilla (Arancou, Pyrénées Atlantiques). *Paléo* 10, 95–107.
- Elorza, M., 1993. Revision of the avifauna of Ermitia (Gipuzkoa). *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 45, 175–177.
- Elorza, M., 2000. Bird remains from the settlement of Labeko Koba (Arrasate, Basque Country). *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 52, 187–192.
- Finlayson, C., 2011. *Avian Survivors: the History and Biogeography of Palearctic Birds*. Bloomsbury Publishing, p. 320.
- Fladerer, F.A., Reiner, G., 1996. Hoch- und spätglaziale Wirbeltierfaunenausvier Höhlen der steiermark. *Mitteilungen der Abteilung Geologie Paläontologie und Bergbau am Joanneum* 54, 43–60.
- Gal, E., 2003. Bird Remains from Curata and Bordu Mare Caves (Romania). *ARCHAEOFAUNA* 12, 183–192.
- Gala, M., Tagliacozzo, A., 2010. The avifauna from Late Glacial archaeological sites in Italy: A tentative synthesis. *Proceedings of the 6th Meeting of ICAZ Bird Working Group in Groningen. Part IV. Paleontol. Zoogeogr. birds* 284.
- Gill, F.B., 2007. *Ornithology*, third ed. W.H. Freeman and Company, p. 758.
- Gourichon, L., 1993. Les Harfangs (*Nyctea scandiaca* L.) du gisement magdalénien du Morin (Gironde). *Analyse taphonomique des restes d'un rapace nocturne chasse et exploité par les homes préhistoriques. Mémoire de Maîtrise d'Ethnologie (Préhistoire)*. Université Lumière, p. 180.
- Greenacre, M.J., 1984. *Theory and Applications of Correspondence Analysis*. Academic Press, London, p. 364.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. *PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis*. *Paleontol. Evolucion* 4 (1), 9.
- Hardy, B.L., 2010. Climatic variability and plant food distribution in Pleistocene Europe: Implications for Neanderthal diet and subsistence. *Quat. Sci. Rev.* 29, 662–679.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation* 42, 47–58.
- Holm, S.R., Svenning, J.C., 2014. 180,000 Years of Climate Change in Europe: Avifaunal Responses and Vegetation Implications. *PLoS One* 9 (4), e94021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094021>.
- Hughes, P.D., Gibbard, P.L., Ehlers, J., 2013. Timing of glaciations during the last glacial cycle: Evaluating the concept of a global "Last Glacial Maximum" (LGM). *Earth Sci. Rev.* 125, 171–198.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy* 8. Elsevier, p. 208.
- Lagerholm, V.K., Sandoval-Castellanos, E., Vaniscotte, A., Potapova, O.R., Tomek, T., Bochenski, Z.M., Shepherd, P., Barton, N., Van Dyck, M.C., Miller, R., Höglund, Yoccoz, N.G., Dalén, L., Stewart, J.R., 2017. Range shifts or extinction? Ancient DNA and distribution modeling reveal past and future responses to climate warming in cold-adapted birds. *Global Change Biol.* 23, 1425–1435. <https://doi.org/10.1111/gcb.13522>.
- Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte: Applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège). These. Université de Bordeaux, p. 396.
- Laroulandie, V., 2016. Hunting fast-moving, low-turnover small game: the status of the snowy owl (*Bubo scandiacus*) in the Magdalenian. *Quat. Int.* 414, 174–197.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Bennisar, M., Sanz, M., Daura, J., 2013. Heinrich event 4 characterized by terrestrial proxies in southwestern Europe. *Clim. Past* 9, 1053–1064.
- Lorenc, M., 2007. Reconstruction of the Vistulian Paleotemperatures based on the Fossil bird Assemblages. *Seria Geografia* 73, 168. ISBN 83-232-1709-02.
- Louchart, A., 2002. Les Oiseaux de Pléistocène de Corse, et de quelques localités Sardes: Écologie, évolution, biogéographie et extinctions. *Documents du Laboratoire Géologique du Lyon* 155, 287.
- Louchart, A., Soave, R., 2002. Changement d'ampleur de l'exploitation des oiseaux entre le Magdalénien et l'Azilien: l'exemple du Taï 2 (Drome). *Quaternaire* 13, 297–312.
- Malez, V., 1988. Pleistocene bird fauna from Vindija Cave in Northwestern Croatia. *Rad Jugoslavenske Akademije Znanosti i Umjetnosti. Vardin* 2, 31–203.
- Mifikovski, J., 2002. *Cenozoic Birds of the World*. Ninox Press, Praha, p. 417. ISBN: 80-901105-3-8.
- Moncel, M.H., Allué, E., Bailon, S., Barshay-Szmidt, C., Béarez, P., Crégut, E., Daujeard, C., Desclaux, E., Debard, E., Lartigot-Campin, A.S., Puaud, S., Roger, T., 2015. Evaluating the integrity of palaeoenvironmental and archaeological records in MIS5 to 3 karst sequences from southeastern France. *Quat. Int.* 378, 22–39.
- Moreno-García, M., 2017. Estudio de la avifauna de la cueva de Praileaitz I (Deba, Gipuzkoa). *Munibe Monographs. Anthropol. Archaeol. Series* 1, 287–325.
- Nadachowski, A., Harrison, D.L., Szyndlar, Z., Tomek, T., Wolsan, M., 1993. Late Pleistocene vertebrate fauna from Oblazowa 2 (Carpathians, Poland): palaeoecological reconstruction. *Acta Zool. Cracov.* 36 (2), 281–290.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016a. First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain). In: Peresani, M., Blasco, R. (Eds.), *Humankind and the Avian World: Zooarchaeological Evidence for Inferring Behavioural Evolutionary Signatures*. *Quaternary International*, vol. 421, pp. 12–22.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2016b. Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain. *Historical Biol. Int. J. Palaeobiol.* 28 (6), 774–786.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 108, 3888–3893.
- Radmilli, A.M., 1974. *Gliscavinella Grotte Polesini a Ponte Lucano di Tivoli e la*

- piúantica arte nellazio (Origines, Sansoni, Firenze).
- Ray, N., Adams, J.M., 2001. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000–15,000BP). *Internet Archaeol.* 11 <https://doi.org/10.11141/ia.11.2>.
- Reading, R.P., Kenny, D., Azua, J., Garret, T., Willis, M.J., Purevsuren, T., 2010. Ecology of Eurasian black vultures (*Aegypius monachus*) in Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia. *Erforschungsbilogscher Ressourcen der Mongolei* 11, 177–188.
- Roger, T., 2004. Lavifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne : Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italy), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléocologie*. These. Muséum National d'histoire Naturelle, Paris.
- Sánchez-Goñi, M.F., Bard, E., Landais, A., Rossignol, L., d'Errico, F., 2013. Air-sea temperature decoupling in Western Europe during the last interglacial-glacial transition. *Nat. Geosci.* 6, 837–841.
- Sánchez-Marco, A., 1996. Aves fósiles del Pleistoceno Ibérico: rasgos climáticos, ecológicos y zoogeográficos. *Ardeola* 43 (2), 207–219.
- Sánchez-Marco, A., 1999. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *J. Hum. Evol.* 37, 375–388.
- Sánchez-Marco, A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. *Ardeola* 51 (1), 91–132.
- Sánchez-Marco, A., 2005. Avifaunas cuaternarias de la península ibérica: sistemática, paleoecología y paleozoogeografía (Quaternary avifaunas from the Iberian Peninsula: systematics, paleoecology and zoogeography). Tesis. Universidad Autónoma de Madrid, p. 503.
- Sánchez-Marco, A., 2007. Cambios climáticos en la región mediterránea occidental durante el pleistoceno: Estudio paleornitológico. Poster Presentation: I Congreso Nacional sobre Cambio Global Getafe.
- Sánchez-Marco, A., 2011. Aves del Pleistoceno Superior de Aitzbitarte III (País Vasco). In: Altuna, J., Mariezkurrena, K., Rios, J. (Eds.), *Ocupaciones humanas en Aitzbitarte III (País Vasco)* 33.600–618.400 BP (Zona de Entrada de la Cueva). EKOB, Euskal Kultura Ondare Bilduma, Colección de Patrimonio Cultural Vasco
- 5, Vitoria-Gasteiz, p. 2084.
- Sauqué, V., García-González, R., Cuenca-Bescós, G., 2016. A Late Pleistocene (MIS3) ungulate mammal assemblage (Los Rincones, Zaragoza, Spain) in the Eurosiberian-Mediterranean boundary. *Historical Biology: Int. J. Paleobiol.* 28 (3), 358–389.
- Simić, D., Marinković, S., Paunović, K., Dajović, L., Poullis, T., Stanimirović, Ž., 2008. Wintering of Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* near Veliko Ratnoisland in Belgrade. *Ciconia* 17, 29–33.
- Stewart, J.R., Jacobi, R.M., 2015. The Long Term Response of Birds to Climate Change: New Results from a Cold Stage Avifauna in Northern England. *PLoS One* 10 (5), e0122617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122617>.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., 2010. Guía de aves: España, Europa y región mediterránea. Ediciones Omega, p. 446.
- Tomek, T., Bochenski, Z., 2005. Weischelian and Holocene bird remains from Komarowa Cave, Central Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 48a (1–2), 43–65.
- Tomek, T., Bochenski, Z.M., Socha, P., Stefaniak, K., 2012. Continuous 300,000-year fossil record: changes in the ornithofauna of Biśnik Cave, Poland. *Palaeontol. Electron.* 15 (1), 20, 2A.
- Tyrberg, T., 1991. Arctic, Montane and Steppe birds as Glacial relicts in the West Palearctic. *Verh. Ornithol. Ges. Bayern* 25, 29–49.
- Tyrberg, T., 2001. Avifaunal Responses to Warm Climate: The Message from Last Interglacial Faunas. *Record Aust. Mus.* 6, 193–205.
- Tyrberg, T., 2007. Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 27, Cambridge Massachusetts, p. 720.
- Valsecchi, V., Sánchez Goñi, M.F., Londeix, L., 2012. Vegetation dynamics in the Northeastern Mediterranean region during the past 23000 yr: insights from a new pollen record from the Sea of Marmara. *Clim. Past* 8, 1941–1956.
- Wertz, K., Wilczynski, J., Tomek, T., Roblickova, M., Oliva, M., 2016. Bird remains from Dolní Věstonice I and Predmostí (Pavlovian, the Czech Republic). *Quat. Int.* 421, 190–200.
- Willis, K.J., van Andel, T.H., 2004. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quat. Sci. Rev.* 23, 2369–2387.

ANEXO 4

Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., 2018. **Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees.** Quaternary International 481, 123-134.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees



Carmen Núñez-Lahuerta^{a,*}, Julia Galán^a, Víctor Sauqué^b, Raquel Rabal-Garcés^a, Gloria Cuenca-Bescós^a

^a *Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, c. Pedro Cerbuna, 12, 50009, Zaragoza, Spain*

^b *Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA), IDACOR CONICET-UNC, Av. H. Yrigoyen 174, 5000, Córdoba, Argentina*

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 December 2016

Received in revised form

30 May 2017

Accepted 3 June 2017

Available online 12 June 2017

Keywords:

Pyrenees

Upper Pleistocene

Holocene

Fossils aves

ABSTRACT

Despite the interest of birds in reconstructing ancient environments, there are but few works concerning Quaternary avian remains. We have the opportunity to show in the present paper, the fossil avian remains of one of the more interesting natural, high-mountainous regions in southern Europe: the Spanish Pyrenees. In the central part of the Pyrenees, in the province of Huesca, Spain, five new paleontological sites with bird remains have been described: La Brecha del Rincón B-9 cave, the B-8 cave (Secús Range), Los Batanes C-4 (Tendeñera Range), and C-15 and D-2 (Lecherines System). Their ages range from the Upper Pleistocene up to the Holocene. At least twenty three taxa are recorded: Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Rallus aquaticus*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., Passeriformes indet., *Ficedula hypoleuca*, *Ficedula* sp., *Lanius* sp., *Coccothraustes coccothraustes*, *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Corvus monedula*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, and Aves indet. In this work we present the highest-altitude paleontological record for *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Columba palumbus*, and *Corvus frugilegus*, and the southernmost record of cf. *Perisoreus infaustus*. The new data go some way towards filling the gap in our information on avian assemblages in the Aragonese Pyrenees (especially by comparison with the vast knowledge that exist on the avian assemblages of the French Pyrenees sites) as well as the gap in what is known about avian assemblages in high-mountain systems, for La Brecha del Rincón B-9 and B-8 are the highest-altitude avian paleontological assemblages described in the Pyrenees Range.

© 2017 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The Quaternary paleontological record in the Aragonese Pyrenees is scarce. Only a few sites have been analyzed in depth: Gabasa (Blasco-Sancho, 1995), Las Fuentes de San Cristóbal (Menéndez-Granda et al., 2009), Millaris (García-González, 2012), Coro Tracito (Rabal-Garcés et al., 2012; Rabal-Garcés, 2013), and La Brecha del Rincón (Rabal-Garcés and Sauqué, 2014, 2015). The scarcity of such papers represents a notable contrast with the large amount of sites analyzed on the French side of the range (Clot and Evin, 1986), which go back to the second half of the 19th century (Philippe, 1852; Milne-Edwards, 1875).

In discussions on the Quaternary avian record, almost all the information comes from the French side of the Pyrenees (Clot and Mourer-Chauviré, 1986; Crégut-Bonnouire et al., 2014; Lebreton

et al., 2016) (Fig. 1). Bird remains have been studied in Quaternary localities in Spain (Sánchez-Marco, 2005; Guerra et al., 2012; Núñez-Lahuerta et al., 2016), and also in some localities in the Pyrenees, mostly in the Basque Country (Eastham, 1985; Elorza, 1990), Navarre (Villalta, 1964; Altuna et al., 2002) and Catalonia (García i Petit, 1995, 2002, 2005; Sánchez-Marco, 2002). However, there is only one locality in the Aragonese Pyrenees where the avian assemblage has been analyzed: the Mousterian site of Gabasa I, where a new species of vulture was described (Hernández-Carrasquilla, 2001).

This imbalance in the number of papers on the bird assemblages of the Late Pleistocene and Holocene of the Aragonese Pyrenees makes it difficult, or even impossible, to compare the northern and the southern sides of this important range. The Late Pleistocene was characterized by major climatic changes (Naughton et al., 2016; Sánchez-Goñi and d'Errico, 2005), and the Pyrenees acted as a refugium for cold taxa during the interglacial periods (López-García

* Corresponding author.

E-mail address: cnunez@unizar.es (C. Núñez-Lahuerta).

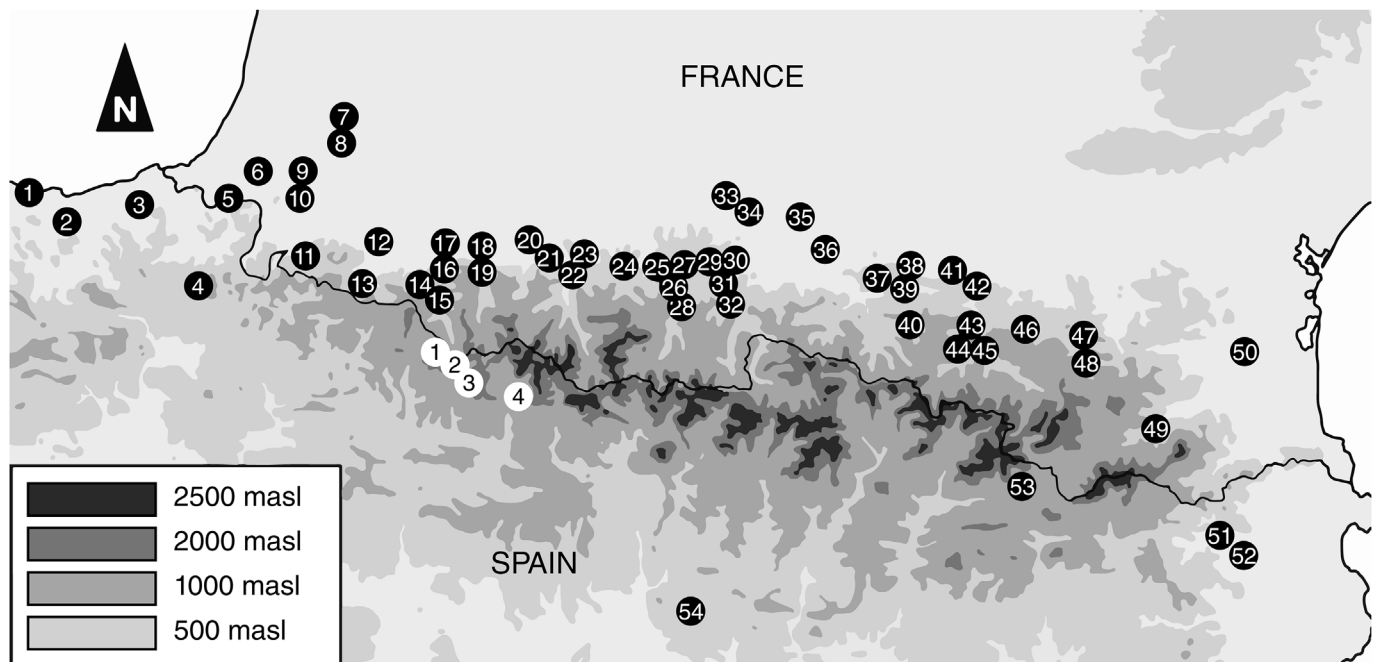


Fig. 1. Pyrenees site map. The black dots represent the location of known paleontological sites with avian remains: 1-Urtiaga (Elorza, 1990); 2-Eralla (Eastham, 1985); 3-Abrigo de Aitzbitarte (Elorza, 1990); 4-Abauntz (Altuna et al., 2002); 5-Cueva de Berroberria (Villalta, 1964); 6-Abri Olha (Passemard, 1924); 7-Grotte Duruthy (Delpech, 1975); 8-Grotte Bourrouilla (Eastham, 1998); 9-Isturitz (Bouchud, 1952); 10-Unikote (Michel, 2005); 11-Grotte des Sources de la Nive (Clot, 1985b); 12-Grotte Gatzarria (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 13-Grotte Uthütti Kotxe punta (Clot, 1985b); 14-Gouffre PT10 (Clot, 1985b); 15-Trou 824 du Massif de l'Oueillarraise (Clot, 1985b); 16-Gouffre Cousté (Clot, 1985b); 17-Tutte de Carrelore (Astre, 1947); 18-Grotte de Junqua (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 19-Grotte du Bois de la Tournarie (Clot, 1985b); 20-Grotte de Monrepos (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 21-Grotte Noëlle (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); Gouffre TP11 (Clot, 1985b); Gouffre du Haut de la Coume des Arrats (Clot, 1983); Grotte d'Escurens (Clot, 1983); Porche de la Bouhadère (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); Petit Gouffre près du Soum d'Ech (Clot, 1985b); Gouffre Monjouste (Clot, 1983); 22-Grotte des Chocards (Clot, 1983); 23-Abri effondré du Calvaire (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); Grotte de Castillet (Clot, 1985b); Grotte des Espéluges (Mourer-Chauviré, 1975); Grotte de la Chèvre (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 24-Grande Grotte de Bédât (Clot, 1985a); Grotte d'Aurensan (Bouchud, 1972); 25-Bois du Cantet (Clot et al., 1984); 26-Grotte de Labastide (Clot, 1985a); 27-Grotte de Brebis (Clot, 1985a); Grotte de Lortet (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 28-Grotte de Couret (Clot, 1985a); 29-Grotte de Gargas (Bouchud, 1958); 30-Grotte de Gourdan (Milne-Edwards, 1875); 31-Puits de Peyreignes (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); Grotte de Tibiran (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 32-Grotte-abri du Moulin (Clot, 1985a); Grotte de Saint Araille (Clot, 1985a); 33-Grotte Sous la Chapelle de Saint Brice (Clot, 1985a); 34-Grotte des Rideaux (Saint-Périer, 1924); Grotte des Chiens (Clot, 1985a); Grotte des Harpons (Saint-Périer, 1921); Grotte de Gouërris (Saint-Périer, 1927); 35-Grotte de Aurignac (Milne-Edwards, 1875); 36-Grotte de Tarté (Mourer-Chauviré, 1975); 37-Grotte des Trois Frères (Mourer-Chauviré, 1975); 38-Mas d'Azil (Vilette, 1983); 39-Grotte de las Buffios (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); Grotte de Soulabé (Mourer-Chauviré, 1975); Grotte de Malarnaud (Mourer-Chauviré, 1975); 40-Grotte de Massat (Milne-Edwards, 1875); 41-Grotte du Portel (Clot and Mourer-Chauviré, 1986); 42-Tutto de Camayot (Astre, 1939); 43-Abri Rhodes (Delpech, 1975); 44-Grotte de la Vache (Koby, 1957); 45-Grotte des Eglises (Delpech, 1975); 46-Grotte de las Morts (Astre, 1942); 47-Cauna de Belvis (Vilette, 1983); 48-Abri de Dourgne (Vilette, 1983); 49-Grotte d'Embulla (Vilette, 1983); 50-Grotte Noire (Vilette, 1983); Grotte l'Arago (Mourer-Chauviré, 1975); 51-Cova d'els Colls (García i Petit, 2005); 52-Cueva Davant Pau (García i Petit, 1995); L'Arbreda (García i Petit, 2002); Reclau Viver (García i Petit, 2002); 53-Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2002); 54-Gabasa (Hernández-Carrasquilla, 2001). The white dots represents the location of the new sites presented in this work. 1-La Brecha del Rincón (B-9) and B-8 caves; 2-D-2 cave; 3-C-15 cave; 4-Los Batanes (C-4) cave.

et al., 2010).

The main aim of the present work is to increase what is known about the Spanish side of the Pyrenees, in order to allow comparison between the two sides of the range. To this end, five recently discovered sites have been analyzed (Fig. 1): La Brecha del Rincón B-9 cave, the B-8 cave (both belonging to the Secús Range), Los Batanes C-4 cave (Tendeñera Range), and the C-15 and D-2 caves (both belonging to the Lecherines System). As well as adding to our information on Upper Pleistocene and Holocene assemblages, the interest of these new sites is that they are high-lying mountain localities, with altitudes ranging from 1025 m above sea level (Los Batanes) to 2160 masl (La Brecha del Rincón). This makes these sites the highest-lying sites above sea level with avian remains in the Pyrenees, and they are among the highest paleontological sites in Europe. Such localities are scarce in the paleontological record due to the logistical difficulties of reaching and analyzing caves at these heights.

2. Pyrenees sites

Eight new high-lying mountain sites were discovered by the Centro de Espeleología de Aragón (CEA), and the paleontological

prospection and excavation were carried out by the Aragosaurus Group headed by R. Rabal-Garcés and V. Sauque in the summers of 2014 and 2015. Five of these sites revealed an accumulation of bird remains (Fig. 1). In the following sections these sites are described, and the data are summarized in Table 1.

2.1. Secús range

The Secús Range is an east-west aligned mountain chain, located in the westernmost part of the Aragonese Pyrenees; it reaches 2514 masl (Puntal de Secús). Two caves with avian remains were discovered in this range: La Brecha del Rincón (B-9) and the B-8 cave, both located in Hecho (Huesca, Spain). These caves are among the highest-lying paleontological sites in Europe, and they are the highest paleontological sites with analyzed bird remains in the Pyrenees (Fig. 1).

2.1.1. La Brecha del Rincón (B-9)

The cave La Brecha del Rincón (30T 692325 4741635), henceforth B-9, is a karst cave that opens at 2160 masl (Fig. 1). It is more than 2.5 km in length and has an altitude difference of more than 250 m (Fig. 2). The main objective of the paleontological

Table 1
New sites data.

Site	System	UTM Coordinates	masl	Age	Faunal assemblage	Bird NISP
Brecha del Rincón B-9	Secús Range	30T 692325 4741634	2160	?	<i>Ursus arctos</i> , <i>Plecotus</i> sp., <i>Myotis blythii</i> , <i>Myotis myotis</i> , <i>Myotis</i> sp., Vespertilionidae indet., Chiroptera indet.	16
B-8	Secús Range	30T 692268 4741559	2130	6930 ± 50 BP (14C)	<i>Ursus arctos</i> , <i>Capra pyrenaica</i> , <i>Arvicola sapidus</i> , <i>Chionomys nivalis</i> , <i>Microtus arvalis</i> , <i>Plecotus</i> sp., Mammalia indet., Ophidia indet., Gasteropoda indet.	83
Los Batanes C-4	Tendeñera Range	30T 720189 4726799	1025	12,770 ± 60 BP (14C)	<i>Capra pyrenaica pyrenaica</i> , <i>Rhinolophus euryale</i> , <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> , <i>Myotis</i> cf. <i>nattereri</i> , cf. <i>Miniopterus</i> , and Vespertilionidae indet.	12
C-15	Lecherines System	30T 702023 4734312	1751	?	<i>Ursus arctos</i> .	16
D-2	Lecherines System	30T 700772 4735666	1978	Subactual	<i>Capra pyrenaica</i> .	8

prospection in the B-9 cave was to find bear and bat remains (Sauqué et al., 2015; Galán et al., 2015).

Three different points of the cave were prospected (Fig. 2). In the “Sant gallery”, situated 150 m from the cave entrance (Fig. 2a), postcranial remains assigned to *Ursus* cf. *deningeri* were recovered, most of them on the surface. A sample was dated using amino-acid racemization, giving an age of ca. 135800 BP. These are the highest altitude cave-bear remains recovered in the Iberian Peninsula (Rabal-Garcés and Sauqué, 2015). Surface prospections were carried out in the area closest to the opening of the cave (Fig. 2b), where bear traces (beds) (Sauqué et al., 2016) were found.

Near the opening of the cave a small survey (1 square meter) (Fig. 2c) of the sediment revealed some vertebrate remains. The sediment was also washed and sieved. Remains of *Plecotus* sp., *Myotis myotis*, *Myotis* sp., Vespertilionidae indet., Chiroptera indet. (Galán et al., 2015), and isolated remains of *Ursus arctos* were recovered. The sixteen avian remains analyzed in the present work come from this point. There is no absolute dating of this deposit, but the conservation of the remains, along with the nature of the association (the presence of *U. arctos*) point to a Late Pleistocene age (Sauqué et al., 2015).

2.1.2. B-8 cave

The B-8 cave is a small cave close to B-9 (30T 692268 4741560), lying at an altitude of 2130masl (Fig. 1). It consists of a horizontal passage 10 m in length, which drops 5 m at its end where a hole of 3 m diameter is located (Fig. 3). Fossiliferous sediment was found in the horizontal passage as well as at the bottom of the hole, where remains were much more abundant. More than one hundred large-

vertebrate remains were recovered (belonging to *Ursus arctos* and *Capra pyrenaica pyrenaica*) (Sauqué et al., 2015). 20 kg of sediment were washed and sieved, revealing the presence of *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Microtus arvalis*, *Plecotus* sp., Ophidia indet., and Gastropoda indet. The 83 avian remains analyzed here were recovered from the sediment in the hole. A bear sample was 14C dated in the Poznan Radiocarbon Laboratory, in Poland, yielding an age of 6930 ± 50 BP.

2.2. Tendeñera range

The Tendeñera Range forms a crest between the rivers Ara and Gállego. The height of the ridge varies between 2000 and 2800masl. It is formed by folded Tertiary and Cretaceous rocks (Serrano and Cañadas, 1995), and the analyzed site opens in Maastrichtian limestones.

2.2.1. Los Batanes cave (C-4)

Los Batanes (C-4) is a small cave located in the municipality of Biescas (30T 720188 4726800) (Fig. 1). It opens at an altitude of 1025masl. It is formed by a system of pressure tubes, at the bottom of which the fossil remains were found (Fig. 4). The remains were excavated, and the sediment was washed and sieved in order to recover the small vertebrate remains. Several hundred fossils of Pyrenean wild goat (*Capra pyrenaica pyrenaica*) were recovered, together with remains of *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis* sp., cf. *Miniopterus schreibersii*, and Vespertilionidae indet. (Galán et al., in press).

The sediment was sealed by a calcareous crust with some bones

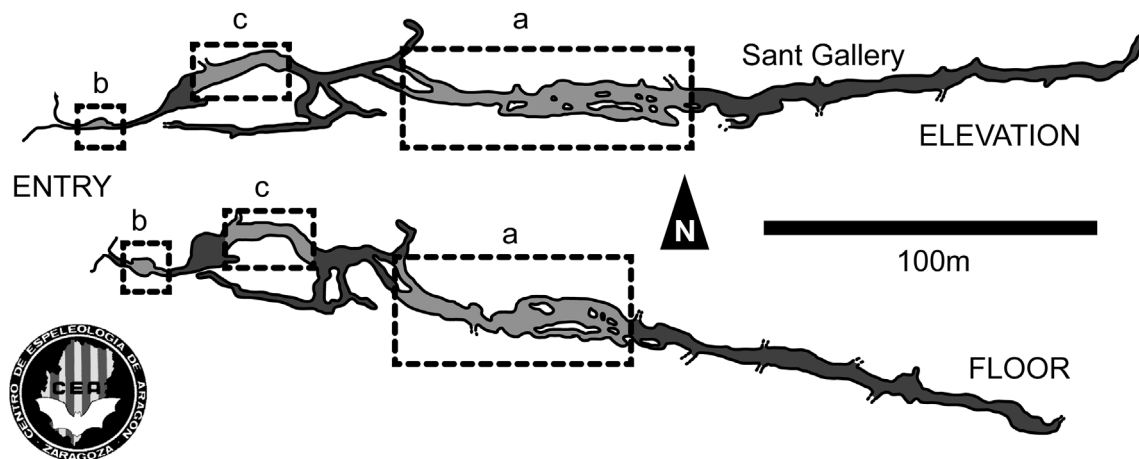


Fig. 2. La Brecha del Rincón B-9 topography. The rectangles mark the area in which paleontological remains were recovered. a) Area of recovering of *Ursus* cf. *deningeri*. b) Area of recovering of chiropters remains. c) Area where the bird remains were recovered, along with chiropters and *U. arctos* remains. Topography provided by the CEA.

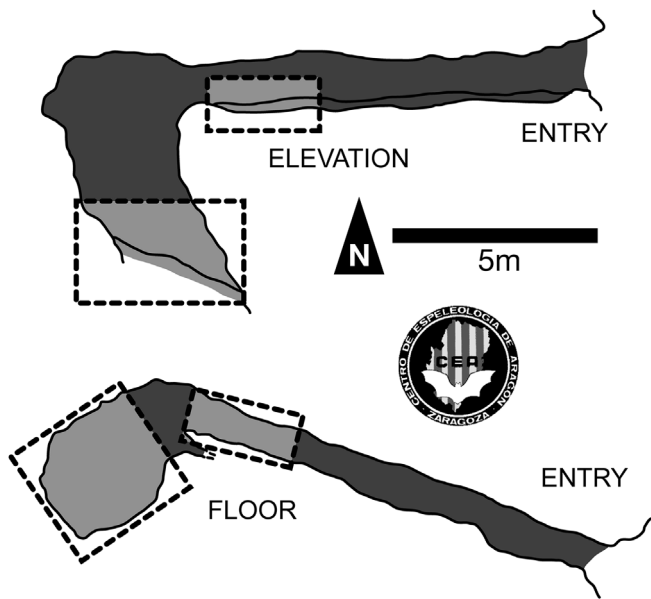


Fig. 3. B-8 topography. The rectangles mark the area in which the bird remains were recovered. Topography provided by the CEA.

enshrined in it. One of these bones was 14-C dated, providing an age of $12,770 \pm 60$ BP. This suggests that the deposit was formed in the uppermost part of the Pleistocene, just before the transition to the Holocene, a moment of important climatic changes (Bartolomé et al., 2015). Twelve bird remains were recovered from the site.

2.3. Lecherines system

The Lecherines Karst System opens on the south side of the Lecherines Peak. The entrances to the caves are located between 1870 and 2100masl. The landscape is dominated by the Marboré sandstones formation (Upper Cretaceous) and the karstified Salarons limestones and dolostones (Paleocene) (Cuchí et al., 2015).

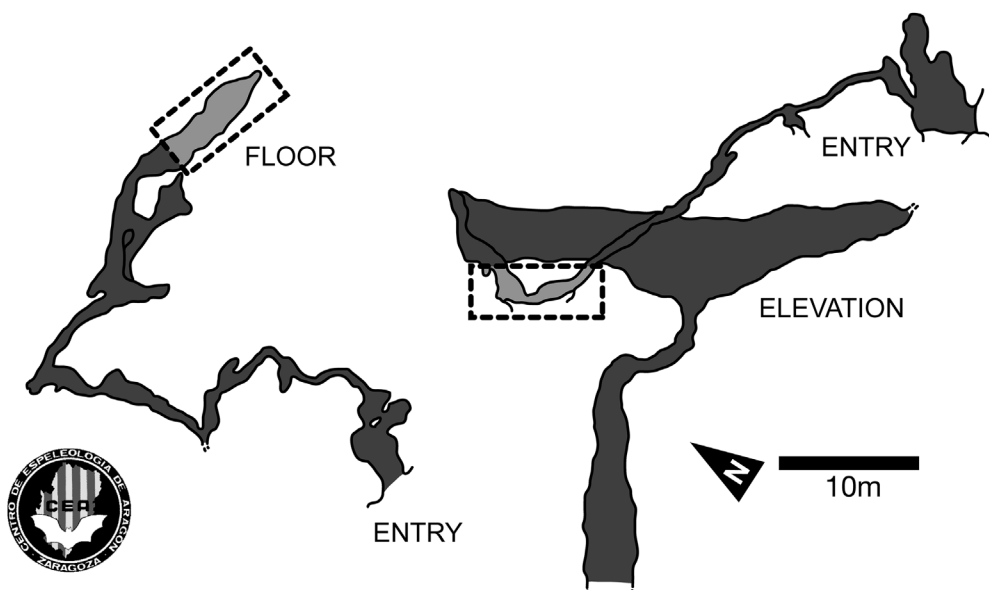


Fig. 4. Los Batanes C-4 topography. The rectangles mark the area in which the bird remains were recovered. Topography provided by the CEA.

2.3.1. C-15 cave

The C-15 site is located close to the Canfranc International Railway Station (30T 702022 4734313) (Fig. 1). It is a small cave composed of four holes of different diameters (ranging from 1.5 m to 3.5 m) (Fig. 5) filled with sediment and rocks; it opens at an altitude of 1751masl. Remains of *Ursus arctos* and a goat (which is currently under analysis) were found (Sauqué et al., 2015). Some small-vertebrate remains were also recovered, one from the bear hole (Fig. 5a) and 15 remains of at least two individuals from the entrance gallery (Fig. 5b).

2.3.2. D-2 cave

The D-2 cave is also located close to the Canfranc International Railway Station (30T 700772 4735667), opening at an altitude of 1978masl (Fig. 1). Small- and large- vertebrate remains were recovered from the surface of the cave (Fig. 6). Some remains belonging to *Capra pyrenaica pyrenaica* were found, but could not be dated. However, the accumulation seems to be subactual (Sauqué et al., 2015). Eight avian remains were recovered, and these are analyzed here.

3. Material and methods

3.1. Field work

The recovery of the samples required speleological techniques which varied with the accessibility of each site (mostly conditioned by the difficulty of access, altitude and the topography of the caves).

The fossils from the B-9 site were recovered close to the entrance of the cave by applying a 1 square meter grid on the infill (Fig. 2c). In the C-15 cave the remains were taken from two different points (Fig. 5). In the B-8, Los Batanes and D-2 caves, all the remains were recovered within a small area (Fig. 3; Fig. 4; Fig. 5). To recover the smallest remains, the sediment was processed by the water-screening techniques explained above (Sauqué et al., 2015). Superimposed 10.5 and 0.5 mm mesh screens were used in order to remove the matrix attached to the fossils. The results of the screening are concentrates from which the fossils are subsequently obtained in the laboratory work.

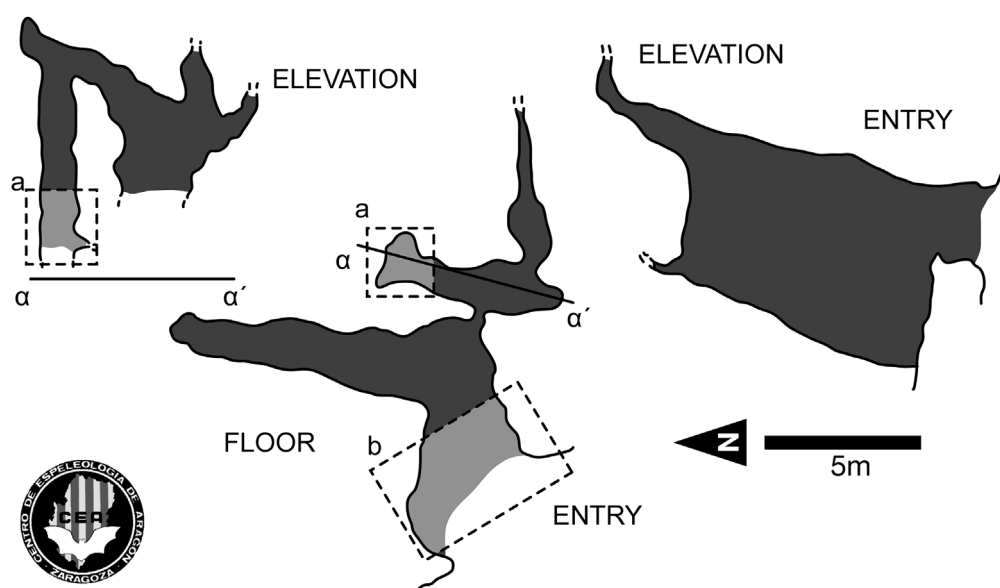


Fig. 5. C-15 topography. The rectangles mark the area in which the bird remains were recovered. a) Bear hole. b) Entry Gallery. Topography provided by the CEA.

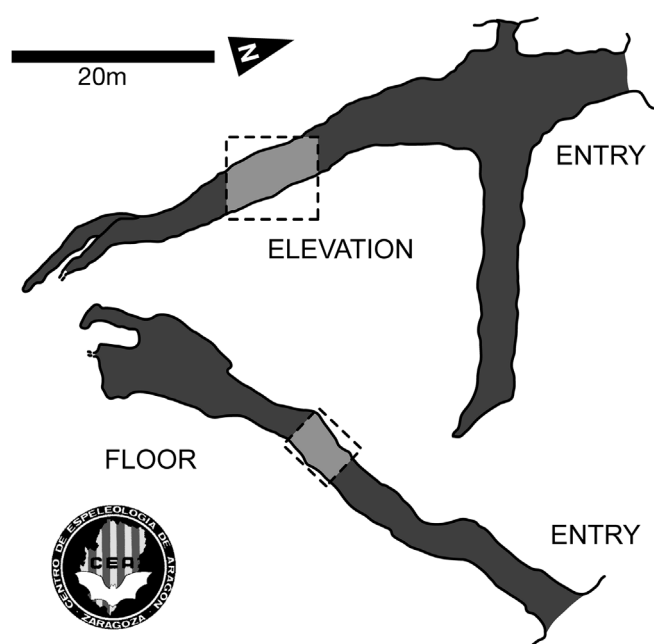


Fig. 6. D-2 topography. The rectangles mark the area in which the bird remains were recovered. Topography provided by the CEA.

3.2. Laboratory work

The laboratory work was carried out in the Paleontology Section of the Earth Sciences Department of the University of Zaragoza. The bird remains were recovered from the concentrates by picking them out. A stereo microscope (Olympus trinocular SZ61) with a digital camera attached was used. Then the bird-bone remains were separated from those of other small vertebrates and systematically analyzed.

In analyzing the paleontological record of the identified species, the works of Tyrberg (2007) and Clot and Mourer-Chauviré (1986) were used. The general nomenclature used here is that of Baumel (1993); for the passerine it is humerus Jánossy (1983). The identification keys are those from Jánossy (1983), Moreno (1985), Cohen

and Serjeantson (1996), Kraft (1972), Tomek and Bochenski (2000, 2009), and Bochenski and Tomek (2009). The reference collections were those of the Natural Sciences Museum of the University of Zaragoza, and further information was acquired in visits to the University of Ferrara, the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris, and the Estación Biológica de Doñana-CSIC of Seville.

The analyzed material will be deposited in the Natural Science Museum of Zaragoza.

3.3. Abbreviations

Institutional: MPZ-Museo Paleontológico de Zaragoza, Zaragoza, Spain. CEA-Centro de Espeleología de Aragón.

Field work labels and geographical abbreviations: B9-Brecha del Rincón B9 (Secús Range), BA-Los Batanes C-4 (Tendeñera Range).

NISP: Number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals.

4. Taphonomic remarks

The state of the remains was analyzed in order to ascertain the origin of the accumulation. Despite there being five different sites, the general conservation of the remains is very similar. There is a high percentage of complete bones, and even the most fragile elements of the skeleton (such as the cranium or the synsacrum) are recorded (Fig. 7a). Some of the remains show scavenging marks (Fig. 7b), which are probably not due to the accumulating agent, but to a rodent using the carcass (Fernández-Jalvo and Andrews, 2016).

No digestion marks were found on the remains, ruling out carnivores as the main accumulating agents of the sites (Andrews, 1990). The individual rook recovered in the C-15 cave shows punctures (Fig. 7c) that point to the action of a bird of prey as the accumulator (Bochenski et al., 2017).

There is only one site with a number of remains high enough to apply more specific taphonomic analysis, the B-8 cave (NISP = 83). The percentage of whole bones was calculated, taking into account the scapula, coracoid, humerus, ulna, radius, carpometacarpus, femur, tibiotarsus and tarsometatarsus (Bochenski, 2005). Complete elements represent 59% of the total, whereas the incomplete bones represent 41% (Fig. 7d). The possible influence of scavenging and

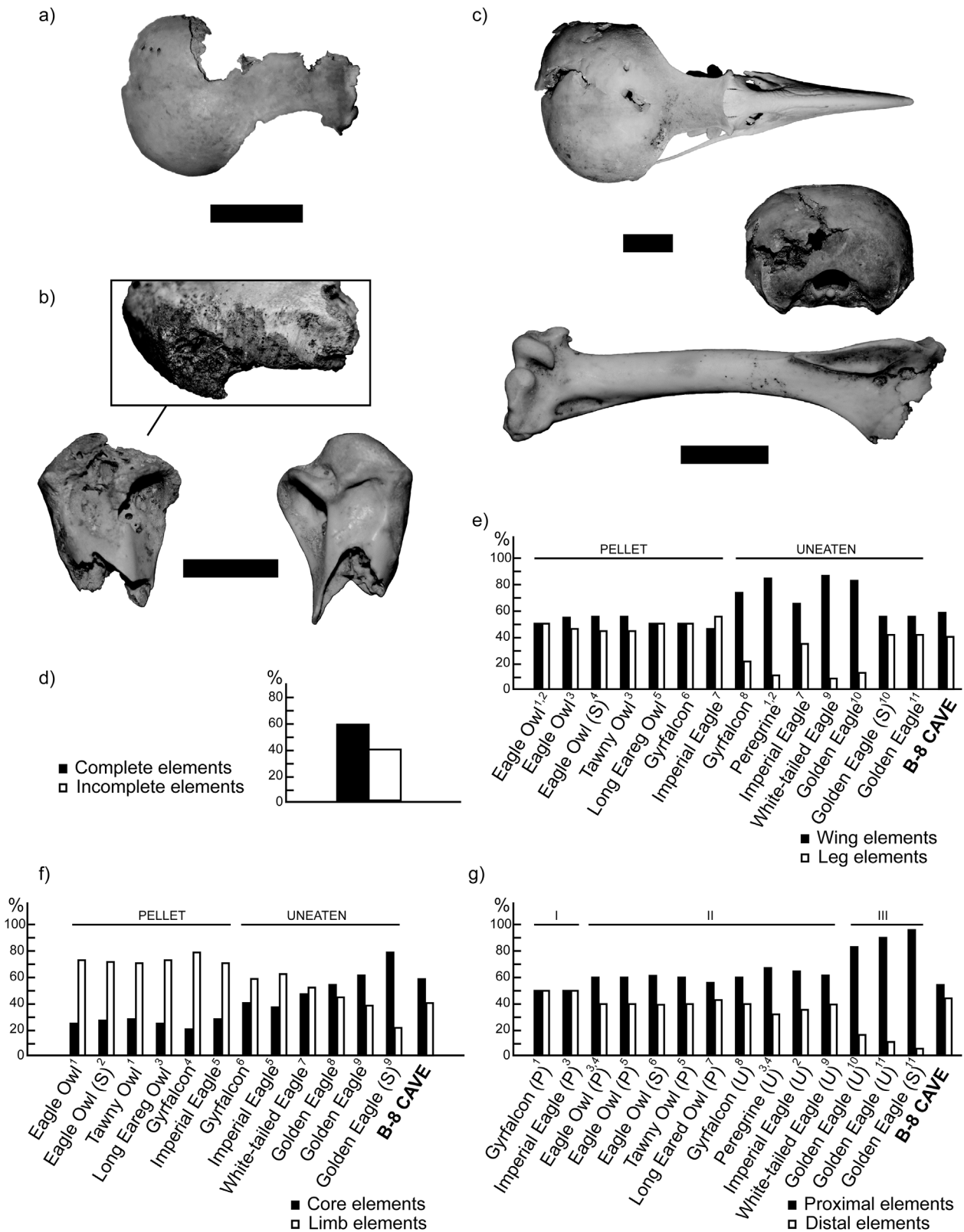


Fig. 7. Taphonomy remarks. a) Cranial remains from B-8 cave, belonging to an indeterminate bird; b) Scavenging marks in a left humerus, the right humerus is not affected. From B-8 cave, belonging to *L. muta*; c) Punctures in a cranium and a right humerus from C-15 cave, both belonging to *C. frugilegus*; d) proportion between complete and incomplete bones in the B-8 Cave; e) Proportion between the total number of Wing to Leg elements in the B-8 compared to the bibliography (1: Laroulandie, 2000; 2: Laroulandie, 2002; 3: Bochenski et al., 1993; 4: Bochenski and Nekrasov, 2001; 5: Bochenski and Tomek, 1994; 6: Bochenski et al., 1998; 7: Bochenski et al., 1999; 8: Bochenski and Tornberg, 2003; 9: Mlikovsky, 1996; 10: Bramwell et al., 1987; 11: Bochenski et al., 1999) Extracted from Bochenski (2005); f) Proportion between the total number of Core to Limb elements in the B-8 compared to the bibliography (1: Bochenski et al., 1993; 2: Bochenski and Nekrasov, 2001; 3: Bochenski and Tomek, 1994; 4: Bochenski et al., 1998; 5: Bochenski et al., 1997; 6: Bochenski and Tornberg, 2003; 7: Mlikovsky, 1996; 8: Bochenski et al., 1999; 9: Bramwell et al., 1987) Extracted from Bochenski (2005); g) Proportion between the total number of Proximal to distal elements in the B-8 compared to the bibliography (1: Bochenski et al., 1998; 2: Bochenski et al., 1997; 3: Laroulandie, 2000; 4: Laroulandie, 2002; 5: Bochenski et al., 1993; 6: Bochenski and Nekrasov, 2001; 7: Bochenski and Tomek, 1994; 8: Bochenski and Tornberg, 2003; 9: Mlikovsky, 1996; 10: Bochenski et al., 1999; 11: Bramwell et al., 1987) Extracted from Bochenski (2005).

trampling on the remains must be taken into account in considering the presence of incomplete bones. The results thus suggest the action of a diurnal bird of prey (its uneaten food remains) (Bochenski, 2005). To establish the ratio of Wing to Leg elements (Ericson, 1987), the ratio between the humerus, ulna and carpometacarpus and the femur, tibiotarsus and tarsometatarsus was calculated (Fig. 7e). The results (59% wing; 41% leg) again suggest the pellets of an owl or the uneaten remains of diurnal birds of prey. The ratio between core and limb elements (Bramwell et al., 1987) was also calculated (Fig. 7f); in this case, the high percentage of limb elements (82%) points to an accumulation due to pellets. A further analysis applied to the sample was the ratio between proximal and distal elements (Bochenski and Nekrasov, 2001), comparing scapula, coracoid, humerus, femur and tibiotarsus with ulna, radius, carpometacarpus and tarsometatarsus (Fig. 7g). The results indicate the second group of predators described by these authors. This group includes owl pellets and uneaten food remains of certain diurnal birds of prey. All the taphonomic results points in the same direction, in that the accumulation in the B-8 cave seems to have been produced by owl pellets or the uneaten food remains of a diurnal bird of prey. The presence of post-depositional phenomena such as scavenging or trampling on the remains must also be taken into account. Moreover, the low number of remains used in the analysis makes it essential that the results should be taken with caution.

5. Results and discussion

One-hundred and thirty-five remains were recovered and analyzed. These belong to twenty-three different taxa (Table 2). Most of them have been identified to genus or species level. The Corvidae group is the most abundant group, representing 41% of the total, followed by small passerines (35%), the Galliformes (10%), and Columbiformes (5%); other groups and undetermined remains represent only 9% of the total.

5.1. Order Galliformes Temminck, 1820

5.1.1. Galliformes indet

Material: B-8 cave: sternum (B8'15 Av-40).

5.1.2. Family Phasianidae Horsfield, 1821

5.1.2.1. Genus *Lagopus* Brisson, 1760

5.1.2.1.1. *Lagopus muta* Montin, 1871. Material: B-8 cave: right humerus, proximal end (B8'15 Av-38); left humerus, proximal end (B8'15 Av-39); left femur (B8'15 Av-60); right femur, distal end (B8'15 Av-62); right ulna (B8'15 Av-81); left ulna (B8'15 Av-82).

Remarks: the rock ptarmigan breeds in rocky mountainsides. It currently appears in the Pyrenees (Svensson et al., 2010). *Lagopus muta* appears in several Pleistocene sites of the French side: Aurenans, Soulabé, Isturitz, Gatzarria, Camayot, Espélugues, Lortet, Gourdan, Gouërris, Harpons, Massat, Mas D'Azil and La Vache (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). On the Spanish side of the range, it appears only in the Atlantic region: the rock ptarmigan has been found in the Magdalenian levels of Urtiaga (Elorza, 1990) and Erralla (Eastham, 1985), in all the levels of Aitzbitarte (Elorza, 1990); and in the Solutrean of Berroberria (Villalta, 1964). Nonetheless, the appearance of this taxon at an altitude of 2130masl represents its highest paleontological record. As the current height range of the rock ptarmigan varies between 2000 and 5000masl (BirdLife International, 2015), the lack of a fossil record of this species at such heights could be due to the lack of studies on high-mountain paleontological sites.

5.1.2.2. Genus *Coturnix* Bonaterre, 1791

5.1.2.2.1. *Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: right carpometacarpus (B8'15 Av-26); right humerus, distal end (B8'15 Av-58); left femur, distal end (B8'15 Av-61); right ulna (B8'15 Av-80).

Remarks: The common quail breeds in mountainous areas and open country, and is currently found in the Pyrenees (Svensson et al., 2010). It appears in the French sites of Abri de Olha, Aurenans, Soulabé, Crouzade, Gatzarria, Espèche, Rhodes, Eglises and Arago (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). As regards the south side of the Pyrenees, it appears in the Erralla cave (Eastham, 1985) and in L'Arbreda (García i Petit, 2002). According to BirdLife International (2012a), the current upper elevation limit of the common quail is 1000masl. This record represents the highest record of the species, 1000 m higher than its current range. Although the range of the species could have changed over the last few

Table 2

Bird remains recovered in the new sites. The numbers represent the NISP, the number between brackets represent the MNI.

	B-9	B-8	Los Batanes	C-15	D-2	Total
Galliformes indet.	–	1 (1)	–	–	–	1 (1)
<i>Lagopus muta</i>	–	6 (1)	–	–	–	6 (1)
<i>Coturnix coturnix</i>	–	4 (1)	–	–	–	4 (1)
<i>Bonasa bonasia</i>	–	3 (1)	–	–	–	3 (1)
<i>Rallus aquaticus</i>	–	–	–	1 (1)	–	1 (1)
<i>Columba oenas</i>	–	1 (1)	–	–	–	3 (1)
<i>Columba palumbus</i>	–	3 (1)	–	–	–	1 (1)
<i>Columba</i> sp.	–	2 (2)	–	–	–	2 (2)
<i>Ficedula hypoleuca</i>	–	2 (1)	–	–	–	2 (1)
<i>Ficedula</i> sp.	–	1 (1)	–	–	–	1 (1)
<i>Lanius</i> sp.	–	1 (1)	–	–	–	1 (1)
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	–	1 (1)	–	–	–	1 (1)
<i>Phoenicurus ochruros</i>	5 (1)	–	–	–	–	4 (1)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	4 (1)	–	–	–	–	5 (1)
cf. <i>Perisoreus infaustus</i>	–	2 (1)	–	–	–	2 (1)
<i>Corvus frugilegus</i>	–	–	–	14 (2)	–	14 (2)
<i>Corvus monedula</i>	–	–	1 (1)	–	–	1 (1)
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	–	4 (2)	1 (1)	–	–	5 (3)
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	–	3 (2)	–	–	–	3 (2)
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	–	16 (3)	2 (1)	–	8 (2)	26 (6)
Corvidae indet.	1 (1)	3 (1)	1 (1)	–	–	5 (3)
Passeriformes indet.	6 (2)	22 (3)	4 (2)	1 (1)	–	33 (8)
Aves indet.	–	8 (2)	3 (2)	–	–	11 (4)
Total	16 (5)	83 (26)	12 (8)	16 (4)	8 (2)	135 (45)

thousand years, the habitat range of the accumulator for the B8 cave (see paragraph 4: taphonomic remarks) should also be taken into account: an owl can move 5 km away from its nest (Martínez and Zuberogoitia, 2004) which is enough to reach the height of the common quail habitat.

5.1.2.3. Genus *Bonasa* Stephens, 1819

5.1.2.3.1. *Bonasa bonasia* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: left humerus, distal end (B8'15 Av-54); left tibiotarsus (B8'15 Av-66); right ulna (B8'15 Av-83).

Remarks: the hazel grouse (Fig. 8a) is a sedentary bird, which breeds in dense, humid conifer woods (Svensson et al., 2010). The presence of *Bonasa bonasia* in the Pyrenees is limited to sporadic observations (Elósegui, 1985; Catusse et al., 1992), and it does not appear in Pyrenean paleontological sites either. A primitive form of the hazel grouse, *Tetrastes praebonasia*, has been recorded in the Middle and Lower Pleistocene of Montoussé (Clot et al., 1976). Our specimens from the B-8 cave represent the first record of this species in the Pyrenees, and also the highest, as the current height range of the hazel grouse is between 1600 and 1800masl. As in the case of the common quail, the movement range of the accumulator agent must be taken into account, and it cannot definitively be asserted that the habitat range of the hazel grouse has changed during the last six thousand years. Further, the difference in the current height range and the presence of this taxon at 2130masl could be due to the use of the Pyrenees as a refugium during warm

periods (López-García et al., 2010). *Bonasa bonasia* is currently limited to mountain systems and forests in northern Europe (Bergman and Klaus, 1994).

5.2. Order GRUIFORMES Bonaparte, 1854

5.2.1. Family Rallidae Vigors, 1825

5.2.1.1. Genus *Rallus* Linnaeus, 1758

5.2.1.1.1. *Rallus aquaticus* Linnaeus, 1758. Material: C-15 cave: synsacrum (C15'15 Av-01).

Remarks: the water rail (Fig. 8b) breeds in marshes and shallow lakes (Svensson et al., 2010). Its upper elevation limit reaches 2000masl (BirdLife International, 2014a), which is higher than the altitude of the cave where it was found. *Rallus aquaticus* appears in the French sites of Aurensan Supérieur, Espèche and Belvis. There was no record in the Spanish Pyrenees prior to the present work.

5.3. Order Columbiformes Latham, 1790

5.3.1. Family Columbidae Illiger, 1811

5.3.1.1. Genus *Columba* Linnaeus, 1758

5.3.1.1.1. *Columba* sp.. Material: B-8 cave: left carpometacarpus (B8'15 Av-46); left carpometacarpus (B8'15 Av-47).

5.3.1.1.2. *Columba oenas* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: right ulna (B8'15 Av-02);

Remarks: the stock dove is found in the Pyrenees; it can nest in



Fig. 8. Remains from the new Pyrenean sites: a) *B. bonasia* left humerus, from B-8 cave; b) *R. aquaticus* synsacrum, from C-15 cave. c) *C. palumbus* right humerus, from B-8 cave. d) *F. hypoleuca* right humerus, from B-8 cave. e) *P. ochruros* left humerus, from B-9 cave. f) *O. oenanthe* right humerus, from B-9 cave. g) *Lanius* sp. right humerus, from B-8 cave. h) *C. coccyzoides* mandible, from B-8 cave. i) cf. *P. infaustus* left mandible, from B-8 cave. j) *P. graculus* right humerus, from B-8 cave.

rocky cliffs and also in forests (Svensson et al., 2010). It is a very common bird in the Pleistocene sites of Europe, including those of the Pyrenees (Tyrberg, 2007). In the French Pyrenees *Columba oenas* appears in Soulabé, Isturitz, Espèche, Mas d'Azil, Espélugues, Labastide and Chiens (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). As regards the south side of the Pyrenees, *Columba oenas* appears in Ermitia and Urtiaga (Elorza, 1990), and in L'Arbreda (García i Petit, 1995). The current upper limit of the stock dove is 1000masl (BirdLife International, 2012b), which is a thousand meters below the altitude of the opening to the cave. The presence of the stock dove can be explained by the range of movement of the birds of prey, as in the case of other taxa, so it does not necessarily imply a change in the habitat of the bird over the course of the last six thousand years.

5.3.1.1.3. *Columba palumbus* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: left ulna (B8'15 Av-28); right humerus, proximal end (B8'15 Av-04); left humerus, proximal end (B8'15 Av-17).

Remarks: the common wood pigeon (Fig. 8c) breeds in forests all over Europe (Svensson et al., 2010). *Columba palumbus* is somewhat less abundant in the Pleistocene sites of Europe than *C. livia* and *C. oenas*; nevertheless, it is also a frequently found taxon (Tyrberg, 2007). It appears in the French sites of Aurensan, Espèche, Trois-Frères, Eglises and Arago (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). It also appears in Urtiaga (Elorza, 1990) and L'Arbreda (García i Petit, 1995). The current height range of the common wood pigeon reaches an altitude of 1600masl (BirdLife International, 2012c), which is slightly lower than the height of the opening to this cave.

5.4. Order PASSERIFORMES Linnaeus, 1758

5.4.1. Passeriformes indet

Thirty-three remains have been assigned to Passeriformes indet. The anatomical similarities among the group members and the frail nature of their bones sometimes make it difficult to assign them to a more specific group.

5.4.2. Family Muscipidae Vigors, 1825

5.4.2.1. Genus Ficedula Brisson, 1760

5.4.2.1.1. *Ficedula* sp.. Material: B-8 cave: left humerus, proximal end (B8'15 Av-57).

5.4.2.1.2. *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764. Material: B-8 cave: right humerus (B8'15 Av-31); left humerus (B8'15 Av-32).

Remarks: the European pied flycatcher (Fig. 8d) breeds in a variety of habitats such as mixed or deciduous forests, but also in taiga areas. Even though there is no record of this taxon in the Pleistocene sites of the Pyrenees (it appears in areas such as Poland, in Komarowa cave; Bochenki et al., 2012), the pied flycatcher currently appears all over Europe, including the Pyrenees (Svensson et al., 2010). It can nest at altitudes of up to 1900masl (Sanz, 1995), so its presence in the B-8 cave does not imply any habitat change for this species (and as with other taxa the displacement produced by the accumulating agent should also be taken into account). Its absence in the paleontological record of the Pyrenees could be due either to the lack of works on the range or, to the difficult nature of passerine studies.

5.4.2.2. Genus Phoenicurus Forster, 1817

5.4.2.2.1. *Phoenicurus ochruros* Gmelin, 1774. Material: B-9 cave: sternum (B9'14 Av-01); left humerus (B9'14 Av-02) left tibiotarsus (B9'14 Av-03); left ulna, distal end (B9'14 Av-04); mandible (B9'14 Av-05).

Remarks: the black redstart (Fig. 8e) breeds in high-mountain rocky slides throughout Europe (Svensson et al., 2010). *Phoenicurus ochruros* has not been recorded in the Pleistocene sites of the Pyrenees until now. As in the case of the pied flycatcher this could be due to the lack of works on the subject and to the fragile nature

of passerines, because it can currently appear at the height of the B-9 cave and greater altitudes, its altitudinal range reaching 3700masl (BirdLife International, 2014b).

5.4.2.3. Genus Oenanthe Vieillot, 1816

5.4.2.3.1. *Oenanthe oenanthe* Linnaeus, 1758. Material: B-9 cave: right coracoid (B9'15 Av-06); right carpometacarpus (B9'15 Av-07); right humerus (B9'15 Av-08); right tarsometatarsus, distal end (B9'15 Av-09).

Remarks: the wheatear (Fig. 8f) breeds in open rocky areas, and appears throughout Europe (Svensson et al., 2010). *O. oenanthe* is recorded in the French sites of Aurensan, Embulla and Espèche (Clot and Mourer-Chauviré, 1986), and in the Spanish site of Erralla (Eastham, 1985). Its altitudinal range of dispersion varies from 300 to 3000masl (Pleguezuelos, 1992), so its presence in the B-9 cave is in accordance with the current habitat preferences of the species.

5.4.3. Family Laniidae Rafinesque, 1815

5.4.3.1. Genus Lanius Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: right humerus (B8'15 Av-56).

Remarks: shrikes (Fig. 8g) appear throughout Eurasia (Svensson et al., 2010). They are also present in the paleontological record of the Pyrenees, namely at Mas d'Azil (Clot and Mourer-Chauviré, 1986) and Erralla Cave (Eastham, 1985).

5.4.4. Family Fringillidae Vigors, 1825

5.4.4.1. Genus Coccythraustes Brisson, 1760

5.4.4.1.1. *Coccythraustes coccythraustes* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: mandible (B8'15 Av-10).

Remarks: the hawfinch (Fig. 8h) breeds in mixed forests with deciduous trees and dense underwood. It appears throughout Europe but is not easily seen below 1000masl (Svensson et al., 2010). It is present in the sites of Gatzarria, Junqua, Espèche and Belvis (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). The present record is the first palaeontological record of the hawfinch in the Spanish Pyrenees.

5.4.5. Family Corvidae Vigors, 1825

5.4.5.1. *Corvidae* indet. Material: B-9 cave: left tibiotarsus, distal end (B9'15 Av-01). B-8 cave: right humerus, distal end (B8'15 Av-08); left tibiotarsus (B8'15 Av-67); left coracoid (B8'15 Av-70). Los Batanes cave: left tarsometatarsus, proximal end (BA'15 Av-08).

5.4.5.2. Genus Perisoreus Bonaparte, 1831

5.4.5.2.1. cf. *Perisoreus infaustus* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: bill (B8'15 Av-29); left mandible (B8'15 Av-52).

Remarks: the Siberian jay (Fig. 8i) only occurs in the northern part of Europe, where it breeds in conifer forests (Svensson et al., 2010). It has not been recorded in the Pyrenees until now. The closest previous record was from the Late-Middle Pleistocene of Coudoulous in France (Jaubert et al., 2005). The present record could be the first record of the Siberian jay in the south of Europe.

5.4.5.3. Genus Corvus Linnaeus, 1758

5.4.5.3.1. *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758. Material: C-15 cave: cranium (C15'15 Av-02); mandible (C15'15 Av-03); synsacrum (C15'15 Av-04); right humerus, proximal end absent (C15'15 Av-05); left humerus, proximal end absent (C15'15 Av-06); right ulna (C15'15 Av-07); left ulna (C15'15 Av-08); right radius (C15'15 Av-09); left radius (C15'15 Av-10); left carpometacarpus (C15'15 Av-11); right femur (C15'15 Av-12); left tibiotarsus (C15'15 Av-13); left tibiotarsus, proximal end (C15'15 Av-14); left tibiotarsus, distal end (C15'15 Av-15).

Remarks: the rook (Fig. 7c) is very common in Middle and Upper Pleistocene sites (Tyrberg, 2007). It breeds in grasslands, nesting in

high trees and forming colonies (Svensson et al., 2010). It generally keeps away from bush areas and wetlands (Purroy and Purroy, 2016). It appears in the sites of Rideaux and Embulla (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). It usually occurs at heights near to 1000masl (Purroy and Purroy, 2016). Its presence at the height of the C-15 cave could be due to a change in its habitat, or also to the action of the accumulator.

5.4.5.3.2. *Corvus monedula* Linnaeus, 1758. Material: Los Batanes cave: left humerus (BA'15 Av-01).

Remarks: the western jackdaw breeds in deciduous forests and caves, and is spread throughout the south of Europe (Svensson et al., 2010). It appears in Soulabé, Bufios, Isturitz, Uthürri and Ech (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). As regards the Spanish side of the Pyrenees it appears in Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Reclau Viver (García i Petit, 2002) and L'Arbreda (García i Petit, 2002). In Davant Pau there is a record of *Pyrrhonorax* sp./*Corvus monedula* (García i Petit, 1995).

5.4.5.4. Genus *Pyrrhonorax* Tunstall, 1771

5.4.5.4.1. *Pyrrhonorax* sp.. Material: B-8 cave: sternum (B8'15 Av-07); left coracoid, proximal end (B8'15 Av-21); left scapula (B8'15 Av-23); left scapula (B8'15 Av-24). Los Batanes cave: left ulna (BA'15 Av-07).

5.4.5.4.2. *Pyrrhonorax pyrrhonorax* Linnaeus, 1758. Material: B-8 cave: phalanx I digitorum majoris alae (B8'15 Av-71); right tarsometatarsus (B8'15 Av-74); right tarsometatarsus, broken epiphysis (B8'15 Av-75).

Remarks: the red-billed chough is one of the most abundant taxa in the Pleistocene sites of Europe, possibly only equaled by the yellow-billed chough (Tyrberg, 2007), they are present in most of the sites, irrespective of altitude. Nevertheless, they currently breed in high-mountain areas, at altitudes of between 1200 and 3000masl near the Mediterranean area (Svensson et al., 2010), and sometimes at low altitudes on the north coast of Europe (French Brittany, Great Britain, Ireland and the Isle of Man) (Gray et al., 2004). Among the French Upper Pleistocene Pyrenean sites, the red-billed chough appears in: Abri de Olha, Isturitz, Gatzarria, Harpons, Portel, Espélugues, Aurensan, Espèche, Gourdan, Massat, La Vache, Sources de la Nive, Trou chochards, Coume des Arrats, Monjouste, les Morts and Crouzade (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). Among the south Pyrenean sites it appears in: Ermitia (Elorza, 1990), Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Abautz (Altuna et al., 2002), Reclau Viver (García i Petit, 2002), Cau de Olopte (Sánchez-Marco, 2002) and L'Arbreda (García i Petit, 2002). The presence of *Pyrrhonorax pyrrhonorax* in the B-8 cave is in conformity with the current distribution of the taxon.

5.4.5.4.3. *Pyrrhonorax graculus* Linnaeus, 1766. Material: B-8 cave: right mandible (B8'15 Av-50); left mandible (B8'15 Av-51); right coracoid (B8'15 Av-05); right humerus (B8'15 Av-53); left humerus (B8'15 Av-01); left humerus (B8'15 Av-16); right ulna (B8'15 Av-78); right ulna, proximal end (B8'15 Av-06); right ulna, broken epiphysis (B8'15 Av-79); left ulna (B8'15 Av-76); left ulna (B8'15 Av-77); left radius (B8'15 Av-18); right carpometacarpus, broken epiphysis (B8'15 Av-49); left carpometacarpus (B8'15 Av-48); left tarsometatarsus (B8'15 Av-13); left tibiotarsus, proximal end broken (B8'15 Av-9). Los Batanes cave: right ulna (BA'14 Av-03); right tarsometatarsus (BA'14 Av-02). D-2 cave: left coracoid (D2'15 Av-08); right scapula (D2'15 Av-06); left scapula (D2'15 Av-05); furcula (D2'15 Av-07); right humerus (D2'15 Av-01); left humerus, proximal end (D2'15 Av-04); right ulna (D2'15 Av-02); right radius (D2'15 Av-03).

Remarks: the yellow-billed chough (Fig. 8j) is, along with the red-billed chough, the most abundant taxon in the Pleistocene sites of Europe, appearing in most of the sites at any height (Tyrberg, 2007). As with *P. pyrrhonorax*, the distribution of *P. graculus* is

now also limited by the altitude of the habitat, which is even higher than for the red-billed chough: it currently breeds only between 1500 and 3900masl (Svensson et al., 2010).

Pyrrhonorax graculus appears in several French Pyrenean sites: Abri de Olha, Noëlle, Aurensan, Malarnaud, Soulabé, Crouzade, Bufios, Isturitz, Gatzarria, Gargas, Harpons, Rideaux, Tarté, Camayot, Cauna de Belvis, Embulla, Duruthy, Espèche, Lortet, Tibiran, Peyregnes, Gourdan, Gouërris, Trois Frères, Mas d'Azil, La vache, Eglises, Grotte Noire, Cousté, Tournarie, Bouhadère, Coume des Arrats and Escurens (Clot and Mourer-Chauviré, 1986). Among the Spanish sites it appears in Berroberria (Villalta, 1964), Urtiaga (Elorza, 1990), Aitzbitarte (Elorza, 1990), Erralla (Eastham, 1985), Abautz (Altuna et al., 2002), Reclau Viver (García i Petit, 2002), Cau d'Olopte (Sánchez-Marco, 2002), and L'Arbreda (García i Petit, 2002). At 2013, the record of *P. graculus* is the highest paleontological record of the species in the Pyrenees, but it lies within the current distribution of the bird.

6. Conclusions

Five new paleontological sites with 135 bird remains from the Upper Pleistocene and Holocene have been described: La Brecha del Rincón B-9 cave, the B-8 cave (Secús Range), Los Batanes C-4 (Tendeñera Range), C-15 and D-2 (Lecherines System). This, increases our knowledge of the little-studied avian faunas of the ancient Spanish, and specifically Aragonese, Pyrenees. The sites belong to high mountain areas and are among the highest sites in Europe; the information on the avian faunas of the B-9 and B-8 caves (located at 2160 and 2130masl, respectively) relates to the highest-lying paleontological bird assemblages described in the Pyrenees.

Bird remains are scarce in all the sites except B-8, which has 83 remains. At least twenty-three taxa are recorded on the sites: Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Rallus aquaticus*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., Passeriformes indet., *Ficedula hypoleuca*, *Ficedula* sp., *Lanius* sp., *Coccothraustes coccothraustes*, *Phoenicurus ochrurus*, *Oenanthe oenanthe*, Corvidae indet., cf. *Perisoreus infaustus*, *Corvus frugilegus*, *Corvus monedula*, *Pyrrhonorax* sp., *Pyrrhonorax pyrrhonorax*, *Pyrrhonorax graculus* and Aves indet. The Corvidae family is the best represented in the assemblages, followed by the small Passeriformes, Galliformes, and Columbiformes. For some of the identified taxa, our data represent the highest paleontological record in the Pyrenees, lying even higher than the current distribution (*Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Columba palumbus*, and *Corvus frugilegus*). In the case of *Bonasa bonasia* its presence in the B-8 cave could be due to the role of the Pyrenees as a refugium in warmer periods. In the case of the taxa that currently inhabit the area, the range of movement of the accumulator could be the reason for the presence of the taxa in these high sites. The record of cf. *Perisoreus infaustus* could be the southernmost record of the taxon in Europe.

The remains are generally well conserved; some of them show scavenging marks. As far as the origin of the accumulation is concerned, the scarcity of the remains means that little information is provided. B-9, Los Batanes, C-15 and D-2 seem to have been produced by birds of prey. Only the B-8 cave was analyzed in depth, the results suggesting that the remains may have had their origin in an accumulation of owl pellets or uneaten food remains produced by diurnal birds of prey. However, the number of remains is too low to interpret the results definitively.

The analysis of these new sites has revealed a huge amount of new information that adds to the work already carried out in the French high-mountain sites of the Pyrenees. The results are an incitement to continue with the analysis of furthermore sites in the Aragonese Pyrenees.

Acknowledgements

The authors would like to thank the organizers of the XIV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología and the 1st International Meeting of Early-Stage Researches, celebrated in Alpuente, Valencia, especially to the organizers of the Quaternary Ecosystem session: Ana Fagoaga, Dolores Marin-Monfort, Rafael Marquina and Ignacio Sanz. We would like to thank the Centro Espeleológico de Aragón (CEA), and the Instituto Pirenaico de Ecología, specially Ricardo García-González, who is in charge of the vertebrate collection. We are particularly grateful to the speleologists Laureano Gómez and Mario Gisbert for their help during the activities within the cavities, and to Mario Gisbert for his topographic work. Finally, many thanks go to all the members of the paleontological team (Diego Castanera, Philippe Fosse, Ricardo García-González, Rafael Laborda, Vanessa Villalba, Paloma Lanáu, Jorge Sevil and Sergio Rasal) of the 2015 field campaigns at Lecherines and Sierra de Secús. The IEA (Instituto de Estudios Aragonés) has partially subsidised the palaeontological activities, conceding us a grant, “Ayudas a la investigación del IEA, 2014”. The Government of Aragon granted us permission to develop the project “Recovery of paleontological, remains, cataloguing and dating of the Pleistocene-Holocene deposits of Huesca Pyrenees caves.

We would also like to thank to the Atapuerca Project, the MICINN projects CGL2012-38434-C03-01 and CGL2015-65387-C3-2-01. Also to the Aragosaurus-IUCA Group of the University of Zaragoza. C. Núñez-Lahuerta and J. Galán are the recipients of Ph.D. fellowships from the Gobierno de Aragón (DGA) co-financed by the European Social Fund (FSE) of the European Union in the case of C. Núñez-Lahuerta. Thanks to the University of Ferrara, the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris and the Estación Biológica of Doñana-CSIC for letting us visiting the fantastic avian anatomy collections.

Thanks to Rupert Glasgow for revising the English grammar. We would also like to thank C. Mourer-Chauviré and to the two anonymous reviewers for their really proper and valuable comments and advice. They have improved this work.

References

- Altuna, J., Mariezkurrena, K., Elorza, M., 2002. Arqueozoología de los Niveles Paleolíticos de la Cueva de Abauntz (Arraiz, Navarra). *Saldvie II* 1–26.
- Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press, London.
- Astre, G., 1939. Una caverne ariégoise, la Tutto de Camayot, et sa faune aurngacien. *Bull. Soc. d'Histoire Nat.* 74, 153–166.
- Astre, G., 1942. Faune de la grotte de las Morts à Montségur-le-Château. *Bull. Soc. d'Histoire Nat.* 77, 282–286.
- Astre, G., 1947. Gisement Azilien de la Tutte de la Carreloré à Lurbe (Basses-Pyrénées). Faune, in Laplace-Jauretche G. *Bull. Soc. d'Histoire Nat.* 84, 227–236.
- Bartolomé, M., Moreno, A., Sancho, C., Stoll, H.M., Cacho, I., Spötl, C., Belmonte, A., Edwards, R.L., Cheng, H., Hellstrom, J.C., 2015. Hydrological change in the Southern Europe responding to increasing North atlantic overturning during Greenland stadial 1. *PNAS* 112 (21), 6568–6572.
- Baumel, J.J., 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, p. 23.
- Bergman, H.H., Klaus, S., 1994. Restoration plan for the hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in Germany. *Gibier Faune Sauvage/Game Wildl.* 11 (2), 35–56.
- BirdLife International, 2012a. Coturnix coturnix. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T22678944A38819371. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22678944A38819371.en>.
- BirdLife International, 2015. *Lagopus muta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T22679464A85043765. <http://www.iucnredlist.org/details/22679464/0>.
- BirdLife International, 2012b. *Columba oenas*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T22690088A62568586. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22690088A62568586.en>.
- BirdLife International, 2012c. *Columba palumbus*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T22690103A38884674. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22690103A38884674.en>.
- BirdLife International, 2014a. *Rallus aquaticus*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T22725141A40739842. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T22725141A40739842.en>.
- BirdLife International, 2014b. *Phoenicurus ochruros*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T22710051A62582233. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T22710051A62582233.en>.
- Blasco-Sancho, M.F., 1995. Hombres, fieras y presas. Estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del paleolítico medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). Universidad de Zaragoza. ISBN 84-920431-1-3.
- Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. 9th ICAZ Conference, Durham, pp. 31–45.
- Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of sub-atlantic bird remains from bazhukovo III, Ural mountains, Russia. *Acta Zool. Cracoviensia* 44 (2), 93–106.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Pattern of bird bone fragmentation in pellets of the Long eared Owl *Asio otus* and their taphonomic interpretations. *Acta Zool. Cracoviensia* 37 (1), 177–190.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Preliminary Determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow.
- Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J. Archaeol. Sci.* 30 (12), 1665–1671.
- Bochenski, Z.M., Bove, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zool. Cracoviensia* 36 (2), 313–328.
- Bochenski, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles, *Aquila heliaca*. *Int. J. Osteoarchaeol.* 7 (2), 165–171.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J. Archaeol. Sci.* 25, 425–433.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31–39.
- Bochenski, Z., Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2012. A history of Polish birds. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences. ISBN-13: 9788361358442.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., Wertz, K., Kaczanowska, M., Kozłowski, J.K., Sampson, A., 2017. Who ate the birds: the taphonomy of Sarakenos Cave, Greece. *Archaeol. Anthropol. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1007/s12520-017-0488-3>.
- Bouchud, J., 1952. Les oiseaux d'Isturitz. *Bull. Soc. Préhistorique Française* 49, 450–459.
- Bouchud, J., 1958. La faune de la Grotte de Gargas. *Bull. Soc. d'Histoire Nat.* 93, 383–390.
- Bouchud, J., 1972. L'Avifaune des Grottes d'Aurensan et de Lourdes (Hautes-Pyrénées). *Bull. l'Association française l'étude Quat.* 1, 51–58.
- Bramwell, D., Yalden, D.W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *J. Archaeol. Sci.* 14, 195–200.
- Catusse, M., Mothe, T., Menoni, E., 1992. La Gélinothe des bois Bonasa bonasia existe dans les Pyrénées. *Alauda* 60 (3), 129–199.
- Clot, A., 1983. Déterminations de Paléontologie Quaternaire dans le bassin de l'Adour (Première Série). *Cah. d'Archeologie Du. Pyrenees Occident.* 3, 121–139.
- Clot, A., 1985a. Déterminations de Paléontologie Quaternaire dans le bassin de l'Adour (Première Série). *Rev. Commings* 98, 157–170.
- Clot, A., 1985b. Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de la Garonne (Deuxième et Troisième Séries). *Cahiers d'Archéologie du Pyrénées Occidentales*, p. 5.
- Clot, A., Evin, J., 1986. Gisements naturels Pléistocène et Holocènes des cavités des Pyrénées Occidentales Françaises: inventaire et datages 14C. *Munibe Antropol. Arqueol.* 38, 185–194.
- Clot, A., Mourer-Chauviré, C., 1986. Inventaire systématique des oiseaux quaternaires des Pyrénées Françaises. *Munibe Antropol. Arqueol.* 38, 171–184.
- Clot, A., Chaline, J., Jammot, D., Mourer-Chauviré, C., Rage, J.C., 1976. Les poches ossifères du Pléistocène moyen et inférieur de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. d'Histoire Nat.* 112 (1–2), 146–161.
- Clot, A., Brochet, G., Chaline, J., Desse, G., Evin, J., Granier, J., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Omnes, J., Rage, J.C., 1984. Faune de la grotte préhistorique du Bois du Cantet (Espèche, Hautes-Pyrénées, France). *Munibe* 36, 33–55.
- Cohen, A., Serjeantson, D., 1996. *A Manual for the Identification of Bird Bones from Archaeological Sites*. Archetype Publications.
- Crégut-Bonnaure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, J., Debard, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.B., Frèrebeau, N., Kuntz, D., Krzepkowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Opllinger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thion, M., 2014. The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period paleoenvironment of southeastern France. *Quat. Int.* 339–340, 41–61.
- Cuchí, J.A., Gómez, L., Gisbert, M., Pastor, M., Asensio, J.L., Montañes, J.L., Manso, J.A., 2015. Nota sobre la presencia de moonmilk en una cavidad del valle de Hecho (Huesca). *Lucas Mallada* 14, 181–185.
- Delpech, F., 1975. Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Thèse Doctorat d'Etat n°479, Bordeaux.

- Eastham, A., 1985. The magdalenian avifauna at Erralla cave. In: Altuna, J., Baldeon, A., Mariezkurrena, K. (Eds.), *Cazadores magdalenenses de la cueva de Erralla*. Munibe (Antropología-Arkeología), vol. 37, pp. 59–80.
- Eastham, A., 1998. Magdalenians and Snowy Owls: bones recovered at the Grotte de Bourrouilla, Arancou (Pyrénées Atlantiques). *Paleo* 10, 95–108.
- Elorza, M., 1990. Restos de aves en los yacimientos prehistóricos vascos. *Estudios realizados*. Munibe (Antropología-Arkeología) 42, 263–267.
- Elósegui, J., 1985. Navarra. Atlas de las aves nidificantes. Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.
- Ericson, P.G.P., 1987. Interpretation of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *J. Archaeol. Sci.* 14, 65–75.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2016. *Atlas of taphonomic identifications*. Springer Vertebr. Paleobiol. Paleoanthropol. Ser.. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-7432-1>.
- Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2015. Bats from some new Quaternary high-mountain localities in the Spanish Pyrenees-preliminary results. In: Jagt, J.W.M., Hebda, G., Mitrus, S., Jagt-Yazikova, E.A., Bodzioch, A., Konietzko-Meier, D., Kardynal, K., Gruntmejer, K. (Eds.), XIII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologist (EAVP) Opole, Poland, 8–12 July 2015. Abstracts book.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2017. Los Batanes (Biescas, Spain), a roost for Pyrenean horseshoe bats in the late Pleistocene and its palaeoenvironmental implications. *Quat. Int.* (in press).
- García i Petit, L., 1995. Un probable xiulet paleolític a Davant Pau (Serinyà, El Pla de l'Estany). Institut d'estudis Ceretans. Cultures i Medi de la Prehistòria a l'Edat Metjana. 20 anys d'arqueologia pirinenca. Homenaje al Professor Jean Guilaine. In: X Colloqui Internacional d'Arqueologia de Puigcerdà, pp. 195–206.
- García i Petit, L., 2002. Els ocells del quaternari. Els vertebrats fòssils del Pla de l'Estany. *Quad. del Cent. d'Estudis Comarc. Banyoles* 23, 87–106.
- García i Petit, L., 2005. Recent studies on prehistoric to medieval bird bone remains from Catalonia and Southeast France. In: Grupe, G., Peters, J. (Eds.), *Feathers, Frit and Symbolism, Birds and Humans in the Ancient Old and New World*. Proceedings of the 5th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, pp. 147–163. *Documenta Archaeobiologiae* 3.
- García-González, R., 2012. New Holocene *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) skulls from the southern Pyrenees. *Comptes Rendus Palevol* 11, 241–249.
- Gray, N., Thomas, G., Trewby, M., Newton, S.F., 2004. The status and distribution of Choughs (*Pyrhhorcorax pyrrhhorcorax*) in the republic of Ireland 2002/03. *Ir. Birds* 7 (2), 147–156.
- Guerra, C., Bover, P., Alcover, J.A., 2012. A new species of extinct little owl from the Pleistocene of Mallorca (Balearic Islands). *J. Ornithol.* 153, 347–354.
- Hernández-Carrasquilla, F., 2001. A new species of vulture (aves, aegypiinae) from the upper Pleistocene of Spain. *Ardeola* 48 (1), 47–53.
- Jánossy, D., 1983. Humeri of central european smaller Passeriformes. *Fragm. Mineralogica Paleontologica* 11, 85–112.
- Jaubert, J., Kervazo, B., Brugal, J.P., Chalard, P., Falguères, C., Jarry, M., Jeannet, M., Lemorini, C., Louchart, A., Maksud, F., Murre, V., Quinif, Y., Thiébaud, C., 2005. Coudoulous I (Tour de Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : bilan pluridisciplinaire. In: Molines, N., Monnier, J.L., Mondel, M.H. (Eds.), *Données récentes sur les premiers peuplements en Europe*. Actes du Colloque de Rennes. Archeopress, pp. 227–251.
- Koby, F.E., 1957. La faune aviaire de la grotte de la Vache. *Bull. Soc. Préhistoire* 12, 79–96.
- Kraft, E., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen and Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer kleinerer Jühnervogel. Unpublished PhD Dissertation. Universität München.
- Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte : applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Thèse d'Université, Université de Bourdeaux I.
- Laroulandie, V., 2002. Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological. In: Bochenski, Z.M., Bochenski, Z., Stewart, J.R. (Eds.), *Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland; 2001 Sep 11–15*, pp. 331–339. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45 (special issue).
- Lebreton, L., Descalux, E., Hanquet, C., Moigne, A.M., Perrenoud, C., 2016. Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q-R levels. *Quat. Int.* 411, 182–192.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Allué, E., Bañuls-Cardona, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.L., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X., 2010. First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97, 753–761.
- Martínez, J.A., Zuberogoitia, I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales. *Bird. Study* 51 (2), 163–169. <http://dx.doi.org/10.1080/00063650409461348>.
- Menéndez-Granda, L., Rosell i Ardèvol, J., Canals i Salomó, A., Mosquera-Martínez, M., 2009. El nivel G de Las Fuentes de San Cristóbal (Huesca, España): nuevas aportaciones al estudio del Paleolítico medio del Pre-Pirineo aragonés. *Rev. C&G* 23 (1–2), 95–111.
- Michel, P., 2005. Un repaire Würmien dhyènes des cavernes: La Grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantiques, France). *Museo de Altamira. Monografías* 20, 131–150.
- Milne-Edwards, A., 1875. Observations sur les Oiseaux dont les ossements ont été trouvés dans les cavernes du Sud-Ouest de la France. *Matériaux Histoire Primit. Naturelle de l'Homme* 2 (6), 473–503.
- Mlikovsky, J., 1996. New data on the food of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the svjatoj nos wetlands. *Lake Baikal. Buteo* 8, 115–118.
- Moreno, E., 1985. Clave osteológica para la identificación de Passeriformes ibéricos. 1-Aegithalidae, Remizidae, Paridae, Emberizidae, Passeridae, Fringillidae, Alaudidae. *Ardeola* 32 (2), 295–377.
- Mourer-Chauviré, C., 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, p. 64.
- Naughton, F., Sánchez-Goni, M.F., Rodrigues, T., Salgueiro, E., Costas, S., Desprat, S., Duprat, J., Michel, E., Rossignol, L., Zaragosi, S., Voelker, A.H.L., Abrantes, F., 2016. Climate variability across the last deglaciation in NW Iberia and its margin. *Quaternary Int.* 414, 9–22.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016. Firts report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain). *Quat. Int.* 421, 12–22.
- Passemard, E., 1924. Les stations paléolithiques du Pays Basque et leurs relations avec les terrasses dalluvions. Impr. Bodiou, Bayonne.
- Philippe, 1852. Mémoire sur les Cavernes à ossements des environs de Bagnères-de-Bigorre. *Actes Société Linnéenne Bordx.* 18, 129–144.
- Pleguezuelo, J.M., 1992. Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado. *Servicio de Publicaciones Universidad de Granada*.
- Purroy, J., Purroy, F.J., 2016. Graja, *Corvus frugilegus*. In: Salvador, A., Morales, M.B. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.
- Rabal-Garcés, R., 2013. Estudio paleontológico de *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1974 del Pleistoceno superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, España). Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza.
- Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., 2014. Un Nuevo yacimiento de osos de alta montaña en el Pirineo aragonés: la Brecha del Rincón (Huesca, España). In: Arreguín-Rodríguez, G., et al. (Eds.), *New Insights on Ancient Life*. Universidad de Zaragoza, pp. 178–181.
- Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., 2015. A new Pleistocene cave bear site in the high mountains of the Spanish Pyrenees: La Brecha del Rincón (Huesca, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 14 (4), 311–320.
- Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.L., Torres, T., 2012. Was the European cave bear an occasional scavenger? *Lethaia* 45, 96–108.
- Saint-Périer, R., 1921. Le Solutrén supérieur de la grotte des Harpons à Lespuge (H.G.) *Congrès A.F.A.S.*, vol. 45, pp. 825–832.
- Saint-Périer, R., 1924. Les fouilles de 1923 dans la grotte des Rideaux à Lespuge (H.G.). *L'Anthropologie* 34 (1–2), 1–15.
- Saint-Périer, R., 1927. La grotte de Gouërris à Lespuge. *L'Anthropologie* 37, 233–276.
- Sánchez-Goni, M.F., d'Errico, F., 2005. La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000–10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos. *Monogr. del Mus. Cent. Investig. Altamira* 20, 115–129.
- Sánchez-Marco, A., 2002. Aves fósiles de la península Ibérica: las avifaunas del Terciario y el Cuaternario. *Quercus* 191, 27–42.
- Sánchez-Marco, A., 2005. Avifaunas cuaternarias de la Península Ibérica: sistemática, Paleoeología y paleozoogeografía. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Sanz, J.J., 1995. Environmental restrictions on reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 83, 421–430.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Gisbert, M., 2015. Bucardos y osos fósiles del Pirineo: recuperación de restos paleontológicos, catalogación y datación de los yacimientos del Pleistoceno-Holoceno de las cavidades del Pirineo Oscense. *Lucas Mallada* 17, 247–289.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Castanera, D., García-Vázquez, A., Gisbert, M., Cuenca-Bescós, G., 2016. New ichonological record of ursids from the Spanish Pyrenees. New perspectives on the evolution of phanerozoic biotas and ecosystems-conference proceedings. In: Marín-Monfort, M.D., Manzanares-Ubeda, cords (Eds.), 1st International Meeting of Early-stage Researchers in Palaeontology. XIV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Ayuntamiento de Alpuente. ISBN 978-84-608-7449-2.
- Serrano, X., Cañadas, E., 1995. Geomorfología de la sierra de Tendeñera (Pirineo aragonés). *Éria Rev. Cuatrimest. Geogr.* 37, 143–158.
- Svensson, L., Mullaney, K., Zetterström, D., 2010. Guía de aves: España, Europa y región mediterránea. Ediciones Omega.
- Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2000. The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of Their Skeletal Elements. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow.
- Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Galliformes and Columbiformes. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow.
- Tyrberg, T., 2007. Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 27, Cambridge Massachusetts.
- Vilette, P., 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina, Carcassonne* 11, 190.
- Villalta, J.F., 1964. Datos para un catálogo de las aves fósiles del Cuaternario español. *Speleon* 15, 73–102.



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis doctoral ha sido financiada por una beca predoctoral de la Diputación General de Aragón, cofinanciada por fondos del Fondo Social Europeo. Forma parte del proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad MICINN CGL2009-12703-C03-03, CGL2012-38434-C03-01, CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358, CGL2015-65387-C3-2-P (MINECO/ FEDER), Fundación Ataperca, H54 Grupos consolidados del gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo (FSE). El trabajo relacionado con cavidades en el Pirineo ha sido subencionado por el Instituto de Estudios Altoaragoneses con la concesión de las “Ayudas a la Investigación del IEA, 2014” a los doctores Raquel Rabal-Garcés y Victor Sauqué. El trabajo relacionado con los yacimientos del País Vasco se ha financiado gracias al proyecto del Ministerio de Economía y Competitividad CGL2015-65387-C3-2-P-MINECO/FEDER, y al grupo IT1044-16 del Eusko-Jaurlaritza-Gobierno Vasco y al grupo PPG17/05 de la Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea. El trabajo relacionado con el yacimiento de Llonin ha sido financiado con el proyecto del Ministerio de Economía y Competitividad MINECO2015-HAR2014-59183-P. La participación en varios congresos de ámbito internacional ha sido financiada por las ayudas de la Universidad de Zaragoza destinadas a asistencia a congresos.

Gracias a todos los revisores y editores por cuyas manos han pasado los trabajos que componen esta tesis. Gracias a los informadores internacionales por sus informes sobre esta tesis doctoral: Miguel Moreno Azanza y Claudio Berto.

Gracias a los miembros del Tribunal: Jose Ignacio Canudo, Isabel Cáceres y Marco Pavia, y gracias a los miembros suplentes, Beatriz Azanza y Hugues-Alexandre Blain.

Gracias a Julia Galán, Tony Alonso, Raquel Moya, Jara Parrilla, Ester Díaz y Lucía Santas por la revisión del texto en busca de erratas.

En el plano personal, en primer lugar tengo mucho que agradecer a mi familia. A mis abuelos, me encantaría que todos pudierais estar conmigo ahora mismo. A mis padres que no solo me han apoyado, si no que siempre me han empujado a seguir con esto, a pesar de empezar sin beca y un inicio de tesis un poco movidito. Habéis sido, y sois, un ejemplo para mí, y una fuente de cariño y seguridad constante, me habéis enseñado todo lo importante. A mis belgas preferidos, a los tres!!!! Gracias a mi bro, Carlos ojo de trueno, a pesar de estar lejos siempre está conmigo cuando lo necesito, y me da su punto de vista que tanto me ayuda. Sois un ejemplo y sobre todo un orgullo para mí.

Tengo que agradecer profundamente a Gloria Cuenca el haber confiado en mí para hacer una tesis doctoral. Es un trabajo desmesurado guiar a una persona llena de dudas durante un viaje de 5 años. Cuando nos presentó Arsuaga en aquella conferencia en 2005 no me imaginaba que finalmente





me dirigirías la tesis, si me lo hubiesen dicho no me lo habría creído. Quiero agradecerte la paciencia y la confianza. El apoyo en todo momento y el interés en que esto saliera a delante. Además siempre has estado cuando he ido a pedirte socorro con algún problema que a mí se me hacía insalvable. Estoy tremendamente orgullosa de poder decir que mi directora de tesis eres tú.

A todo el equipo de Atapuerca y de los demás yacimientos que forman parte de esta tesis doctoral. Sin su trabajo no saldríamos adelante. Quiero agradecer a Rosa Huguet e Isabel Cáceres que confiaran en mí sin conocerme el estudio de las aves de la Sima del Elefante y Galería, y que hayan tenido tanta paciencia con mis avances. Especial gracias a la doctora Cécile Mourer-Chauviré por responder a todas mis dudas y enviarme por correo su tesis doctoral, de la que he aprendido mucho, y aún me queda por aprender. Quiero agradecer a Raquel Rabal y a Víctor Sauqué haber confiado en mí para estudiar el material que con tanto esfuerzo excavasteis y prospectasteis en las cuevas más altas de la península. A Víctor además quiero agradecerle que siempre me haya ayudado, a preparar publicaciones, afrontar trabajos, elegir revistas etc. Y que gracias a él he tenido la posibilidad de trabajar con otros grupos de investigación. A Asier Gómez y Alfred Sanchis también por dejarme colaborar con ellos en proyectos tan interesantes como los de País Vasco y Llonin. Quiero agradecer a las instituciones donde he realizado estancias durante la tesis: Università degli Studi di Ferrara (Claudio Berto), Muséum National d'Histoire Naturelle de París (gracias a Christine Lefèvre), Centro Nacional de Investigación Sobre Evolución Humana en Burgos (gracias a Jesús Rodríguez), el Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social en Tarragona (gracias a Rosa Huguet), Laboratorio de Arqueociencias de Lisboa (gracias a Carlos Pimenta), la de la Estación Biológica de Doñana en Sevilla (gracias a José Cabot), el Arkeologi Museoa de Bilbao (gracias a Asier Gómez), y el Museu de Prehistòria de València (gracias a Alfred Sanchis).

Quiero darle especial gracias al tutor de mi estancia de tres meses en la Universidade Nova de Lisboa, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Miguel Moreno. Muchas gracias por enseñarme algo que para mí era totalmente nuevo, me has abierto una puerta a una disciplina en la que espero poder entrar en numerosas ocasiones con tu ayuda, go eggshells go!!! Y por supuesto, infinitas gracias por acogerme, realmente me sentí en casa flatmate!!!!

Gracias a Juanma por haberme acogido en Tarragona cuando he tenido que ir, y también por su ayuda durante la tesis. A Marta A. por sus cables burocráticos. Al trío Paleoymas, Javi, Cristobal, Jose Luís, por confiar en mí para trabajar durante el primer año de mi tesis, aprendí muchísimo! Al todo el equipo de lavado del río de Atapuerca, por que trabajar en el rio se convierte en vacaciones, Mila, Juan, Juanma, Hugo... entre otros muchos. A la crew de chicas del rio (Atacerdas): Julia, Alicia, Ana, Cristina, Mercedes, Mónica, Raquel y Sandra, que grandes momentos hemos vivido.

Sandra, Sanbaaaaaac! tú nos acogiste bajo tus alas de mama pato. Muchas gracias por discutir





conmigo mis trabajos y mejorarlos. Desde que nos conocimos me has ayudado a todo, desde escribir correos a elegir revistas donde publicar, pasando por pedir comida por el móvil en Roma. Espero que nos queden muchos muchos viajes y estancias locas, y muchas noches en el carpanta y mañanas de lavado cantarín!

La tesis es un trabajo individual, pero siempre ayuda lo que te rodea. Yo he tenido la suerte de caer en un grupo de gente fantástica. No he tenido compañeros de trabajo, he hecho amigos. Trabajar en un departamento como el nuestro es una suerte, en un ambiente así no se deja de aprender nunca. Siempre me habéis ayudado a mejorar, aunque trabajemos con cosas distintas. Por no hablar de poder ir al campo y colaborar en el estudio de materiales diferentes a los que centran esta tesis. Y lo más importante de todo, no he dejado de reírme y de pasármelo bien en todos estos años... y los congresos, aaaah los congresos! Gracias a los que me habéis rodeado estos últimos 5 años por hacer de ellos los mejores de mi vida. Espero no dejarme a nadie: Colás, Colmenar, Esteve, Gabi, Alba, Lucia, Christian, Vicente, Luismi, Samuel, Isa, Víctor, Raquel R., Diego, Gasca, Miguel, Edu P., Raquel M., Jara, Ester, Manu, Edu y Lucia S.

Citando la tesis de Jara Parrilla, no es común poner citas en los agradecimientos de una tesis, pero voy a citar su cita de la tesis de Miguel Moreno: “Gracias a Iñaki y Gloria por haber creado Aragosaurus. Habéis conseguido aglutinar un grupo de trabajo efectivo, con gente a la que se coge cariño. Es muy difícil conseguir un grupo estable sin medios para crear un organigrama pero nuestro bausack inestable puede con todo”. El tiempo pasa y Aragosaurus es cada vez mas fuerte, eso si!

Literalmente, si no fuera por Raxa, yo no habría hecho esta tesis. Fuiste tú quien me metió en la cabeza la idea de estudiar aves y aquí estamos.... Gracias!

Diego, Víctor y Jorge, desde que llegamos al departamento me acogisteis y me integrasteis, además de tutorizarme con grandes consejos de carácter científico-técnico. Miguel y Edu, muchas gracias por acogerme en Lourinhã, fueron tres meses muy divertidos, y estuve muy a gusto, viva la Super Bock y los gintonicos!!! Quiero agradecer especialmente a mis sabias y mediáticas chicas del Paleosoul, Jara y Ester, que amén de nuestros intentos musicales más o menos exitosos, me habéis ayudado mucho durante mi tesis, planificación, dudas anatómicas y de todo tipo y condición, también en el plano no académico, ruego a todos los dioses que nos queden por celebrar muchas festividades de los Piños. A Raquel M., la otra punta del tridente cuaternaril de Gloria, gracias por alegrarme muchas mañanas con tu sentido el humor y por los debates científicos (a veces también un poco humorísticos). Los últimos meses han sido una locura y habéis estado siempre, con grandes consejos, como cuando Ester me recomendó no hacer tablas que no necesitaba para nada (cosa que prometí agradecerle en este apartado de la tesis). En estos años he pasado momentos de todo tipo, desde la más completa de las euforias hasta el sentimiento de inutilidad más profundo, y siempre habéis estado conmigo.





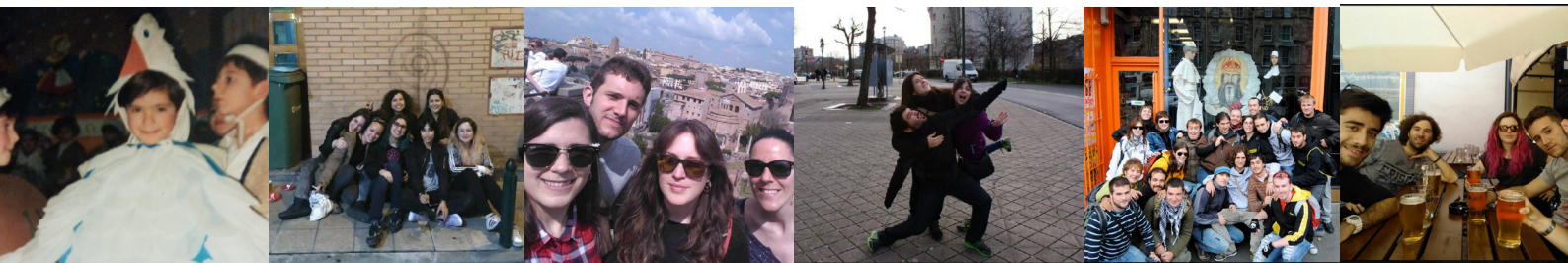
Quiero agradecer también a mis amigos pre-tesis, aunque a muchos de ellos se les podría convalidar el doctorado con la de brasas que han recibido. Gracias mis jóvenes greñudas, me lleváis aguantando 25 años, y eso se agradece. Izas gracias por ayudarme con todas mis dudas sobre la maquetación y por esa maravillosa ilustración para la portada, me hace muchísima ilusión que la portada de mi tesis tenga ese trocillo tuyo.

Gracias al Feel Rol Club, a las Katxorras y al grupo birristico de las tardes (bbs). Gracias Rafa por estar en todos los planes absurdos (y por lo tanto divertidos) que se llevan a cabo. Arzer, ahí estas siempre a pesar de la distancia. Gracias a mis J. Bitches. Sullivan gracias también por ser partícipe de todas las absurdidades, y de ampliar nuestro registro de planes locos con visitas a Logroño. Sois los mejores amigos que alguien puede necesitar!

A Julia, Jules, Hoju, Julita tengo mucho que agradecerle, desde el inicio de la carrera vimos que queríamos estudiar lo mismo, ya sabes, carreras para-lelas. Solo recuerdo un trabajo o dos que no hicimos juntas durante la carrera y el máster, pili y mili!!! Gracias por estar siempre a mi lado cuando lo he necesitado en malos momentos, y por supuesto en los buenos. Espero que nos quede mucho por celebrar. A nivel científico tengo mucho que agradecerle. Tu perfeccionismo y pensamiento crítico son cosas a imitar, y me alegro de que nunca nos hayamos visto en ningún mal rollo paleontológico, ni de ningún tipo... espero que sea así para siempre! Jules es #1! LIBERE VOLANS!

A Tony! Me has ayudado más que nadie a levantarme cuando lo he necesitado, y me has empujado siempre para llegar más lejos. Estás ahí para hacerme ver el lado razonado y calmado de las cosas, y para llevar a cabo planes locos. Me has ayudado siempre con mi trabajo. Es una grandísima suerte compartir camino con alguien que comparte tu trabajo y vocación (y mucho más si se puede desconectar del trabajo al llegar a casa). Gracias por mi cordura, o lo que queda de ella tras estos años....

a todos, gracias!!!!





Instituto Universitario de Investigación
en Ciencias Ambientales
de Aragón
Universidad Zaragoza

2019