



APORTACIONES DE LA HERPETOFAUNA AL CONOCIMIENTO DE LA PALEOBIOLOGÍA
Y PALEOCLIMATOLOGÍA DEL TRAMO TEMPORAL PLEISTOCENO SUPERIO Y HOLOCENO
DE LA COMUNIDAD VALENCIANA (ESTE DE ESPAÑA)

2022

APORTACIONES DE LA HERPETOFAUNA AL CONOCIMIENTO DE LA PALEOBIOLOGÍA Y PALEOCLIMATOLOGÍA DEL TRAMO TEMPORAL PLEISTOCENO SUPERIOR Y HOLOCENO DE LA COMUNIDAD VALENCIANA (ESTE DE ESPAÑA)

RAFAEL MARQUINA BLASCO

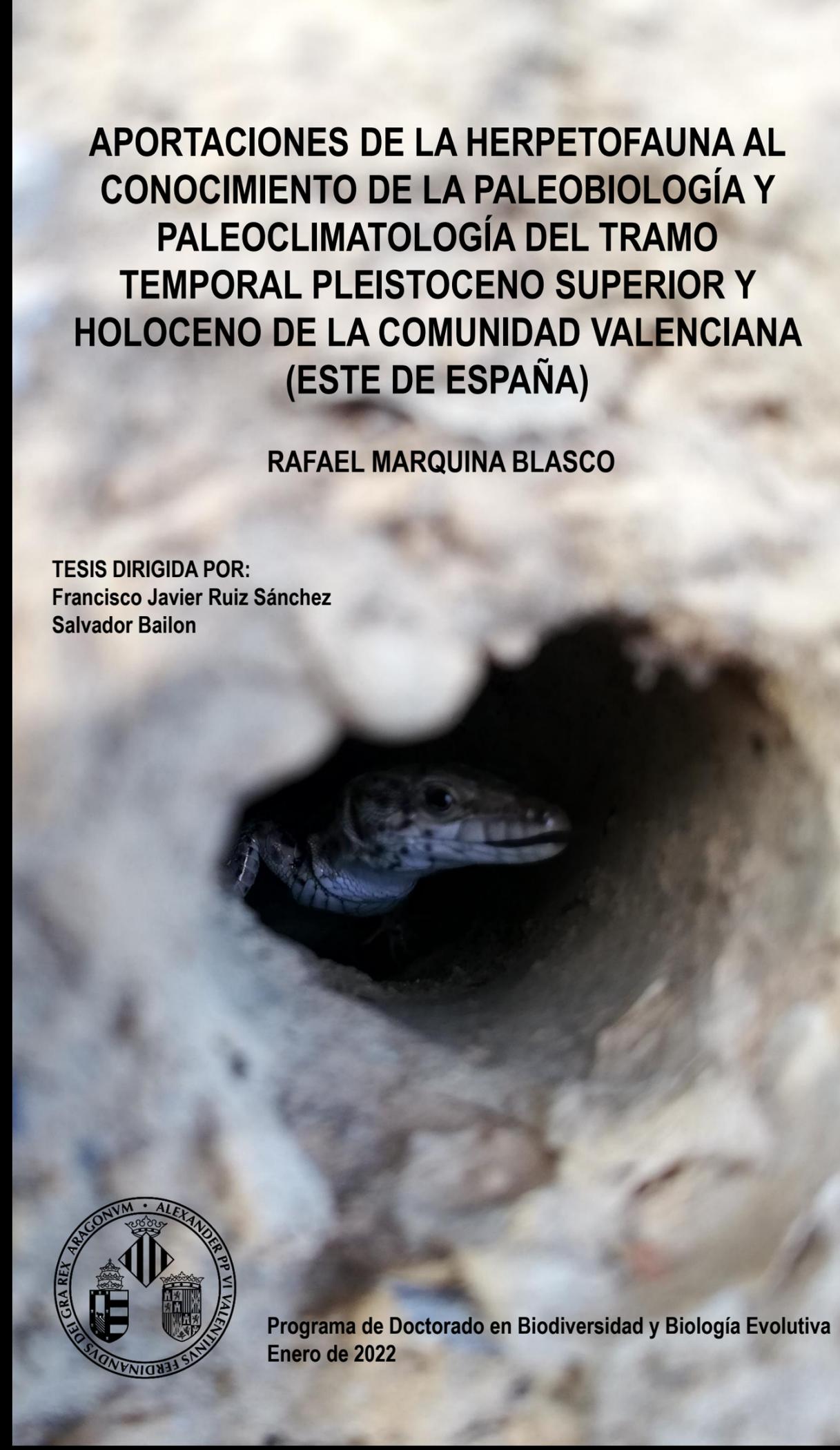
TESIS DIRIGIDA POR:

Francisco Javier Ruiz Sánchez

Salvador Bailon



Programa de Doctorado en Biodiversidad y Biología Evolutiva
Enero de 2022



“

El lagarto está llorando.

La lagarta está llorando.

El lagarto y la lagarta con delantalitos blancos.

Han perdido sin querer su anillo de desposados.

¡Ay! su anillito de plomo,

¡ay! su anillito plomado

Un cielo grande y sin gente

monta en su globo a los pájaros.

El sol, capitán redondo,

lleva un chaleco de raso.

¡Miradlos qué viejos son!

¡Qué viejos son los lagartos!

¡Ay, cómo lloran y lloran!

¡Ay, ay, cómo están llorando!

“El lagarto está llorando”

Federico García Lorca

Canciones (1927).

”

“

*A lizard ran out on a rock and looked up, listening
no doubt to the sound of the spheres.*

*And what a dandy fellow! the right toss of a chin for you
and swirl of a tail!*

*If men were as much men as lizards are lizards
they'd be worth looking at.*

“Lizard”

D. H. Lawrence

”

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	11
Evolución climática del Cuaternario.....	11
Variabilidad climática del Cuaternario: causas e implicaciones cronológicas.....	11
El clima durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno.....	15
Desaparición de los neandertales: estado de la cuestión.....	20
La herpetofauna del Cuaternario ibérico como <i>proxies</i> paleoambientales. Metodologías utilizadas con estas faunas.....	21
Paleobiogeografía y registro fósil de la herpetofauna europea.....	24
OBJETIVOS	28
METODOLOGÍA.....	30
Trabajo de campo.....	30
Trabajo de laboratorio	33
Trabajo de gabinete.....	35
Identificación taxonómica	36
Estudio tafonómico	39
Datación	40
Reconstrucción paleoecológica	40
Reconstrucción paleoclimática	41
YACIMIENTOS ESTUDIADOS.....	45
Abric del Pastor	45
El Salt	49

Columbretes	57
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	63
Paleontología sistemática.....	63
Análisis tafonómico.....	112
Tafonomía de anfibios y reptiles en yacimientos continentales: El Salt y Abric del Pastor	112
Tafonomía de reptiles y anfibios en yacimientos insulares: Columbretes	114
Reconstrucción paleoecológica	116
Aplicación del Método de Ponderación de Hábitats (HWM) a la asociación fósil de Abric del Pastor.....	116
Aplicación del Método de Ponderación de Hábitats (HWM) a la asociación fósil de El Salt	118
Reptiles y anfibios ibéricos como proxies paleoecológicos durante el Pleistoceno Superior	121
Paleoecología de la asociación fósil de pequeños vertebrados del yacimiento de Columbretes.....	123
Reconstrucción paleoclimática	126
Área de distribución mutua de la asociación de herpetofauna de El Salt.....	126
Reconstrucción paleoclimática de las Unidades Estratigráficas Xb y V de El Salt mediante el método MER	127
Comparación con otros yacimientos contemporáneos del este de la península ibérica....	132
Reconstrucción paleoclimática basada en la técnica UDA/ODA.....	136
Implicaciones para los últimos neandertales de El Salt.....	153
Pisos bioclimáticos	155
Implicaciones paleobiogeográficas	157
Paleobiogeografía de la herpetofauna en el sudeste de la península ibérica en el Pleistoceno Superior: El Salt y Abric del Pastor	157

Paleobiogeografía de las faunas herpetológicas de Illa Grossa (islas Columbretes)..... 159

CONCLUSIONES 171

 Abric del Pastor y El Salt 171

 Columbretes 174

PERSPECTIVAS DE FUTURO 175

BIBLIOGRAFÍA 178

ANEXO I 213

AGRADECIMIENTOS

Pues ya está aquí. Este es el resultado de un arduo y largo trabajo que ha supuesto esta tesis doctoral. Hay tanta gente que en mayor o menor medida han compartido este camino que, muy probablemente, me deje a alguien. Así que, mi primer deber, es disculparme por esas no intencionadas omisiones.

Debo agradecer la enorme paciencia, ayuda y comprensión que han mostrado conmigo mis directores, Paco y Salvador. Ambos, a los que considero mis “padres científicos”, me han enseñado muchas cosas que he podido aplicar a mi vida profesional. Espero que toda esta experiencia sea el inicio de futuras colaboraciones. Sin duda, todo error que se encuentre en este documento es exclusivamente culpa mía.

Mis compañeros de despacho y de esta experiencia se merecen un lugar especial en esta dedicatoria. Han supuesto un apoyo incondicional y una importante fuente de conocimiento, experiencias y ayudas. Vicent, ese Niño Protón, tenemos muchas cosas que investigar... empezando por un viaje a la MN 4 ☺. Ana, ¡esa coleccionista *creepy!*, has sido una gran fuente de inspiración (que sepas que te he dejado que te doctores antes... para darte ventaja). Samuel, un crack, aún resuenan tus chasquidos de dedos por los pasillos del departamento. ¡Cuán aburridos habrían sido los días en el departamento sin el refinado humor de Humberto! ¿Y qué me dices de esos mensajes qué nos enviábamos?... habrá que retomarlos. Aún recuerdo como, junto a Ana, le alegrábamos a Vicent una tarde desde Cantabria a base de profundos y reflexivos mensajes de WhatsApp. Adri, the Lord of the lirones, tus visitas al departamento siempre supusieron aire fresco en el despacho. Y qué decir de Nachete, El Patrón, y sus flipantes y emocionantes foraminíferos. A Esther y su reloj interno para comer, mis disculpas en estas líneas por esas largas esperas mientras calentaba mi comida. Óscar, no hemos coincidido mucho, pero ha sido muy divertido cuando lo hemos hecho. Tenemos una cuenta pendiente con las serpientes. Borja, o *brasileiro de Sagunto*, a ver cuándo coincidimos y hablamos de pterosaurios. Arturo, ¡tengo tantos peces a estudiar!, tenemos una visita pendiente en Alpuente. Y esto me permite enlazar con otra persona encantadora que esta aventura me ha permitido conocer: Maite. Tenemos que mirar esos bichos mesozoicos. Fer, hemos perdido el contacto, pero eso no significa que no hayas sido una persona importante durante estos años. Gracias Dores por descubrirme la tafonomía, esa disciplina tan complicada para mí. Los herpetos nos están esperando. Alba, tus consejos con la cámara clara han sido incalculables. El hecho de que solo haya incluido un dibujo es, sin duda, debido a mi nula capacidad artística. Dani Gracia, ese enamorado de Castellón y su patrimonio, sin ti el material de Columbretes-1 seguiría en sacos, *moltes gràcies!*

Oh, my meeeeen! Casi me olvido de dos cracks con los que he tenido el honor de trabajar: Darkos y Álvaro. Esos días en la campaña de El Salt en 2018 son inolvidables.

Aunque, por incompatibilidades de agenda, apenas he podido acudir a las campañas de excavación de El Salt y Abric del Pastor los días que estuve fueron altamente instructivos. Debo agradecer a los directores, Bertila, Cristo y Carol, por permitirme poder estudiar los restos de anfibios y reptiles de ambos yacimientos. Y al resto de equipo (Leo, Santi, Marieta, Jorge, Javi, Álex, Laura, Sven, Paloma, Miguel, Samuel, Héctor), gracias por esos magníficos días. De nuevo, pido disculpas a aquellos omitidos. El estrés que supone acabar una tesis no te permite pensar con claridad.

Mi familia cántabra también ha sido una parte importante durante este tiempo. Mis compañeros de oficina han oído hablar mucho (tal vez demasiado) sobre esta tesis. Antonio y María habrá que volver al chino a comer anclas de *Hoplobatrachus regulosus*... y más callos en El Arcón (sin olvidarnos del Colacao posterior). Patricia Nieto aquí se incluyen los resultados sobre Columbretes, ¡santa paciencia qué tuviste! Patricia Pérez gracias por las aventuras en tierras cántabras. Tengo que dar también las gracias a Javi por toda su ayuda y resolución de dudas relativas al GIS. Pare y sus movidas son también parte de este periodo. Jara Revilluca aquí está, por fin, el resultado. Laura y Loren nos tomaremos una cerveza para celebrarlo.

¡No me puedo olvidar de las amazonas de Campanarios, Lorena ("Rapa, vas mal") y Miryam! Gracias por los grandes momentos en el salvaje Oeste Ibérico entre censos de odonatos y cigüeñas negras. Espero Miryam que esto te sirva de inspiración para acabar tu tesis. Y, sobre todo, que sirva de excusa para que me invitéis a ese famoso japonés salmantino.

Queda mucha gente por agradecer el apoyo durante todos estos años, entre los que se incluye Jesús, con todas las partidas que nos quedan por jugar. Leo, ahora te voy a p*tear como doctor. Andrea y Luis, Jessi y David. Jessicor y Rubén, del que soy compañero anecdótico de pedaladas. Te aseguro que una tesis es peor que subir L'Angliru. Vicente y Giancarlo por toda vuestra incomprensión respecto a la carrera científica.

Sin el apoyo de mis padres no lo habría conseguido. Muchas gracias por todo vuestro esfuerzo. Esto va dedicado a vosotros. También al resto de mi familia.

Laura ha sido, sin duda, un pilar básico para alcanzar este objetivo. Sin su apoyo y comprensión no habría llegado hasta aquí. Aunque sea la última en ser citada, Jara es la personita más importante de mi vida. Gracias por llenar nuestra vida de amor y cariño.

RESUMEN

El periodo Cuaternario se caracteriza climáticamente por la alternancia de fases glaciales e interglaciales, y, asociadas a ellas, importantes fluctuaciones de la línea de costa. Dado que este marco temporal es altamente relevante en el campo de la evolución humana y, por ello, gran parte de su estudio se ha centrado en esta temática; también lo es para entender diversos aspectos de la historia natural de otros grupos de vertebrados, como es el caso de los reptiles y anfibios. Hasta ahora son escasos los estudios del componente herpetológico de las faunas de vertebrados en el este de la península ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno, habiéndose centrado fundamentalmente este estudio en los mamíferos. En este sentido, la presencia de restos herpetológicos (anfibios y reptiles) en determinados yacimientos, a pesar de ser considerada con relativa frecuencia como secundaria en relación con la de otros taxones de vertebrados, puede resultar de gran ayuda a la hora de intentar esclarecer determinados aspectos paleoclimáticos y del paisaje del pasado del área en cuestión. Numerosos estudios evidencian la fuerte dependencia de los anfibios y reptiles con el ambiente que les rodea; especialmente la actividad metabólica y la reproducción, directamente ligadas en estos grupos a las condiciones ambientales (temperatura y humedad, principalmente). En los últimos años se ha desarrollado su estudio como un nuevo *proxy* para la reconstrucción de las condiciones paleoambientales del pasado. Constituyen pues una aproximación válida y de gran fiabilidad capaz de complementar otras técnicas que abordan dichos problemas (polen, pequeños mamíferos, isótopos, arcillas, etc.). Estos estudios se basan fundamentalmente en los datos corológicos de las poblaciones de anfibios y reptiles actuales, ya que, salvo escasas excepciones, todas las especies registradas durante el Pleistoceno habitan actualmente la península ibérica. Adicionalmente, esta alta dependencia de las condiciones ambientales hace que los reptiles y anfibios sean de especial interés para el estudio de los efectos sobre su biodiversidad y su distribución espacial ocasionados por los cambios, tanto climáticos como paleogeográficos sucedidos durante el Cuaternario. En base a estos precedentes, el estudio aquí propuesto pretende analizar en base a la fauna herpetológica fósil las consecuencias ambientales que se derivan en dos momentos clave de los últimos 80.000 años:

1. La transición entre el Paleolítico medio y el superior en Europa es un momento histórico de gran relevancia, dado que se asocia con la desaparición de los neandertales, la dispersión de *Homo sapiens* en Eurasia y la posible relación entre ambos procesos. Los neandertales desaparecen del continente durante un momento indeterminado del MIS (Estadio Isotópico Marino, siglas en inglés) 3. La datación y las causas de este suceso continúan aún siendo inciertas. Paralelamente, se registra en Europa la entrada de los primeros *H. sapiens*. Para muchos autores, la progresiva colonización de Europa por parte de estos se relaciona con un reemplazamiento de los neandertales, mientras que otros proponen procesos de asimilación entre ambos grupos. En este sentido, la península ibérica ha sido considerada como una de las últimas regiones habitadas por

neandertales, por lo que es uno de los lugares clave para entender las relaciones demográficas entre éstos y los *H. sapiens* durante el final del Paleolítico medio y los orígenes del Paleolítico superior.

Los valles alcoyanos destacan como una de las áreas de la región central de mediterráneo español con una concentración más elevada de localidades adscritas al Paleolítico medio. Esta peculiaridad se relaciona con las propias características físicas del territorio, actuando como corredor natural entre el interior peninsular y la costa, así como por haber albergado abundantes y variados recursos tróficos y de abastecimiento. En este hecho radica la gran importancia de los valles alcoyanos para el estudio de este periodo cronocultural. Entre la veintena aproximada de localidades atribuibles al Paleolítico medio, Abric del Pastor y El Salt destacan como dos de los más importantes.

El yacimiento del Abric del Pastor constituyó un abrigo rocoso ubicado en una zona abrupta de montaña, concretamente en el Barranc del Cint (Alcoi, Alicante), a unos 800 metros sobre el nivel del mar. Las excavaciones actuales han puesto al descubierto una secuencia sedimentaria de 1,50 m, dividida en 6 Unidades Estratigráficas (SU, siglas en inglés) que se diferencian en diversos aspectos texturales macroscópicos y micromorfológicos. Las dataciones disponibles, realizadas en la SU VI y IVd, arrojan una edad comprendida entre 63.000 ± 5.000 años y 48.000 ± 5.000 años (MIS 4-inicio del MIS 3), un rango cronológico con escasos ejemplos a nivel ibérico. El estudio de la industria lítica recuperada, las estructuras de combustión y el material faunístico ponen en evidencia que las ocupaciones humanas del yacimiento fueron múltiples, de escasa duración y baja densidad.

El yacimiento musteriense (Paleolítico medio) de El Salt (Alcoi, Alicante) se localiza a unos 700 metros de altitud, cerca de las zonas de confluencia entre los ríos Polop y Barchell. El Salt se ha datado con una antigüedad entre 81.500 ± 2.700 y 44.700 ± 3.200 años (MIS 3), momento en el que tuvo lugar el intervalo de enfriamiento Heinrich 5 (47.000-50.000 años). Estratigráficamente en El Salt se reconocen 14 SUs distintas, en las que se documentan dos grandes fases de ocupación antrópica: i) SUs XII a IX; y, ii) SUs VIII a V. El registro humano del yacimiento consiste en una abundante industria lítica y fauna asociada, restos de fuegos y dientes aislados, constituyendo los últimos neandertales de la región. En este sentido el estudio de los diferentes niveles estratigráficos registrados en El Salt son claves para entender los cambios paleoambientales ocurridos durante el Paleolítico medio y superior en el este de la península ibérica, y su influencia sobre las poblaciones humanas de la época.

2. Durante el Último Máximo Glacial (LGM, hace entre 22.000 y 19.000 años antes del presente), momento en el que grandes masas de hielo cubrían extensas áreas del Hemisferio Norte y las temperaturas eran significativamente inferiores a las actuales, la línea de costa en el arco mediterráneo de la península ibérica se situaría entre 120 y 130 m por debajo de la actual cota. Asociado al final de este periodo y al inicio del presente

interglaciarse producen varios episodios de rápido ascenso del nivel del mar conocidos como Pulsos de Deshielo (MWP, siglas en inglés). Dada la batimetría a la que actualmente se localiza el archipiélago de las Columbretes (entre 75 y 100 metros), es factible que este espacio haya podido quedar unido al continente a lo largo del LGM, y que durante el ascenso del nivel del mar hubiera resultado el aislamiento de las comunidades biológicas existentes en el archipiélago respecto al continente.

Las islas Columbretes son un archipiélago de origen volcánico localizado a 56 km del cabo de Oropesa (Castellón). El propio nombre de estas islas (*Ophiusa* para los griegos y *Colubraria* para los romanos) hace referencia a la gran abundancia de ofidios que existían en las mismas, hecho que impidió el asentamiento humano definitivo hasta mitad del siglo XIX, cuando fueron iniciadas las obras de construcción del faro. Este momento supuso un drástico cambio en las comunidades de flora y fauna del archipiélago. En este sentido destaca la erradicación de las serpientes del archipiélago a finales del siglo XIX. No obstante, la identidad exacta de la especie de ofidio históricamente presente en las islas es un tema candente de debate, y así para un grupo de investigadores se trataría de víboras, en base a las referencias históricas y a un ejemplar conservado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC (MNCN-CSIC, Madrid) supuestamente originario de Columbretes. No obstante, el origen de este resto está rodeado de cierta polémica ya que la etiqueta original del ejemplar se perdió, siendo la actual una transcripción de la original. En cambio, para otros autores, en base a criterios ecológicos, se trataría de otro taxón, posiblemente un natricino. En 2005, y a iniciativa de la Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana, se iniciaron los trabajos de prospección paleontológica de Illa Grossa con el objeto de localizar restos fósiles de flora y fauna que permitieran caracterizar ambientalmente las comunidades biológicas (especialmente vegetales) de la isla, anteriores al asentamiento humano. Resultado de esta prospección fue la localización de un nivel fosilífero, bautizado como Columbretes (COLT), en el extenso depósito de loess en la parte sur de Illa Grossa.

Aunque metodológicamente la obtención de los restos fósiles estudiados en esta tesis está basada en técnicas similares, en la práctica las peculiaridades de cada sitio han obligado a modificarlas parcialmente para asegurarse, una cantidad suficiente de material y un estado de conservación adecuado de los restos recuperados. Así, en Abric del Pastor y El Salt la excavación se ha realizado en extensión y siguiendo las pendientes originales de los niveles naturales, definiéndose así diferentes levantamientos que suponen la unidad mínima temporal detectada en campo. Por su parte, en Columbretes fueron extraídos 40 kg de sedimento del nivel fosilífero tras la excavación de un pozo vertical de 1 x 1 x 1,35 m. Todos estos materiales fueron transportados hasta los laboratorios del Departament de Botànica i Geologia de la Universitat de València, donde se sometieron al proceso de lavado-tamizado. Para la reconstrucción paleoecológica, y tras la identificación de las especies presentes en la asociación fósil, se aplicó el Método de Ponderación de Hábitats (HMW). Este se basa en estimar en qué medida una especie muestra preferencia por los tipos de hábitats actualmente existentes, de forma que la

suma de todos los porcentajes de hábitats representados sea igual a 1. Los hábitats definidos según la metodología HWM son cinco:

1. Praderas Secas (OD): en esta categoría se incluyen praderas sometidas a cambios estacionales.
2. Praderas Húmedas (OH): praderas que permanecen verdes todo el año, compuestas por pastos altos y densos.
3. Bosques (WO): zonas de bosque maduro, también dentro de esta categoría se incluyen parches de bosques y zonas arbustivas.
4. Roquedos (R): zonas con substrato rocoso o pedregoso.
5. Hábitats Acuáticos (W). se incluyen los hábitats relacionados con cuerpos de agua, como arroyos, ríos, lagos y charcas.

Para el caso concreto de Abric del Pastor se incluyó una nueva categoría en el estudio: bosques abiertos (OWo), en la que se incluyen formaciones forestales con una cobertura del suelo moderada.

Respecto a la reconstrucción paleoclimática, se han utilizado metodologías basadas en la distribución espacial de los taxones objeto de estudio. Las técnicas conocidas como Rango Ecogeográfico Común (MER) y Técnica de Discriminación UDA/ODA permiten cuantificar paleotemperaturas y paleoprecipitaciones basándose en las condiciones climáticas de las áreas de distribución actuales de las especies que aparecen en las asociaciones fósiles objeto de estudio. Esta segunda metodología, y en concreto la técnica UDA/ODA, se basa en la aplicación de un criterio ecológico para discernir aquellas zonas dentro del área de distribución de la especie que contiene sus preferencias ecológicas (ODA, Área de Distribución Ocupada) de aquellas donde estas no se registran (UDA, Área de Distribución Incierta). En la presente tesis se ha realizado una revisión bibliográfica de la distribución altitudinal de cada uno de los taxones determinados en las asociaciones de El Salt y Abric del Pastor en cada cordillera ibérica, y la aplicación de la cota máxima registrada como criterio ecológico para la definición del ODA. Dichos análisis se basan en los datos bibliográficos de las diferentes especies descritas y de la información presente en los mapas de distribución del *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal* y del Servidor de Información de Anfibios y Reptiles de España (SIARE). Mediante ambas técnicas se han testado los siguientes parámetros bioclimáticos: MAT (temperatura media anual), MinTC (temperatura mínima del mes más frío), MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido), MAP (precipitación media anual), PWM (precipitación media del mes más húmedo) y PDM (precipitación media del mes más seco).

La asociación fósil de reptiles y anfibios recuperada de Abric del Pastor se compone de un anuro (*Pelodytes* sp.), tres lacértidos (Lacertidae indet., cf. *Timon lepidus* s. l., cf. *Podarcis* sp.) y tres serpientes (Colubridae indet. 1, *Coronella* sp. y Viperidae indet.). A pesar de que el estado de

conservación de los restos no permite, en la mayoría de los casos, una atribución más precisa, todos los taxones descritos están presentes en la herpetofauna actual de la región. La aplicación del HWM a la asociación herpetológica indica que las inmediaciones del yacimiento estuvieron dominadas por formaciones forestales abiertas, con parches de praderas secas intercaladas. En menor medida, también estarían presentes zonas de roquedos, bosques maduros y praderas húmedas.

En El Salt se han estudiado dos Unidades Estratigráficas representativas de dos momentos clave en la ocupación antrópica de este yacimiento. Por un lado, se han estudiado 961 restos de reptiles y anfibios recuperados de la parte superior de la SU Xb del yacimiento, datada en $52,3 \pm 4,6$ ka. La lista faunística de esta unidad se compone de 7 taxones, incluyendo anuros (*Alytes obstetricans* s. l., *Bufo bufo* s. l. y *Epidalea calamita*), blánidos (*Blanus cinereus* s. l.), escíncidos (*Chalcides bedriagai*), lacértidos (cf. *Acanthodactylus erythrurus*) y serpientes (cf. *Zamenis scalaris*). Todas las especies descritas están presentes en la actualidad en las inmediaciones de El Salt. Esta asociación sugiere un clima más cálido y húmedo que el registrado en la actualidad en la zona. Estos resultados se corresponderían con un periodo cálido (evento Daansgard-Oeschger) durante el MIS 3. El paisaje de los alrededores de El Salt en esa época estaría compuesto de formaciones boscosas intercaladas con espacios abiertos, y con presencia de zonas de agua permanente en los alrededores. Por su parte, la asociación descrita en la SU V ($45,2 \pm 3,4$ ka a $44,7 \pm 3,4$ ka) comprende tres anuros (*Pelodytes* sp., *Alytes obstetricans* s. l. y *Epidalea calamita*), un escíncido (*Chalcides bedriagai*), un lacértido (Lacertidae indet.) y cinco serpientes (Colubridae indet. 2, *Coronella* sp., *Coronella* sp./*Zamenis* sp., *Natrix maura* y *Vipera latastei*). Como en el caso de la SU Xb, todas estas especies están presentes en la actualidad en las inmediaciones del yacimiento. Así, la comunidad paleoherpetológica de El Salt es altamente conservativa y se caracteriza por variaciones menores a lo largo de las diversas SUs y levantamientos estudiados. La más destacable es la ausencia en SU V de *Bufo bufo* s. l. y de *Blanus cinereus* s. l. Se desconoce el motivo de estas ausencias, pudiendo relacionarse con un sesgo de conservación o algún tipo de cambio ambiental. Respecto de esto último, tanto El Salt como Abric del Pastor, se relacionarían con la dinámica conocida de reptiles y anfibios para este periodo, en el que se conocen pocos cambios en su composición específica respecto a la actual configuración. La cual, básicamente, es la presente en el Pleistoceno Superior enriquecida con taxones introducidos, voluntaria o involuntariamente, como resultado de la actividad humana durante el Holoceno.

La reconstrucción paleoecológica aplicada al conjunto de estas faunas señala la existencia de dos fases. En la primera, representada por ST-Xb11 S3 en la base de la secuencia, el paisaje de los alrededores de El Salt estaría compuesto de formaciones boscosas intercaladas con espacios abiertos, y con presencia de zonas de agua permanente en los alrededores. En la segunda fase, representada a techo de la secuencia en la SU V, los alrededores del yacimiento estarían dominados por hábitats secos abiertos alternando con zonas rocosas con escasos matorrales y parches de bosque que se habrían desarrollado en las condiciones del piso mesomediterráneo. Así nuestros resultados muestran una reducción progresiva de las formaciones forestales y praderas húmedas desde la base al techo de la secuencia. En cambio,

para los hábitats de roquedos y pradera húmeda, la tendencia registrada sería la opuesta, en sentido de mayor representación de este tipo de hábitats.

Estas reconstrucciones paleoecológicas, cuando son basadas únicamente en asociaciones de pequeños mamíferos, proporcionan resultados con un mayor porcentaje de hábitat forestal que aquellos basados únicamente en herpetofauna. Cuando el método es aplicado al conjunto de ambos grupos faunísticos, los resultados varían en función de la dominancia de un grupo u otro.

Nuestros resultados indican que el piso mesomediterráneo fue el dominante durante el intervalo cronológico estudiado, con una tendencia creciente a la representación del supramediterráneo, pero sin alcanzar los valores del mesomediterráneo. Esta dominancia del piso mesomediterráneo entra en discrepancia parcial con los resultados de otros *proxies* biológicos procedentes del yacimiento (pequeños mamíferos y carbones). En la actualidad el piso mesomediterráneo es el que ocupa una mayor extensión en la España continental. Dado que las especies ibéricas de reptiles y anfibios en general presentan unas amplias áreas de distribución, se produce un sesgo hacia la sobrerepresentación de este piso sobre otros.

Como en el caso anterior, la reconstrucción paleoclimática basada tanto en el método Mutual Ecogeographic Range como en la Técnica de Discriminación UDA/ODA, de las subunidades de la base y el techo de la secuencia de El Salt, indica la existencia de dos fases. La primera, representada en la base de la secuencia (Xb), indica que el clima era más fresco y ligeramente más húmedo que el clima actual de la zona de Alcoi hace 52 ka. En la fase más moderna, representada a techo de la secuencia (V), si bien continuarían unas condiciones más húmedas que hoy en día, la temperatura sería inferior. No obstante, sí que se detectan diferencias entre ambos métodos de reconstrucción. En la técnica UDA/ODA las variaciones del valor de Precipitación Media Anual (MAP) son significativamente inferiores entre cada asociación estudiada que con MER. Esto es, la primera técnica muestra una mayor estabilidad de los valores de este parámetro que en el segundo. Respecto a las temperaturas la evolución es similar. Además, en todos los parámetros estudiados los valores absolutos son, en general, mayores en UDA/ODA que en MER. Por último, mediante la técnica UDA/ODA se señala la alternancia de momentos que comparativamente serían “frescos y húmedos” con otros “cálidos y secos”. En cambio, en MER parecen alternarse momentos “frescos y secos” con otros “cálidos y húmedos”.

Estos resultados no son del todo consistentes con los obtenidos con otros *proxies* (carbones y pequeños mamíferos) de la misma localidad. Si bien todos indican una evolución semejante, nuestra reconstrucción presenta unos valores absolutos superiores a los procedentes de las asociaciones de pequeños mamíferos. Nuestra hipótesis es que estas divergencias pueden estar relacionadas en parte con la amplia distribución actual de reptiles y anfibios en la península ibérica y/o de alguna particularidad fisiológica de la herpetofauna no detectada en este estudio. A estas observaciones debe añadirse la posible existencia de diferencias en cuanto al grado de conocimiento en la distribución altitudinal entre los diversos tipos de fauna. Esta amplia distribución ibérica de los taxones de reptiles y anfibios, salvo contadas excepciones, produce

sesgos importantes en las reconstrucciones paleoclimáticas. En este sentido, aquellas realizadas con MER únicamente con asociaciones de herpetofauna tienden a proporcionar valores más altos de MAT y MAP que en aquellas basadas en pequeños mamíferos.

La reconstrucción propuesta en este trabajo dibuja un escenario de aridificación progresiva en el ambiente de la zona en el intervalo temporal registrado, coincidente con la desaparición de los neandertales en la región. No obstante, nuestros resultados no permiten adscribir una causalidad directa entre estas condiciones ambientales y este evento. Los procesos de extinción son, en general, dependientes de la sinergia de múltiples factores y estos pueden no ser coincidentes en diferentes áreas geográficas. A este respecto, será necesario profundizar en el estudio de las reconstrucciones paleoclimáticas desde un punto de vista multidisciplinar que permita discernir posibles pautas.

Por lo que respecta al estudio realizado en el entorno de Columbretes, decir que COLT ha sido datado mediante AMC entre 2,780-2,724 ka cal BP y 2,600-2,492 ka cal BP para las dos muestras seleccionadas, COLT-SNAILS (consistente en restos de caracoles terrestres) y COLT-BONES (fragmentos de huesos), respectivamente. La presencia de restos de *Mus* cf. *musculus* en la asociación fósil recuperada de este yacimiento es compatible con las dataciones propuestas. Dado que esta especie es totalmente dependiente del ser humano, su presencia podría ser indicativo del uso antrópico más antiguo conocido en las islas.

La lista faunística del yacimiento COLT está compuesta por: *Chalcides bedriagai*, cf. *Podarcis* sp. y *Vipera* cf. *latastei*. Esta paleocomunidad es inesperadamente diversa en comparación con la actual, constituida por un único taxón, la endémica lagartija de Columbretes (*Podarcis liolepis atratus*). Así, se registra por primera vez para el archipiélago la presencia de *C. bedriagai*. Suponemos una extinción local de la especie anterior al inicio de los estudios científicos de la isla (mediados del siglo XIX), puesto que no se conoce ninguna referencia a su presencia en el archipiélago. *C. bedriagai* es una especie sensible a la alteración de su hábitat, siendo plausible que las modificaciones que el ser humano introdujera en Illa Grossa produjera un impacto negativo en esta población insular. Por ejemplo, se sabe que la chumbera (*Opuntia ficus-indica*), especie exótica invasora en áreas mediterráneas, estaba presente en el archipiélago desde, al menos, el primer tercio del siglo XIX. La desaparición de *C. bedriagai* pudo producir el acceso a nuevos recursos tróficos por parte de la lagartija de Columbretes que con anterioridad no pudiera acceder por competencia directa con el escíncido. Seguramente, *Vipera latastei* actuaría como el principal depredador terrestre en Illa Grossa.

El registro fósil reciente es también una herramienta útil para resolver "misterios zoológicos", es decir, la controversia de los informes históricos sobre un determinado taxón o incluso su existencia. En este sentido, abordar la polémica sobre la identidad de "la serpiente de Columbretes" desde una perspectiva paleontológica ha supuesto todo un éxito. Así, nuestros resultados zanján la polémica existente acerca de este tema. El estado de conservación de los restos de víbora únicamente permite su atribución al morfotipo *Vipera aspis*, dentro del cual se incluye a *Vipera latastei*. La revisión paleobiogeográfica del registro de este grupo en Europa

occidental permite adscribir de forma preliminar estos restos como pertenecientes a la especie *V. latastei*, única víbora presente en la península ibérica al sur de los Pirineos y la cordillera Cantábrica. Esta adscripción, aunque abierta, se ve reforzada por la presencia del ejemplar conservado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. El escaso material recuperado no permite esclarecer si morfológicamente presenta algún rasgo relacionado con el proceso de insularización de la población de Illa Grossa.

El origen de la paleocomunidad de vertebrados de Illa Grossa es incierto; no obstante, parece ser que podría haber sido fruto de tres vías principales. La propia presencia de *Mus* cf. *musculus* en el yacimiento esté probablemente relacionada con una introducción mediada por la actividad humana. El archipiélago de Columbretes ha estado presente en las rutas marítimas del Mediterráneo occidental desde la antigüedad, por lo que una introducción de taxones tolerantes a la presencia humana, como las lagartijas del género *Podarcis*, es factible. Otra hipotética vía de colonización se relacionaría con una dispersión pasiva a través de balsas de flotación (*rafting*) que se crearían tras episodios tormentosos típicos del clima mediterráneo. Este tipo de dispersión se ve facilitada por la localización del archipiélago al sur de un gran río como es el Ebro y por la corriente marina dominante en esa dirección. Sin embargo, las islas que lo componen son de pequeño tamaño por lo que los episodios de colonización por fauna terrestre vía *rafting* han debido ser escasos. Finalmente, cabe la posibilidad que algunos elementos de estas faunas provengan del progresivo aislamiento de poblaciones de estas especies en los diversos episodios de subida del mar que se han tenido lugar en los últimos 19.000 años.

Finalmente, dada la escasez de estudios centrados en el registro fósil de los anfibios y reptiles escamosos cuaternarios (algo extrapolable también a cronologías mesozoicas y cenozoicas) en territorio valenciano, los resultados aquí presentados suponen una interesante contribución al conocimiento de la historia natural de ambos grupos de vertebrados en esta región.

INTRODUCCIÓN

Evolución climática del Cuaternario

El Cuaternario es un periodo caracterizado por unas notables oscilaciones climáticas, en las que se alternan periodos cálidos (interglaciares) y fríos (glaciares), que como consecuencia provocaron fuertes oscilaciones del nivel del mar (Alley & Clark, 1999; Petit et al., 1999). Estos ciclos glaciares-interglaciares se iniciaron hace aproximadamente 2,6 Ma BP (Abrantes et al., 2012), considerándose esta cronología como el inicio del periodo Cuaternario de acuerdo con la Comisión Internacional de Estratigrafía (ICS). Hasta hace pocos años, este límite entre el Cuaternario y el periodo anterior, Neógeno, era más moderno, aproximadamente 1,8 Ma BP (Gibbard & Martin, 2009). De esta forma, la Edad Gelasiense, considerada hasta ese momento como el techo del Plioceno (Neógeno final), ha sido incluida como la base del Pleistoceno y, por tanto, del Cuaternario. Con esta modificación el inicio del Cuaternario presenta una mayor coherencia desde un punto de vista de los cambios registrados tanto en los sistemas físicos (clima terrestre y océanos) como en la biota, coincidentes con el límite magnetoestratigráfico Gauss-Matuyama y, aproximadamente, con el Estado Isotópico Marino (MIS) 103 (Clague, 2006; Gibbard & Martin, 2009). Adicionalmente, el inicio del Periodo Cuaternario viene precedido por un cambio paleogeográfico de importancia, esto es, el cierre del istmo de Panamá (Silva et al., 2017). Este proceso se inició hace 3,2 Ma y culminó hace 2,7 Ma BP, como consecuencia provocó una reestructuración total de la circulación oceánica y atmosférica global al cerrar la comunicación entre los océanos Pacífico y Atlántico (Bartoli et al., 2005). Esto provocó un incremento de las precipitaciones en el hemisferio norte, el enfriamiento progresivo del océano Ártico, un reforzamiento de la Corriente del Golfo con la consiguiente mayor disponibilidad de vapor de agua en latitudes altas y, como consecuencia, un incremento del casquete polar ártico (Lunt et al., 2007).

Variabilidad climática del Cuaternario: causas e implicaciones cronológicas

Desde un punto de vista climático el Cuaternario ha sido profundamente estudiado en base a numerosos indicadores (*proxies*) (Bradley, 1999). Fruto de ello se ha descrito una rápida sucesión de ciclos glaciares e interglaciares. Estos han servido como base para la propuesta de diversos marcos climático-cronológicos. Las primeras periodizaciones se han basado en la existencia de cuatro grandes periodos muy fríos en los que los grandes glaciares alpinos se extendieron alcanzando cotas más bajas. Así, estas fueron bautizadas en honor a ríos alpinos. Tras posteriores revisiones se reconocen en total seis de estos grandes periodos fríos. De más antiguos a más modernos estos son: Biber, Donau, Günz, Mindel, Riss y Würm (Kukla, 1978). Entre cada uno de estos periodos tienen lugar momentos de incremento de la temperatura global que provocan el retroceso de los glaciares. Son los conocidos como interglaciares. Esta nomenclatura es válida para Europa, teniendo sus equivalencias en otras regiones del globo (norte de Europa, Norteamérica, Sudamérica y Rusia). En la actualidad, este marco cronoclimatológico del Cuaternario ha sido sustituido por los Estadios Isotópicos Marinos

(MIS, siglas en inglés) (Silva et al., 2017), basados en la relación existente entre los isótopos de oxígeno 18 (^{18}O) y 16 (^{16}O) en el agua marina. Esta se basa en el principio conocido como equilibrio de fraccionamiento, esto es, el cambio de composición isotópica en una masa dada por diversos factores (Craig, 1961). De esta forma, las moléculas de agua que contengan el isótopo ligero (^{16}O) muestran una ligera preferencia a ser evaporadas, frente a las que estén compuestas por el isótopo pesado (^{18}O). Así, el vapor de agua atmosférico tiende a tener una mayor concentración de ^{16}O , frente a las masas de agua, donde existe una mayor cantidad de ^{18}O . Dado que este es un proceso dependiente de la temperatura, al aumentar este parámetro la diferencia entre ambos isótopos en la atmósfera será menor. Por el contrario, al disminuir la temperatura, se condensan preferentemente las moléculas más pesadas, y cuanto menor sea esta, más empobrecida en el isótopo ^{18}O será la masa de vapor de agua (Martín Chivelet & Muñoz-García, 2015). Esta variación isotópica influye directamente en la composición de los caparazones y conchas de una amplia variedad de organismos marinos. Así, el ratio isotópico de la calcita que formarán estas estructuras es esencialmente el mismo, tras ciertos mecanismos de compensación, que el existente en la masa de agua donde viven esos organismos (Erez & Luz, 1983). Dado que, como se ha comentado con anterioridad, la mayor o menor disponibilidad del ^{18}O es dependiente de la temperatura, su concentración será mayor en los océanos de épocas glaciales que durante interglaciales, y, por tanto, así se verá reflejada en las conchas de los organismos acuáticos, como por ejemplo los foraminíferos (Zeebe, 1999). Este grupo ha sido utilizado como *proxy* para el establecimiento de curvas de variación de temperatura en base al estudio de su concentración de ambos isótopos de oxígeno (p. ej. Mix et al., 1995; Lisiecki & Raymo, 2005), que han podido ser razonablemente correlacionados con las variaciones de insolación inducidas por los cambios cíclicos de los parámetros orbitales de la Tierra y los ciclos de Milanković (Shackleton et al., 1995; Cacho et al., 1999). Como resultado, se ha construido una cronología con nomenclatura alfanumérica que designa a las diversas fases (estadios) MIS seguido de un número (Figura 1); si este es par denota un estadio frío (época glacial) e impar uno cálido (interglacial) (Railsback et al., 2015). Desde los 17 estadios originalmente definidos por Emiliani (1955), tanto el número de estos como el rango cronológico en el que se ha aplicado esta clasificación se ha visto paulatinamente ampliado (Railsback et al., 2015). Así, Shackleton et al. (1995) extienden el sistema hasta el Mioceno, contabilizando un total de 220 MIS.

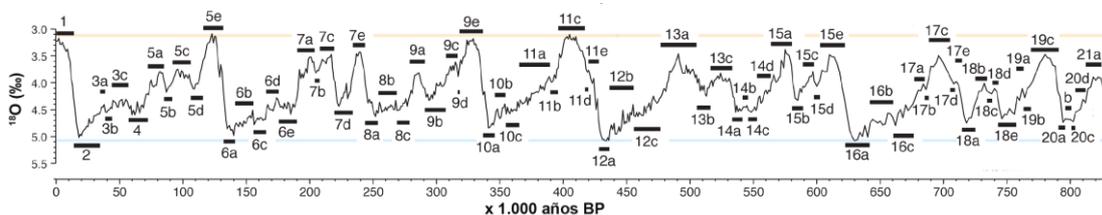


Figura 1. Cronología de los diversos Estadios Isotópicos Marinos (MIS) propuesta por Railsback et al. (2015) para el último millón de años. Modificado de Railsback et al. (2015).

Esta sucesión de ciclos glaciales e interglaciales parece estar relacionada con las variaciones cíclicas de los parámetros orbitales del globo terráqueo (conocidos como ciclos de Milanković) que determinan la insolación recibida, y dependen del hemisferio, latitud y estación (Silva et al.,

2017; Abrantes et al., 2012). Aunque fue el matemático serbio Milutin Milanković quien propuso en 1949 una relación entre los cambios climáticos terrestres con variaciones en la órbita terrestre, otros investigadores anteriores ya habían señalado esta relación. Entre ellos destacan el francés Joseph Adhemar que, en 1842, señaló que las glaciaciones se originaron por la disminución de la radiación solar recibida en La Tierra; y el escocés James Croll, quien en 1875 propuso que la excentricidad de la órbita terrestre no era constante, sino que variaba por interacciones gravitacionales. Como resultado, la órbita dibujaría una trayectoria circular en épocas cálidas, y una ligeramente más elíptica en periodos glaciales. A pesar de ello, la principal diferencia entre estos autores y Milanković reside en que este último aportó una teoría completa con un riguroso análisis matemático (Martínez et al., 2017). Estos ciclos son fenómenos astronómicos relacionados con la forma en la que la Tierra gira alrededor del Sol (Foucault, 1993), y son básicamente cinco:

1. Oblicuidad (Figura 2A): inclinación axial del eje terrestre respecto al plano orbital, el cual determina el grado de insolación. Es el responsable de la existencia de las estaciones anuales en el planeta; de hecho, si la oblicuidad fuera de 0° no existirían. Actualmente, la inclinación es de 23,44°, un valor medio entre los extremos de inclinación en los que ha oscilado dicha inclinación: 22,00° y 24,50° (Imbrie & Imbrie, 1980). Cuanto mayor sea esta inclinación la radiación solar incidente en cada hemisferio durante su respectivo verano será mayor y menor en invierno, especialmente cuanto mayor sea la latitud; esto es, las zonas polares recibirán más cantidad de radiación, mientras que las ecuatoriales recibirán proporcionalmente menor cantidad (Williams, 1993). Esta variación en la oblicuidad presenta un periodo de 41.000 años (Hays et al., 1976), y parece haber sido la principal responsable de los ciclos glaciales en la primera parte del Pleistoceno (2,6-0,7 Ma BP), donde los ciclos climáticos son menos intensos y más cortos (aproximadamente de 41.000 años). Probablemente también tengan una gran influencia en los ciclos en la segunda parte del Pleistoceno, donde son más largos, como media 100.000 años, y con una amplitud mucho más acusada que en los anteriores (Clark et al., 2006).
2. Excentricidad de la órbita (Figura 2B): la excentricidad de la órbita de un cuerpo celeste cuantifica cuánto se desvía respecto a la circunferencia perfecta. Así un valor de excentricidad 0 indica que dicho objeto dibuja una órbita circular durante su traslación alrededor de otro, mientras que un valor igual a 1 es una órbita parabólica. Mayor de 1 significaría que el cuerpo transcurre en una órbita hiperbólica. Actualmente, la órbita que dibuja la Tierra en su traslación alrededor del Sol presenta una forma cercana a la circular (0,0167); sin embargo, esta varía, con unos valores extremos de casi 0,0034 a casi 0,058 (Berger & Loutre, 1991), en dos ciclos distintos. Uno corto, denominada “excentricidad corta”, cuya duración es de aproximadamente 93.000 años, y otra larga, “excentricidad larga”, con una duración de 420.000 años. Estas variaciones son fruto de las perturbaciones relacionadas con el campo gravitatorio de Júpiter y, en menor medida, Saturno (Berger, 1977). Así, una mayor excentricidad supone un incremento en el contraste entre el verano-invierno en un hemisferio y una reducción en el otro. Esto

dependerá de en que estación y sobre qué hemisferio ocurra el afelio y el perihelio. Esto es, si el verano del hemisferio norte coincide con el momento en el que el planeta está más alejado del Sol en su órbita (afelio), el estío será relativamente frío; por el contrario, el invierno será templado, ya que coincidiría con el perihelio. En este ejemplo, en el hemisferio sur ocurriría justo la situación contraria (Imbrie & Imbrie, 1980; Rial, 1999; Rutherford & D'Hont, 2000). Existe, además, una segunda forma en la que la excentricidad afecta al clima terrestre. Esta es un incremento en la velocidad de rotación del sistema Tierra-Luna en los momentos en los que el planeta está más cerca del Sol. Así, la Tierra pasa menos cantidad de tiempo cerca del perihelio y más tiempo cerca del afelio. Como resultado, la duración de las estaciones varía (Olson, 1968).

3. Precesión axial o equinoccial (Figura 2C): son los cambios en la dirección que experimenta el eje de rotación terráqueo respecto al plano de la eclíptica en ciclos de aproximadamente 26.000 años (Berger, 1977). Este movimiento es debido a la propia forma de la Tierra, achatada en los polos y engrosada en el Ecuador. Como resultado, un hemisferio recibirá más radiación que otro. Las consecuencias de este movimiento son similares a la excentricidad, en el sentido de que aquel hemisferio que reciba mayor radiación durante el verano en el perihelio se verá reforzado, mientras que el invierno será más suave al recibir mayor energía solar durante su posición en el afelio.
4. Precesión apsidal u orbital: alteración de la orientación de la órbita terrestre en relación con la eclíptica como resultado de la interacción gravitacional con Júpiter y Saturno. Este movimiento afecta a la duración de las estaciones, ya que cada una de ellas se localizará en una sección diferente de la órbita (Zachos et al., 2001). Este fenómeno presenta un ciclo aproximado de 112.000 años (van den Hewel, 1966).
5. Inclínación orbital, precesión de la elíptica o precesión planetaria: cambios en la inclinación de la órbita respecto con su órbita actual. Este fenómeno presenta dos ciclos. Si este es comparado respecto a la órbita terrestre presenta un periodo de 70.000 años; no obstante, si este es comparado respecto al plano invariable (plano representado por el momento angular del Sistema Solar respecto al plano orbital de Júpiter) es de 100.000 años, coincidente con el patrón de ciclos de glaciaciones (Muller & MacDonald, 1995). El mecanismo por el cual este movimiento afectarían al clima terrestre no está bien estudiado. Muller & MacDonald (1995) han propuesto un modelo basado en el paso por zonas de concentración de material interplanetario y su acreción al planeta en momentos de inclinación baja respecto al plano invariable. Así, la mayor presencia de polvo interestelar y meteoroides en la atmósfera produciría un efecto de enfriamiento general planetario.

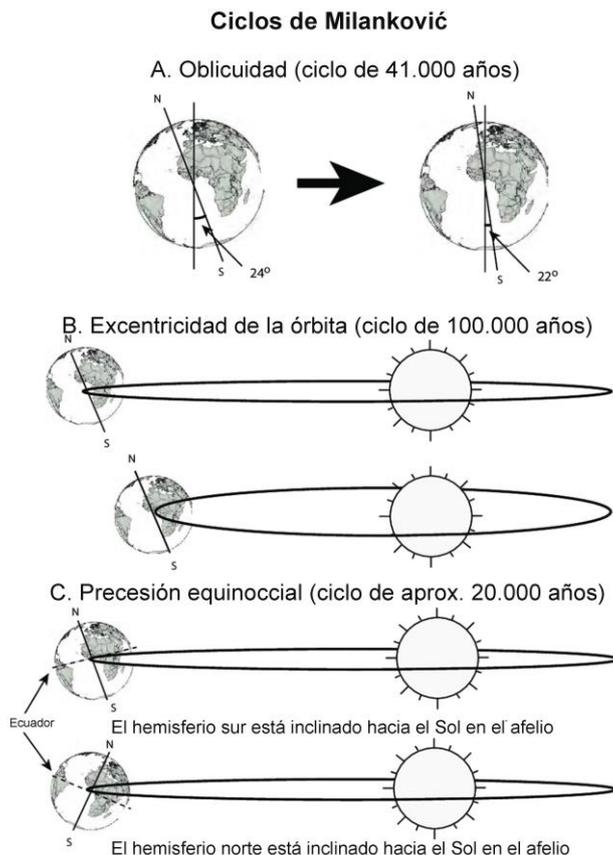


Figura 2. Ciclos de Milanković, esto es variaciones orbitales de La Tierra alrededor del Sol. Modificado de Allmon et al. (2010).

El clima durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno

El Pleistoceno Superior se inició hace aproximadamente 126.000 años, coincidiendo a grandes rasgos con la fase isotópica MIS 5e (115-135 ka BP) de acuerdo con la cronología propuesta por Railsback et al. (2015) (Figura 1). En la cronología tradicional esta fase se corresponde con el Interglacial Riss-Würm o Eemiense en el norte de Europa (Dahl-Jensen et al., 2013). En este momento las capas de hielo desaparecen del territorio europeo fruto de la insolación estival asociado a un incremento del dióxido de carbono atmosférico. Durante el mismo, la extensión de las masas forestales alcanzaron su máxima distribución en la península ibérica (Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005). Durante el MIS 5e el nivel del mar estuvo entre 2 y 10 m por encima del actual (Stocchi et al., 2018). Tras esta fase, entre 115 y 74 ka BP, se intercalan dos periodo fríos (MIS 5d y 5b) y dos cálidos (MIS 5c y 5a), en los que se alternan expansiones de vegetación esteparia en los primeros con formaciones de bosque abierto en los segundos (Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005). A finales del MIS 5 se produce el tránsito entre el Paleolítico inferior y el Paleolítico medio, con la sustitución definitiva de la industria Achelense (Modo Técnico 2) por el Musteriense (Modo Técnico 3) (Silva et al., 2017).

Si bien en general se considera al MIS 5 como cálido, a pesar de los intervalos de enfriamiento global, no es así para el periodo siguiente, MIS 4, ocurrido aproximadamente entre 55.000 y 74.000 *sensu* Railsback et al. (2015). Durante este periodo se registra una expansión de los casquetes polares en el Hemisferio Norte, un descenso del nivel del mar de 100 m por debajo del actual y una disminución de la temperatura de los océanos. A nivel ibérico se observa una paulatina expansión de especies vegetales de ambientes semidesérticos, como *Artemisia*, *Chenopodiaceae* y *Ephedra* (Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005; Carrión, 2012). Hacia el 60.000 se registra la máxima extensión de los glaciales en la península ibérica, registrándose su presencia en los principales sistemas montañosos excepto en el sistema Ibérico, seguramente debido a la escasa altitud de los diferentes macizos y la menor alimentación nival por el clima continental que soporta (Acaso Deltell, 2006).

El MIS 3 (55-35 ka BP *sensu* Railsback et al., 2015), si bien se considera un periodo más termófilo en el contexto de la última glaciación, se caracteriza por la alternancia entre fases cálidas, con la expansión de formaciones forestales, con otras frías en las que se desarrollaría una vegetación típica de áreas semiáridas (Fletcher & Sánchez-Goñi, 2008) (Figura 1). En total se reconocen 30 fases climáticas de corta duración, entre 500 y 2.000 años, con transiciones rápidas entre ellas de menos de 100 años. Estos cambios provocarían variaciones de hasta 10 °C en la atmósfera de Groenlandia (Johnsen et al., 1992; d'Errico & Sánchez-Goñi, 2003). La inestabilidad del MIS 3 se refleja en la existencia de episodios milenarios de agudización del frío, denominados estadales (GS), junto a otros de calentamiento, llamados interestadales (GI). Entre estos últimos se registran abruptos eventos de subida de la temperatura de muy corta duración seguidos de un enfriamiento gradual, estos son los conocidos como Eventos Dansgaard-Oeschger (DO). Estos eventos se caracterizan por calentamientos rápidos y abruptos de hasta 10-15 °C en la temperatura media anual en Groenlandia en 30-40 años y presentan una duración corta (500-2.000 años). Hasta ahora se han identificado 25 eventos con una periodicidad aparente de 1600 años (Alley, 2000; Gornitz, 2021). Se trata de unos eventos que, si bien tienen un carácter global, son asincrónicos. Así, parece ser que cada ciclo DO se iniciaba en el Hemisferio Sur con un desfase aproximado de 220 años donde se registra un incremento paulatino de la temperatura; en cambio, en el Hemisferio Norte se registra un incremento brusco de esta (van Ommen, 2015). Precediendo a algunos de estos ciclos DO se produjeron grandes oleadas de icebergs desprendidos de los glaciares continentales, principalmente la capa Laurentina, y atravesaron el Atlántico norte, conocidos como Eventos Heinrich (HE) (Bond & Lotti, 1995). Al alcanzar latitudes meridionales, estas flotillas se fundían, liberando el material lítico erosionado que transportaban y eran depositados en el fondo marino. Así estos eventos se caracterizan por la detección de una concentración elevada de detritos arrastrados por el hielo (*ice rafted debris*, IRD), constituidos por fragmentos de rocas continentales con unos tamaños comprendidos entre 180 µm a 3 mm (Heinrich, 1988). Al derretirse los icebergs, grandes cantidades de agua dulce fueron vertidas en el océano, provocando el colapso de la Corriente del Golfo y, por tanto, modificando el clima del Atlántico norte. En total se reconocen seis eventos Heinrich con una ciclicidad variable y de duración corta (Roche et al., 2004). El efecto de estos eventos en el Mediterráneo supuso un significativo descenso de la temperatura de la superficie marina, del orden de 4°C, y un elevado registro de *Neogloboquadrina pachyderma*,

foraminífero planctónico que presenta una marcada preferencia por aguas frías (Cacho et al., 1999). A nivel continental, las precipitaciones anuales serían inferiores y las temperaturas más bajas que las registradas en la actualidad (López-García et al., 2013). Moreno et al. (2002) señala un incremento de la intensidad de los vientos procedentes del Sáhara durante los estadales y los HE. Durante estos momentos, al menos en el sur ibérico, la vegetación dominante parece haber sido de tipo semidesértico (Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005; Moreno et al., 2002). Es durante la mitad del MIS 3, entre 43 y 31 ka BP, cuando las faunas frías de grandes mamíferos alcanzan la distribución más meridional a nivel ibérico, en base a los hallazgos de restos de *Mammuthus primigenius* en Padul (Granada) y en Figueira Brava (serra da Arrábida, Setúbal, Portugal) (Álvarez-Lao & García, 2011). Hace aproximadamente entre 40 y 37.000 años se produjo la desaparición de los neandertales (*Homo neanderthalensis*), coincidente con la transición entre el Paleolítico medio y el superior, mediante la sustitución del tecnocomplejo musteriense por otros más avanzados incluidos en el Modo Técnico 4, como son el Auriñaciense, Gravetense, Solutrense y Magdalenense.

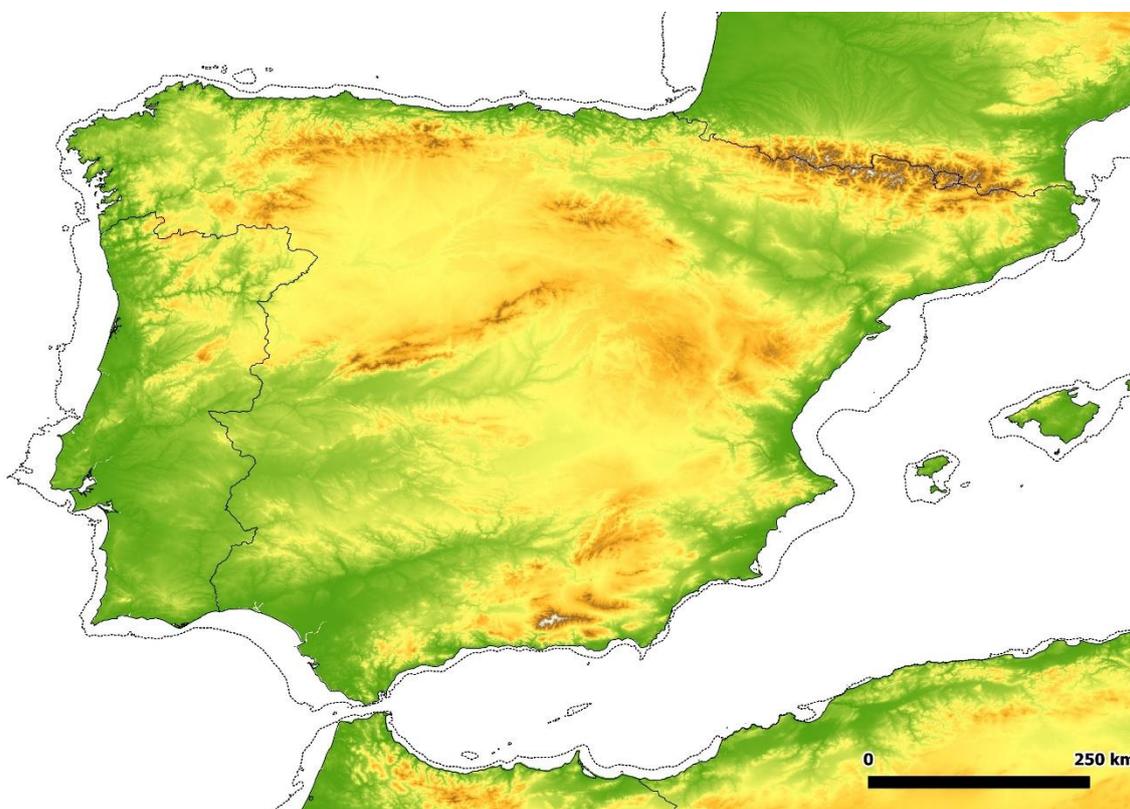


Figura 3. Posible situación de la línea de costa de la península ibérica durante el LGM (26,5-19 ka BP). Basado en el modelo de paleocostas proporcionado por Zickel et al. (2016).

El MIS 2 (30-11,7 ka BP *sensu* Railsback et al., 2015) comprende la última porción de la más reciente glaciación y supone su fase más fría (Uriarte, 2003). Hace entre 26,5 y 19 ka BP se produjo el episodio más agudo dentro de esta fase, el conocido como Último Máximo Glacial (LGM, Last Glacial Maximum) (Clark et al., 2009). Es en ese momento cuando se registra la máxima extensión de los glaciares, cubriendo la mitad septentrional de Eurasia y Norteamérica, y amplias zonas del Cono Sur, así como en cordilleras de gran altitud de latitudes medias y bajas

(Uriarte, 2003; Clark et al., 2009). A nivel ibérico hay glaciares presentes en todos los sistemas montañosos (Acaso Deltell, 2006). El descenso de las temperaturas registradas durante el LGM fue mayor en las latitudes altas y en el interior de los continentes. Se ha cuantificado que ese descenso se cifra entorno a 5,7 y 8,7 °C menos que los valores actuales en el conjunto del hemisferio norte, mientras que en los trópicos se situaría entorno a los 5°C (Uriarte, 2003). Estas nuevas condiciones ambientales provocaron la sustitución de los bosques desarrollados durante el interglacial anterior por casquetes polares que estarían rodeados de grandes extensiones de ecosistemas abiertos con escaso desarrollo arbóreo. Las áreas periglaciales estarían dominadas por la formación de grandes depósitos de limos eólicos (loess) fruto de la mayor intensidad del viento en latitudes medias y altas, las condiciones generales de aridez y falta de una cubierta forestal que actuara como elemento protector (Uriarte, 2003; Silva et al., 2017). Es durante el LGM cuando el nivel del mar se situaría entre 120 y 130 m por debajo del actual (Shackleton et al., 1984; Yokohama et al., 2000) (Figura 3). Al finalizar el LGM, se inicia el periodo conocido como Tardiglacial, un periodo de recuperación climática general caracterizado por la ocurrencia de tres pulsaciones térmicas sucesivas y cronológicamente muy próximas (Pre-Bølling, Bølling y Allerød) con otras tres de empeoramiento intercalados (Oldest Dryas o I, Older Dryas o II y Youngest Dryas o III) (Uriarte, 2003; Rivera Arribazalaga, 2004; López-García, 2011). Este último, el Younger Dryas (12.9-11.6 ka BP), constituyó el último evento de enfriamiento antes de la mejora de las condiciones climáticas durante el Holoceno.

En 2018, la Unión Internacional de Ciencias Geológicas ratificó formalmente la subdivisión del Holoceno en tres edades: Groenlandiense (11,7-8,2 ky BP), Norgripiense (8,2-4,2 ky BP) y Megalayense (4,2-0 ky BP) (Walker et al., 2019). Antes de esta subdivisión formal, muchos autores (p. ej. López-García & Cuenca-Bescós, 2010; Fernández-García, 2014) han utilizado aquella subdivisión basada en los primeros trabajos de Axel Blytt y Rutger Senander; quienes a partir de microfósiles vegetales recuperados en turberas de Escandinavia interpretaron cinco episodios de cambios climáticos, del más antiguo al más moderno: Preboreal (10-9 ky BP), Boreal (9-8 ky BP), Atlántico (8-5 ky BP), Subboreal (5-3,5 ky BP) y Subatlántico (3,5 ky BP hasta el presente) (Mangerui, 1982). El inicio del Groenlandiense (Preboreal en la serie de Blytt-Senander) se caracterizó climáticamente por un aumento de las temperaturas y las precipitaciones. En consecuencia, los bosques se expandieron y recolonizaron Europa. Aunque la fase Boreal fue templada y húmeda, el clima se volvió más irregular y extremo. Durante el Norgripiense las condiciones climáticas siguieron siendo cálidas y húmedas. Hace 6.000 años aproximadamente comenzó el Óptimo Climático del Holoceno, momento en el que las capas de hielo alcanzaron su mínima extensión. En ese momento, Europa mostró un marcado contraste latitudinal de las temperaturas. Así, mientras que el norte de Europa experimentó un calentamiento, en el sur se registró un descenso de las temperaturas (Davis et al., 2003). A principios del Megalayense (Subboreal), las condiciones climáticas empeoraron, siendo más inestables que el periodo anterior y, en general, más secas. Finalmente, durante el Subatlántico, el clima es similar al de la fase atlántica pero menos fresco y húmedo que éste (Uriarte, 2003; Fernández-García, 2014).

Debido a su baja latitud (42-36°), a su situación alejada de las zonas glaciares europeas y al efecto atemperador de la proximidad del mar, la costa oriental y sudoriental de España sólo manifestó sutiles cambios de temperatura, excepto en aquellas zonas situadas a gran altura, durante el límite Pleistoceno-Holoceno. Los cambios más importantes parecen estar relacionados con la regresión y transgresión marina, así como con variaciones en la humedad o aridez (Badal, 1997, Aura et al., 1998). En este sentido, los datos palinológicos y antracológicos señalan un aumento de los taxones mediterráneos en estas regiones durante la transición entre ambos periodos (López García & López Sáez, 1999; Badal García & Carrión, 2001). Además, durante estas épocas se registra una expansión de los taxones de grandes mamíferos con preferencias por los hábitats forestales, lo que es indicativo de un aumento de la temperatura y la humedad (Aura et al., 1998). Sin embargo, a partir de 8,5 ka BP se inicia una tendencia progresiva a la aridez en la región (Burjachs & Riera Mora, 1996; Jalut et al., 1997).

Asociado al final del Pleistoceno y al presente interglacial, es decir, el Holoceno, se producen varios episodios de rápido ascenso del nivel del mar conocidos como Pulsos de Deshielo (MWP, *Melt Water Pulses*) (Zazo et al., 2008). El primero de los MWP ocurrió hace 16 ka BP, en el cual se produjo un paulatino ascenso del nivel del mar con un ratio de 3,3 mm/año (Zazo et al., 2008). Clark et al. (2004) señalan un ascenso total del nivel del mar de 10 m con una tasa de 20 mm/año. La tasa de ascenso del nivel del mar más alta conocida corresponde al MWP1A hace alrededor de 14,6 ka BP coincidiendo con el interestadial Bølling-Allerød (Cronin, 2012). En ese momento se registra un ascenso del nivel del mar de entre 16 y 25 m en tan solo 400-500 años, dando tasas medias de 30-60 mm por año (Fairbanks, 1989; Bard et al., 1990). Posterior al MWP1A la velocidad con la que asciende el nivel del mar se ralentiza a unos valores similares a los estimados a antes de la ocurrencia del evento, 8-16 mm/año (Cronin, 2012). Durante el Younger Dryas parece haber una nueva ralentización de la ratio de ascenso del nivel del mar. Bard et al. (1990) estiman una ratio entre 5,5 y 10,4 mm/año basados en el registro de arrecifes de coral en Barbados y Nueva Guinea, respectivamente. Esta reducción en la tasa de ascenso del mar podría estar relacionada con un retorno a las condiciones glaciales que interrumpieran el deshielo e, incluso, podrían haber favorecido el avance de los glaciares en Europa (Bard et al., 1990; Cronin, 2012). Justo después del Younger Dryas, la ratio de ascenso se reactiva con valores similares a antes de esta fase de enfriamiento climático. Hace entre 11,4 y 11,1 ka BP se produjo el MWP1B, otro evento de ascenso acelerado del nivel del mar. La ratio de ascenso marino durante el MWP1B ha sido estimada por diversos autores como de 56 mm/año (Fairbanks, 1989), 40 mm/año (Liu & Milliman, 2004) y 25 mm/año (Standford et al., 2011). Posteriormente a este evento, la ratio de ascenso vuelve a ser inferior, registrándose un ascenso del nivel del mar de 20-25 m hace entre 9.500 y 9.000 años (Cronin, 2012). A partir del 7.000 BP el nivel del mar es similar al actual (Lambeck et al., 2002). Desde entonces, la distribución de masas de agua oceánica, impulsada en gran parte por las corrientes superficiales, ha reemplazado al componente glacio-eustático como el control principal del nivel del mar a escala planetaria (Mörner, 1996). En definitiva, se reconocen dos fases: (i) primera fase de acelerado ascenso del nivel del mar entre hace 12,5 y 7 ka BP aproximadamente que provoca una rápida agradación vertical, y (ii) una segunda fase de desaceleración dominada por una progradación

horizontal. El nivel actual del mar parece alcanzarse hace 5.000 años, con pequeñas oscilaciones que superarían 1 m (Zazo et al., 2008).

Desaparición de los neandertales: estado de la cuestión

Desde hace tiempo se reconoce que la evolución del clima tiene un impacto crucial en la historia natural de los humanos y, por ello, las reconstrucciones paleoclimáticas ocupan un lugar destacado en los debates paleoantropológicos (Haywood et al., 2019). Desde este punto de vista se ha enfocado el proceso de desaparición de los neandertales. Este evento tuvo lugar durante el MIS 3 (Mallol et al., 2012). Como se ha comentado con anterioridad, este fue un periodo climático inestable del Pleistoceno Superior que se caracterizó por la alternancia de fases cálidas con bosques en expansión y fases frías en las que se desarrollaron zonas semiáridas (Sánchez-Goñi & d'Errico, 2005; Fletcher & Sánchez-Goñi, 2008). El motivo de la desaparición de los neandertales es un debate no resuelto en la comunidad científica. Aunque se han propuesto numerosas hipótesis para explicar este suceso, éstas pueden agruparse en tres categorías (Vaesen et al., 2021). La primera está relacionada con la migración de *Homo sapiens* en Europa, y la competencia de este con los neandertales por los recursos. Lo que, de acuerdo con esta idea, provocó la sustitución de los neandertales por parte de *H. sapiens* (Mellars, 2004). Sin embargo, debido a la escasez de restos humanos en yacimientos del Pleistoceno Superior de la península ibérica (Straus, 2018), el contacto directo entre ambas especies humanas es difícil de demostrar (Vaquero et al., 2006; Mallol et al., 2012). Así, este contacto se ha basado principalmente en el hallazgo de herramientas líticas. Sin embargo, mientras que el Musteriense está bien asumido como fabricado por neandertales (Vaquero et al., 2006), la atribución de las herramientas del Auriñaciense a *H. sapiens* es muy controvertida (Strauss, 2018). Además, existen varios problemas relacionados con las fechas propuestas para el contacto entre ambos grupos humanos en varios yacimientos ibéricos. Como señalaron Wood et al. (2013), el periodo estudiado está cerca del límite práctico para la datación por radiocarbono; no se pueden descartar los procesos de alteración postdeposicional sobre los elementos datados y las evidencias arqueológicas; falta de elementos diagnósticos en el conjunto lítico; y, por último, algunas de las fechas radiocarbónicas propuestas son inexactas debido al uso de protocolos de pretratamiento inadecuados. El segundo grupo de hipótesis está relacionado con el aparente pequeño tamaño de las poblaciones neandertales y la limitada interconexión entre ellas (Vaesen et al., 2021). Estas particularidades les habrían hecho muy susceptibles a la endogamia, provocando la disminución de la tasa de supervivencia de una especie como consecuencia de un tamaño poblacional formado por un escaso número de ejemplares (efecto Allee) y las fluctuaciones estocásticas (Finlayson, 2004; Vaesen et al., 2019). Por último, el tercer grupo señala que la desaparición de los neandertales estuvo relacionada con factores ambientales, es decir, con el cambio climático (Bradtmöller et al., 2012). Durante su existencia, el rango de distribución de los neandertales estuvo altamente influenciado por el clima, alcanzando su límite más septentrional durante los episodios cálidos (Stewart, 2005). A pesar de que al inicio del MIS 3 los neandertales estaban extendidos por la mayor parte de Europa, su rango de distribución se fue reduciendo de forma paulatina hacia el sur hacia el final del mismo (Stewart, 2009). El consenso actual establece que la desaparición final de los neandertales tuvo lugar en la

península ibérica probablemente durante el HE 4 (ca. 40,2-38,3 ka) (Bradtmöller et al., 2012) o justo antes de su inicio (ca. 40,2 ka) (Wood et al., 2013; Galván et al., 2014a; Wolf et al., 2018). En las zonas costeras del Mediterráneo se han detectado episodios de aridez severa durante este HE (Sepulchre et al., 2007); sin embargo, al menos para el área interior de la península ibérica, el mencionado deterioro climático no parece haber coincidido con el HE 4, 42 ka (Wolf et al., 2018).

La herpetofauna del Cuaternario ibérico como *proxies* paleoambientales. Metodologías utilizadas con estas faunas

El uso de conjuntos fósiles para la realización de reconstrucciones paleoclimáticas ha sido una constante desde los inicios de los estudios paleontológicos (Blain et al., 2018). Como ocurre actualmente, las comunidades biológicas no son independientes de los componentes abióticos (Birks et al., 2010) y como consecuencia de los cambios y variaciones de estos componentes, la composición y estructura de las comunidades biológicas cambia a lo largo del tiempo (Grayson, 1981). En este sentido, varios trabajos han demostrado los efectos que el cambio climático actual está provocando en muchas comunidades biológicas (p.ej. Araújo et al., 2006). Por supuesto, estos cambios también son observables en el registro fósil (Willis et al., 2010). Esta "respuesta climática" y la existencia actual de parientes modernos para su calibración, permiten el uso de restos fósiles como *proxies* paleoclimáticos de acuerdo con los requisitos propuestos por Bradley (1999).

En los métodos de reconstrucción paleoclimática basados en asociaciones biológicas se pueden distinguir dos grandes grupos (i) métodos cualitativos y (ii) métodos cuantitativos (Birks et al., 2010). En el primer grupo, las reconstrucciones paleoclimáticas se presentan en términos descriptivos como cálido, polar, más húmedo, frío o seco; sin aportar una valoración numérica que elimine la ambigüedad inherente a estas descripciones (Porch, 2010). El segundo grupo incluye los que proporcionan valores directos para inferir ambientes pasados (Birks et al., 2010). Se han desarrollado diferentes métodos cuantitativos para la reconstrucción del clima del Cuaternario utilizando asociaciones faunísticas fósiles (Birks et al., 2010). Uno de ellos, el Rango Climático Común (MCR, *Mutual Climatic Range*) fue esbozado por Atkinson et al. (1986, 1987). Se basa en la suposición de que una determinada especie tiene un rango de tolerancia climática conocido, por lo que si esta especie estuvo presente en un sitio en el pasado, entonces el clima se incluyó dentro de sus límites de tolerancia. Del mismo modo, un grupo de especies que cohabitó en el mismo sitio y época se supone que las condiciones paleoclimáticas debieron situarse en el rango de tolerancia climática combinado de todo el conjunto. El MCR se ha aplicado a una amplia gama de organismos, como los insectos (Atkinson et al., 1986, 1987; Coope, 1994; Elias, 1994, 1997, 2001; Coope et al., 1998; Elias et al., 1999; Miller & Elias, 2000; Alifimov & Berman, 2009), plantas (Sinka & Atkinson, 1999; Pross et al., 2000; Thompson et al., 2012), moluscos terrestres (Moine et al., 2002) y ostrácodos (Horne, 2007; Horne et al., 2012). Blain (2009) propuso una modificación de la metodología MCR utilizando la distribución geográfica actual del conjunto de herpetofauna fósil para extrapolar las condiciones paleoclimáticas al yacimiento paleontológico/arqueológico estudiado. Debido a que la

metodología MCR se basa en la co-ocurrencia climática de los conjuntos de especies, y no con el área de simpatria geográfica, Lyman (2016) propuso renombrar la técnica esbozada por Blain (2009) como UTM-MCR. Por su parte, Blain et al. (2016a) propusieron el nuevo nombre para el método de Rango Ecogeográfico Común (MER, *Mutual Ecogeographic Range*). Nosotros preferimos el segundo nombre por dos razones. En primer lugar, MER es un nombre más intuitivo para una técnica basada en el área geográfica actual ocupada para una determinada especie. En segundo lugar, el término MER ya se ha utilizado en varios trabajos (por ejemplo, Blain et al. 2018 y sus referencias). En cuanto a los pequeños vertebrados, el método MER se ha utilizado con aves (Núñez-Lahuerta et al., 2016), herpetofauna (p. ej., Blain, 2009; Blain et al. 2009, 2013, en el que los autores denominaron el método como MCR; Marquina-Blasco et al. 2017, 2021a), pequeños mamíferos (p. ej., López-García & Cuenca-Bescós, 2010; López-García et al., 2011a), y una combinación de estos dos últimos (López-García et al., 2014a, 2021; Rey-Rodríguez et al., 2016; Connolly et al., 2019).

Varios autores ya han enumerado los puntos débiles (y fuertes) de los principales enfoques utilizados para reconstruir el clima pasado a partir de *proxies* biológicos (por ejemplo, Birks et al., 2010; Lobo et al., 2016). Como ventajas, el MCR y, por extensión, la metodología MER no necesitan un sofisticado aparato matemático ni una cantidad significativa de datos climáticos y se cuenta con la disponibilidad de una importante base de datos sobre el área de distribución actual de las especies (al menos en el caso de los vertebrados) (Alfimov & Berman, 2009). Como muchos otros métodos, el método MER sigue el actualismo, porque se basa en la distribución actual de las especies, asumiendo que los representantes fósiles de las especies existentes tienen las mismas tolerancias y preferencias climáticas que sus homólogos vivos. Sin embargo, se conocen ejemplos de especies que han experimentado una alteración de su nicho ecológico durante su historia natural, por ejemplo, *Microtus cabreræ* (Castellanos-Frías et al., 2018). Sin embargo, este problema se resuelve fácilmente considerando en el estudio un conjunto de taxones con preferencias de hábitat similares (Grayson, 1981). En el caso de taxones con un área de distribución fuertemente modificada por la actividad humana (p. ej., *M. cabreræ* y *Testudo (Chersine) hermanni*), no se consideran en el análisis (Fernández-García et al., 2018). Otro problema relacionado con este método es la posible ausencia de comunidades biológicas actuales análogas a la fósil (Birks et al., 2010). Guiot & Vernal (2007) propusieron el uso del conjunto de especies más similar como posible solución a este problema. Otro supuesto al aplicar este método es que la distribución actual de las especies está determinada exclusivamente por parámetros climáticos, omitiendo otros factores como las interacciones interespecíficas (MacArthur, 1984; Chesson, 2000; Chave et al., 2002) y los factores históricos, es decir, las barreras geográficas (Morales Martín & Lizana Aria, 2011). Así, el área de distribución actual de la especie rara vez coincide con su área de distribución potencial (Morales Martín & Lizana Aria, 2011). Uno de los requisitos para la aplicación del método MER es que la distribución actual de la especie definida deba ser bien conocida. En general, se puede considerar que el grado de conocimiento del área de distribución actual de los vertebrados en España es alto, debido a la existencia de numerosos atlas de diferentes niveles geográficos y de varios proyectos de ciencia ciudadana, centrados principalmente en la herpetofauna (AHE, 2021) y las aves (SEO/Birdlife, 2021). Desgraciadamente, las bases de datos del área de distribución

de las especies (es decir, los atlas nacionales de herpetofauna) se basan en unidades no naturales, cuadrículas UTM de 10 × 10 km (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008; AHE, 2021). Este artefacto afecta fuertemente a la validez de la reconstrucción paleoclimática (Martínez-Solano & Sanchiz, 2005; Fagoaga et al., 2019a). La superficie ocupada por cada unidad (100 km²), podría incluir áreas con una fuerte heterogeneidad topográfica (Martínez-Solano & Sanchiz, 2005; Fagoaga et al., 2019a). En regiones topográficamente diversas como la península ibérica (Font Tullot, 2000), las condiciones climáticas varían significativamente entre lugares geográficamente próximos. Además, las especies no están presentes en cualquier lugar dentro de los 100 km² de la cuadrícula UTM porque no todo el territorio responde a las necesidades ecológicas de estas (Fagoaga et al., 2019a). En este sentido, el uso del territorio por parte de una especie depende del contexto ambiental y de las interacciones que se establecen entre los taxones co-ocurrentes. Como resultado, podríamos estar introduciendo un sesgo en nuestra reconstrucción paleoclimática al incluir áreas (y sus valores climáticos) en las que algunas especies no podrían estar presentes (Fagoaga et al., 2019a). Para mejorar la precisión de la reconstrucción paleoclimática derivada del método MER, Fagoaga et al. (2019a) definen la Técnica de Discriminación UDA/ODA. Básicamente, este nuevo método se basa en la aplicación de un criterio ecológico para la discriminación de las Áreas de Distribución Ocupada (ODA), donde en teoría la especie está presente, de aquellas en las que su presencia es altamente dudosa, las Áreas de Distribución Incierta (UDA). Aunque Fagoaga et al. (2019a) lo consideran un método totalmente distinto al método MER, en realidad ambos son un enfoque diferente de una misma estrategia: la búsqueda del área de distribución común de las especies presentes en un determinado conjunto biológico fósil (Blain, 2009; Blain et al., 2016a). Como señala Kothari (2004) los métodos son más generales, definiendo el marco teórico (búsqueda del área de distribución común, que es el MER) para el desarrollo de diferentes comportamientos e instrumentos para realizar la investigación (aplicación de un criterio ecológico para registrar los datos climáticos). A pesar de que esta discusión pueda parecer trivial, en realidad la definición y distinción de los métodos y técnicas desarrolladas es una herramienta clave para el correcto desarrollo del conocimiento científico. No hacer este paso correctamente podría llevar a descartar métodos y técnicas robustas debido a la confusión generada por el uso incorrecto de la terminología (Lyman, 2016).

Aunque los anfibios y reptiles han recibido tradicionalmente menos atención que los mamíferos en los yacimientos paleontológicos y arqueológicos, pueden ser muy útiles para aclarar algunos aspectos paleoclimáticos y paisajísticos del área de estudio. Como animales ectotérmicos, son bastante sensibles a los cambios ambientales y de hábitat; además, tienen poca capacidad de dispersión (Antúnez et al., 1988; Bailon & Rage, 1999; Rodríguez et al., 2005; Araújo et al., 2006). Por ejemplo, el desplazamiento máximo conocido para *Natrix maura* es de 56 m/día (Santos & Llorente, 1997) y de 21 m/día en *Vipera latastei* (Brito, 2003). La máxima distancia registrada en *Epidalea calamita* tras la reproducción es de 4.411 m (Miaud et al., 2000) y Dufresnes & Martínez-Solano (2020) suponen una capacidad de desplazamiento para *A. obstetricans* de entre 0,1 y 4 km/generación. Debido a estas características, estas especies proporcionan una importante información local sobre las condiciones climáticas y ecológicas que prevalecieron durante la formación de los yacimientos arqueológicos y paleontológicos, así como

los posibles efectos de estas condiciones sobre las comunidades humanas del Pleistoceno Superior. Por estas razones, en los últimos diez años, las asociaciones fósiles de anfibios y reptiles han sido ampliamente utilizadas como proxies paleoclimáticos y paleoambientales (Blain, 2009; Cruz et al., 2016; Blain et al., 2018, 2019; Villa et al., 2018a, b). En definitiva, los reptiles y anfibios constituyen pues una aproximación válida y de gran fiabilidad capaz de complementar otras técnicas que abordan dichos problemas (polen, micromamíferos, isótopos, arcillas, etc.). Estos estudios se basan fundamentalmente en los datos corológicos de las poblaciones de anfibios y reptiles actuales, ya que, salvo escasas excepciones, todas las especies registradas durante el Pleistoceno habitan actualmente la península ibérica (Barbadillo et al., 1997; Blain et al., 2016b). Adicionalmente, esta alta dependencia de las condiciones ambientales hace que los reptiles y anfibios sean de especial interés para el estudio de los efectos sobre su biodiversidad y su distribución espacial ocasionados por los cambios tanto climáticos como geográficos sucedidos durante el Cuaternario (Araújo et al., 2008).

Paleobiogeografía y registro fósil de la herpetofauna europea

Como el resto de comunidades de organismos, la composición de las asociaciones fósiles de herpetofauna europea a lo largo del tiempo geológico se ha visto intensamente modificada por los diversos cambios climáticos a los que se ha visto enfrentado a lo largo de su historia; así como a la aparición y rotura de barreras biogeográficas relacionadas con el movimiento de las masas continentales (Augé, 2005).

Se considera que a nivel global las faunas de escamosos fueron severamente afectadas por la extinción acaecida en el límite entre el Cretácico y Paleógeno (K-Pg), hace 65 millones de años (Longrich et al., 2012; Klein et al., 2021). No obstante, de acuerdo con Rage (2013) el evento K-Pg parece haber tenido un bajo impacto en las faunas de escamosos europeos, ya que las asociaciones de estos taxones son aparentemente menos diversas en este continente que las presentes en América del Norte. Sea como fuere, lo cierto es que mientras los taxones mesozoicos de escamosos son atribuidos en gran medida a familias desaparecidas, en el caso de los anuros, dada la similitud morfológica de los iliones, las formas fósiles recuperadas son atribuidas principalmente a familias actuales como discoglósidos y pelobátidos (Roček, 2013). El límite K-Pg parece indicar la desaparición de los albanerpetontidos en la península ibérica, puesto que no se conocen restos post-Mesozoicos en esta área geográfica (Böhme & Ilg, 2003). Así, durante el Cenozoico, el registro fósil de este grupo a nivel europeo se limita a Austria, República Checa, Francia, Alemania, Hungría, Italia y Serbia (Gardner et al., 2021).

A pesar de la magnitud del impacto y las subsiguientes extinciones que supuso el límite K-Pg, los ecosistemas terrestres se recuperaron rápidamente. Este es el caso, por ejemplo, de las serpientes (Klein et al., 2021) y los anuros (Roček, 2013; Feng et al., 2017). Así, durante el Paleoceno y el Eoceno (entre 65 y 33,9 Ma) se registra un importante intercambio de faunas entre Europa y el resto de continentes septentrionales (Augé, 2012; Rage, 2013). A nivel ibérico son realmente escasas las localidades con material fósil descrito de reptiles y anfibios presentes en el Eoceno (56 a 33,9 Ma). No obstante, los escasos ejemplos estudiados señalan que, a nivel de familia, las faunas de escamosos son homogéneas entre las localidades ibéricas y el resto de

Europa occidental (Rage & Augé, 2003; Bolet & Evans, 2013; Bolet, 2017). Estas, a su vez, presentan una alta afinidad con las faunas descritas en Norteamérica (Rage & Augé, 2003; Augé, 2012). Durante el Eoceno superior (40 a 37,71 Ma) se registra una alta endemividad de taxones de escamosos probablemente relacionada con el aislamiento del continente europeo, aunque persisten elementos con afinidades americanas (Rage, 2013). Al final de este periodo, en el límite entre el Eoceno y el Oligoceno (33,9 Ma), se produce la *Grande Coupure* (Gran Ruptura), el evento de sustitución de faunas más importante en el Cenozoico europeo (Szyndlar, 2012). Este evento afectó especialmente a la fauna de escamosos, momento en el que más del 60% de las especies desaparecen (Rage & Augé, 1993). Aunque parece ser que a nivel de familia no fue un suceso tan severo, dio como resultado la extinción de la mayoría de elementos sub-tropicales y su sustitución por faunas adaptadas a climas templados (Rage, 2013; Lemierre et al., 2021).

Las herpetofaunas del Oligoceno (33,9 a 23,03 Ma) parecen estar poco diversificadas, formadas por taxones remanentes de épocas anteriores junto a otros que hubieron inmigrado principalmente desde Asia. Esta situación parece prolongarse hasta la primera parte del Mioceno inferior (Rage, 2013). A nivel ibérico, las asociaciones conocidas son poco diversas a pesar de no haber sido aún estudiadas en detalle (Bolet, 2014). Respecto a los anuros se registra la presencia por primera vez en el registro fósil de géneros actuales: *Discoglossus*, *Pelobates* y *Pelophylax* (Roček, 2013).

El periodo comprendido entre el final del Oligoceno y el inicio del Mioceno (aproximativamente entre 25 y 20 Ma) es conocido como Periodo Oscuro (*Dark Period*), donde el registro fósil es escaso y las pocas faunas conocidas indican la existencia de condiciones frías y áridas. De acuerdo con la cronología establecida en base a las faunas de mamíferos terrestres, el Periodo Oscuro correspondería con la Biozona del Paleógeno 27 (MP27) hasta la Biozona del Neógeno 2 (MN2) (Rage, 2013). Tras el frío y seco Oligoceno, se restablece una climatología cálida y húmeda al inicio del Mioceno. Relacionado con esto, al inicio del Mioceno se alcanza el pico de biodiversidad de herpetofauna a nivel europeo relacionado con un incremento de las temperaturas. Esta mejora de las condiciones climáticas alcanzó su máximo durante el Óptimo Climático del Mioceno (MN3-MN8) (entre 18 y 14 Ma), momento en el que se alcanza un pico de diversidad de herpetofauna (Rage, 2013; Roček, 2013) y en el que entran en Europa taxones termófilos, registrándose además en latitudes altas (Böhme, 2003). Al final de la MN4 (hace unos 16,5 Ma) se produce un importante evento de sustitución de faunas de ofidios, el conocido como Evento MN4. Este evento parece haber sido rápido y drástico, en el que las antiguas faunas de serpientes dominadas por booideos son barridas por una oleada de formas asiáticas de ofidios, principalmente representantes de las familias Colubridae, Elapidae y Viperidae, en muchos casos ya constituidas por géneros actuales (Szyndlar, 2012). A lo largo del Mioceno, se registran ya formas pertenecientes a la mayoría de géneros europeos actuales de anuros y urodelos (Roček, 1994, 2013). El consiguiente descenso de las temperaturas provocó la extinción de algunos clados en Europa o su restricción hacia regiones meridionales, como la península ibérica (Rage, 2013). El principal evento acaecido durante el Mioceno superior europeo es el conocido como Crisis de Salinidad del Mesiniense (5,6-5,3 Ma), en el que se produjo la interrupción de la

conexión marina entre el Mediterráneo y el Atlántico (Hsü et al., 1977). Este suceso provocó la práctica desecación del Mediterráneo y el consiguiente intercambio de faunas terrestres entre Europa y África. A nivel ibérico supuso la entrada de ofidios con claras afinidades africanas, como el género *Psammophis* (Szyndlar, 2012) y el elápidio *Naja iberica* (Szyndlar, 1985).

El registro fósil post-Mioceno muestra una clara tendencia hacia un empobrecimiento constante en las faunas de reptiles y anfibios a nivel europeo (Bailon, 1991; Rage, 2013; Bailon & Blain, 2007; Blain et al., 2016b; Villa & Delfino, 2019a). Estos autores relacionan esta tendencia con el empeoramiento generalizado de las condiciones climáticas. En el sudoeste de Europa, al inicio del Plioceno estas faunas eran similares a las presentes en la región al final del Mioceno, caracterizadas por un dominio de taxones presentes actualmente en zonas áridas y semi-áridas. A mediados del Plioceno, MN16 (aproximadamente 4,8-3,5 Ma), desaparecen los taxones más termófilos: Aniliidae s. l., Boidae; Elapidae y Varanidae (Bailon & Blain, 2007). Aunque los varánidos sobrevivieron hasta el Pleistoceno medio de Tourkoubina 5 (Atenas, Grecia) (Georgalis et al., 2017). Por su parte, *Eryx jaculus* es el último representante de los boideos europeos, estando presente en la región meridional de los Balcanes e islas adyacentes, sur de Rumanía y, fruto de una introducción antrópica antigua, sur de Sicilia (Spreybroeck et al., 2016). El Gelasiense (MN17, Pleistoceno inferior) supone la desaparición de los escolecofídios (Bailon, 1991; Bailon & Blain, 2007), aún presentes en el sur de los Balcanes (Spreybroeck et al., 2016), así como otros taxones como ciertas formas de geckónidos, el escíncido *Mabuya* y las víboras orientales (Bailon & Blain, 2007). En este momento ciertos taxones eurosiberianos alcanzan Europa occidental (Bailon & Blain, 2007). Este es el caso de las víboras del morfotipo "*Vipera berus*" que, tras una rápida colonización del continente europeo, están presentes al final de la MN 17 en los Pirineos, tal y como lo demuestra su presencia en el yacimiento francés de Montoussé 5 (Bailon, 1991; Szyndlar & Rage, 2002; Bailon & Blain, 2007). La entrada en Europa de estos vipéridos coincide con una constricción del área ocupada por el morfotipo "*Vipera aspis*" hacia el sur (Szyndlar & Rage, 1999, 2002). El motivo de esta migración no está claro pudiendo estar relacionada con el deterioro del clima y/o por competencia directa entre éstas víboras y las del morfotipo "*V. berus*" (Szyndlar & Rage, 1999, 2002). Justo al inicio de la Inversión Magnética Jaramillo (1,07-0,99 Ma, aproximadamente) tiene lugar la desaparición de los últimos taxones "exóticos" en la península ibérica remanentes del Plioceno (Blain et al., 2016b). Entre estos taxones se incluyen *Bufotes viridis* s. l., agámidos y *Pseudopus manchenoi* (Blain et al., 2010; 2013; Blain & Bailon, 2019). Mientras que en el oeste ibérico no se registran durante el Pleistoceno ninguno de estos taxones, el este supone el último refugio para ellos. Existe, además, una diferenciación cronológica en este proceso de extinción de forma que en las localidades más norteñas, entendidas como las presentes en Cataluña y Comunidad Valenciana, los taxones exóticos desaparecen antes de finalizar la Inversión Magnética de Olduvai (2,0-1,8 Ma). Por su parte, en el área más meridional (Murcia y Andalucía oriental) estas extinciones se producen justo al inicio de la Inversión Magnética de Jaramillo (1,07 a 0,99 Ma) (Blain et al., 2016b).

A partir del Chibaniense (Pleistoceno medio) los cambios que se registran en la herpetofauna ibérica son cambios menores relacionados con expansiones y retracciones del área de

distribución de las diferentes especies relacionados con los ciclos glaciales e interglaciales (Blain et al., 2009; Rage, 2013; Bisbal-Chinesta & Blain, 2018). Por tanto, los cambios más destacables a partir de ese momento acaecen ya durante el Holoceno, y tienen que ver con la introducción antrópica, ya sea más o menos reciente, procedentes de otras áreas geográficas (Marquina-Blasco et al., 2021a).

OBJETIVOS

El propósito principal de esta tesis es el estudio taxonómico de las asociaciones fósiles de reptiles y anfibios de la región central del este español (Comunidad Valenciana), y su aplicación y valoración como proxies ambientales. Para ello se han seleccionado y estudiado dos eventos clave de los últimos 80.000 años:

- i. la transición entre el Paleolítico medio y superior, esto es, el proceso de desaparición de los neandertales y el asentamiento de *Homo sapiens* en la región. Esta parte del estudio se ha centrado en los yacimientos de El Salt y Abric del Pastor (Alcoi, Alicante).
- ii. Cambios paleogeográficos locales asociados a los episodios de transgresión marina registrados desde la finalización del LGM hasta hace 5.000 años, aproximadamente. Como consecuencia provocaron el paulatino aislamiento del archipiélago de Columbretes desde un supuesto escenario inicial de conexión con el continente.

Por lo tanto, los objetivos planteados en esta tesis han sido:

- Determinación taxonómica de las faunas de reptiles y anfibios y su comparación con las de otros yacimientos contemporáneos.
- Análisis tafonómico de los restos obtenidos que permita conocer los procesos involucrados en la formación de los yacimientos.
- Estudio de la distribución estratigráfica y biogeográfica de los taxones obtenidos, así como su evolución temporal.
- Interpretación de las condiciones ambientales imperantes en el momento de formación del yacimiento. Dicha tarea se realizará mediante una revisión bibliográfica sobre la distribución actual y las preferencias ecológicas asociadas de los taxones descritos. Para ello se utilizarán herramientas SIG (Sistemas de Información Geográfica). Estos datos serán analizados aplicando las metodologías basadas en la distribución actual de las especies determinadas - Rango Ecogeográfico Común (MER) y Técnica de Discriminación UDA/ODA - para cuantificar paleotemperaturas y paleoprecipitaciones, y el Método de Ponderación de Hábitats (MHW) para definir diversos parámetros ambientales durante la génesis del yacimiento.
- Correlación de los datos paleoclimáticos obtenidos con eventos climáticos importantes conocidos, cruzar los datos con la actividad antrópica del mismo momento y comparar con otros datos paleoclimáticos de la península ibérica coetáneos. De esta manera podrán extraerse conclusiones acerca del ambiente en el que vivieron y se extinguieron

los neandertales, y determinar si el clima fue o no un factor determinante en el desarrollo y extinción de estos grupos.

- Determinación taxonómica de los restos fósiles de reptiles procedentes de Illa Grossa (islas Columbretes) con especial interés en la determinación más precisa posible de aquellos atribuibles a ofidios. Con ello, se pretende solucionar, o al menos aportar información relevante, sobre la identidad específica de las serpientes históricamente presentes en la isla.
- Estudio del contexto paleobiogeográfico reciente del archipiélago de las islas Columbretes, para obtener información sobre los orígenes de la flora y fauna actual de las islas.

METODOLOGÍA

Las técnicas usadas en el procesado y estudio de los restos procedentes de los yacimientos estudiados pueden ser divididas en tres grupos: trabajo de campo, técnicas de laboratorio y de gabinete.

Trabajo de campo

Debido a la distinta naturaleza de los yacimientos estudiados (de carácter arqueológico en el caso de El Salt y Abric del Pastor, mientras que Columbretes es considerado de tipo paleontológico) y de los objetivos propuestos por los equipos de dirección de cada uno de ellos, las técnicas de campo para la obtención de las muestras han variado entre estos depósitos. Por ello es necesario crear dos subapartados para explicar los diversos métodos.

El Salt y Abric del Pastor

Como la mayoría de yacimientos pleistocenos, El Salt y Abric del Pastor son considerados como palimpsestos, esto es, son contextos formados por la superposición de varios episodios de ocupación humana junto a los propios procesos naturales de aporte de materiales y de modificación de otros agentes biológicos (predadores, vegetación, etc.). En base a ello, la metodología de excavación implementada tanto en El Salt como en Abric del Pastor se basa en la identificación de la unidad de análisis de mayor resolución temporal posible. Para ello se han identificado planos de estratificación a través de contactos estratigráficos nítidos, cambios texturales o litológicos, y la presencia de objetos de gran tamaño, que identifican las distintas paleosuperficies. Como resultado se obtienen diferentes levantamientos (denotados en el texto con la abreviatura en inglés para *surface*, S) que representan, en teoría, el intervalo temporal mínimo bajo el supuesto de “contemporaneidad” de estos elementos en base a criterios sedimentarios y estratigráficos (Pérez Luis et al., 2015). La superficie de excavación se dividió en cuadros de 1 m² de superficie, divididos a su vez en subcuadros de 0,25 m² (0,5 m x 0,5 m), la profundidad dependió de la potencia de la S definida. Estos últimos constituyen la unidad mínima de trabajo. La excavación y extracción del sedimento se realizó mediante herramientas que evitarán la alteración física de los fósiles presentes dentro del material (p.ej. roturas); por ello fueron usados brochas y cuchillos de madera. Todo el material retirado es guardado en bolsas sigladas junto con una etiqueta de registro, donde se indica toda la información referente a su procedencia, método de obtención y otros datos de interés (Figura 4).

Los materiales estudiados en la presente tesis consisten en elementos desarticulados procedentes de las campañas de excavación realizadas en 2013 y 2014. Dado el pequeño tamaño de los restos fósiles estudiados en la presente tesis se recurrió a las técnicas de lavado-tamizado propias de la disciplina de la micropaleontología, adaptadas para la obtención de restos de pequeños vertebrados. Esta metodología va dirigida a reducir el volumen inicial de sedimento hasta lograr una pequeña cantidad de sedimento con una alta concentración de los restos

fósiles. En el caso concreto de El Salt y Abric del Pastor los fósiles se obtuvieron por dos vías distintas: i) el cribado del sedimento mediante tamices anidados superpuestos de tamaños sucesivos (5, 2, 1,25, 1, 0,75 y 0,5 mm), y ii) la flotación con una malla de 1 mm durante el proceso de separación de los restos macrobotánicos del sedimento (véase Vidal-Matutano, 2016).



Figura 4. Ejemplo de bolsa siglada.



Figura 5. Imagen de cuba. Cedita por la Dra. Ana Fagoaga.

La flotación de las muestras se realizó mediante la asistencia de un mecanismo compuesto por una cuba cilíndrica llena de agua conectada a un grifo monocodal colocado de forma invertida que, por efecto Venturi, provoca una turbulencia en el interior de la cuba (Gaillard et al., 1985). Esta turbulencia provoca la disgregación del sedimento previamente colocado sobre una malla de 1 mm que cubre la totalidad de la boca de la cuba, excepto de una pequeña zona de su borde que actúa como aliviadero (Figura 5). Este método se basa en las diferencias existentes entre las densidades de los materiales orgánicos e inorgánicos (Buxó, 1997). Así, los carbonos al ser menos densos tenderán a flotar y podrán ser fácilmente separados del material mineral más pesado (Jarman et al., 1972). Como resultado, debido al flujo constante de agua, la parte orgánica sale de la cuba por el aliviadero, y es atrapado en una malla colocada en la salida

(Figura 5). Por su parte, los elementos inorgánicos se hunden y, aquellos con un tamaño superior a 1 mm, son atrapados en la malla colocada en la boca de la cuba. Toda esta fracción, constituida principalmente por detritus, restos de fauna y de fragmentos procedentes de la elaboración de industria lítica, se deja secar para su posterior selección en laboratorio. Los elementos inorgánicos con un tamaño inferior a 1 mm, son atrapados en un tamiz con una luz de malla de 0,5 mm. Este sedimento es posteriormente sujeto a un proceso de lavado-tamizado para la obtención de los restos fósiles contenidos. Si bien esta técnica fue utilizada para la totalidad del material procedente de la Unidad Estratigráfica (SU, siglas en inglés) Xb de El Salt; en el caso del sedimento obtenido de la SU V, Facies 24 de El Salt y de la SU IVd de Abric del Pastor, la flotación únicamente fue aplicada sobre otras muestras de las mismas SUs de forma independiente.

En el caso del material procedente de la SU V superior, Facies 25, de El Salt los restos fósiles provienen del muestreo de esta unidad, y no de su excavación en extensión.

Columbretes



Figura 6. Proceso de retirada de sedimento de la parte superficial del hoyo en contacto con el yacimiento. Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019)

A iniciativa de la Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana en 2005 se realizó un proyecto de prospección paleontológica de Illa Grossa (islas Columbretes, Castellón de la Plana) con el fin de inferir el carácter ambiental de las

comunidades biológicas presentes en la isla con anterioridad al asentamiento humano. Como resultado, se

localizó en el extenso depósito de materiales de naturaleza arenosa -catalogado como loess o arenas de cobertura por Hernández-Pacheco & Asensio Amor (1966)- en el su de Illa Grossa, un nivel con restos de fauna (vertebrados y gasterópodos). Este fue bautizado como Columbretes (COLT). Los estudios preliminares del mismo (véase Marquina-Blasco et al., 2014), posibilitaron que, en 2014, el Grup d'Investigació en Paleontologia de Vertebrats Cenozoics (PVC-GIUV) del Departament de Botànica i Geologia de la Universitat de València, reanudara los trabajos de prospección y extracción de muestras tras la obtención de los permisos pertinentes. En esta campaña se encontró un nuevo punto fosilífero, que se denominó como Columbretes-1 (COLT-1). El acceso a ambos yacimientos se realizó mediante la excavación manual del sustrato siendo la parte más superficial retirada hasta llegar al nivel fosilífero.

Como resultado, en COLT se extrajeron 40 kg de sedimento, mientras que en COLT-1 fueron retirados 440 kg. Este material se introdujo en sacos de rafia siglados con el nombre del yacimiento (Figura 7) y se transportaron al Departament de Botànica i Geologia de la Universitat de València para su posterior procesado. Una vez finalizada la extracción de material, el hoyo generado se rellenó con la parte más superficial que se había desechado previamente, restituyendo en la medida de lo posible las condiciones del lugar (Figura 8 y Figura 9).



Figura 7. Ejemplo de saco siglado. Imagen cedida por el Dr. Vicente D. Crespo.



Figura 8. Relleno de la cavidad resultante de la excavación de COLT-1 con el sedimento más superficial y algunos de los sacos extraídos. Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019).



Figura 9. Fotografía de COLT-1 una vez restituído el perfil. Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019).

Trabajo de laboratorio

Existen diversos métodos físico-químicos dentro del corpus metodológico de la disciplina de la micropaleontología de vertebrados para la reducción del volumen de la muestra tratada, y, finalmente, la obtención de un concentrado para facilitar su posterior triado. En el caso concreto del material procedente de los yacimientos estudiados (Abric del Pastor, El Salt y Columbretes) se procedió al lavado-tamizado del sedimento. Esta metodología se basa, en primer lugar, en extender el sedimento contenido en los sacos de rafia y su secado al aire

durante 24h, con la finalidad de eliminar la humedad que las muestras pudieran contener. Así se consigue un completo disgregado del sedimento contenedor de los restos en el siguiente proceso.



Figura 10. Fotografías del proceso de disgregación de las muestras en las palanganas con agua. Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019).

Una vez las muestras estuvieron totalmente secas, se introdujeron dentro de palanganas con agua (Figura 10). Cuando estuvieron totalmente disgregadas se vertieron sobre tamices de lavado de 0,5 mm de luz de malla. Sobre el mismo, el material es lavado con agua a baja presión (Figura 11). Este tamiz recoge el material con un tamaño superior a los 0,5 mm, donde se encuentran los restos de pequeños vertebrados con una integridad que los hacen identificables.

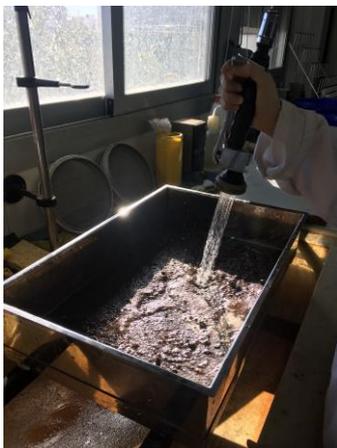


Figura 11. Proceso de lavado de las muestras en el laboratorio Geología del Departament de Botànica i Geologia (UV).



Figura 12. Algunos de los tamices utilizados para el fraccionamiento de la muestra por tamaños. Laboratorio de Geología del Departament de Botànica i Geologia (UV). Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019).

Finalmente, tras haber eliminado la fracción más pequeña, el concentrado resultante se dejó secar al aire. Una vez completado el proceso de secado, la muestra se fraccionó mediante una

serie de tamices (5, 2, 1,5, 1, 0,75 y 0,5 mm) (Figura 12) que permitieron disponer de la muestra separada por tamaños (Figura 13), lo que facilita el siguiente proceso conocido como “triado”.



Figura 13. Sedimento ya fraccionado por tamaño previo al triado de restos fósiles.

Trabajo de gabinete

Tras el lavado y fraccionamiento de la muestra se procedió al triado de estas. Este proceso consiste en la separación de los restos fósiles del sedimento mediante su detección visual. Para ello se utilizó una lupa binocular LEICA MS 5, con un rango de aumentos de entre 8 a 16. Estos restos se separaron con la ayuda de un pincel humedecido dividiéndose en primera instancia en restos óseos y malacofauna. El objetivo último es contar con colecciones de restos fósiles lo suficientemente significativas para permitir conocer la mayor cantidad posible de detalles de la estructura y composición de las paleobiocenosis originales productoras de estas asociaciones. Una vez separado el material de interés del sedimento, se procede al montaje de la colección de restos fósiles de reptiles y anfibios de los yacimientos de El Salt, Abric del Pastor y Columbretes. Los restos se introdujeron en píldoras sigladas y con algodón para evitar la rotura de los mismos (Figura 14). Aquellos elementos con valor taxonómico y que mostraban un aceptable estado de conservación se almacenaron individualmente dentro de una píldora. Por el contrario, aquellos elementos con escaso valor para la determinación del taxón (p. ej., fémur de lacértido) y aquellos en un mal estado de conservación fueron colocados todos juntos dentro de una misma píldora. A cada una de las píldoras se le asignó un número de registro único. En la primera se indica el nombre del yacimiento mediante su abreviatura: COLT (Columbretes), ST (El Salt) y AP (Abric del Pastor). En el caso de El Salt, se indicó también la facies (F) en la que fue recuperado. En el caso de Abric del Pastor se indicó además la unidad estratigráfica de los restos y el levantamiento de donde el fósil es originario. En definitiva, el número de registro para cada yacimiento es: Columbretes, COLT-XXX; El Salt, ST-FX-XXX, y Abric del Pastor, AP-XXX.



Figura 14. Ejemplo de almacenamiento de restos herpetológicos en píldoras sigladas. Tomado de Ruiz-Sánchez et al. (2019).

Identificación taxonómica

La identificación taxonómica de los restos fósiles estudiados se ha basado en los criterios dados por Bailon (1991, 1999), Sanchiz (1977a, 1998), Felix & Montori (1986) y Blain (2009) para anfibios; y siguiendo a Szyndlar (1984), Barbadillo (1989), Bailon (1991), Barahona (1996), Barahona & Barbadillo (1997), Szyndlar & Rage (1999, 2002), Blain (2009) y Villa & Delfino (2019b) para escamosos. Las comparaciones se realizaron con las colecciones osteológicas del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) (Madrid, España), Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN) (París, Francia), Gabinet de Fauna Quaternària del Museu de Prehistòria de València (Valencia, España), y el Departament de Botànica i Geologia de la Universitat de València (Burjassot, España). La nomenclatura osteológica sigue principalmente la terminología en castellano presente en Sanchiz (1977a), Felix & Montori (1986) y Barahona (1996), aunque también se ha basado en los trabajos de Roček (1984), Szyndlar (1984), Bailon (1991, 1999), Barahona (1996), Barahona & Barbadillo (1997), Russell & Bauer (2008) y Villa & Delfino (2019b) (ver Figura 15 para anfibios y Figura 16 para reptiles escamosos). La nomenclatura taxonómica es la utilizada por Speybroeck et al. (2020). Todas las medidas se tomaron siguiendo a Barahona (1996) y Barahona & Barbadillo (1997) para los lacértidos, y Auffenberg (1967) y Blain (2009) para las serpientes (Figura 17). Los restos fósiles fueron medidos mediante una lupa binocular Leica MZ755 por medio del desplazamiento de una plataforma mecánica, conectada a un equipo de medición Sony Magnetoescala. Las fotografías fueron realizadas con el microscopio de barrido HITACHI 4800 del Servei Central de Suport a la Investigació Experimental de la Universitat de València.

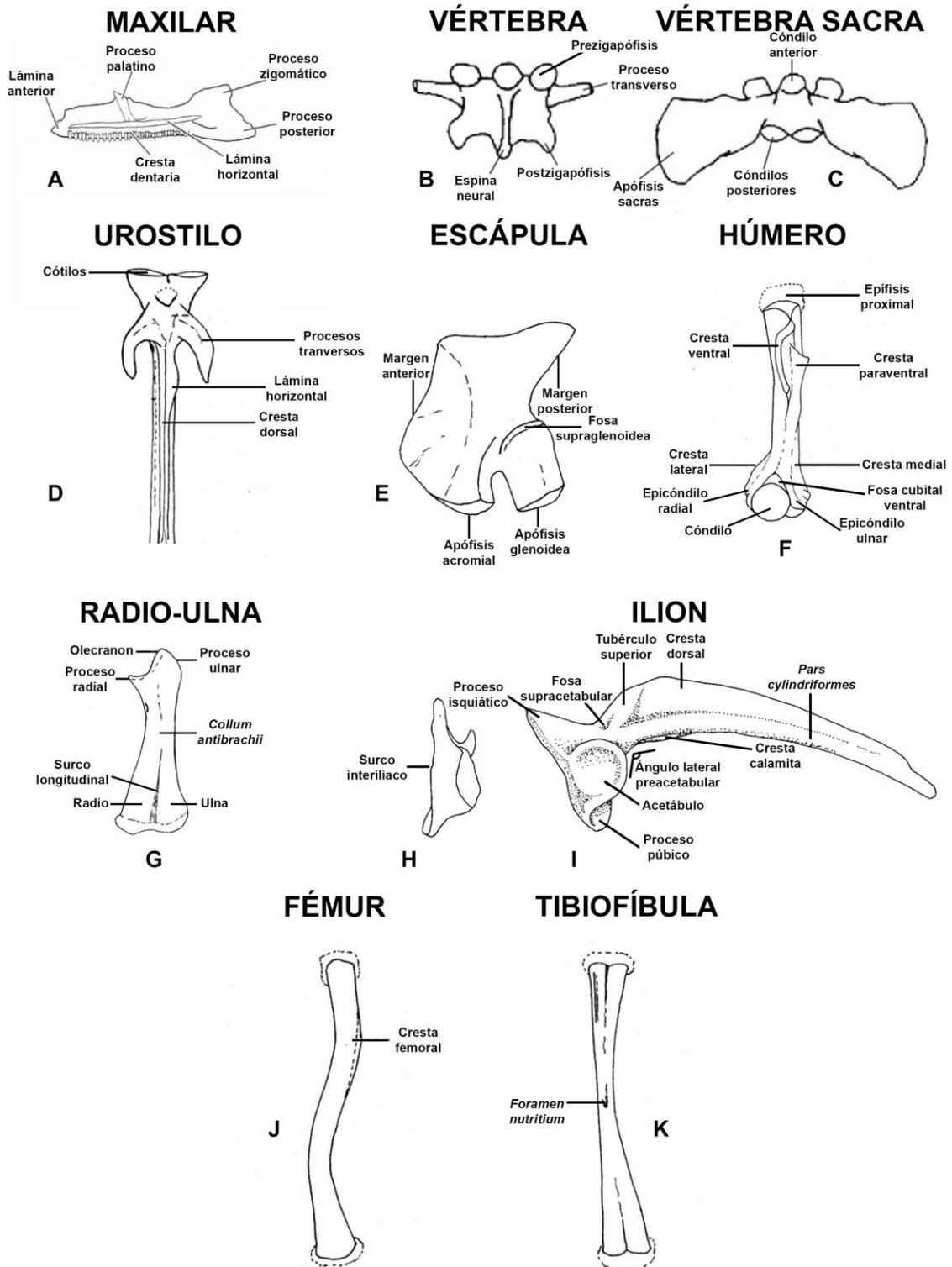
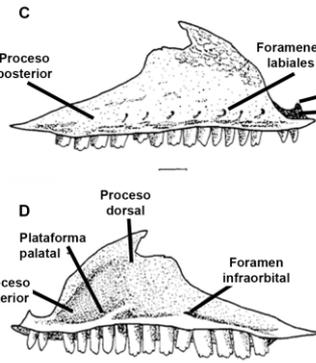


Figura 15. Nomenclatura osteológica empleada en los restos de anfibios, basada principalmente en Sanchiz (1977a) y Felix & Montori (1986). Dibujos modificados de estos dos trabajos. A) maxilar derecho en vista lingual; B) vértebra dorsal en vista dorsal; C) vértebra sacra en vista ventral; D) urostilo en vista dorsal; E) escápula derecha en vista dorsal; F) húmero derecho en vista ventral; G) radio-ulna derecha en vista medial; H-I) ilion derecho en vistas distal (H) y lateral (I); J) fémur; K) tibiofibula en vista ventral.

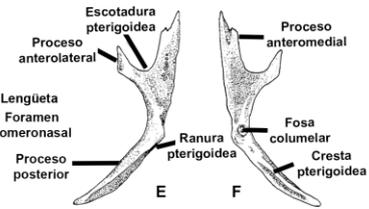
PREMAXILAR



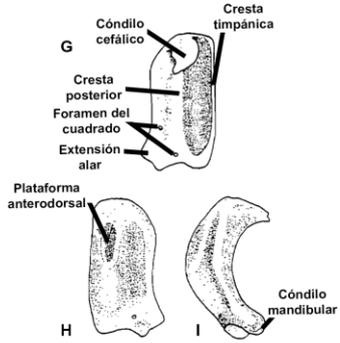
MAXILAR



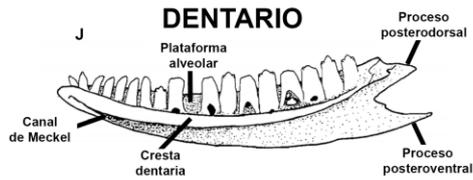
PTERIGOIDES



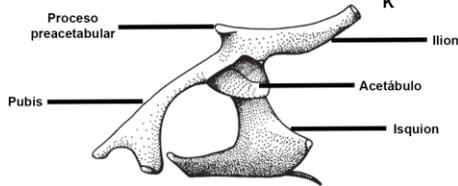
CUADRADO



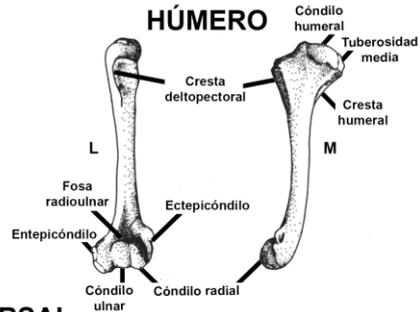
DENTARIO



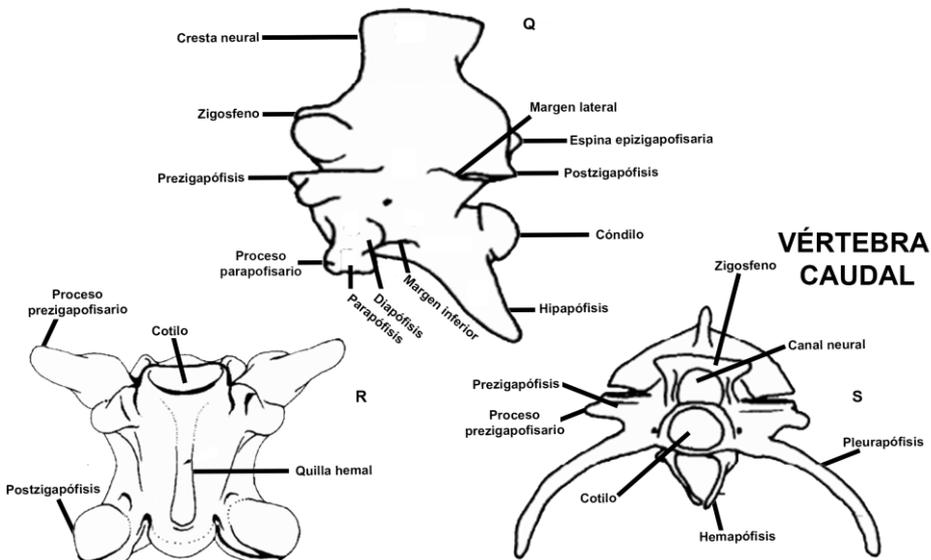
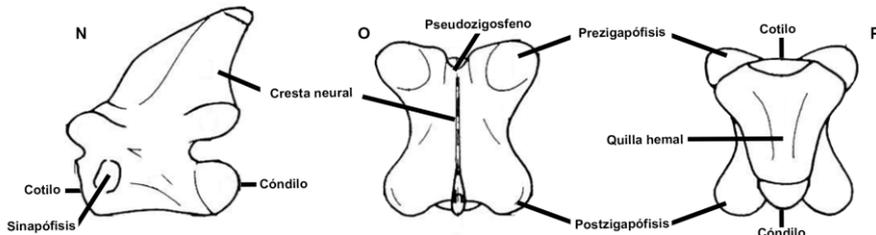
COXAL



HÚMERO



VÉRTEBRA DORSAL



VÉRTEBRA CAUDAL

Figura 16 (página anterior). Nomenclatura osteológica empleada en los restos de reptiles escamosos, basada principalmente en Barahona (1996) y Russell & Bauer (2008). Dibujos modificados de Barbadillo & Sanz (1983), Barahona (1996) y Russell & Bauer (2008). A-B) premaxilar en vistas posterior (A) y anterior (B); C-D) maxilar derecho en vistas labial (C) y lingual (D); E-F) pterigoides derecho en vistas ventral (E) y dorsal (F); G-I) cuadrado en vistas anteroventral (G), posterodorsal (H) y medial (I); J) dentario derecho en vista lingual; K) coxal izquierdo en vista lateral; L-M) húmero izquierdo en vistas anterior (L) y dorsal (M); N-P) vértebra dorsal de lacertilido en vistas lateral (N), dorsal (O) y ventral (P); Q-R) vértebra precaudal de ofidio en vistas lateral (Q) y ventral (R); S) vértebra caudal en vista anterior.

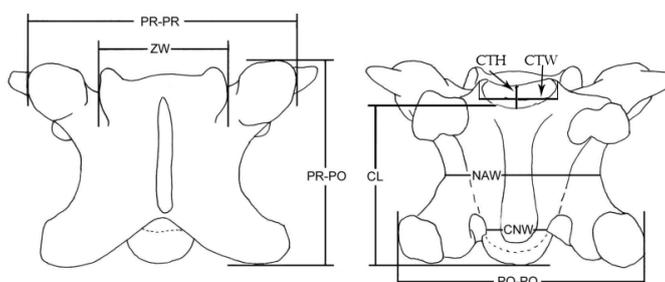


Figura 17. Medidas biométricas tomadas en las vértebras precaudales de serpientes. Modificado de Blain (2009), quien en última instancia modifica a Auffenberg (1967). Donde, CL: longitud del centro vertebral; CNW: anchura de la constricción precondilar; CTH: altura del cotilo; CTW: anchura del cotilo; NAW: ancho del centro vertebral; PO-PO: ancho entre los bordes exteriores de las superficies articulares de las postzigapófisis; PR-PO: longitud entre el borde anterior de la superficie articular de la prezigapófisis hasta el borde posterior de los postzigapófisis; PR-PR: ancho entre los bordes exteriores de las superficies articulares de las prezigapófisis.; ZW: anchura del zigosfeno. Medidas tomadas en mm.

Estudio tafonómico

Para la identificación del agente responsable de la acumulación fósil se ha realizado el estudio tafonómico preliminar basado en los restos fósiles de reptiles y anfibios para El Salt y Abric del Pastor, y de escamosos en el caso de Columbretes. En este sentido, se han estudiado el grado de rotura y las marcas de digestión presentes en restos postcraneales de anuros y escamosos. Este estudio se basa en estudios previos de Pinto Llona & Andrews (1999), Stoetzel et al. (2011), Smith et al. (2013), Bisbal-Chinesta et al. (2020a) y Lebreton et al. (2020). A partir de estos trabajos se han establecido cuatro categorías de digestión y fragmentación de los restos dependiendo del grado de afectación que estos presenten (ver Tabla 1).

En el caso de anuros el grado de digestión y rotura fue evaluado en huesos postcraneales (fémur, tibio-fíbula, húmero, radio-ulna, ilión y escápula). Así, la evaluación se ha centrado en la valoración de estos criterios en las superficies articulares. Por su parte, en los escamosos se ha estudiado el grado de afección sobre las vértebras, concretamente sobre el zigosfeno, los procesos prezigapofisarios, el cóndilo y el cuerpo vertebral en general.

Tabla 1 (página siguiente). Criterios de digestión y fragmentación aplicados para el estudio tafonómico realizado en los yacimientos de El Salt, Abric del Pastor y Columbretes. La determinación de estos criterios se basa en aquellos establecidos por Pinto Llona & Andrews (1999), Stoetzel et al. (2011), Smith et al. (2013), Bisbal-Chinesta et al. (2020a) y Lebreton et al. (2020).

Categorías	Digestión	Fragmentación
0	Efectos sobre el hueso no visibles	Conservación de la totalidad del hueso.
1	Presencia de ligeras modificaciones de las superficies articulares del hueso, donde el tejido esponjoso comienza a ser visible.	Pérdida de hasta el 25% de la longitud total del hueso.
2	Se aprecia el tejido esponjoso de forma generalizada sobre la superficie articular, junto a una ligera pérdida de materia ósea.	Pérdida de hasta el 50% de la longitud total del hueso.
3	Pérdida de hueso en las superficies articulares y/o extremos de los huesos.	Solo se conserva las partes más compactas del hueso.

Datación

Dos muestras procedentes del yacimiento de Columbretes, una compuesta por fragmentos de huesos (COLT-BONES) y otra con restos de caracoles terrestres (COLT-SNAILS), fueron seleccionadas para la datación por radiocarbono mediante la Espectrometría de Masas con Aceleradores (AMS, siglas en inglés) y enviadas al laboratorio de Beta Analytic Inc. (Miami, EEUU). COLT-SNAILS fue pretratado con una solución de ácido (ácido clorhídrico, HCl, diluido). Para la extracción del colágeno, COLT-BONES fue pretratado con álcali (hidróxido de sodio, NaOH). Las edades obtenidas se calibraron en años naturales (cal BC/AD) y en años radiocarbónicos calibrados (cal BP). La calibración se calculó utilizando una de las bases de datos asociadas al programa INTCAL 2013 (Reimer et al., 2013).

Trabajos previos proporcionan las dataciones de los otros dos yacimientos incluidos en esta tesis: El Salt y Abric del Pastor. Las secuencias pleistocénicas de ambos yacimientos han aportado cronologías similares. Así, Mallol et al. (2019) propone un rango temporal entre 72.000 y 43.000 años, esto es, entre el MIS 4 y el inicio del MIS 3. En El Salt, por su parte, las dataciones realizadas mediante diversos métodos arrojan unas dataciones para las ocupaciones humanas entre 60.000 y 44.000 años (MIS 3). Adicionalmente, la parte superior de la SU XIII ha sido cronológicamente enmarcada en el MIS 5a (Galván et al., 2014a).

Reconstrucción paleoecológica

Para la reconstrucción paleoecológica en base a la asociación fósil de reptiles y anfibios de las unidades estratigráficas estudiadas de los yacimientos de El Salt y Abric del Pastor se ha aplicado el método denominado *Habitat Weighting Method* (HWM, siglas en inglés para Método de Ponderación de Hábitats) (Evans et al., 1981; Andrews, 2006). Este método considera las abundancias relativas de las diferentes especies determinadas en la asociación faunística. Por lo tanto, aquí solo se ha utilizado el material recuperado con el método de lavado-tamizado, puesto que están representadas todas las fracciones de tamaño; por el contrario, en el caso de los restos procedentes de la flotación únicamente se recuperan restos mayores a 1 mm, provocando un importante sesgo a favor de las especies de mayor tamaño. El HWM se basa en la distribución de cada taxón de anfibios y reptiles en el/los hábitat(s) donde pueden encontrarse actualmente en la península ibérica. Con la excepción de unos pocos taxones residuales del Pleistoceno inferior (Bailon & Blain, 2007; Blain et al., 2016a; Blain & Bailon, 2019), los anfibios y reptiles escamosos del Cuaternario ibérico son específicamente idénticos a las poblaciones modernas (Bailon, 1991; Barbadillo et al., 1997; Blain, 2009). Basándose en estas suposiciones,

la distribución actual del hábitat de las especies puede utilizarse para calcular el índice de ponderación del hábitat de los taxones descrito en este trabajo. El método clasifica a los hábitats en cinco tipos (Cuenca-Bescós et al., 2005; Blain et al., 2008):

- i. Praderas Secas (OD, siglas en inglés para Open-dry Meadows): en esta categoría se incluyen praderas sometidas a cambios estacionales.
- ii. Praderas Húmedas (OH, siglas en inglés para Open-Humid Meadows): praderas que permanecen verdes todo el año, compuestas por pastos altos y densos.
- iii. Bosques (WO, siglas en inglés para Woodland): zonas de bosque maduro, también dentro de esta categoría se incluyen parches de bosques, con una cobertura del suelo moderada.
- iv. Roquedos (R, siglas en inglés para Rocky Areas): zonas con substrato rocoso o pedregoso.
- v. Hábitats Acuáticos (W, siglas en inglés para Water Edges): se incluyen los hábitats relacionados con cuerpos de agua, como arroyos, ríos, lagos y charcas.

Adicionalmente, para el caso concreto de Abric del Pastor se ha incluido una sexta categoría de hábitat, Bosque Abierto (OWo, siglas en inglés para Open Woodland), la cual ha sido propuesta y definida por López-García et al. (2014b). En ella se incluyen márgenes de bosques y parches forestales con una cobertura moderada del suelo. Así, de acuerdo con López-García et al. (2014b) la definición usada para el hábitat Bosque se limitaría a los bosques maduros.

Cada especie recibió una puntuación proporcional en función de su presencia en uno o más hábitats. La puntuación máxima posible para cada taxón es de 1,00. Posteriormente, todas estas puntuaciones se relacionan con el número mínimo de individuos (MNI) para obtener el peso porcentual de cada especie en los distintos ensamblajes. Los datos de distribución proceden de múltiples estudios en la península ibérica (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008) y de reconstrucciones paleoambientales basadas en el HWM (Blain et al., 2011a, b; López-García et al., 2011a, b; 2012 a,b,c; Burjachs et al., 2012; Rey-Rodríguez et al., 2016; Garcia-Ibaibarriaga et al., 2018).

Reconstrucción paleoclimática

Para realizar la reconstrucción paleoclimática en los yacimientos de El Salt y Abric del Pastor se han aplicado dos métodos, el método del Rango Ecogeográfico Común -*Mutual Ecogeographic Range*, MER- (Blain, 2009; Blain et al., 2016b), y la técnica de discriminación de áreas ocupadas (ODA)-áreas de ocupación incierta (UDA) -*UDA/ODA Discrimination Technique*- (Fagoaga et al., 2019a).

El MER se basa en el establecimiento del área de distribución común que en la actualidad comparten las especies determinadas en una asociación fósil, a partir de la cual se interpolan los valores medios de los parámetros bioclimáticos estudiados como los presentes durante la

formación del yacimiento (Blain, 2009; Blain et al., 2016b) (Figura 18). El estudio de la distribución de las especies, y por tanto de aquellos basados en ello, debe realizarse sobre áreas con límites geográficos naturales (Real, 1991). La biorregión mediterránea del suroeste de Europa es un área continua entre la península ibérica y el oeste y sur de la península itálica (Blondel & Aronson, 1999). No obstante, limitamos nuestra área de estudio a la península ibérica. La elección de esta unidad de análisis se apoya en el hecho de que algunas especies que potencialmente podrían aparecer en el yacimiento son endemismos ibéricos (por ejemplo, *Chalcides bedriagai*). La cartografía biogeográfica de anfibios y reptiles para España es proporcionada por el Servidor de Información de Anfibios y Reptiles de España (SIARE) (Montori et al., 2014; AHE, 2021), y para Portugal es proporcionada por Loureiro et al. (2008). Utilizando ArcGis 9.1®, los parámetros climáticos se estiman superponiendo el área establecida como de distribución común, y las capas climáticas actuales con una cuadrícula de 30 segundos de arco de resolución de WorldClim 1.4 (Hijmans et al., 2005). Ambos conjuntos de datos (áreas de distribución común y capas climáticas) se representan en el mismo sistema de referencia espacial (EPSG 25830, sistema de proyección de coordenadas ETRS 1989 UTM datum). Los parámetros bioclimáticos extraídos de la cartografía suministrada por Hijmans et al. (2005) son: BIO 1 (temperatura media anual, MAT siglas en inglés), BIO 5 (temperatura máxima del mes más cálido, MaxTW siglas en inglés), BIO 6 (temperatura mínima del mes más frío, MinTC siglas en inglés), BIO 12 (precipitación media anual, MAP siglas en inglés), BIO 13 (precipitación del mes más húmedo, PWM siglas en inglés) y BIO 14 (precipitación del mes más seco, PDM siglas en inglés).

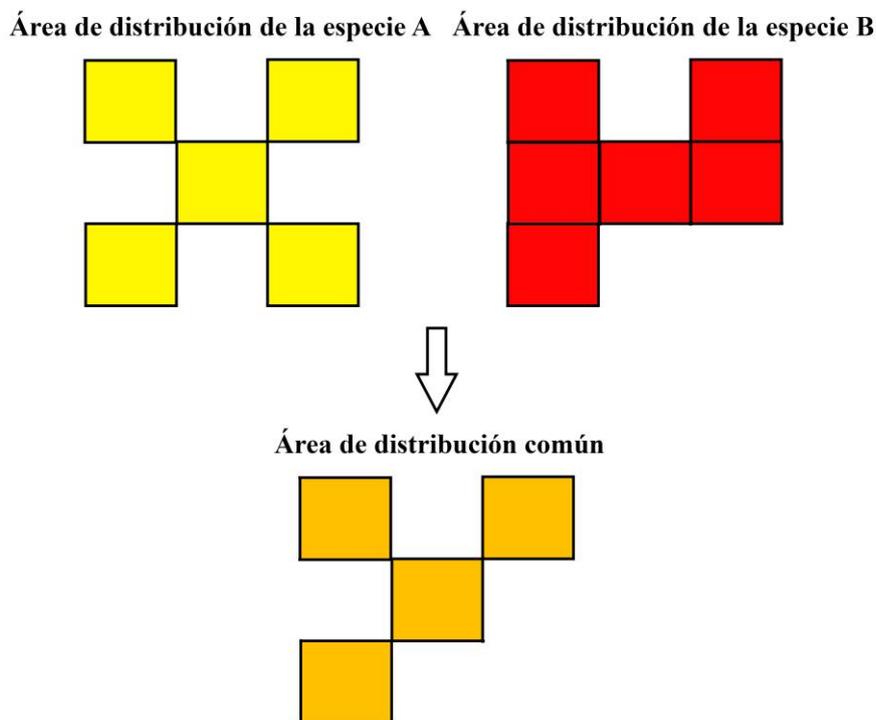


Figura 18. El Método Ecogeográfico Común (MER) se basa en la detección del área de distribución común que en la actualidad presentan todas las especies descritas en una asociación fósil.

Las áreas de distribución consideradas para la obtención del Área de Distribución Común dividen el territorio en unidades de trabajo artificiales basadas en la presencia/pseudoausencia de un determinado taxón. En el caso de Loureiro et al. (2008) y AHE (2021) estas unidades de trabajo son cuadrícula UTM de 10 x 10 km de superficie (100 km²), aunque otros atlas pueden usar una resolución menor (50 x 50 km) o incluso mayor (1 x 1 km) (p. ej., Sillero et al., 2014). Esta unidad de trabajo no discrimina entre el territorio usado por la especie, es decir aquel que reúne sus requerimientos ecológicos, de aquel que no. Como resultado, las estimaciones de los parámetros bioclimáticos son, dependiendo del caso, sobreestimados o subestimados. Para paliar esta problemática Fagoaga et al. (2019a) definió el Técnica de Discriminación UDA/ODA, basado en la aplicación de un criterio ecológico que permita discernir el ODA del UDA (Figura 19).

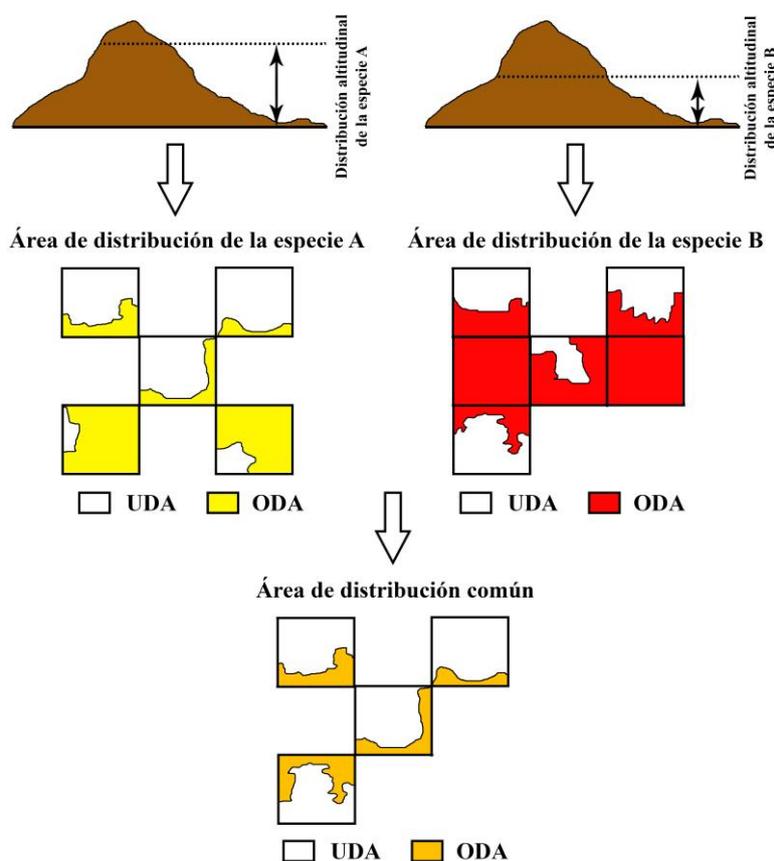


Figura 19. El Método de Discriminación UDA/ODA se basa en la aplicación de un criterio ecológico que permita discernir entre el área de distribución ocupada (ODA) y la de distribución incierta (UDA), es decir, aquella que no contempla, a priori, los requisitos ecológicos para la especie considerada.

En el presente trabajo el criterio discriminante para la determinación del ODA es el rango altitudinal de cada especie en cada una de los principales sistemas montañosos ibéricos: Pirineos, cordillera Cantábrica, macizo Galaico-Leonés, sistema Ibérico, sistema Central, Montes de Toledo, Sierra Morena y sistema Bético. Respecto a la cordillera Costero Catalana, dado que existe poca información sobre la distribución altitudinal de las especies presentes en la misma y la estrecha relación con los Pirineos, ha sido tratada en conjunto con esta última cordillera. Para

la obtención de esa distribución altitudinal se ha confeccionado una base de datos con la altitud máxima alcanzada por los taxones determinados en la asociación fósil basada en la bibliografía especializada.

La elección de este criterio se ha basado en diversos puntos: (i) facilidad de implementar esa información en Sistemas Información Geográfica (SIG); (ii) existencia a nivel español de atlas de distribución con información altitudinal de la herpetofauna a diversos niveles administrativos (nacional, autonómico, provincial, municipal e incluso en espacios protegidos); (iii) distribución altitudinal de las especies ibéricas de reptiles y anfibios relativamente bien conocida; (iv) en el caso de los reptiles ibéricos la altitud máxima alcanzada por las especies es un mejor discriminante que la altitud media a la hora de realizar un análisis biogeográfico (Saint Girons, 1982); y la altitud es un factor muy importante para explicar la distribución de los anfibios y, especialmente, los reptiles debido a su claro efecto sobre la temperatura y la precipitación (Soares and Brito 2007). Además, el amplio rango latitudinal de la península ibérica (entre los paralelos 36° y 44°N) y su posición geográfica, con parte de su territorio en la biorregión Eurosiberiana y otra parte en la Mediterránea, provocan importantes diferencias en los parámetros climáticos entre sus diversas cordilleras montañosas (Font Tullot, 2000). Por ello, es necesario el abordar la aplicación de este criterio diferenciando en cada sistema orográfico.

Los parámetros extraídos mediante este método han sido: BIO 1 (MAT), BIO 5 (MaxTW), BIO 6 (MinTC) y BIO 12 (MAP) (Hijmans et al., 2005).

YACIMIENTOS ESTUDIADOS

Abric del Pastor

El Abric del Pastor es un pequeño abrigo (60 m²) localizado a unos 820 metros sobre el nivel del mar (msnm), en el margen derecho del Barranc del Cinc (Alcoi, Alicante) (Figura 20). El yacimiento es un paleotubo erosionado perteneciente a la red kárstica vinculada a la actividad freática del río Serpis y desarrollada sobre calcirruditas bioclásticas del Tortoniense (Molina et al., 2010). En este barranco, y sus cercanías, son abundantes los yacimientos arqueológicos, contándose un total de 25 adscritos al Paleolítico medio (2), al Calcolítico (3), a la Edad del Bronce (12), y a los periodos Ibero (2) y Romano (6) (Vicens Petit, 1988).

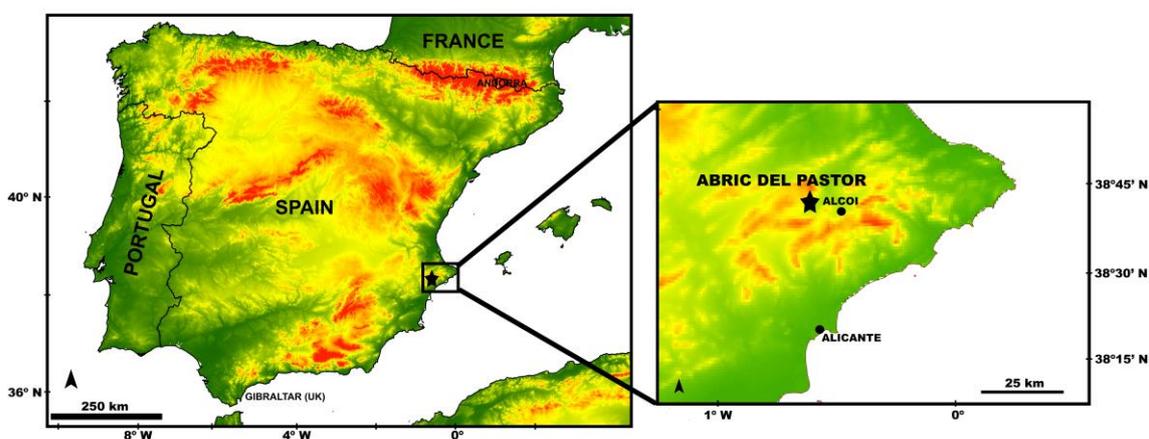


Figura 20. Localización geográfica del yacimiento de Abric del Pastor (estrella negra) en la península ibérica.

Estratigrafía

Con una potencia conocida hasta la fecha de 1,5 metros, en Abric del Pastor se han descrito hasta ahora seis unidades estratigráficas (SU) en base a su naturaleza macroscópica (Machado et al., 2013). De acuerdo con Hernández et al. (2014) estas son, de base a techo (Figura 21):

- SU VI (potencia desconocida): detectada únicamente en el sondeo estratigráfico cerca del fondo del abrigo. Parece ser un nivel arqueológicamente rico, puesto que se ha localizado una densa concentración de residuos de combustión, industria lítica y restos faunísticos (Connolly et al., 2019). La unidad, está constituida por un sedimento limoarenoso de color marrón oscuro, con un 40% de clastos y gravas. Se han identificado dos estructuras de combustión asociadas a restos de fauna, industria lítica y fragmentos de carbones (Machado et al., 2013; Mallol et al., 2019). La datación absoluta realizada mediante ESR (Resonancia de espín electrónico = *Electron Spin Resonance* en inglés) sobre un diente de bovino procedente de esta SU muestra una edad de 62 ± 12 ka (Mallol et al., 2019).

- SU V (potencia: 25 cm): como en el caso anterior, únicamente ha sido detectada en el sondeo estratigráfico y está compuesta por sedimento de color limoarenoso de color marrón oscuro, con una proporción de gravas similar a la SU VI. Hernández et al. (2014) señalan la detección de rasgos de iluviación y de procesos recurrentes de reducción-oxidación, indicando un régimen de mayor humedad que en las SU suprayacentes. Son escasos los restos arqueológicos recuperados en esta SU (Fagoaga, 2019).
- SU IV (potencia: 70 cm). Esta unidad se encuentra representada en toda la superficie de excavación y supone un estrato de gran riqueza arqueológica. Morfológicamente presenta una alternancia de niveles compuestos de cantos (IVa, IVc, IVe y IVg) con otros constituidos por capas de materiales arenosos de grano fino, gravas y limos arcillo-arenosos (IVb, IVd y IVf). Se han detectado hasta 15 estructuras de combustión en las diversas subunidades de esta unidad estratigráfica (Mallol et al., 2019). La datación realizada mediante ESR sobre un diente de équido encontrado en el sedimento procedente de la subunidad IVc ha arrojado una edad de 48 ± 5 ka (Mallol et al., 2019). Adicionalmente, la datación de OSL (Luminiscencia Ópticamente Estimulada, siglas en inglés) sobre granos de cuarzo del sedimento recuperado de IVd ha dado como resultado una edad de 63 ± 5 ka (Mallol et al., 2019).
- SU III (potencia: entre 3 y 12 cm): esta unidad ha sido detectada en toda la superficie de excavación. Se trata de un estrato compuesto de gravas redondeadas con ausencia de matriz. Esto implica que se produjo un periodo de exposición subaérea en la que tuvieron lugar procesos de lavado del sedimento fino (matriz). Los restos arqueológicos recuperados son escasos.
- SU II (potencia: entre 8 y 13 cm): unidad compuesta por sedimento relicto localizado en el sector noroeste del área de excavación que ha sido erosionada por la SU suprayacente. Presenta una matriz calcítica, localmente cementada, con abundantes cavidades de disolución. El aspecto de esta SU es pulverulento debido a la presencia de abundantes puntuaciones orgánicas. Se trata de un estrato pobre desde un punto de vista arqueológico, aún así Mallol et al. (2019) detectan la presencia de una estructura de combustión.
- SU I (potencia: 30-65 cm): esta unidad representa varios episodios deposicionales de cronología holocena en contacto erosivo con las unidades subyacentes. Se distinguen hasta seis subunidades (Ia a If) que rellenan grandes cubetas de 4 m de diámetro que se relacionan con el uso pastoril del abrigo. Se constata la presencia de material arqueológico del Paleolítico medio en posición secundaria. Adheridos a la pared del abrigo es posible identificar restos del tramo superior de la secuencia pleistocénica, hasta 0,70 m sobre la superficie actual.

Teniendo en cuenta el rango de error proporcionado por las dataciones absolutas propuestas por Mallol et al. (2019), la secuencia pleistocénica de Abric del Pastor se enmarca en un rango temporal comprendido entre 72.000 y 43.000 años, esto es, entre MIS 4 e inicios del MIS 3,

época con escasas localidades conocidas en la península ibérica. Hasta la publicación del trabajo de Mallol et al. (2019) se consideraba que Abric del Pastor era uno de los escasos yacimientos ibéricos contextualizados dentro del marco cronológico del MIS 5/4 (Machado et al., 2013; Hernández et al., 2014). En estos trabajos se señala la obtención de una datación mediante TL sobre uno de los materiales de la colección Brotons que, dada la ausencia de sílex termoalterado en el yacimiento, únicamente se podía afirmar que era anterior a 75 ± 10 ka (Hernández et al., 2014).

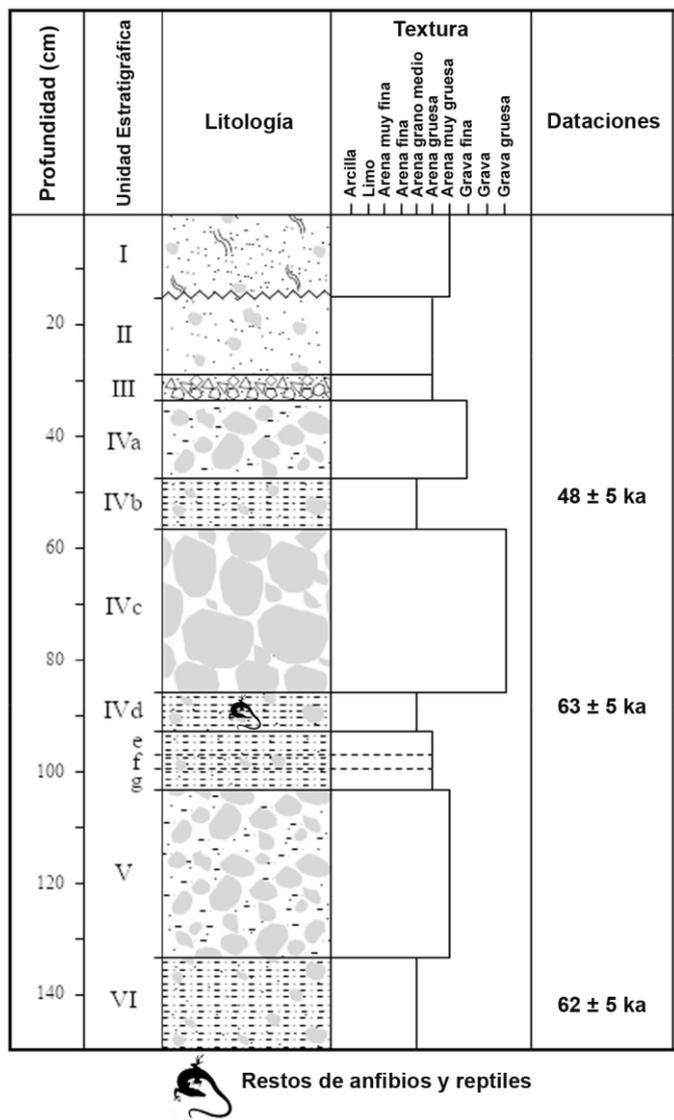


Figura 21. Columna estratigráfica de Abric del Pastor mostrando las diferentes unidades estratigráficas y las dataciones absolutas. Modificado de Mallol et al. (2019).

Historia de las excavaciones

Los primeros trabajos de excavación de Abric del Pastor fueron realizados en 1953 por Mario Brotons, un aficionado local, con el asesoramiento del profesor Francisco Jordà (Universidad de Salamanca). Esta campaña se centró en los primeros 50 cm de la secuencia, afectando

principalmente a la SU I, pero también a las SU II, III y IVa (Galván et al., 2007; Molina et al., 2010; Hernández et al., 2014). Como resultado, Brotons recuperó un abundante y variado registro lítico compuesto por 2.430 piezas (Hernández et al., 2014), realizado con una amplia variedad de sílex detrítico de procedencia local (Molina et al., 2010). Cuando Brotons finalizó su excavación se popularizó la idea de que el yacimiento había sido agotado desde el punto de vista arqueológico (Hernández et al., 2014). No obstante, en 2005 se reinició el estudio del yacimiento mediante el análisis del material recuperado por Brotons y la realización de una nueva campaña de excavación en la localidad (Hernández et al., 2014). Los trabajos multidisciplinarios ejecutados desde entonces en el yacimiento se han centrado en la SU IV, lo que ha permitido reconocer una sucesión de breves ocupaciones en Abric del Pastor (Mallol et al., 2019). Las SUs II y III son arqueológicamente pobres y presentan un claro carácter residual, además de haber sido afectadas por las excavaciones realizadas por Brotons y por las actividades pastoriles. Por su parte, como se ha comentado con anterioridad, las SUs V y VI solo son conocidas en los sondeos estratigráficos (Machado et al., 2013; Hernández et al., 2014).

Registro arqueológico

La industria lítica recuperada en el yacimiento es típica del Paleolítico medio, cuyo método de producción principal ha sido el Levallois en su vertiente centrípeta recurrente (Galván et al., 2009). La materia prima utilizada para la talla de producción lítica se ha basado en el aprovechamiento mayoritario de los sílex locales, observándose un uso preferente de los de tipo Serreta de edad ilardiense (Eoceno inferior), resedimentados en depósitos oligocénicos (Molina et al., 2010).

Se han identificado 18 estructuras de combustión en Abric del Pastor, localizadas en las SU II (1), IV (15) y VI (2) (Mallol et al., 2019). Generalmente se localizan en el área central, cerca de la boca del abrigo, con un diámetro de entre 0,30 y 1 m (Connolly et al., 2019). En campo, los hogares no muestran claras capas de ceniza, excepto H17 que muestra una forma subcircular de sedimento gris claro de 1-2 cm de espesor y que contenía numerosos fragmentos de hueso quemado. Los demás hogares, eran lentes circulares o subcirculares de 0,3-1 cm de espesor de sedimento gris oscuro o marrón rojizo, con diámetros entre 0,5 y 1 m (Mallol et al., 2019).

Registro paleobotánico

El estudio del material antracológico, hasta ahora centrado principalmente en la SU IV, señala la existencia de una comunidad vegetal dominada por enebros (*Juniperus* sp.), junto a valores más reducidos de otras coníferas (*Pinus* tipo *sylvestris-nigra*) en un contexto de bosque mixto abierto mediterráneo (*Pistacia* sp., *Rosa* sp. y *Quercus* perennifolios, entre otros) y presencia de taxones xéricos y plantas higrófilas (Vidal-Matutano et al., 2015, 2017; Connolly et al., 2019). Entre las especies detectadas destaca el registro de *Taxus baccata* en las subunidades IVc y IVd (Vidal-Matutano, 2015). Su presencia fue interpretada como la evidencia más antigua de recolección de esta especie como material de combustión en la península ibérica (Vidal-Matutano, 2015) en base a las dataciones antiguas del yacimiento (MIS 4/5, ver Machado et al., 2013, y Hernández et al., 2014). La reconstrucción paleoclimática propuesta en base a la asociación antracológica

apunta a unas condiciones supramediterráneas con una temperatura media anual (MAT) de 8-13°C y una precipitación media anual (MAP) entre 200-600 mm (Connolly et al., 2019).

Registro paleofaunístico

La asociación faunística se compone de un amplio espectro de especies de claro aporte antrópico. El cuadro cinegético está dominado por *Testudo (Chersine) hermanni* y, en menor medida, ungulados de talla pequeña (*Capra pyrenaica*) y media (*Cervus elaphus*) (Pérez et al., 2017). Estos autores señalan una actividad de captación y procesamiento de estas presas desigual según los taxones. Así, en el caso de *T. (C.) hermanni* esta se transportaba hasta el yacimiento de forma íntegra, donde era procesada; en cambio, en el caso de los ungulados transportados al yacimiento (*Bos primigenius*, cf. *Rupicapra*, *Sus scrofa*, *Stephanorhinus* cf. *hemitoechus* y *Equus ferus*) se centraban en restos apendiculares y craneales (Sanchis et al., 2015a; Pérez et al., 2017). Otros taxones determinados incluyen: *Panthera pardus*, *Ursus* cf. *arctos*, *Oryctolagus cuniculus* y restos indeterminados de un pequeño carnívoro y aves (Sanchis et al., 2015 a, b; Connolly et al., 2019). Los taxones determinados son especies típicas de ambientes abiertos y climas cálidos (Pérez et al., 2017), especialmente en el caso de *T. (C.) hermanni* (Sanchis et al., 2015a). En base a la asociación de macrofauna recuperada, Pérez et al. (2017) proponen una MAT de 18,51°C y una MAP de 403,62 mm.

A diferencia de la comunidad de macromamíferos, de aporte antrópico, los restos de pequeños vertebrados han sido aportados por la acción de aves de presa del grupo 3 propuesto por Andrews (1990), posiblemente *Bubo bubo* (Connolly et al., 2019). La asociación fósil de pequeños mamíferos, procedente de la SU IVd, se compone de tres taxones de roedores (*Microtus cabreræ*, *Eliomys quercinus* y *Apodemus sylvaticus*) y uno de insectívoros (*Crocidura* gr. *russula-gueldenstaedtii*) (Connolly et al., 2019). En el mismo trabajo se incluye el listado faunístico del material herpetológico recuperado de la misma SU, y la reconstrucción paleoclimática y paleoecológica basada en la comunidad de microvertebrados tras la aplicación del MER y el HWM, respectivamente. Como resultado, el área circundante debió estar dominada por formaciones de porte arbóreo y/o arbustivo. La reconstrucción paleoclimática sugiere unas condiciones ligeramente más frías (MAT= 12,22 ± 2,85°C) y húmedas (MAP= 624,13±212,92 mm) que las registradas en la actualidad en la zona. Los restos de anfibios y reptiles anteriormente mencionados son incluidos en esta tesis, donde se presenta su descripción y la aplicación de las metodologías señaladas para su comparación con otros *proxies* del yacimiento (antracología y pequeños mamíferos).

El Salt

El yacimiento del Paleolítico medio de El Salt (Alcoi, Alicante) (Figura 22) se apoya en una pared caliza del Paleoceno de 38 m de altura y a 680 msnm. La pared es el resultado de un salto de falla que provocó el cabalgamiento de calizas del Eoceno sobre conglomerados del Paleoceno. En la parte superior de la pared, el curso del río Barxell se detuvo por la presencia de estas calizas, creando un paleolago que desembocó sobre la falla. Como

resultado, se creó un gran edificio travertínico a lo largo de más de 2,5 km en las estribaciones de la Serra de Mariola (Galván et al., 2014a).

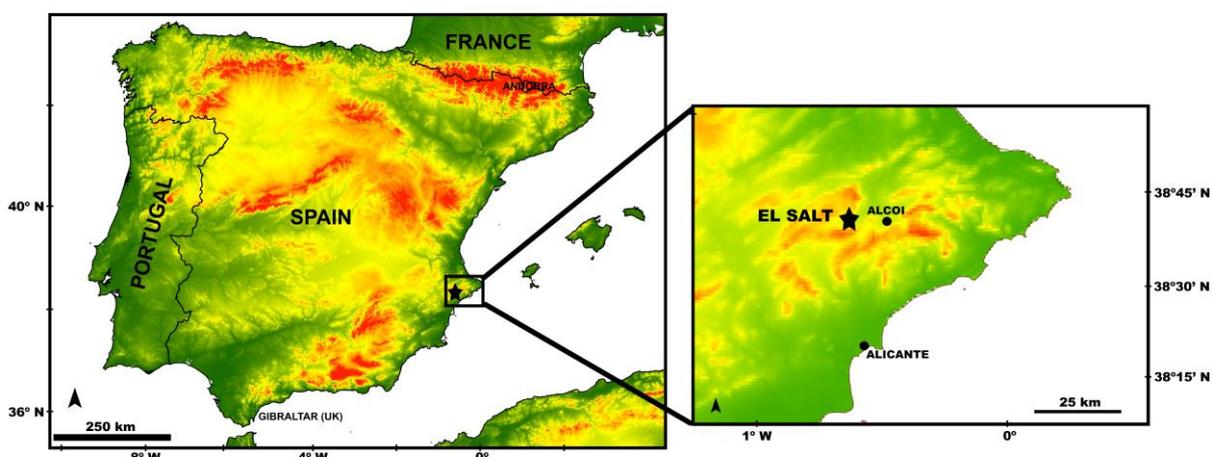


Figura 22. Localización geográfica del yacimiento de El Salt (estrella negra) en la península ibérica.

El Salt es un paraje de alto valor patrimonial (García del Cura et al., 2017), por diferentes aspectos:

- Geológico: como consecuencia de la existencia de una gran diversidad geomorfológica y de numerosos depósitos de tobas asociadas a la evolución geomorfológica del valle (Ordóñez Delgado et al., 2016),
- Industrial: debido a la presencia de diversos elementos vinculados a la industria principalmente textil y papelera,
- Paleontológico: presencia de restos de *Stephanorhinus hemitoechus* (el Rinoceronte de estepa) en el Pleistoceno de Baradello, en una de las terrazas asociadas a los edificios tobáceos de El Salt (Van der Made & Montoya, 2007),
- Arqueológico: relacionado con la propia presencia del yacimiento musteriense de El Salt.

Estratigrafía

La secuencia sedimentaria del yacimiento consta de trece SUs (Fumanal García, 1994) agrupadas en cinco segmentos, en base a su aspecto textural macroscópico y contexto arqueológico (Galván et al., 2014a). De la base a la cima (Figura 23):

- SU XIII: plataforma travertínica subhorizontal (potencia desconocida; primeros 50 cm expuestos), arqueológicamente estéril. La parte superior ha sido datada por J. Bischoff (J. Geol. Survey, EEUU) mediante Uranio-Torio en un rango que abarca desde 81.5 ± 2.7 ka hasta 80.1 ± 4 ka (MIS 5a) (Galván et al., 2014a).

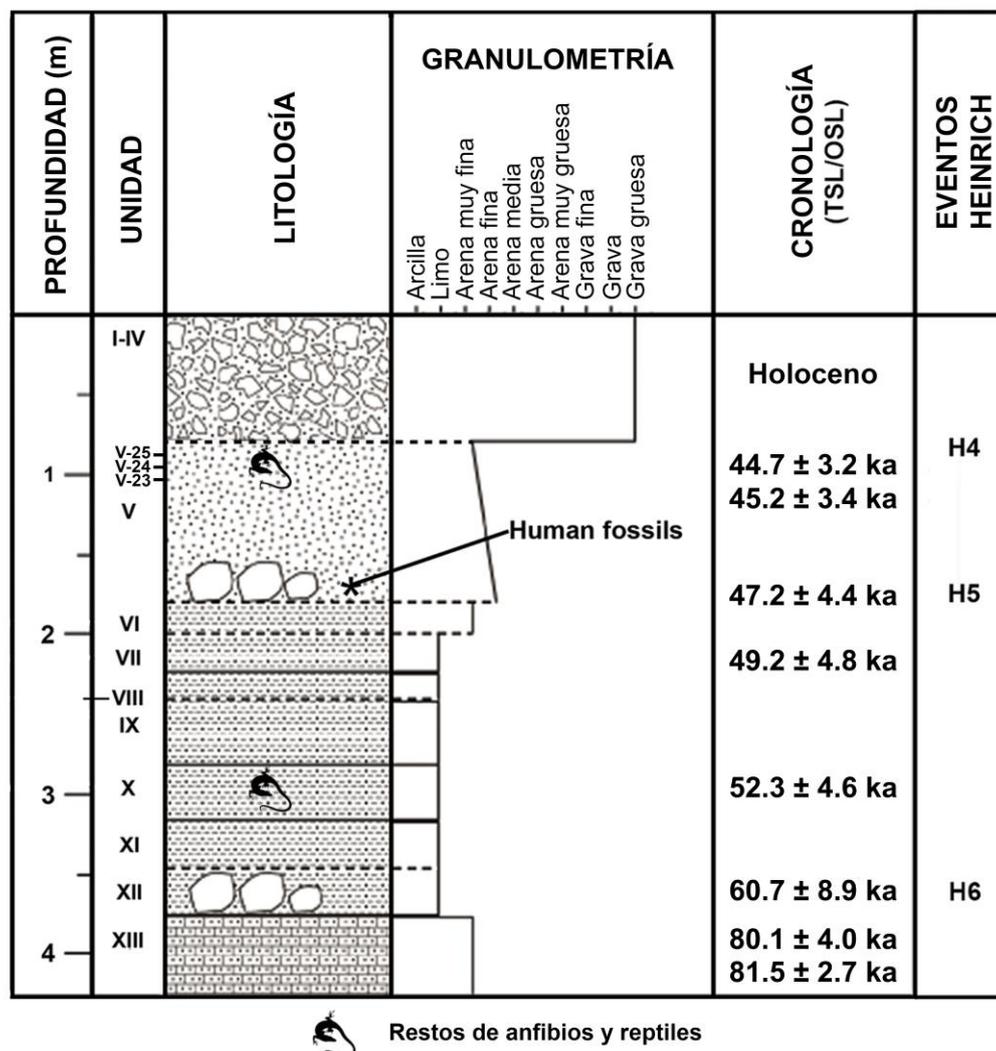


Figura 23. Columna estratigráfica de El Salt mostrando las diversas Unidades Estratigráficas descritas por Fumanal García (1994). Modificado de Garralda et al. (2014).

- SU XII a IX: estas unidades consisten en 1,5 m de arena fina de lecho horizontal, con varios bloques de gran tamaño en su base relacionados con un primer episodio de colapso del techo (Galván et al., 2014a). Esta parte de la secuencia ha sido datada, mediante termoluminiscencia (TL), en 60,7 ± 8,9 ka (SU XII) y 52,3 ± 4,6 ka (SU X) (Galván et al., 2014a), situando la secuencia a comienzos del MIS 3, antes del evento Heinrich 5 (HE 5) (Galván et al., 2014a). Estas SUs contienen la mayor concentración de restos arqueológicos y rasgos de combustión dentro de toda la secuencia.
- SUs VIII a V: en esta secuencia se registra una disminución progresiva de las evidencias de ocupación humana y se reducen espacialmente. La SU VI está cubierta por una importante acumulación de grandes bloques producidos por el derrumbe del techo de la estructura de travertino. En la base de la SU V se recuperaron seis dientes atribuidos a un neandertal juvenil o adulto joven (Garralda et al., 2014). Estos restos pueden representar una de las últimas apariciones de estos humanos en la región (Garralda et

al., 2014). La parte superior de SU VI ha sido datada por TL entre $52,3 \pm 4,6$ y $47,2 \pm 4,4$ ka, mientras que la base de la SU V ha sido datada por luminiscencia ópticamente estimulada (OSL) en $45,2 \pm 3,4$ ka (Galván et al., 2014a). La parte media de la SU V ha sido datada por OSL en $44,7 \pm 3,2$ ka, anterior al evento HE 4 ($40,2-38,3$ ka) (Galván et al., 2014a). La parte superior de la SU V consiste en una capa de 50 cm de espesor, truncada por un episodio erosivo del Holoceno. Está constituida por un limo arenoso masivo con gravas de tamaño heterogéneo en los 20 cm superiores, de la que se han recuperado dos pequeñas láminas de sílex, algunas lascas indiferenciadas y una pequeña estructura de combustión (Garralda et al., 2014).

- SUs IV a I: se trata de un depósito de gravas con un segmento estratigráfico de 1,3 m de espesor constituido por una sucesión estratificada de canales rellenos de diferentes lechos de arenas gravosas con cantos rodados, separados por contactos erosivos bruscos. Este depósito, de edad holocénica, se sitúa en contacto erosivo con la SU V. La matriz sedimentaria presenta restos de cerámica neolítica mezclada con restos líticos del Paleolítico superior tardío, Epipaleolítico y Mesolítico (Galván et al., 2014a). Esto, unido a la contradicción biocronológica de la fauna de pequeños vertebrados recuperada (presencia de *Microtus arvalis*, desaparecido en la región a finales del Pleistoceno Superior) denota episodio/s de reelaboración de este depósito (Fagoaga et al., 2021).

Historia de las excavaciones

El hallazgo del yacimiento de El Salt se produjo en 1959 por Juan Faus Cardona. Las primeras excavaciones del yacimiento se basaron en la realización de dos cortas campañas en 1960 y 1961 codirigidas por V. Pascual, conservador del Museo Arqueológico Municipal de Alcoi, y R. Martín, becario de la Universidad de Barcelona, con una subvención económica de la Werner Green Foundation. Ambas campañas recuperaron unas 13.000 piezas de industria lítica. Paralelamente, F. Ponsell realizó una amplia cata de donde extrajo gran cantidad de material (Galván, 1992). Todos estos materiales recuperados no fueron estudiados hasta que la Doctora Bertila Galván, de la Universidad de La Laguna, analizó la industria lítica en su tesis doctoral (Galván, 1986). Como resultado se retomaron las excavaciones del yacimiento en 1986. Desde entonces el estudio de El Salt se ha abordado de forma sistemática desde una perspectiva multidisciplinar enfocado en el conocimiento de las dinámicas y comportamientos de las poblaciones humanas paleolíticas asentadas en la región.

Registro arqueológico

El método de talla predominante en El Salt es el Levallois centripeto recurrente (Galván, 1992; Galván et al., 2001, 2006). Entre el material recuperado también se han detectado otras variantes del método Levallois (unipolar, bipolar ortogonal y preferencial), así como otras modalidades diferentes a dicha metodología de talla (Galván et al., 2006). Al igual que en los demás yacimientos paleolíticos de la zona, es el sílex tipo Serreta la materia prima más utilizada (Molina et al., 2010). Muchos de los utensilios recuperados fueron manufacturados en el propio yacimiento, mientras que otros fueron aportadas desde otros enclaves (Galván et al., 2014b). El

análisis funcional de los utensilios recuperados pone de manifiesto su uso para diversas actividades subsistenciales (proceso cárnico y vegetal, obtención de utensilios como pieles y maderas, etc.) y de reparación de filos (Rodríguez et al., 2002; Galván et al., 2014b). Adicionalmente se ha identificado la realización de otras actividades por parte de los grupos humanos mediante la interpretación de ciertas marcas en la superficie de cantos de caliza (piqueteado, impactos lineales, incisiones, desgastes y fracturas) como percutores, retocadores y yunques (Galván et al., 2014b).

En El Salt se han identificado numerosas estructuras de combustión, tan solo en la SU X se reconocen 90 hogares (44 en Xa y 46 en Xb) (Leierer et al., 2019). En este sentido se distinguen dos claros intervalos en la concentración de estas estructuras. Así, en las SU XII a IX se localiza la mayor concentración de hogares. En general, estos se constituyen como hogares simples y en buen estado de conservación. De forma preferente se localizan en las inmediaciones de la pared travertínica. Los hogares intactos presentan una capa de cenizas de pocos mm de espesor y cuya estructura celular pseudomórfica se corresponde con la del pino. Otros aparecen desmantelados con claros rasgos, a nivel micromorfológico, de pisoteo (Mallol et al., 2013). La temperatura media de termoalteración alcanzada en estas hogueras se situó en torno a los 450-500 °C, con máximos de 700-800 °C, de acuerdo con el estudio de termoalteración de los travertinos, calizas, sílex y fauna (Mallol et al., 2013; Galván et al., 2014b).

En las SUs superiores (VIII a V) el número de hogares se reduce sustancialmente. Así en la SU VIII solo se detectan cuatro hogares, mientras que en la SU VII se han reportado tres. A partir de la SU VI las únicas evidencias de fuego se observan por la identificación de restos antracológicos, líticos y de fauna con signos de termoalteración (Galván et al., 2014b). Todo ello pone de manifiesto una paulatina disminución de la actividad antrópica sobre el yacimiento desde las SU más antiguas a las más modernas (Galván et al., 2014a, b).

En la base de la SU V fueron hallados 6 restos de piezas dentales (I¹ derecho, P³ derecho, P⁴ derecho, M¹ derecho, M² derecho y restos de un tercer molar derecho). Los resultados de su estudio muestran que estos dientes pertenecieron a un individuo joven o un adulto joven cuyos rasgos morfológicos y métricos se incluyen dentro del rango de variabilidad de los neandertales (Garralda et al., 2014). Estos restos son considerados uno de los últimos registros directos de neandertales en la región (Galván et al., 2014b).

Registro paleobotánico

Dupré (1992) realizó el estudio preliminar de los restos de polen recuperados del yacimiento de El Salt. Aunque los restos de polen presentes en estas muestras han resultado escasos, algunas observaciones pueden discernir ciertas tendencias (Dupré, 1992). Parece existir una cierta evolución hacia un ambiente más árido y un ligero descenso de las temperaturas desde los niveles más antiguos a los más modernos. Así, en la SU XII los restos de polen son abundantes y están bien conservados. Los taxones presentes (22) son los mismos que se registran en la actualidad en los alrededores de la cueva. El paisaje debió ser relativamente boscoso, con formaciones dominadas por la encina (*Quercus ilex*) (57,5%) junto a otros taxones arbóreos

como pinos (13,5%) y en mucha menor medida (7%) de *Quercus caducifolio*, probablemente *Quercus faginea*. El sustrato arbustivo estuvo compuesto por elementos típicamente mediterráneos: labiérnago, olivo, lentisco y cupresáceas. Se han registrado también ciertos taxones indicadores de humedad, como ciperáceas, aliso y avellano. Finalmente el sustrato herbáceo estuvo dominado por las gramíneas. La vegetación descrita señala un periodo climáticamente suave e incluso cálido, con una humedad suficiente para el desarrollo de un encinar.

La elevada concentración de hogares en las SU XI, X y IX produjo episodios de oxidación que pudieron provocar que estos niveles fueran estériles desde un punto de vista polínico (Dupré, 1992).

Si bien los restos de polen en la SU VIII siguen siendo abundantes y presentan un buen estado de conservación, además de presentar una riqueza específica similar a las SU subyacentes, muestran una reducción en la fracción arbórea, del orden de un 11%, de la asociación polínica respecto a la SU XII. La especie arbórea dominante sigue siendo la encina, mostrando valores similares al sustrato anterior; en cambio, no se ha registrado polen atribuible a *Quercus caducifolio*. El porcentaje de polen de pino disminuye desde el 13,5% en la SU XII al 9% en la presente unidad. Los elementos claramente mediterráneos se reducen al olivo. A pesar de detectarse un incremento en el porcentaje de polen de avellano, esto no debe indicar un incremento de la humedad ya que se registra la casi desaparición de las ciperáceas y un cambio en el dominio del sustrato herbáceo de las gramíneas por las compuestas. Todo ello parece indicar que, si bien las condiciones eran similares a las registradas en la SU XII estas debían ser más secas (Dupré, 1992).

La comunidad polínica recuperada de la SU VII indica unas condiciones templadas pero más frescas y secas que los escenarios anteriores. Los porcentajes de polen arbóreo (AP) y no arbóreo (NAP) son, respectivamente, del 76% y del 24%. El sustrato arbóreo aparece dominado por los pinos, en detrimento de las encinas, que no alcanza el 7% de la fracción polínica. El número de taxones registrado disminuye hasta los 13 (Dupré, 1992).

Los niveles VI y V resultaron polínicamente estériles (Dupré, 1992).

El estudio del material antracológico dibuja la existencia de tres fases antracológicas en base a las dinámicas del paisaje de acuerdo a los valores porcentuales de los principales taxones (Vidal-Matutano, 2016):

- Fase antracológica S3: constituida por las SU Xb, Xa y IX. En estas la riqueza de taxones identificados es alta (16). El taxón dominante de la asociación es *Pinus nigra-sylvestris* (con valores de hasta el 85% en algunos casos), con una representación escasa de *Juniperus* spp. (valor máximo del 10%) y una presencia constante en las tres SUs de *Acer* sp. (10-20%). Otros taxones con una representación escasa son *Quercus* sp. (tanto perennifolios, como caducifolios), boj (*Buxus sempervirens*), fabáceas, *Pistacia* sp., *Ephedra* sp., *Salix-Populus* y *Ulmaceae*. Otras especies presentes en la localidad

han sido determinadas en base al material carpológico, éstas son: *Taxus baccata*, *Celtis australis*, *Galium* sp., *Rubus* cf. *laciniatus* y *Juniperus sabina*. Este hallazgo sugiere un posible uso distinto a la combustión para estas especies. En base a los resultados del estudio antracológico las condiciones imperantes en esta fase debieron ser de tipo supramediterráneo de ombroclima subhúmedo (Vidal-Matutano et al., 2018).

- Fase antracológica S2: constituida por las SU VIII, VII, VI y V. Si bien los valores de los pinos criófilos se mantienen constantes respecto a la fase S3 se aprecia una ligera tendencia hacia el incremento de la presencia de *Juniperus* sp. y *Buxus sempervirens*. Las especies higrófilas y heliófilas están escasamente representadas o directamente ausentes. En la SU V el porcentaje de pinos disminuye ligeramente en comparación a las otras SUs (VIII a VI). Esta fase refleja una tendencia hacia condiciones más áridas.
- Fase antracológica S3: constituida por las SU IV, III, II y I. En esta fase se observa un considerable incremento de *Juniperus* sp., alcanzando valores de hasta el 40%, mientras que los pinos criófilo experimentan un apreciable descenso (18%). Adicionalmente, los taxones del género *Quercus* tienen una mayor representación que en la secuencia pleistocénica, dominando las formas perennifolias frente a las caducifolias. Otros taxones presentes son *Buxus sempervirens*, *Acer* sp. y *Salix-Populus*. Por último, la presencia de fabáceas aumenta respecto a las SUs anteriores. A pesar de que los niveles holocénicos de El Salt claramente están en posición secundaria, los taxones vegetales identificados muestran similitudes con las secuencias antracológicas de diversos yacimientos de la región enmarcados cronológicamente en la transición entre el Pleistoceno Superior-Holoceno (Vidal-Matutano, 2016; Fagoaga et al., 2021).

Registro paleofaunístico

El estudio de los restos de macrofauna realizados por Sanchis et al. (2015a, b), Pérez et al. (2015, 2017, 2020) y Pérez (2019) señala la presencia de los siguientes taxones: *Equus ferus*, *Equus* cf. *hydruntinus*, *Capra pyrenaica*, *Oryctolagus cuniculus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Testudo (Chersine) hermanni*, *Sus scrofa*, *Pyrrhocorax* sp., Rhinocerotidae, *Panthera pardus*, *Lynx* sp., *Canis* cf. *lupus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus* sp. y *Cuon* sp.

Los grupos neandertales basaron su estrategia cinegética en cérvidos, caprinos y équidos, por lo que gran parte de los restos de ungulados recuperados de El Salt son de origen antrópico. Por su parte, el aporte de lagomorfos se realizó por la acción de rapaces y carnívoros (Pérez, 2019). A diferencia de Abric del Pastor, son escasos los restos de *Testudo (Chersine) hermanni* recuperados en El Salt, limitándose a únicamente la SU Xa (Pérez, 2019). Así, se observa un importante cambio en la explotación como recurso trófico de esta especie entre ambos yacimientos. En la actualidad las poblaciones de esta especie en la península ibérica están dispersas y no conectadas en áreas termófilas presentes en Comunidad Valenciana y, principalmente, en Cataluña (Bertolero, 2015). Todas, salvo la existente en la sierra de L'Albera (Girona) (Bertolero et al., 2020), son fruto de diversos proyectos de reintroducción a lo largo de la costa mediterránea española (p. e. Bertolero et al., 2010; Vilalta & Monsalve, 2010) o

relacionadas con sueltas incontroladas (Soler & Martínez-Silvestre, 2014). Así pues, la especie ha experimentado un proceso de rarefacción y múltiples extinciones locales durante el Pleistoceno Superior, coincidiendo en gran medida con el Paleolítico medio (Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009). No está claro si la extinción del taxón es el resultado de los cambios climáticos (Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009), de elevadas presiones cinegéticas por parte de la población humana (Nabais & Zilhão, 2019) o por una sinergia de ambos.

Tabla 2. Lista faunística de pequeños mamíferos recuperados de los niveles pleistocénicos (SU Xb y V). Donde, 1 denota presencia y 0 ausencia. Datos obtenidos de Fagoaga et al. (2018; 2019b).

	Xb		V		
	F11	F 24			F 25
	S.3	S.9	S.8	S.7	-
Eulipotyphla					
<i>Erinaceus europaeus</i>	1	0	0	0	0
Soricidae indet.	0	1	1	1	0
<i>Sorex</i> sp.	1	0	0	1	0
<i>Crocidura</i> sp.	1	1	1	1	1
Talpidae indet.	1	0	0	0	0
<i>Talpa occidentalis</i>	0	1	0	1	0
Lagomorpha					
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1	1	1	1	1
Rodentia					
<i>Arvicola sapidus</i>	1	1	1	1	0
<i>Microtus agrestis</i>	1	0	0	0	0
<i>Microtus arvalis</i>	1	1	1	1	1
<i>Microtus cabreræ</i>	1	1	1	1	1
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	1	1	1	1	1
<i>Apodemus sylvaticus</i>	1	1	1	1	1
<i>Eliomys quercinus</i>	1	1	1	1	1
<i>Sciurus vulgaris</i>	0	1	0	1	0

Las asociaciones de pequeños mamíferos recuperadas en los niveles pleistocénicos de El Salt se resumen en la Tabla 2. Tanto la aplicación del método MER y la Técnica de Discriminación UDA-ODA a estas asociaciones apunta a unas condiciones más frías y húmedas que las existentes actualmente en la región. Además, se registra una evolución hacia unas condiciones ligeramente más frescas y secas desde las unidades más antiguas a los niveles más modernos. En cuanto a las condiciones paleoambientales, los bosques dominaban el paisaje, aunque se observa un incremento hacia un ambiente más abierto y árido para la parte superior de la SU V (Fagoaga et al. 2018; 2019a, b). La descripción del material herpetológico de estas SU y sus implicaciones paleoclimáticas y paleocológicas han sido publicadas en Marquina-Blasco et al. (2017; 2021a).

Fagoaga et al. (2021) describe los restos fósiles de pequeños vertebrados (anuros, escamosos, roedores y eulipotiflos) de las SU I-IV (Pleistoceno Superior-Holoceno). Esta muestra se compone de casi 310 restos e incluye un sapo (*Epidalea calamita*), un escíncido (*Chalcides* cf. *bedriagai*), un lacértido (Lacertidae indet.), dos serpientes (*Coronella* cf. *gironnica* y cf. *Coronella*

sp.), dos insectívoros (*Crocidura* sp. y *Sorex* sp.), un lagomorfo (*Oryctolagus cuniculus*) y siete taxones de roedores (*Arvicola sapidus*, *Microtus* sp., *Microtus arvalis*, *Microtus cabrerae*, *Microtus duodecimcostatus*, *Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*). Estas SUs, datadas como holocénicas, contienen materiales de cronología diversa (Paleolítico superior final, Epipaleolítico/Mesolítico y Neolítico Antiguo) en posición secundaria (Galván et al., 2014a, b). Esto unido a la contradicción biocronológica de la fauna de pequeños vertebrados recuperada (presencia de *M. arvalis*, extinguido en la región a finales del Pleistoceno Superior) denota que se produjo al menos un episodio de reelaboración de este depósito (Fagoaga et al., 2021). En este mismo trabajo se incluye una lista faunística de gasterópodos y bivalvos confeccionada por el Dr. Alberto Martínez-Ortiz (Universitat de València). En total se han identificado 22 taxones: *Oxyloma elegans*, *Ferussacia folliculus*, *Ceciloides acicula*, *Punctum pygmaeum*, *Oligolimax annularis*, *Vallonia costata*, *Chondrina* sp., *Rumina decollata*, *Xerocrassa subrogata*, *Cochlicella* sp., *Monacha cartusiana*, *Iberus alonensis* y *Pseudotachea splendida*.

Adicionalmente, Eastham (1988) cita la presencia los taxones de avifauna *Anas platyrhynchos*, Phasianidae indet., *Columba* sp. y *Pyrrhocorax* sp., en El Salt, sin indicar la SU de procedencia, señalando únicamente la adscripción del yacimiento a la cronocultura musteriense.

Columbretes

Las islas Columbretes son un pequeño archipiélago volcánico cercano a la costa continental (50 km) en el Mediterráneo occidental (Figura 24A). Este archipiélago constituye la parte emergida de la Provincia Volcánica del Golfo de Valencia (GVVP), constituida principalmente por volcanes submarinos, que se extiende 200 km en dirección NE-SW sobre la plataforma continental entre Tarragona y Valencia. Esta zona, situada entre el frente pirenaico y el sector de Alborán, ha estado sometida a un proceso de *rifting* desarrollado tras la etapa orogénica alpina del Oligoceno-Mioceno inferior (López Ruiz et al., 2002). Esto ha provocado un adelgazamiento de la corteza que se extiende hasta unos 50 km en tierra en el sector oriental de la cadena ibérica (Dañobeitia et al., 1992). Este contexto se contradice con la idea de que el Rift Rin-Ródano se extienda hacia el sur. Sin embargo, López Ruiz et al. (2002) proponen para esta zona un modelo geodinámico del vulcanismo del SE de Iberia con dos fases. Una primera sinorogénica (Oligoceno inferior-Mioceno) relacionada con la génesis de la Fosa de Valencia, y una segunda (Mioceno terminal-Cuaternario) relacionada con el funcionamiento de la Zona de Fractura Transmarroquí, Mediterránea Occidental y Europea (TMWMEFZ) que atraviesa el sector oriental de la península ibérica. Su origen ha sido datado, al menos, entre 0,3 y 0,8 My (Ancochea & Huertas, 2021). Sin embargo, las estructuras submarinas asociadas al campo volcánico pueden ser más jóvenes, con una antigüedad de unos 13.000 años (Muñoz et al., 2005).

Tradicionalmente, el archipiélago se divide en cuatro grupos de islas, de norte a sur: Illa Grossa, Ferrera, Foradada y El Carallot (Figura 24B). No obstante, como señalan Ancochea & Huertas (2020) y Huertas & Ancochea (2020) estos grupos no corresponden a un volcán en particular, y hay algunos islotes que pertenecen a un volcán diferente (por ejemplo, el grupo de Ferrera). Estos últimos autores proponen la existencia de dos alineaciones principales de volcanes: (i) una

de naturaleza fonolítica con una dirección N170°E y constituida por Ferrera, Bauzà, Espinosa y Valdés (Huertas & Ancochea, 2020), y (ii) otro de naturaleza básica en las que se incluye Illa Grossa e islotes adyacentes, y los islotes de Navarrete y Laja Navarrete, con dirección NE-SO (Ancochea & Huertas, 2020).

Illa Grossa (Figura 24C) correspondería a un afloramiento magmático más antiguo que los otros grupos de islas (Ancochea & Huertas, 2021). La isla Illa Grossa está constituida principalmente por rocas basanitas y fonolitas (Aparicio & García, 1995). La actual forma de anillo de Illa Grossa es el resultado de tres centros de emisión sucesivos (Ancochea & Huertas, 2020).

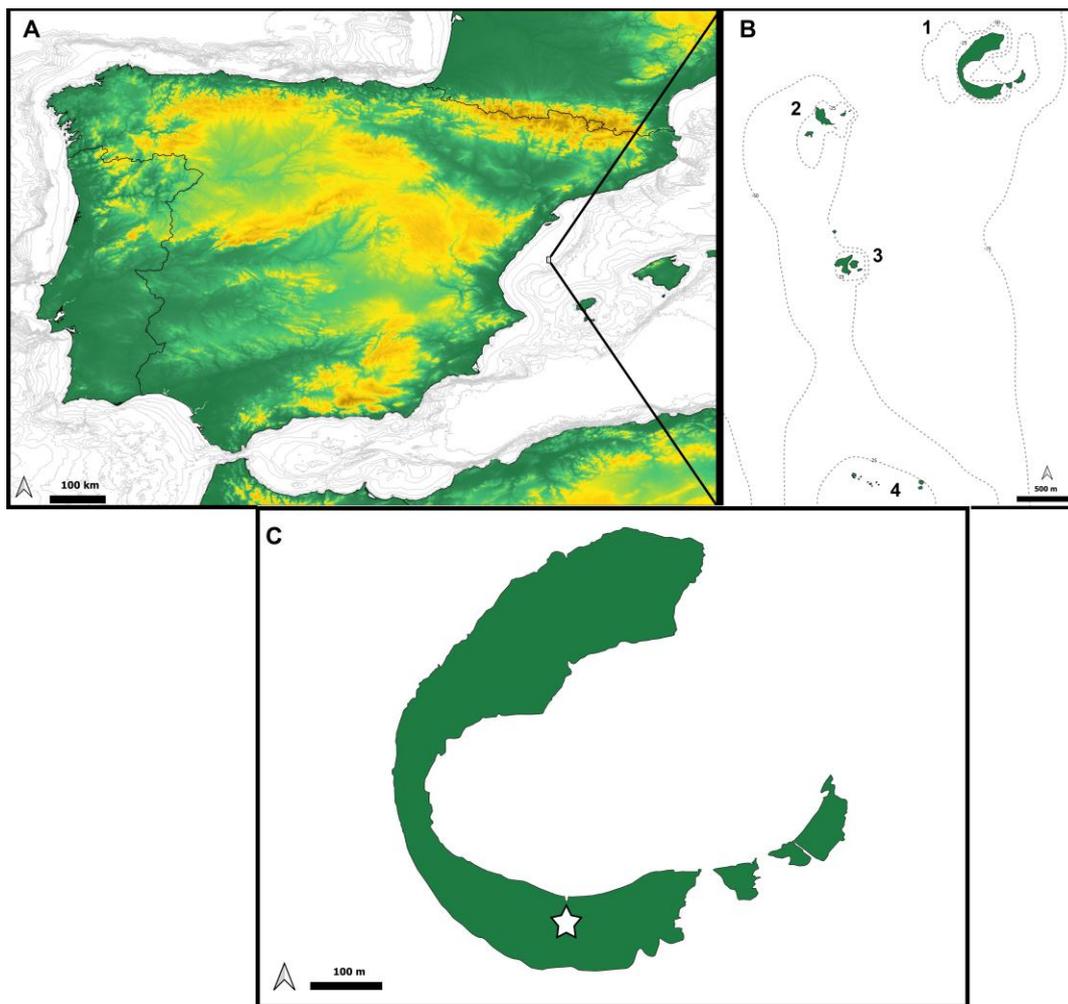


Figura 24. A) Ubicación de las Islas Columbretes en el Mediterráneo occidental. B) Ubicación de la isla Illa Grossa en el archipiélago. Grupo de islas: 1, grupo de Illa Grossa; 2, grupo de Ferrera; 3, grupo de Foradada; 4, grupo del Carallot. C) Localización del yacimiento paleontológico de Columbretes (COLT) en la Illa Grossa (estrella blanca).

Litología de Illa Grossa

Desde un punto de vista geológico, los únicos grupos de islas estudiados en detalle han sido el de Illa Grossa y el de Ferrera (Muñoz et al., 2005).

Litológicamente, Illa Grossa está constituida por piroclastos, cenizas y lapilli (Vidal Romaní et al., 1972). Únicamente, dos estudios, llevados a cabo por Hernández-Pacheco & Asensio Amor (1966) y por Vidal Romaní et al. (1972) han estudiado la serie de depósitos de piroclastos. En este sentido, Hernández-Pacheco & Asensio Amor (1966) diferencian dos series de piroclastos. Una inferior, caracterizada por la presencia de masas relativamente potentes y con una inclinación más marcada que en la serie superior. Ésta última, de naturaleza más variada, está formada por niveles de mucha menor potencia y mayoritariamente horizontales. Rematando esta segunda serie, se localiza un depósito eólico de naturaleza arenosa.

Dicho depósito está constituido por materiales de tonos pardos y gris oscuro, algo amarillentos en ocasiones, compuesto de material muy fino. La consistencia de estos materiales es escasa, de carácter uniforme, no cementado y de tacto harinoso. Se localizan únicamente en tres parajes: junto a las casernas de los guardas, zona de los aljibes y, en la zona meridional de la isla, en las áreas con poca pendiente alrededor del monumento de la Virgen en dirección a Puerto Tofiño. Los espesores que alcanzan estos depósitos son altamente variables. De esta forma en los alrededores de las casernas únicamente alcanzan entre 35 y 50 cm de potencia, en el paraje de los aljibes son ligeramente más profundos (0,60-1 m) y, finalmente, los depósitos localizados en las inmediaciones del monumento de la Virgen llegan a alcanzar 1,25 m (Hernández-Pacheco & Asensio Amor, 1966). Fuera del enclave de Illa Grossa no existen depósitos de esta naturaleza, salvo la presencia de ejemplos de escasa entidad en Ferrera (Boira & Carretero, 1991).

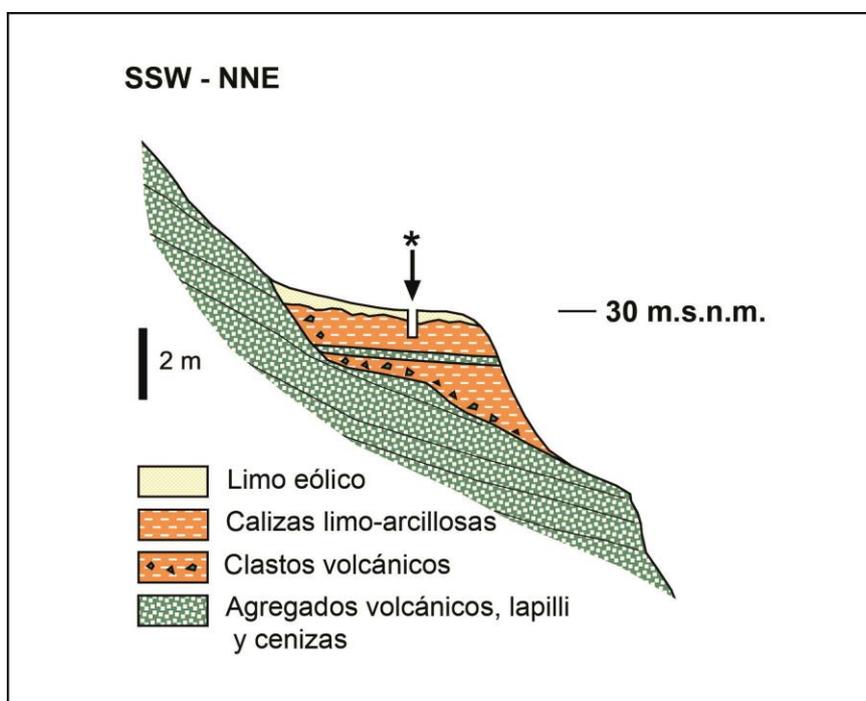


Figura 25. Litoestratigrafía de la terraza sedimentaria y emplazamiento de la muestra estudiada (asterisco). Modificado de la figura realizada por el Dr. Carlos de Santisteban (Universitat de València).

El estudio granulométrico llevado a cabo por Hernández-Pacheco & Asensio Amor (1966) muestra que la fracción dominante de estos depósitos es la arena muy fina. La distribución granulométrica triangular coincide con la considerada como loess o arenas de cobertura (Hernández-Pacheco & Asensio Amor, 1966). Dentro de la matriz de estas arenas abundan los restos de gasterópodos terrestres, aves y mandíbulas de conejos (Hernández-Pacheco & Asensio Amor, 1966; Vidal Romaní et al., 1972).

Los restos paleontológicos estudiados en este trabajo proceden de esta terraza, situada a 30 metros de altura en el sector sur del interior del cráter que forma el Puerto Tofiño. La muestra se ha extraído hasta una profundidad de 95 centímetros (Figura 25).

Historia de las excavaciones

En 2005, y a iniciativa de la Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana, se iniciaron los trabajos de prospección paleontológica de Illa Grossa con el objeto de localizar restos de microfauna y de polen que permitieran caracterizar ambientalmente las comunidades biológicas (especialmente vegetales) de la isla, anteriores al asentamiento humano. Resultado de esta prospección fue la localización de un nivel fosilífero en los depósitos loess/arenas de cobertura en la parte sur de Illa Grossa con indicios de hueso y restos de gasterópodos al que se le denominó Columbretes (COLT). De este yacimiento se extrajo un total de 40 kilos de sedimento, de los cuales, una pequeña parte se utilizó para la extracción de polen fósil, y el resto del material fue procesado en el laboratorio del Departament de Geologia (Fac. Biologia-UV). De esta última fracción se extrajeron numerosos restos de fauna vertebrada e invertebrada.

En septiembre de 2014 se efectuó una nueva prospección en el área donde se localizó el yacimiento COLT, extrayéndose una nueva muestra a la que se denominó Columbretes 1 (COLT-1). El nuevo material extraído es claramente menos rico que COLT, lo que denota la complejidad que tiene el muestreo en este tipo de materiales tan heterogéneos.

Registro arqueológico

Dada la estratégica situación de las islas Columbretes en el Mediterráneo occidental, entre la desembocadura del Ebro y la isla de Ibiza, este archipiélago ha formado parte de las rutas comerciales marítimas desde la antigüedad. En este sentido son numerosos los hallazgos que la arqueología submarina ha realizado desde la década de los setenta del pasado siglo en Columbretes y áreas cercanas. El registro más antiguo de presencia humana consiste en la parte superior de un ánfora ibérica datada entre los siglos III y IV a.C. recuperada a los pies de la Escala de Rosi, probablemente originaria de Layetania, territorio localizado entre los ríos Llobregat y Tordera, en la actual provincia de Barcelona. Parece ser que entre los siglos I y II d.C. Columbretes pierde protagonismo en las rutas comerciales, pues los restos hallados con esa cronología se limitan a un asa de ánfora recuperada en el interior de Puerto Tofiño (este de Illa Grossa). Así pues, parece ser que con mayor o menor importancia en función de la realidad sociopolítica de la península ibérica, la zona de las islas Columbretes ha sido punto de referencia o de abrigo para las embarcaciones que realizaban las antiguas rutas comerciales. Entre los

restos que la arqueología submarina ha recuperado en los diferentes yacimientos de Columbretes, también se han localizado cerámicas de época islámica y posterior (Fernández Izquierdo, 2013).

Parece ser que fue común el hallazgo de restos humanos en la isla (Salvator, 1895), posiblemente relacionados con los piratas y corsarios que buscaban refugios en este archipiélago y/o de aquellas personas que escaparon a Illa Grossa durante episodios de eventos epidemiológicos (Fernández Izquierdo, 1995). Esta autora describe un enterramiento humano en un pequeño abrigo rocoso de esta isla de un varón de 40/50 años que falleció a causa de un fuerte traumatismo entre los siglos XVII-XVIII.

Registro paleobotánico

Durante la campaña de 2005 se tomaron tres muestras para su posterior estudio palinológico. Estos resultados, poco concluyentes, son reflejados en el informe inédito de Expósito & Burjachs (2007). Estas muestras, bautizadas por estos autores como “Mostra X”, provienen de diferentes enclaves de la isla. Las dos primeras fueron obtenidas de materiales alterados en dos fisuras diferentes, “Mostra 1” provenía de la cima de la isla y “Mostra 2” del interior de una diaclasa rellena de bentonita. La última de las muestras, “Mostra 3” proviene de los depósitos de loess/arenas de cobertura localizados al norte del monumento de la Virgen, coincidentes con el yacimiento COLT. Las comunidades vegetales recuperadas son marcadamente distintas en “Mostra 1” y “Mostra 3”; puesto que en la primera se ha reportado la presencia de cereales mientras que en la segunda no. En base a ello, Expósito & Burjachs (2007) proponen para “Mostra 1” una cronología holocénica, posiblemente sub-actual. A este respecto, “Mostra 3” parece haberse acumulado durante un momento templado, por la presencia de especies termófilas y ausencia de taxones típicos del Plioceno. Respecto a “Mostra 2” los escasos restos de polen recuperados no permiten establecer ningún tipo de interpretación ambiental ni cronológico (Expósito & Burjachs, 2007). Los taxones botánicos determinados en el estudio han sido: *Pinus* spp., Cupressaceae, *Quercus ilex-coccifera*, *Erica* spp., *Ephedra* tipo *fragilis*, Poaceae, *Cerealia*-tipus, Asteraceae tubuliferae, Asteraceae luguliflorae, *Artemisia* sp. L., Apiaceae, Chenopodiaceae y Cyperaceae.

Registro paleofaunístico

COLT ha proporcionado un rico conjunto fósil de gasterópodos y vertebrados (peces, reptiles, aves y mamíferos).

Los restos de gasterópodos recuperados en el COLT son actualmente objeto de estudio. Un examen preliminar de los mismos ha arrojado restos de las familias de caracoles terrestres Ferussaciidae, Geomitridae, Helicidae, Lauriidae, Pomatiidae, Punctidae y Vertiginidae. También hay fósiles de gasterópodos marinos perteneciente a la familia Littorinidae (Martínez-Ortí, com. pers.).

Entre los vertebrados, Ferrón et al. (2015) describen la presencia de dentículos dérmicos de *Raja clavata* o de un taxón muy cercano. Los demás fósiles de vertebrados (reptiles, mamíferos y aves) son objeto de una publicación en preparación sobre la paleoecología de esta comunidad. Los restos de avifauna presentan un pobre estado de conservación, aún así, se ha podido establecer la presencia de, al menos, seis taxones, dos de aves marinas de pequeño tamaño y cuatro de paserinos (Sánchez Marco, com. pers.). Respecto a los mamíferos se han recuperado ocho dientes pertenecientes a un único taxón, *Mus cf. musculus* (Fagoaga, com. pers.). Aunque estos últimos restos no son objeto de la presente tesis, las implicaciones biocronológicas y su posible uso como *proxy* de presencia humana serán comentadas de forma somera.

Respecto a COLT-1, los escasos restos de reptiles recuperados presentan un estado altamente fragmentario por lo que su valor taxonómico es bajo. Ruiz-Sánchez et al. (2019) reportan la presencia de Lacertilia indet., Lacertidae indet. y Viperidae indet.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Paleontología sistemática

CLASE Amphibia Linnaeus 1758

SUBCLASE Lissamphibia Haeckel 1866

ORDEN Anura Duméril 1806

FAMILIA Alytidae Fitzinger 1843

GÉNERO *Alytes* Wagler 1830

***Alytes obstetricans* sensu lato (Laurenti 1768)**

Material examinado

El Salt:

1 escamoso derecho: ST-F25-139; 1 maxila izquierda: ST-F25-97; 1 vértebra: ST-F25-127; 1 escápula izquierda: ST-F25-122; 1 tibiofíbula: ST-F25-118; 1 ilion izquierdo: ST-F24-1243; 2 iliones derechos: 1270 y 1290; 1 urostilo: ST-F24-396; 5 húmeros izquierdos: ST-F11-200, ST-F24-255, 1234, 1246 y 1256; 1 3 húmero derecho: ST-F11-233, ST-F24-1269 y 1282; 1 radio-ulnas izquierdos: ST-F24-1261 y 6 radio-ulnas derechas: ST-F24-391, 1271, 1281, 1291 y ST-F25-123.

Descripción

ST-F25-139 es un escamoso derecho (Figura 26A). Tiene forma de T y lleva una rama descendente larga con dos ramas transversales cortas. Las ramas transversales anterior y posterior tienen una longitud similar. En vista medial, la rama descendente muestra una cresta interna bien desarrollada.

El maxilar está parcialmente roto, conservándose únicamente la parte posterior del hueso (Figura 26B). En vista labial, el espécimen no muestra ninguna ornamentación dérmica. El *margo orbitalis* y el *margo inferior* se proyectan ligeramente en dirección ventral. En vista lingual, la lámina horizontal es recta. Los dientes están rotos. El proceso palatino y el proceso zigomático están erosionados. El proceso posterior es bajo y se proyecta oblicuamente en dirección caudal.

La vértebra es opistocélica y más ancha que larga. En vista dorsal, la cresta neural es baja y recorre todo el arco neural (Figura 26C). Esta termina sobrepasando ligeramente los límites de los procesos postzigapofisarios. La prezigapofisis es corta y se proyecta medialmente. Hay un par de procesos transversos (apófisis) que se proyectan posterolateralmente. En vista lateral, estos procesos muestran una sección aplanada dorsoventralmente. El borde ventral del centro es cóncavo. En vista anterior (Figura 26D), el cóndilo es redondeado, mientras que, en vista posterior (Figura 26E), el cóndilo es aplanado dorsoventralmente.



Figura 26. *Alytes obstetricans* s. l. A) escamoso derecho, El Salt, ST-V25-139 en vista dorsal. B) maxilar izquierdo, El Salt, ST-V25-97, en vista lingual. C, D y E) vértebra troncal, El Salt, ST-V25-127, en vista dorsal (C), posterior (D) y anterior (E). F) escápula izquierda, El Salt, ST-V25-122, en vista dorsolateral. G y H) húmeros izquierdos, El Salt, ST-F11-200 (G) y ST-V24-1256 (H), ambos en vista ventral. I) radio-ulna derecha,

El Salt, ST-V24-1281, en vista ventral. J y K) urostilo, El Salt, ST-V24-396, en vista anterior (J) y dorsal (K). L) ilion derecho, El Salt, ST-V24-1270, en vista lateral. I) tibiofibula, ST-V25-118, en vista ventral. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2017, 2021). Donde: ALP, ángulo lateral preacetabular. Escala: 1 mm, en excepto en el caso de A que es de 0,5 mm.

La escápula es ligeramente más larga que ancha y presenta un aspecto robusto (Figura 26F). El borde anterior del hueso es cóncavo, con una cresta anterior bien definida, aunque está parcialmente erosionada parece ser corta. La apófisis glenoidea está bien diferenciada del hueso, siendo corto y robusto. No se aprecia la existencia de la fosa supraglenoidea. Por desgracia, la apófisis acromial está rota.

Los húmeros (Figura 26 G y H) tienen una diáfisis curvada en vista ventral. Además de la cresta ventral, existe una cresta paraventral corta. El cóndilo está desplazado hacia el lado radial. El cóndilo y ambos epicóndilos son robustos y bien desarrollados.

En Anuros el radio y la ulna se encuentran fusionados, formando así el radio-ulna (Figura 26I). Los restos recuperados son cortos con una marcada constricción (*collum antibrachii*, sensu Sanchiz, 1977a) por debajo del olecranon (extremo proximal), por lo que ambos extremos son más anchos, especialmente el distal. El olecranon es cóncavo, dibujando un ángulo de aproximadamente 110°. Cerca de este hay un foramen grande y bien definido. El surco longitudinal (que muestra la fusión entre la ulna y el radio) alcanza un tercio de la longitud total del hueso. En vista lateral, el radio tiene una forma elíptica, mientras que la ulna es redondeada. Estos huesos sólo son atribuibles a nivel genérico (Bailon, 1999).

El único urostilo conservado (ST-F24-396) presenta un par de cotilos anteriores redondeados y aplanados dorsoventralmente (Figura 26J). Además, este hueso muestra un par de procesos transversales que, aunque están rotos parecen ser cortos, anchos y proyectarse lateroposteriormente (Figura 26K). En vista dorsal, la cresta dorsal está ausente y no se aprecia ningún surco central.

Los iliones recuperados no muestran la presencia de cresta dorsal (Figura 26L). El tubérculo superior es bajo, con un límite dorsal convexo y romo. El proceso isquiático parece ser largo, aunque su extremo distal está roto. El proceso púbico no está bien definido y es subtriangular. El acetábulo tiene forma de gota. La fosa preacetabular está bien definida. Este espécimen muestra un ángulo lateral preacetabular (ALP), formado por el borde anterior del proceso púbico y el borde ventral anterior del proceso cilíndrico, mayor de 90°. En la vista posterior, el hueso está bastante erosionado y no puede observarse la presencia o no de tubérculo interiliaco, pero sí se aprecia ligeramente la presencia de un surco interiliaco (*sensu* Bailon, 1999).

La única tibiofibula recuperada está mal conservada, con ambos extremos del hueso roto (Figura 26M). En general, la pieza presenta un aspecto grácil. En mitad de la diáfisis hay un gran *foramen nutritium*.

Discusión

La morfología general de los restos descritos anteriormente son consistentes con una atribución al género *Alytes* (vértebra opistocélica con una cresta neural baja; escápula robusta con una cresta anterior corta; húmero con una diáfisis curvada, cresta paraventral corta, cóndilo desplazado hacia el lado radial y robusto y bien desarrollado, como se ve en los epicóndilos; radio-ulna corta y robusta, ilion sin cresta dorsal, presencia de un tubérculo superior bien definido, proceso isquiático largo y bien definido y presencia de un surco interiliaco, y, finalmente, urostilo con dos cóndilos y un par de procesos transversales y sin cresta dorsal ni surco central) (Felix & Montori, 1986; Bailon, 1999). En la actualidad, el género *Alytes* está representado por seis especies, con cuatro de ellas presentes en la península ibérica: *A. obstetricans*, ampliamente distribuida en Europa occidental, *Alytes cisternasii*, endémica del centro y suroeste de la península ibérica, *A. dickilleni*, endémica del sureste de la península ibérica (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008), y la reciente elevación a rango específico de *Alytes almogavarii* presente en el noreste de España y sur de Francia (Speybroeck et al., 2020). Taxón, este último, cuyas poblaciones se encontraban bajo la denominación de *A. obstetricans*. A nivel osteológico, las diferencias de *A. almogavarii* con el resto de taxones son sutiles y únicamente han sido estudiados a nivel de huesos craneales (Martínez-Solano et al., 2004). Respecto al material estudiado en la presente tesis, el único hueso craneal de sapo partero recuperado en El Salt, un escamoso, no presenta un alto valor taxonómico para distinguir las especies. Antes de la creación de la especie *A. almogavarii*, para las especies *A. obstetricans*, *A. cisternasii* y *A. dickilleni* la diferenciación se basaba en la robustez de los huesos apendiculares, relacionada con su diferente modo de vida (Sanchiz, 1984). En *A. dickilleni* el húmero es más alargado y gracil que en *A. obstetricans* y *A. cisternasii* (Sanchiz, 1984). En *A. cisternasii* la región distal del humero (el conjunto de epicóndilos y cóndilo) es más ancha, mostrando una curvatura más pronunciada de la diáfisis que en *A. obstetricans* (Sanchiz, 1977a). Dado que se desconocen trabajos que comparen los húmeros de *A. almogavarii* con el resto de especies se propone la adscripción de los restos a la definición de *A. obstetricans* en sentido clásico, incluyendo las poblaciones del noreste peninsular en este taxón. Además, las radio-ulnas recuperadas en El Salt muestran la morfología típica de este último taxón (fig. 10 en Bastir et al., 2014).

Ecología actual

Alytes obstetricans sensu lato es un taxón ampliamente distribuido por Europa occidental. En la península ibérica, la especie abunda especialmente en su tercio norte (Bosch, 2002). El sapo partero común habita en una gran variedad de hábitats, independientemente del tipo de suelos, estando su presencia directamente relacionada con la existencia de masas de agua permanentes (Bosch, 2002; Jiménez et al., 2002; Gonçalves, 2008). En la península ibérica, *A. obstetricans* ocupa áreas con alta pluviosidad, excepto en la región oriental (Cataluña, Comunidad Valenciana y Región de Murcia) donde está presente en áreas de montaña o en zonas con sustrato impermeable. La subespecie presente en la región de estudio, *Alytes obstetricans pertinax*, ocupa zonas abiertas, semiáridas y generalmente deforestadas, donde busca microhábitats húmedos (barrancos, arroyos, albercas y otros) (García-París & Martínez-Solano, 2001). En el caso concreto del Parque Natural Carrascal de la Font Roja (Alcoi, Alicante), espacio protegido muy cercano a los yacimientos de El Salt y Abric del Pastor, *A. o.*

pertinax hace uso de todo tipo de cuerpos de agua para completar su ciclo reproductor, siendo el único factor limitante aquellos de naturaleza temporal que no presenten un hidroperiodo lo suficientemente largo para permitir que las larvas finalicen su desarrollo (Gilabert et al., 2017).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Como la mayoría de taxones herpetológicos ibérico, *Alytes obstetricans* es una especie que muestra una amplia distribución altitudinal (Pleguezuelos & Villafranca, 1997). Las máximas cotas alcanzadas por la especie se registran en Pirineos. Bosch (2002) cita 2.400 msnm como el máximo registro en este sistema montañoso. No obstante en la vertiente francesa parece alcanzar cotas superiores, siendo la cita reportada por Vences et al. (2003) en el Col de Cambères (Parque Nacional de los Pirineos, Francia) el récord altitudinal para la especie (2.516 msnm). En el resto de sistemas montañosos de la península ibérica, los registros presentes en la bibliografía aportan límites altitudinales inferiores. Paradójicamente en ciertos sistemas la especie alcanza cotas elevadas, como en el caso del sistema Ibérico con 2.200 msnm (Meijide et al., 1994) y el sistema Central, 2.300 msnm, (Morales et al., 2002), mientras que en otras áreas se han reportado cotas máximas más modestas. Este es el caso de los sistemas del norte/noroeste ibérico: macizo Galaico-Leonés, 1.500 msnm (Bas López, 1984), y cordillera Cantábrica (Puente Montiel, 2013). Se desconoce el motivo por el que no se han registrado mayores altitudes en ambos sistemas, posiblemente estas diferencias se deban más a una falta de prospección que por una ausencia real de hábitat propicio para la especie.

FAMILIA Pelodytidae Bonaparte, 1850

GÉNERO *Pelodytes* Bonaparte, 1838

***Pelodytes* sp.**

Material examinado

Abric del Pastor: 1 húmero derecho: AP-IVd-x-215.

El Salt: 1 húmero derecho: ST-F24-1302.

Descripción

Los dos restos recuperados atribuidos al taxón solo conservan el extremo distal de dos húmeros derechos (Figura 27). La diáfisis es recta y no presenta cresta paraventral porque falta la parte del hueso donde se encuentra. La presencia de una cresta medial denota que los restos pertenecían a un espécimen macho. El cóndilo está situado ligeramente hacia fuera en relación con el eje diafisario. La fosa cubital ventral está abierta lateralmente. El cóndilo es redondeado. El epicóndilo ulnar está bien desarrollado, mientras que el epicóndilo radial está roto. La cresta lateral está poco desarrollada.

Discusión

Los restos presentan rasgos típicos del género *Pelodytes* (diáfisis recta, cóndilo ligeramente desplazado hacia el exterior y fosa cubital ventral lateralmente abierta) (Bailon, 1999). *Pelodytes* es el único género existente de Pelodytidae. Este género muestra un área de distribución discontinua. Tres de las cuatro especies reconocidas se encuentran en el suroeste de Europa (la cuarta, *Pelodytes caucasicus*, habita en la región del Cáucaso). Así, *Pelodytes punctatus* se distribuye en Francia, el noroeste de Italia y centro y este de España; *Pelodytes ibericus* habita en el sur de la península ibérica, y *Pelodytes atlanticus* se restringe al centro-este de Portugal (Díaz-Rodríguez et al., 2017). Estos autores propusieron la existencia de una quinta especie, *Pelodytes hespericus*, distribuido en el centro y este de la península ibérica. No obstante, la validez taxonómica de este taxón está en entredicho y Speybroeck et al. (2020), en su reciente actualización de la taxonomía de la herpetofauna europea, consideran a este último como una subespecie de *P. punctatus*.

El uso del húmero para la atribución específica dentro de los sapillos moteados ibéricos sigue siendo delicado y se basa en

su relativa robustez (Sanchiz et al., 2002). En este sentido, *P. punctatus* parece poseer el húmero más robusto. Sin embargo, la reciente descripción de *P. atlanticus* no permite distinguir entre las especies ibéricas, dado que no se ha estudiado la diferenciación osteológica entre ellas.

Ecología actual

Las tres especies ibéricas de *Pelodytes* muestran unas preferencias ecológicas similares. Todas ellas son especies generalistas con una marcada preferencia por los hábitats abiertos. Los sapillos moteados ibéricos seleccionan, para su reproducción, una amplia diversidad de tipos de masas de agua (Barbadillo, 2002a, b; Reques, 2014; Escoriza, 2017a, b, c). El uso de cuevas y cavidades kársticas para alimentarse, para evitar a los depredadores o para la termorregulación ha sido reportado al menos para *Pelodytes punctatus* (Thomas & Triolet, 1994), *Pelodytes atlanticus* (Crespo, 1971) y *Pelodytes ibericus* (Montori & Martínez-Silvestre, 2015). *Pelodytes ibericus* es indiferente al tipo de sustrato, a diferencia del resto de especies ibéricas del género que prefieren los suelos calizos (Barbadillo, 2002a, b). En la actualidad, la zona de estudio está ocupada por *Pelodytes punctatus hespericus* (Díaz-Rodríguez et al., 2017). En el Parque Natural Carrascal de la Font Roja la especie se reproduce en masas de agua de carácter temporal (Gilbert et al., 2017).

Distribución altitudinal en la península ibérica



Figura 27. *Pelodytes* sp.: húmero derecho, Abric del Pastor, AP-IVd-x-215, en vista ventral. Escala: 1mm.

Dada la atribución genérica de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

FAMILIA Bufonidae Gray, 1825

GÉNERO *Bufo* Laurenti, 1768

Bufo bufo sensu lato (Linnaeus, 1758)

Material examinado

El Salt: 3 húmeros derecho (hembra): ST-F11-201, STF11-202 y ST-F11-247; 2 húmeros izquierdo (machos): ST-F11-203 y 204.



Descripción

El húmero tiene una diáfisis que es recta en vista ventral y carece de cresta paraventral (Figura 28). El cóndilo está ligeramente desplazado hacia el exterior con respecto al eje diafisario. Los epicóndilos están poco desarrollados. La diáfisis presenta un aspecto robusto. La cresta medial (o cresta ulnar) es corta y transversal.

Discusión

La región distal del húmero es más ancha en *Epidalea calamita* que en *Bufo bufo*, con una forma redondeada del cóndilo en el primero, mientras que es oval en el segundo. La morfología general de los

Figura 28. *Bufo bufo* s.l.: húmero derecho, El Salt, ST-F11-247, en vista ventral. Escala: 1mm.

húmeros recuperados en El Salt es consistente con *Bufo bufo* s.l.

Recientemente, las poblaciones de sapo común del norte de África, la península ibérica y el suroeste de Francia han sido consideradas como una especie diferente: *Bufo spinosus* (Recuero et al., 2012). Sin embargo, la diferencia osteológica entre ambos taxones aún no ha sido establecida. Por esta razón, los restos descritos se incluyen en el grupo de especies de *B. bufo*, en el cual se incluyen todas las poblaciones del Paleártico occidental tradicionalmente conocidas como sapo común (Inger, 1972).

Los bufónidos muestran un notable dimorfismo sexual en el húmero. En las hembras, la diáfisis es más encorvada que en los machos, mientras que en estos últimos la cresta medial está más desarrollada (Borja Sanchiz 1977a, b; Bailon 1999). Así, en base a este rasgo, junto a la presencia de cresta medial, se ha determinado que los húmeros ST-F11-203 y 204 pertenecieron a individuos machos.

Ecología actual

Las especies incluidas en el grupo *Bufo bufo* ocupan una gran variedad de hábitats en el norte de África, en toda Europa y en el oeste de Asia (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008). El único factor limitante para su distribución parece ser la ausencia de masas de agua tranquilas o de baja energía, profundas y con vegetación, preferentemente permanentes (Lizana, 1997).

A lo largo de la amplia distribución de la especie ibérica, *Bufo spinosus*, muestra una marcada preferencia en el uso de hábitats, reflejo de su gran capacidad de adaptación (Ortiz Santalieu, 2014). A pequeña escala la especie tiende a ocupar áreas con cierta estabilidad climática interanual en el sur peninsular (Romero & Real, 1996). Se trata de un taxón marcadamente terrestre cuyos individuos únicamente acuden a los puntos de agua para completar su ciclo reproductor (Jiménez et al., 2002). A nivel local, en el Parque Natural Carrascal de la Font Roja, únicamente se reproduce en puntos de agua permanentes (Gilabert et al., 2017).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Bufo spinosus está presente en todos los sistemas montañosos de la región. Las mayores altitudes registradas han sido reportadas tanto en Pirineos como en el sistema Bético, con, en ambos casos, 2.600 msnm (Falcón Martín, 1982; Fernández-Cardenete et al., 2000). En la sierra de Gredos, *B. spinosus* alcanza los 2.200 msnm, aunque en otras sierras del sistema central la altitud máxima conocida es inferior, como por ejemplo en Serra da Estrela con 1.870 msnm (Loureiro et al., 2008) o en Guadarrama donde alcanza los 2.100 msnm (Morales et al., 2002). En el resto de sistemas montañosos la especie no parece sobrepasar los 2.000 msnm. Así en el macizo Galaico-Leonés *B. spinosus* ha sido registrado a 1.800 msnm (Bas López, 1984) y en el sistema ibérico los 1.750 msnm (González-Fernández, 2011). En el resto de sistemas las altitudes máximas conocidas son más modestas, posiblemente por falta de estudios sobre la comunidad de anfibios en esas localizaciones. Así, en el caso de la cordillera Cantábrica Puente Montiel (2013) lo cita desde el nivel del mar hasta los 1.670 msnm. En los Montes de Toledo Hernández-Sastre & Ayllón (2007) reportan la presencia de la especie hasta los 1.120 msnm y Ayllón et al. (2003) reportan una altitud máxima para *B. spinosus* en Sierra Morena de 1.107 msnm.

GÉNERO *Epidalea* Cope, 1864

***Epidalea calamita* (Laurenti, 1768)**

Material examinado

El Salt: 29 vértebras: ST-F11-208, ST-F24-1177, 1187, 1227, 1233, 1248, 1250, 1255, 1263, 1273, 1274, 1284, 1293, ST-F25-117, 126, 128, 129, 130, 131, 133 y 134; 1 vértebra sacra: ST-F24-61 y 1245; 1 centro vertebral: ST-F25-132; 2 urostilos: ST-F25-100 y 101; 2 escápulas derechas: ST-F11-206 y ST-F25-119; 4 escápulas izquierdas: ST-F11-207, ST-F24-1289, 1297 y ST-F25-125; 1 húmero: ST-F25-143; 3 húmeros izquierdos: ST-F24-392, 1298 y ST-F25-120; 10 húmeros derechos: ST-F24-133, 1226, 1228, 1232, 1241, 1244, 1247, 1277 y 1298; 8 radio-ulnas izquierdas: ST-F24-83, 1249, 1259, 1264, 1272 y ST-F25-121; 2 radio-ulnas derechas: ST-

F24-1188 y 1285; 6 iliones izquierdos: ST-F11-205, ST-F24-389, 390, 1239, 1253 y 1266; 6 iliones derechos: ST-F24-388, 1229, 1238, 1242, ST-F25-135 y 142; 3 fémures: ST-F24-394, 1287 y 1288; 6 tibiofíbulas: ST-F24-1230, 1231, 1283, ST-F25-138 y 141.

Descripción

Las vértebras son procélicas y más anchas que largas. En vista dorsal, el arco neural es corto y presenta una cresta neural bien definida que recorre toda su longitud. Las prezigapófisis son grandes y se proyectan hacia delante. De cada lado de la vértebra se proyectan un par de procesos transversos (apófisis), cuya dirección y forma dependen de la posición en la columna vertebral. Así, siguiendo a Bailon (1999), la segunda vértebra muestra un par de procesos transversos anchos que se proyectan en dirección anterior (como se ve en ST-F24-133), en la tercera se proyectan ventralmente (ST-F25-126, ST-F25-128, ST-F25-131 y ST-F25-132) y en la cuarta se proyectan posteriormente (ST-F25-129); por último, estos procesos son más estrechos y menos desarrollados en las vértebras posteriores, como puede observarse en ST-F24-1177, ST-F24-1187, ST-F24-1273, ST-F24-1274, ST-F24-1284, ST-F24-1293, ST-F24-1292, ST-F25-1291, ST-F25-130 y ST-F25-134. En las vistas anterior y posterior, el cotilo y el cóndilo están aplanados dorso-ventralmente. Las paredes del canal neural son anchas y cortas.

La vértebra sacra presenta un cotilo anterior y dos cóndilos posteriores. En vista dorsal, las prezigapófisis están bien definidas y se proyectan dorsolateralmente (Figura 29A). El arco neural presenta una cresta neural que está bifurcada posteriormente. Las apófisis transversas (sacras) están extendidas anteroposteriormente y en la base de estas hay una fosa dorsal abierta lateral y posteriormente. En las vistas anterior y posterior, el cotilo y los cóndilos están comprimidos dorso-lateralmente. Los cóndilos están en contacto en la región medial y parcialmente fusionados (Figura 29B).

La escápula es alargada dorsoventralmente, con un borde anterior sinuoso y una apófisis glenoidea fuerte y claramente separada del resto del hueso (Figura 29C). La apófisis acromial está bien definida, con bordes rectos. La fosa supraglenoidea está presente (Figura 29D y E).

Los húmeros tienen una diáfisis ligeramente curvada en vista ventral y sin cresta paraventral (Figura 29F). El cóndilo es redondeado y está situado ligeramente hacia fuera en relación con el eje diafisario. Los epicóndilos están relativamente poco desarrollados. La diáfisis es robusta. Algunos ejemplares (ST-F24-851, 1226 y 1228) muestran una cresta medial corta y bien desarrollada. Este rasgo es típico de ejemplares machos (Bailon, 1999).

Los urostilos son elementos relativamente bien conservados. Presentan dos cotilos aplanados dorso-ventralmente, que se articulan con la vértebra sacra. Los urostilos no llevan ningún proceso transversal. En vista dorsal, los fósiles muestran una cresta neural bien definida en su extremo proximal. En vista lateral, los urostilos muestran un par de forámenes grandes. En vista anterior, la cresta neural es triangular y los cotilos están parcialmente fusionados en la región medial (Figura 29G).



Figura 29. *Epidalea calamita*. A y B) vértebra sacra, El Salt, ST-V24-61, en vista dorsal (A) y posterior (B). C, D y E) Escápula izquierda, El Salt, ST-V25-125, en vistas ventral (C) y lateral (D y E). F) Húmero izquierdo, El Salt, ST-V24-1298, en vista ventral. G) Urostyle, El Salt, ST-V25-101, en vista anterior. H) Ilion izquierdo, El Salt, ST-F11-205, en vista lateral. I) radio-ulna derecha, El Salt, ST-V25-121, en vista ventral. La flecha blanca indica la presencia de la cresta calamita. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2017, 2021a). Escala: 1mm.

El ilion no tiene cresta dorsal (Figura 29H). El tubérculo superior es bajo, con un límite dorsal unilobulado y puntiagudo y se localiza sobre el acetábulo. Este espécimen muestra un ángulo lateral preacetabular (ALP) que supera ligeramente los 90°. El ilion muestra una cresta calamita sensu Sanchiz (1977a, b) (una excrescencia lateroventral) en vista lateral interna. El proceso isquiático y el púbico son cortos.

Los especímenes ST-F24-1188, ST-F24-1272, ST-F24-83 y ST-F25-121 son radio-ulnas casi completas, en las que sólo faltan los extremos distales (Figura 29I). El extremo proximal (olecranon) es cóncavo, dibujando un ángulo mayor de 135°. El foramen nutritium es grande y bien desarrollado. En vista lateral (distal del hueso), el radio es redondeado y más ancho que la ulna.

El fémur es un hueso largo con forma sigmoidal. La cresta femoral es larga, bien definida y simple.

Discusión

La morfología general de la vértebra sacra (cresta neural bifurcada posteriormente, procesos transversos expandidos anteroposteriormente, la presencia de una fosa dorsal abierta en la base de las apófisis y cóndilos parcialmente fusionados en la región medial), del ilion (ausencia de una cresta dorsal, tubérculo superior unilobulado con un borde puntiagudo y presencia de cresta calamita) y la escápula (presencia de fosa supraglenoidea y bordes rectos del proceso acromial) son consistentes con una atribución taxonómica a *Epidalea calamita* (Felix & Montori, 1986; Bailon, 1999).

Ecología actual

Epidalea calamita es una especie paleártica con una enorme plasticidad ecológica, distribuida desde la península ibérica hasta Bielorrusia y Ucrania occidental (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008). En la península ibérica, el sapo corredor está ampliamente distribuido, excepto en amplias zonas de la cornisa Cantábrica (Pleguezuelos et al., 2002). Es una especie muy adaptable que ocupa un amplio gradiente de precipitaciones, desde zonas áridas, es decir, el sureste ibérico y la cuenca del Ebro (<300 mm), hasta regiones con altas precipitaciones, como Galicia (> 1500 mm) (Reques & Tejedo, 2002). *E. calamita* ocupa una amplia gama de hábitats, independientemente del grado de alteración humana del medio. *E. calamita* prefiere zonas abiertas con una fuerte insolación. De este modo, *E. calamita* soporta las altas temperaturas mejor que las especies de anuros simpátricos (Gómez-Mestre, 2014). El sapo corredor es una especie pionera que es capaz de colonizar biotopos inestables. Su estrategia de reproducción está muy influenciada por la latitud de la zona. Mientras que en el norte de Europa la especie muestra un comportamiento reproductivo prolongado, en la región mediterránea, *E. calamita* ajusta su periodo de reproducción a los episodios de lluvias (Richter-Boix et al., 2006). El registro fósil más antiguo de *E. calamita* se encuentra en las localidades españolas de Conclud-Sierra de la Garita y Los Mansuetos (Mioceno superior, MN 12), habiéndose determinado en ambos sitios como *E. aff. calamita* (Sanchiz, 1977a).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Epidalea calamita muestra un claro incremento en el límite altitudinal alcanzado conforme disminuye la latitud. Así, en la península ibérica, las mayores cotas se registran en Sierra Nevada (sistema Bético) con 2.540 msnm (Fernández-Cardenete et al., 2000). Este límite es similar al registrado en el sistema Central (2.400 msnm) (Pérez-Mellado, 1983), aunque parece ser que en la Serra da Estrela (noreste de Portugal), el sapo corredor alcanza los 1.900 msnm, pero es más común entre los 50 y los 300 metros de altitud (Soares, 2008). La información disponible para el sistema Ibérico es escasa, parece ser que el límite altitudinal de la especie en estas sierras son los 2.100 msnm (Meijide et al., 1994), similar al alcanzado en el macizo Galaico-Leonés, 2.000 msnm (Bas López, 1984). En el resto de sistemas parece distribuirse por debajo de los 2.000 msnm: Pirineos, 1.700 msnm (González-Fernández, 2011); cordillera Cantábrica, 1.220 msnm (González-Fernández, 2011); Sierra Morena y Montes de Toledo, 1.200 msnm (Ayllón et al., 2003).

Bufonidae indet.

Material examinado

El Salt: 4 vértebras dorsales: ST-F11-209, 210, 211 y 212; 2 tibiofíbulas: ST-F11-213 y 214; 2 radio-ulnas: ST-F11-215 y 216.

Descripción

Las vértebras son procélicas con un arco neural corto y más ancho que largo. En vista dorsal, muestra una espina neural bien definida. Los restos presentan un par de procesos transversos localizados en posición posterior a las prezigapófisis. Estos son robustos, cilíndricos y dirigidos transversalmente, rasgos característicos de las vértebras troncales de la región media de la columna. El cotilo y el cóndilo están comprimidos dorsoventralmente en vista anterior y posterior, respectivamente. La proyección de los procesos transversos hacia la región ventral denota que ST-F11-209 corresponde a una 3ª vértebra dorsal, mientras que ST-F11-212 es una 4ª vértebra dorsal dado que estos procesos se proyectan en dirección posterior. Por último, las vértebras ST-F11-210 y 211 podrían ser consideradas como unas 2ª vértebras dorsales dado que los procesos transversos se proyectan anteriormente; no obstante, estos están rotas por lo que no se puede confirmar que se ensanchen distalmente.

Los especímenes ST-F11-215 y 216 son radio-ulnas casi completas, en los que sólo faltan sus respectivos extremos distales. El olecranon es cóncavo, dibujando un ángulo superior a 135°. El *foramen nutritium* es grande y bien desarrollado; cerca de éste hay otro foramen grande, en la proximidad del extremo del cúbito. En vista lateral (distal del hueso), el radio es redondeado y más ancho que la ulna. Estos huesos sólo son atribuibles a nivel de familia (Bailon, 1999).

ST-F11-213 y ST-F11-214 son tibiofíbulas incompletas sin ninguno de los extremos conservados. Sin embargo, es posible apreciar la diferencia de anchura entre la región central y

los dos extremos del hueso. El *foramen nutritium* está ligeramente desplazado hacia la región proximal del hueso.

Discusión

Estos restos muestran rasgos típicos de la familia Bufonidae, pero no tienen valor diagnóstico por debajo de un nivel taxonómico más concreto.

Ecología actual

Dada la atribución taxonómica abierta para estos restos no es posible realizar una descripción de la ecología actual.

Anura indet.

Material examinado

El Salt:

3 tibiofíbulas: ST-F24-1235, 1254 y 1265.

Descripción

Las tibiofíbulas incluidas están muy incompletas y presentan un pobre estado de conservación. Se conservan los extremos de los huesos. Los *foramenes nutritium* son grandes.

Discusión

Debido al mal estado de conservación de estos elementos no es posible proponer una atribución taxonómica por debajo del nivel de orden.

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

CLASE Reptilia McCartney, 1802

ORDEN Squamata Opperl, 1811

SUBORDEN Amphisbaenia Gray, 1844

FAMILIA Blanidae Kearney, 2003

GÉNERO *Blanus* Wagler, 1830

***Blanus cinereus sensu lato* (Vandelli, 1797)**

Material examinado

El Salt:

1 dentario izquierdo: ST-F11-217.

Descripción

ST-F11-217 es un dentario izquierdo que presente un pobre estado de conservación (Figura 30). La longitud del fósil es de 2,68 mm, y presenta 7 posiciones dentales, pero con únicamente 4 preservados. Los dientes son subpleurodónticos y monocúspidos. Los que se localizan en posición anterior son cilíndricos e inclinados hacia delante, mientras que los dientes posteriores son cónicos, con una base ancha y un ápice dirigido posteromedialmente. El tercer diente parece ser el más alto. En vista labial, el dentario muestra tres grandes forámenes. En vista lingual, el canal de Meckel está completamente abierto, dibujando un ancho surco que corre paralelo al límite ventral del dentario y termina cerca de la articulación de la sínfisis mandibular. El límite anterior de esta última forma un ángulo cercano a los 45°, algo común en los anfisbénidos (Evans, 2008). A la altura del sexto diente, en el extremo ventral del dentario, se observa la marca del esplénico (Figura 30). El extremo posterior del dentario está roto.



Figura 30. *Blanus cinereus* s.l., El Salt, ST-F11-217, en vista lingual. La marca del esplénico viene señalada por la flecha blanca. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2017). Escala: 0,5 mm.

Discusión

La morfología general de ST-F11-217 es similar a la del material actual de Blanidae. Debido a su heterodoncia, el dentario se distingue claramente del de *Palaeoblanus tobieni* y *Blanus antiquus*, ya que ambas presentan una dentición más homodonte (Schleich, 1985, 1988). Así, ciertos rasgos de la dentición del fósil, como el número de posiciones dentales y el importante desarrollo

del tercer diente, permiten adscribir STF11-217 al género *Blanus* (Bailon, 1991). Villa et al. (2019) señalan que la distinción entre las diversas especies de *Blanus* es posible en base a la morfología de la parte anterior del premaxilar y, en menor medida, de acuerdo al grado de desarrollo de la cresta interna presente en el cuadrado. Sin embargo, la robustez de los dientes conservados en ST-F11-217 es comparable a la dentición de las formas de *Blanus* del Mediterráneo occidental –*Blanus cinereus*, *Blanus rufus*, *Blanus mettetalii* y *Blanus tingitanus*–, en contraste con la dentición mucho más delgada de los taxones orientales –*Blanus strauchi*, *Blanus aporus* y *Blanus alexandri*– (Bolet et al., 2014). El pequeño tamaño del resto estudiado descarta que ST-F11-217 pertenezca a *Blanus mendezii*, del Mioceno medio de Can Mata (Bolet et al., 2014). Actualmente, en la península ibérica habitan dos especies de blánidos con una complicada historia taxonómica. Hasta 2009 todas las poblaciones ibéricas de culebrilla ciega se consideraban una única especie, *Blanus cinereus*. No obstante, los trabajos sobre la filogeografía del género en la península ibérica realizados por Albert & Fernández (2009) demostraron la existencia de dos taxones alopátricos que divergieron hace más de 5 millones de años (Albert et al., 2007). Así, Albert & Fernández (2009) erigieron *Blanus mariae* para las poblaciones del sudoeste ibérico, manteniendo *B. cinereus* para las localizadas en las del centro y este de la península, para el cual designaron un lectotipo. Sin embargo, de acuerdo con Ceriaco & Bauer (2018), la localidad tipo para *B. cinereus* (originalmente nombrado como *Amphisbaena cinerea*) se localiza dentro del área de distribución de *B. mariae*. Esto pone de manifiesto una clara sinonimia para el segundo taxón, pasándose a considerarlo como *B. cinereus* a las poblaciones del suroeste ibérico. Para el resto del área de distribución estos autores erigieron *Blanus vandelli*, argumentando que existen problemas para determinar la procedencia exacta de los especímenes tipo en base a los cuales se propusieron los nombres *Amphisbaena oxyura* y *Amphisbaena rufa*. A este respecto Speybroeck et al. (2020) proponen el uso del nombre más antiguo disponible, en este caso *Blanus rufus*, hasta que se aclare la procedencia y/o identidad del holotipo. En definitiva, en base a criterios biogeográficos optamos por incluir el resto estudiado dentro del grupo de especies de *B. cinereus*, dentro del cual se incluyen a estos dos taxones ibéricos de culebrillas ciegas.

Ecología actual

Blanus cinereus s. l. es una especie termófila asociada a zonas cálidas con cierto grado de humedad (López, 2015). La especie aparece en todo tipo de cubiertas vegetales mediterráneas, mostrando una marcada preferencia por los suelos arenosos con hojarasca abundante donde es más fácil excavar, evitando los suelos con alta concentración de arcillas (López et al., 1998). Su área de distribución se extiende prácticamente desde la orilla del mar hasta el nivel bioclimático mesomediterráneo en el sistema Ibérico (Gil, 1997).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Existe poca información bibliográfica acerca de la distribución altitudinal de ambas especies de culebrilla ciega; especialmente en el caso del sistema Ibérico donde, en general, los registros son escasos. El mayor registro en altitud es reportado por Malkmus (2004) en el sistema Bético con 2.000 msnm. En el sistema Central alcanza los 1.700 m (Pérez-Mellado, 1983; Malkmus,

2004). En el resto de sistemas montañosos se han reportado altitudes más modestas que en las anteriores: Sierra Morena y Montes de Toledo, 1.200 msnm (Ayllón et al., 2003) y sistema Ibérico, 1.100 msnm (Falcón Martín, 1982). La culebrilla ciega parece ser más abundante por debajo de los 1.000 msnm, generalmente entre los 200 y los 700 msnm (López, 2002).

SUBORDEN Lacertilia Owen, 1842

FAMILIA Scincidae Opperl, 1811

GÉNERO *Chalcides* Laurenti, 1768

***Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880)**

Material examinado

El Salt:

14 premaxilares: ST-F11-221 y 222, 3 premaxilares izquierdos: ST-F24-266, 387 y ST-F25-98; 1 premaxilar derecho: ST-F24-380; 61 maxilas: ST-F11-223, 242 y ST-F24-393; 10 maxilares izquierdos: ST-F24-78, 137, 181, 254, 397 y ST-F25-91; 59 maxilares derechos: ST-F24-74, 84, 112, 136, 173, 174, 175, 178, 179, 250, 252, 381, 382, 383, 1236, 1268, ST-F25-90 y 92; 104 dentarios izquierdos: ST-F11-220, 240, ST-F24-73, 174, 175, 179, 250, 264, 265, 384, 1251 y ST-F25-89; 121 dentarios derechos: ST-F11-218, 219, 241, ST-F24-74, 172, 176, 183, 381, 382, 1236, 1268 y ST-F25-90; 96 fragmentos de huesos con dientes: ST-F11-243; 21 vértebras dorsales: ST-F11-224, 225, ST-F24-62, 1275, 1276, 1294 y ST-F25-116; 8 vertebras caudales: ST-F11-226, ST-F24-1286, 1295 y ST-F25-115; 2 vértebras caudales autotómicas: ST-F11-237 y ST-F24-1296.

Columbretes:

1 premaxilar derecho: COLT-4; 2 maxilares izquierdos: COLT-56; 4 maxilares derechos: COLT-7 y 8; 1 postfrontal izquierdo: COLT-23; 2 pterigoides derecho: COLT-20 y 24; 4 dentarios izquierdos: COLT-3 y 113; dentarios derechos: COLT-1 y 9; 11 vértebras dorsales: COLT-12 y 13; 1 vértebra caudal: COLT-14; 1 coxal derecho: COLT-44; 1 fémur derecho: COLT-47.

Descripción

Los premaxilares no están fusionadas y presentan entre 3 y 4 dientes (Figura 31A). Estos son pleurodontos, isodontos, cilíndricos y monocúspides con el ápice romo. En vista frontal, el proceso posterodorsal es corto y con forma lanceolada. No se observa ningún foramen en el hueso.

Los maxilares recuperados están incompletos (Figura 31B). En vista labial, la superficie del hueso es lisa y sólo es visible un foramen labial, sin embargo, dado que la superficie está muy

dañada, es posible la presencia de alguno más. El proceso dorsal parece ser subpentagonal, con un margen anterior roto, un margen dorsal subdividido en porciones anterodorsal y posterolateral, de similar longitud, y un margen posterior sigmoidal. Tanto el proceso anterior como el posterior están bien desarrollados y son rectos. En vista lingual, los dientes son similares a los descritos en el premaxilar. Estos presentan una ornamentación más o menos visible, con una delicada estriación vertical limitada ventralmente por un surco transversal. La plataforma supradental es convexa.

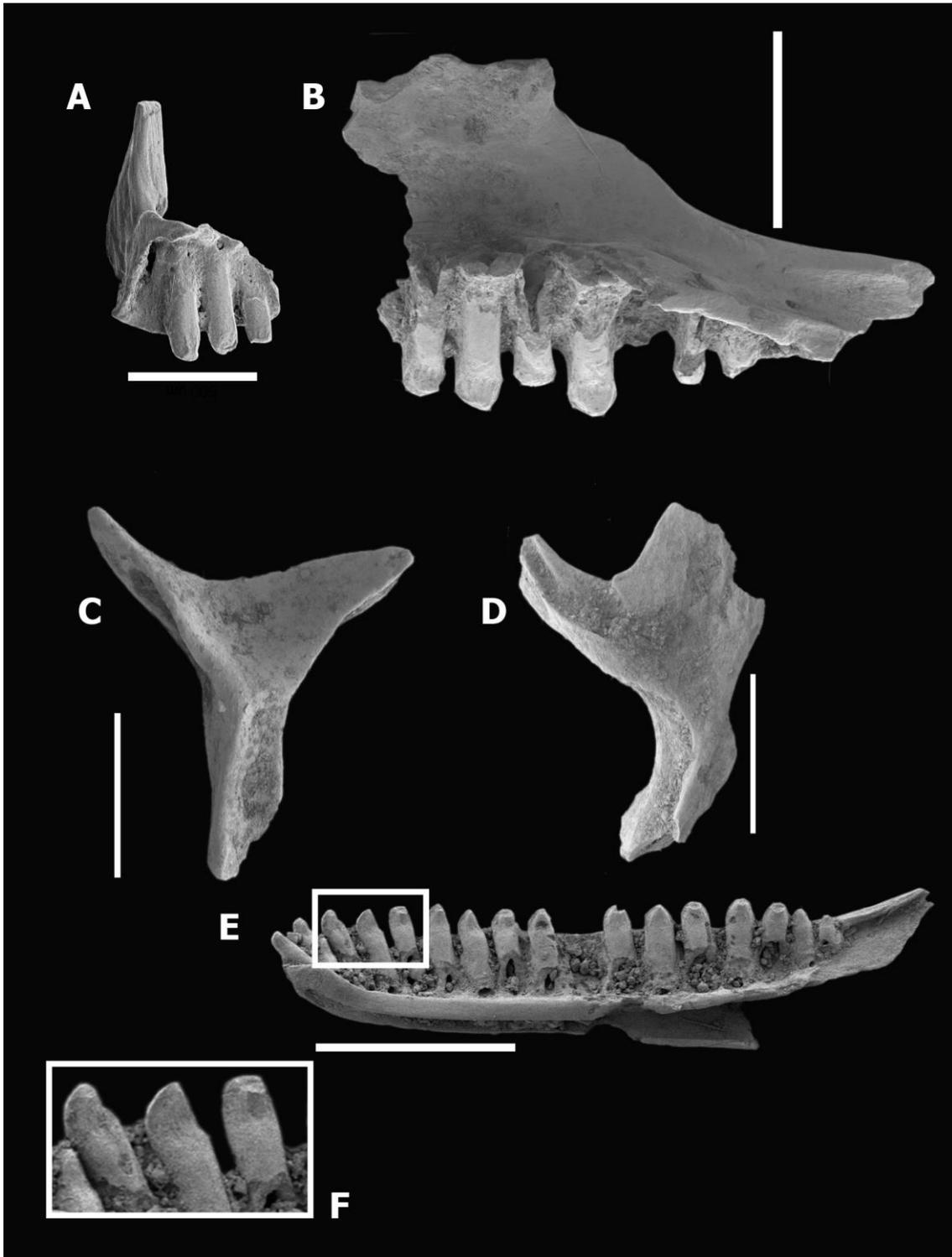


Figura 31 (página anterior). *Chalcides bedriagai*. A) premaxilar derecho, El Salt, ST-F11-221, en vista posterior. B) maxilar derecho, Columbretes, COLT-7, en vista lingual. C) postfrontal izquierdo, Columbretes, COLT-23, en vista ventral. D) pterigoides derecho, Columbretes, COLT-21, en vista ventral. E y F) dentario derecho, COLT-1, en vista lingual (E) y detalle de la estriación y cúspides de los dientes (F). A está modificado de Marquina-Blasco et al. (2017). Escala: 1mm, excepto en el caso de A cuya escala es 0,5 mm.

El postfrontal tiene forma de Y (Figura 31C). Los procesos anteromedial y anterolateral son cortos y puntiagudos. Ambos procesos tienen un tamaño similar; sin embargo, el proceso anterolateral es más robusto que el anteromedial. En vista ventral, la superficie ventral entre ambos procesos es cóncava. En el margen medial, la superficie de inserción con el frontal y el parietal está bien marcada, mientras que en el margen lateral la impresión con el postorbital es menos profunda.

Los pterigoides recuperados, ambos derechos, presentan los procesos posterior (cuadrado), anterolateral (transverso) y anteromedial (palatino) parcialmente rotos (Figura 31D). Sin embargo, se aprecia que este último es subrectangular y muestra una zona más gruesa en el centro de la plataforma del proceso. El proceso anterolateral es subtriangular y presenta las impresiones bien marcadas del ectopterigoides en su superficie dorsal. La escotadura pterigoidea es profunda y tiene forma de U. La base del proceso posterior está rota, por lo que no es posible describirlo. En vista lateral, el proceso anterolateral presenta una superficie de inserción amplia y corta del músculo pterigoideo. Los restos no presentan dientes pterigoideos en la superficie ventral del proceso anteromedial.

Tabla 3. Relación entre la anchura y la altura de los dientes de los dentarios atribuidos a *Chalcides bedriagai* en los yacimientos de El Salt y Columbretes. UE: unidad estratigráfica; N: número de dientes medidos; σ : desviación estándar.

Yacimiento	UE	N	a/h	σ
El Salt	Xb	196	0,30	0,10
	V	208	0,30	0,03
Columbretes	--	9	0,33	0,08

Los dentarios presentan dientes en posición pleurodonta, isodontos y cilíndricos con superficies linguales aplanadas o ligeramente cóncavas en la superficie lingual de las coronas con los ápices orientados en dirección lingual (Figura 31E). En vista labial, los dientes parecen monocúspides (una cúspide labial ligeramente puntiaguda o roma), pero en vista lingual, debajo de la cúspide labial, se observa una cúspide lingual más pequeña. El *antrum intercristatum* (*sensu* Kosma, 2004) es un surco generalmente bien marcado situado a ambos lados de estas dos cúspides (Figura 31F). Todos los ápices de los dientes muestran un surco transversal, mientras que sólo en determinados dientes se distingue una estriación vertical. Los dentarios más completos se caracterizan por la presencia de 17 posiciones dentarias en el material recuperados en el yacimiento de Columbretes, mientras que en el caso de El Salt presentan entre 15 y 18 piezas dentarias. En los yacimientos estudiados la relación anchura/altura de todos los dientes es igual a 0,3 (véase Tabla 3). El proceso posterodorsal tiene forma subtriangular, es recto y se proyecta posterodorsalmente. En vista labial, este proceso no muestra ninguna

impresión del coronoides en la pared del hueso. Los dentarios estudiados presentan entre 4 y 5 forámenes. En vista lingual, el canal de Meckel está abierto en toda su longitud y se estrecha desde la posición dental ocho-nueve hasta el extremo anterior. La cresta dentaria está ligeramente arqueada y el margen ventral del dentario es recto.

Las vértebras son procélicas y más largas que anchas. En vista dorsal, muestran una marcada constricción interzigapofisaria. En la parte más anterior del arco neural se observa un pseudozigosfeno *sensu* Hoffstetter (1968). La espina neural recorre toda la longitud del arco neural, terminando en una punta que sobrepasa el extremo posterior de la postzigapófisis. En vista lateral, la espina neural es baja. Las sinapófisis tienen forma ovalada y están ligeramente proyectadas anteroposteriormente. En vista ventral, el centro tiene forma subtriangular con su parte anterior ligeramente más ancha que la posterior. No muestra ninguna quilla hemal. En el material recuperado de Columbretes las vértebras no presentan forámenes en vista ventral, excepto en el caso de una vértebra almacenada bajo el número COLT-13, que presenta un par de forámenes subcentrales grandes y poco marcados. En cambio, las vértebras estudiadas en El Salt presentan centros con un par de grandes forámenes en su región anterior. En vista anterior y posterior, el cóndilo y el cotilo están aplanados dorsoventralmente. Algunas vértebras (ST-F11-226, ST-F24-1286, 1295, ST-F25-115 y COLT-14) presentan un par de procesos transversos aplanados dorsoventralmente, rasgo típico de vértebra caudal (Bailon, 1991).

Las vértebras autotómicas recuperadas (ST-F11-237 y ST-F24-1296) muestran un plano de factura tipo E (Etheridge, 1967). En esta morfología el *septum* pasa a través del proceso transversal, dividiendo la vértebra en una porción anterior corta y en una posterior mucho más larga. En vista ventral, sobre la mitad posterior de la vértebra se observan dos pequeñas protuberancias correspondientes a la inserción de las hemapófisis que no fusionan con el centro vertebral.

COLT-45 es el fragmento de un coxal, el cual es grande y alargado. En vista lateral, en el ilion el proceso preacetabular está ausente. El acetábulo es redondeado.

Sólo se conserva el extremo proximal de un fémur. En vista ventral, este muestra un cóndilo femoral bien desarrollado y expandido. El trocánter interno es más pequeño y no está bien definido. Ambas estructuras están separadas por una fosa intertrocantérica grande y profunda en vista ventral.

Discusión

Los rasgos descritos en el material (premaxilar no fusionado, morfología de los dientes, límite ventral recto de los dentarios, canal de Meckel abierto, presencia de una zona más gruesa en el proceso anteromedial del pterigoides, vértebra con el extremo de la espina neural sobrepasando la parte posterior de la postzigapófisis, y ausencia de la espina preacetabular en el coxal) son consistentes con el género *Chalcides* (Barbadillo, 1989; Bailon, 1991; Caputo et al., 1995; Blain, 2009; Villa & Delfino, 2019b). Actualmente existen tres especies de este género en la península ibérica, las autóctonas *Chalcides striatus* y *Chalcides bedriagai*, y la introducida *Chalcides*

ocellatus (Bisbal-Chinesta et al., 2020b). En esta última especie, los dientes son robustos con coronas agrandadas (Kosma, 2004; Villa & Delfino, 2019b). Esta morfología contrasta con la de otros miembros del género *Chalcides* (Kosma, 2004) en los que los dientes son más finos. En este sentido, la morfología y la proporción anchura/altura de los dientes no difieren de las de la especie moderna *C. bedriagai*, que se caracteriza por la presencia de 15 a 18 posiciones dentarias y por la relación anchura/altura del diente igual a 0,3 (Barbadillo, 1989; Caputo, 2004); en contraste con *C. striatus*, que se caracteriza por la presencia de 18 a 21 posiciones dentales (Caputo, 2004) y por una relación anchura/altura de los dientes igual a 0,22 (López-García et al., 2011a).

Ecología actual

Chalcides bedriagai es un endemismo ibérico localizado en toda la península ibérica, excepto en su extremo norte (cordillera Cantábrica, Asturias y País Vasco) (Pollo, 2015). El rango de distribución de este taxón se localiza en la región bioclimática mediterránea, excepto algunas localidades del noroeste de la península ibérica incluidas en la biorregión eurosiberiana. No obstante, en estas localidades *C. bedriagai* siempre ocupa zonas térmicas o de ambiente mediterráneo (Bas López, 1984; Cabana, 2007). El eslizón ibérico frecuenta una gran variedad de hábitats, que se caracterizan principalmente por un sustrato arenoso o terroso con abundancia de refugios (rocas, raíces, hojas y arbustos) y una alta exposición, siendo esta última un factor limitante de su presencia (Pollo, 2015).

Distribución altitudinal en la península ibérica

La distribución altitudinal de *Chalcides bedriagai* alcanza su cota máxima en el sistema Central, con 1.850 msnm (Morales et al., 2002), valor similar al alcanzado en el sistema Bético, 1.800 msnm, aunque existen citas no confirmadas a mayor altitud (Fernández-Cardenete et al., 2000). En el sistema Ibérico la máxima altitud registrada es de 1.720 msnm en la sierra de Javalambre (Serrano Ezaguerri et al., 2001). Por su parte, en Sierra Morena y Montes de Toledo *C. bedriagai* alcanza cotas similares y significativamente inferiores a los casos anteriores: 1.200 msnm (Hernández-Sastre & Ayllón, 2007). Finalmente, dada las exigencias termófilas de la especie su distribución altitudinal en el macizo Galaico-Leonés es bastante limitada. Soares et al. (2005) citan la especie a 1.103 msnm. Los mismos autores señalan que la especie aparece sobre sustratos arenosos o sueltos que no son escasos en el área. Esta última observación parece ser confirmada por Cabana (2007) en el sur de la provincia de Orense.

Registro fósil en islas mediterráneas

El registro fósil del género *Chalcides* en las islas mediterráneas es escaso. En este sentido, cf. *Chalcides* ha sido citado en el Mioceno tardío/Plioceno temprano de Menorca (Bover et al., 2014) y especies indeterminadas del género habían sido citadas en el Pleistoceno de Menorca (Estes, 1983), y de Mallorca (Holman, 1998). Los eslizones son especies con una alta capacidad para la migración transmarina, como demuestra la diversificación del género en las islas Canarias; sin embargo, para los *Chalcides* recuperados en yacimientos de las islas Baleares, se ha propuesto

una colonización del archipiélago durante el Messiniense, cuando estas islas estaban conectadas al continente (Carranza et al., 2008). Un escenario similar se propuso para el origen de la herpetofauna endémica de Baleares (Pinya & Carretero, 2011), y la expansión de *Chalcides bedriagai* en la península ibérica (Carranza et al., 2008). En la actualidad, *C. bedriagai* habita en numerosas islas tanto de la costa atlántica como de la mediterránea de la península ibérica (Pollo, 2015; y referencias en Ruiz-Sánchez et al., 2019).

Familia Lacertidae Opper, 1811

Lacertidae indet.

Material examinado

El Salt:

1 pterygoides izquierdo: ST-F24-1198; 1 pterygoides derecho: ST-F25-107; 1 cuadrado: ST-F24-1278; 3 premaxilares: ST-F25-99; 9 maxilares izquierdos: ST-F24-75, 76, 87, 95, 257 y 388; 11 maxilares derechos: ST-F24-70, 71, 77, 111, 259 y ST-F25-99; 9 dentarios izquierdos: ST-F24-68, 80, 261, 386 y ST-F25-93; 6 dentarios derechos: ST-F24-69, 81, 86, 133 y 385; 1 hueso indeterminado con dientes: ST-F25-113; 1 centro vertebral: ST-F24-1190; 5 vértebras dorsales: ST-F24-495 y ST-F25-105; 3 vértebras caudales: ST-F24-1186, 1213 y ST-F25-106; 3 coxales izquierdos: ST-F24-1191, 1193 y 1200; 4 coxales derechos: ST-F24-1192, 1195 y 1198; 2 húmeros izquierdos: ST-F24-403 y 1280; 4 húmeros derechos: ST-F24-1175 y 1279; 3 fémures izquierdos: ST-F24-1178 y ST-F25-144; 2 fémures derechos: ST-F24-1281 y 1301.

Descripción

ST-F25-99 incluye tres premaxilares con un pobre estado de conservación y un alto grado de fragmentación, que consisten sólo en una parte del margen alveolar. Los dientes conservados son pleurodontes, isodontes, cilíndricos y monocúspides, con un ápice romo. Un gran foramen está presente en la base del proceso posterodorsal roto.

En los maxilares el proceso anterior es bifurcado con las dos ramas dirigidas hacia delante (procesos anterolateral y anteromedial), sin presentar ninguna lengüeta. La superficie entre ambas ramas (exonarina) es ligeramente cóncava. En la base de las dos ramas hay un gran foramen vomeronasal. En vista dorsal, la plataforma palatal es recta, ancha y muestra un gran foramen infraorbital. En vista lingual, los escasos dientes conservados son pleurodontos, isodontos, cilíndricos, mono, bi o tricúspides con un ápice romo. Por último, el proceso posterior es alto y corto. Hay un escalón en el borde dorsal de este proceso.

Los pterigoides recuperados muestran los tres procesos (anteromedial, anterolateral y posterior) rotos (Figura 32A). Estos restos presentan aspecto grácil y tienen forma de Y. La escotadura pterigoidea no parece ser muy pronunciada. En vista dorsal, la fosa columelar está bien definida

y tiene forma oval. La cresta pterigoidea está bien marcada y definida. En vista ventral, el pterigoideo no muestra ningún diente.

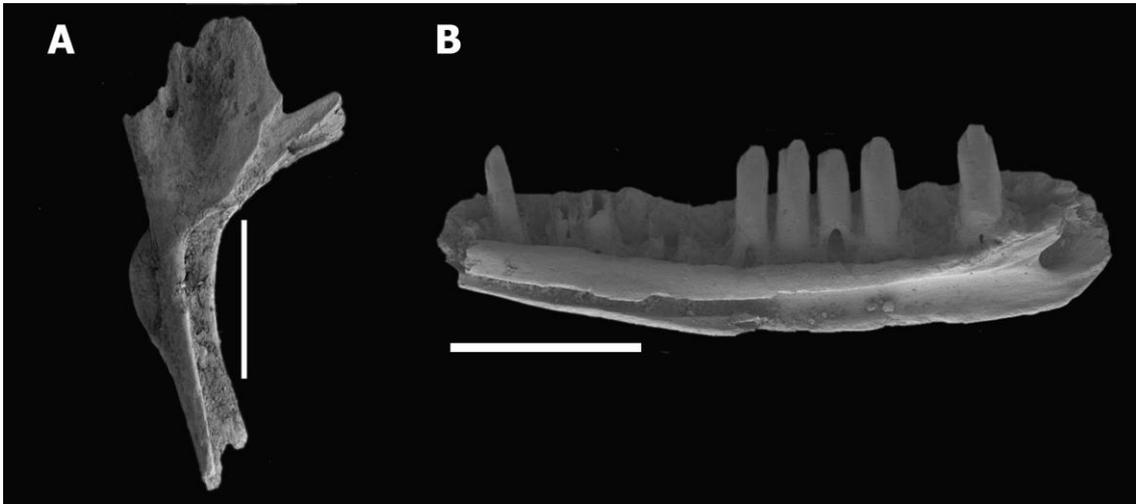


Figura 32. Lacertidae indet. A) pterigoideo derecho, El Salt, ST-F24-133, en vista ventral. B) dentario derecho, El Salt, ST-F25-107, en vista lingual. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2021a). Escala: 1mm.

ST-F24-1278 es un cuadrado izquierdo casi completo. En vista anterior este hueso tiene una forma subrectangular. Se observa un gran foramen en la zona ventral del cuadrado. Cerca del cóndilo mandibular hay un posible foramen obliterado. Si se confirma, ST-F24-1278 pertenecería a un ejemplar adulto (Barahona, 1996). En vista posterior, el fósil es igualmente subrectangular. La cresta posterior está poco desarrollada, mientras que la cresta timpánica es ancha. En vista lateral, el contorno anterior es redondeado. En vista dorsal, el fósil está roto y sólo se aprecia la lámina pterigoidea.

En vista lingual, los dentarios muestran un canal de Meckel abierto en toda su longitud (Figura 32B). Los dentarios más completos (ST-F24-261 y ST-F25-93) presentan 15 posiciones dentales. Los dientes son similares a los descritos en el maxilar. El límite ventral del dentario es cóncavo. En vista labial, los dentarios muestran cinco forámenes labiales.

Las vértebras son procélicas y más largas que anchas. En vista dorsal, tienen una larga espina neural que ocupa todo el arco neural, pero cuyo extremo no sobrepasa el límite posterior de las postzigapófisis y la constricción interzigofisaria es poco marcada, lo que las distingue de la familia Scincidae (Bailon, 1991). La prezigapófisis se proyecta dorsalmente, mientras que la postzigapófisis se expande en dirección posterior. En vista ventral, el centro, de forma triangular, tiene una superficie convexa y muestra un par de forámenes bien definidos. La quilla hemal, cuando está presente, está bien definida. ST-F24-1186 tiene un par de pleurapófisis, un rasgo típico de las vértebras caudales (Bailon, 1991).

En la SU V de El Salt se recuperaron un total de 10 fragmentos de húmeros. El extremo proximal es ancho. En vista dorsal, el cóndilo humeral está roto. La tuberosidad medial es oval, mientras que la tuberosidad lateral está rota. La cresta deltopectoral, a pesar de su extremo roto, es

claramente ancha y forma un ángulo obtuso con el resto del extremo proximal del hueso. En vista ventral, la cresta humeral está bien definida y forma un ángulo cercano a los 90° respecto al extremo proximal del húmero. En cuanto al extremo distal, en vista frontal el fósil muestra un gran cóndilo radial elíptico bien desarrollado y comprimido lateralmente, que está inclinado unos 45° respecto al borde del extremo distal. El cóndilo cubital es redondeado, más pequeño que éste y poco definido. Justo por encima del cóndilo radial se encuentra el foramen ectepicondilar, formando el orificio para el paso del nervio medial (Lécuru, 1969). El entepicóndilo es grande, robusto y ancho. En vista lateral, y situado inmediatamente por encima de él, se encuentra el gran foramen ectepicondilar, que forma el orificio distal para el nervio braquial (Lécuru, 1969).

El coxal es un hueso trirradiado, en el que no se aprecia línea de sutura entre los tres huesos que lo forman. La espina preacetabular se proyecta dorsalmente. Sin embargo, este carácter sólo está presente en ST-F24-1193, en los demás esta estructura se reduce a una pequeña protuberancia ósea. El acetábulo es ovalado y grande. El pubis se proyecta anteroventralmente y presenta su vértice roto. El isquion es grande, ancho, comprimido mediolateralmente y con un estrechamiento posterior; cuyo extremo está roto. Cerca del acetábulo hay una apófisis iliaca subrectangular. Se aprecian algunas diferencias entre los ejemplares recuperados en el yacimiento. En ST-F24-1191 y 1193 el pubis se proyecta posterodorsalmente, mientras que en ST-F24-1192, 1194 y 1195 se proyecta recto hacia la parte posterior del cuerpo. Además, en ST-F24-1192 parece haber una cresta transversal en el ilion, sin embargo está ausente en ST-F24-1191. Lamentablemente, con el estado actual de los conocimientos sobre la determinación específica de los lacértidos basada en este hueso, no es posible discernir si estas diferencias son atribuibles al nivel intra o interespecífico.

El único fémur recuperado conserva ambas extremidades. La diáfisis es larga y ligeramente curvada en su tercio final. El extremo proximal lleva un cóndilo femoral bien desarrollado y comprimido lateralmente. El trocánter interno es pequeño y se proyecta anteriormente. Ambas estructuras están separadas por una profunda fosa intertrocantérica en vista dorsal. El extremo distal está compuesto por un cóndilo anterior bien definido y un cóndilo posterior más pequeño. En vista ventral, la fosa poplítea es poco profunda.

Discusión

Los fósiles de El Salt muestran rasgos típicos de Lacertidae: dientes pleurodotes, isodontes y mono o bicúspides, borde ventral del dentario cóncavo en vista lingual, canal de Meckel del dentario totalmente abierto en toda su longitud en vista lingual, vértebras procélicas con el centro transversalmente convexo y la espina neural que no sobrepasa el límite posterior de las postzigapófisis (Bailon, 1991) y el húmero con el cóndilo radial aplanado lateralmente, el cóndilo cubital redondeado y con la presencia de foramen ectepicondilar (Lécuru, 1969). Aunque la osteología de los lacértidos está poco estudiada, se pueden señalar algunas apreciaciones. Así, la presencia de un escalón en el borde dorsal del proceso posterior del maxilar es un rasgo típico de los géneros *Podarcis*, *Iberolacerta* y *Lacerta* (Barahona & Barbadillo, 1997; Villa & Delfino, 2019b). Sin embargo, el proceso anterior no presenta ninguna lengüeta. Según Barahona &

Barbadillo (1997) y Villa & Delfino (2019b) este rasgo sólo está presente entre los lacértidos ibéricos en las especies *Acanthodactylus erythrurus* y *Algyroides marchi*. En definitiva, los fósiles de lacértidos aquí descritos presentan un pobre estado de conservación. No obstante, estos restos podrían indicar la presencia de más de un taxón de lacértidos de pequeño tamaño.

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Género *Acanthodactylus* Daudin, 1802

cf. *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833)

Material examinado

El Salt

8 premaxilares: ST-F11-227 y ST-F11-228; 2 pterygoides derechos: ST-F11-229 y ST-F11-230; 14 maxilares izquierdos: ST-F11-231 y ST-F11-232; 10 maxilares derechos: ST-F11-233; 23 dentarios derechos: ST-F11-234 y ST-F11-235; 20 dentarios izquierdos: ST-F11-236; 14 fragmentos de huesos con dientes: ST-F11-239; 1 vértebra dorsal: ST-F11-238.

Descripción

Los premaxilares son anchos, mostrando un proceso posterodorsal bien desarrollado y con márgenes laterales paralelos (Figura 33A). En vista posterior, el premaxilar presenta siete posiciones dentarias, siendo los dientes pleurodontos, isodontos y monoscúpides con ápice romo. La cresta medial está bien definida, mostrando un pronunciado ensanchamiento en su base. En vista dorsal, dos forámenes nasales se encuentran en la base y a cada lado del proceso posterodorsal. La longitud de la lámina alveolar (X_{med}) es de 1,29 mm (σ : 0,28; n: 6).

Los pterigoides recuperados presentan tres procesos: anterolateral, anteromedial y posterior (Figura 33B). En vista dorsal, el proceso anteromedial es menos pronunciada que el anterolateral, el cual está roto. El proceso transversal tiene forma triangular, sin ninguna expansión de sus bordes. Su superficie posterior muestra una fosa bien definida y una inserción para el músculo *pseudotemporalis superficialis* (Oelrich, 1956). La escotadura pterigoidea no es pronunciada. El proceso posterior está roto. La fosa columelar está bien definida y es oval. En vista ventral, los restos no presentan dientes pterigoideos.

El maxilar más completo (ST-F11-234) presenta 11 posiciones dentarias con sólo 4 dientes conservados. Estos dientes son pleurodontos, isodontos, cilíndricos, mono y bicúspides y de ápice romo. En general, los maxilares están mal conservados con los procesos anterior y posterior rotos. En vista labial, la superficie del maxilar muestra tres forámenes labiales.

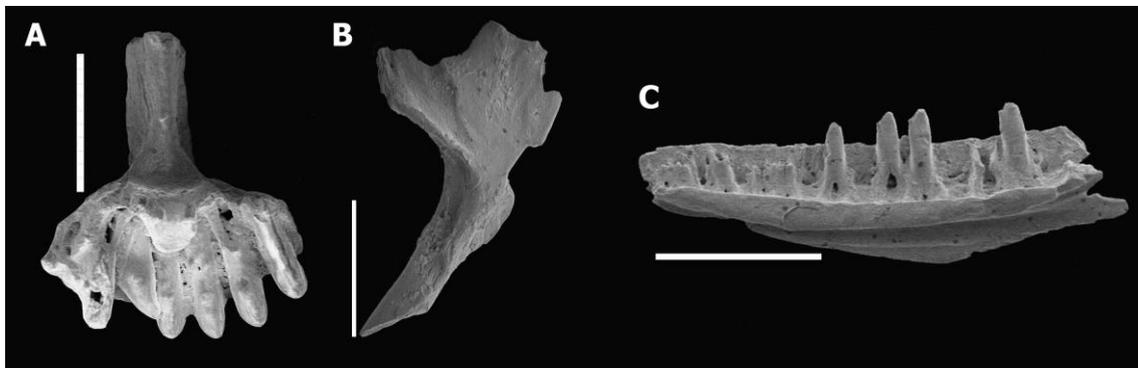


Figura 33. cf. *Acanthodactylus erythrurus*. A) premaxilar, El Salt, ST-F11-227, en vista posterior. B) pterigoides derecho, El Salt, ST-F24-133, en vista ventral. C) dentario derecho, El Salt, ST-F25-107, en vista lingual. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2017). Escala: 0,5 mm.

Los dentarios son pequeños (el más completo tiene una longitud de la cresta dentaria igual a 3,27 mm, con un total de 18 posiciones dentarias) (Figura 33C). En vista lingual, el canal de Meckel está abierto en toda su longitud. Los dientes muestran la misma morfología que la descrita anteriormente para los maxilares. El borde ventral del dentario es cóncavo. En vista labial, los dentarios muestran entre seis y siete forámenes labiales. El extremo posterior (donde se localizarían los procesos posterodorsal y posteroventral) del dentario no se conserva.

La única vértebra atribuida a este taxón (ST-F11-238) es procélica, corta y ancha. En vista dorsal, tiene una larga espina neural que ocupa todo el arco neural, no terminando en un punto que sobrepasa el extremo posterior de la postzygapófisis, rasgo que distingue a Lacertidae de Scincidae (Bailon, 1991). La constricción interzigofisaria es poco marcada, lo que difiere de Scincidae (Bailon, 1991). Las prezigapófisis se proyectan dorsalmente, mientras que las postzigapófisis se expanden en dirección posterior. La sinapófisis presenta una forma ovalada, alargada en proyección postero-dorsal a antero-ventral, lo que es típico de las vértebras cervicales anteriores. En vista ventral, el centro tiene una superficie convexa y forma triangular y muestra un par de forámenes mal definidos. La quilla hemal está mal definida.

Discusión

Los restos descritos muestran la morfología típica de los lacértidos: dientes pleurodontos, isodontos y mono o bicúspides; premaxilares fusionados en un único hueso; borde ventral del dentario cóncavo; canal de Meckel del dentario abierto en toda su longitud en vista lingual, y vértebra procélica con centro convexo y cuyo extremo de la espina neural no sobrepasa el límite posterior de las postzygapófisis (Bailon, 1991). Según Barahona & Barbadillo (1997), entre las diversas especies de lacértidos ibéricos el escaso desarrollo de la escotadura pterigoidea solo

está presente en *Acanthodactylus erythrurus* y *Timon lepidus* s.l. Comparando ST-F11-229 y 230 con pterigoides esbozados por Barahona (1996) ambas especies pueden ser diferenciadas en base a la morfología del proceso anterolateral y por el tamaño del hueso *T. lepidus* que en *A. erythrurus*. En *T. lepidus*, el margen lateral del proceso se proyecta anteromedialmente y está bien definido, mientras que en *A. erythrurus* este límite no muestra una proyección marcada, limitándose a una pequeña protuberancia. En cuanto a los premaxilares, algunos rasgos de su morfología permiten adscribir estos restos a *A. erythrurus*. El número de siete dientes es característico este taxón y de algunas especies de *Podarcis* (*Podarcis muralis*, *Podarcis bocagei* y *Podarcis hispanicus*) e *Iberolacerta bonnali* (Barahona & Barbadillo, 1997). No obstante, nuestra atribución taxonómica está apoyada por las medidas del premaxilar de *A. erythrurus*. Barahona (1996) aporta datos sobre la anchura de la lámina alveolar de la especie (X_{med} : 1,82 mm; σ 0,28; X_{min} - X_{max} : 0,9-2,37; n: 30). El tamaño de nuestro material está incluido en este intervalo. Por otro lado la morfología de los márgenes laterales del proceso posterodorsal del premaxilar y la ausencia de dientes en los pterigoides son rasgos típicos de los ejemplares juveniles de *A. erythrurus* (Barahona, 1996; Barahona & Barbadillo, 1997). Desafortunadamente, los dientes de los restos dentarios están incompletos, por lo que es imposible comprobar los rasgos diagnósticos descritos por Barbadillo (1989) para la especie. Dado que la osteología de los lacértidos está poco estudiada, preferimos adscribir estos restos como cf. *Acanthodactylus erythrurus*.

Ecología actual

Acanthodactylus erythrurus habita el sur y centro de la península ibérica y el noroeste de África (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008). Esta especie se encuentra generalmente en laderas suaves con vegetación escasa sobre sustrato arenoso suelto (ver referencias en Belliure, 2015). En la península ibérica, *A. erythrurus* se encuentra en zonas costeras y en algunos valles interiores (Belliure, 2015; Jiménez et al., 2002).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Género *Podarcis* Wagler, 1830

cf. *Podarcis* sp.

Material examinado

Abric del Pastor:

7 maxilares izquierdos: AP-IVd-x-220 y 222; 8 maxilares derechos: AP-IVd-x-221; 1 cuadrado: AP-IVd-x-239.

Columbretes:

4 premaxilares: COLT-15, 16 y 43; 4 maxilares izquierdos: COLT-18, 19 and 39; 2 maxilares derechos: COLT-17; 2 pterigoides izquierdos: COLT-21 y 22; 1 vértebra dorsal: COLT-40; 1 posible vértebra sacra: COLT-53; 2 vértebras caudales: COLT-41; 1 centro de vértebra caudal: COLT-48; 1 coxal derecho: COLT-42; 2 húmeros izquierdos: COLT-45 y 57; 1 húmero derecho: COLT-46.

Descripción

Los premaxilares atribuidos (cuatro en total) a este taxón solo han sido recuperadas en el yacimiento de Columbretes. Todos son de pequeño tamaño, con una longitud media de la lámina alveolar de 1,23 mm ($n=3$; $\sigma= 0,13$). El proceso posterodorsal es delgado y tiene márgenes laterales paralelos (Figura 34A). COLT-16 muestra el extremo distal del proceso posterodorsal ligeramente expandido (Figura 34B). En la base del proceso posterodorsal hay un par de forámenes. En la vista posterior, este proceso tiene una cresta medial bien definida. El espécimen más completo (COLT-43) tiene 7 posiciones dentales, pero sólo están presentes tres dientes. Estos son pleurodontos, isodontos, cilíndricos y monocúspides con un ápice romo (Figura 34A).

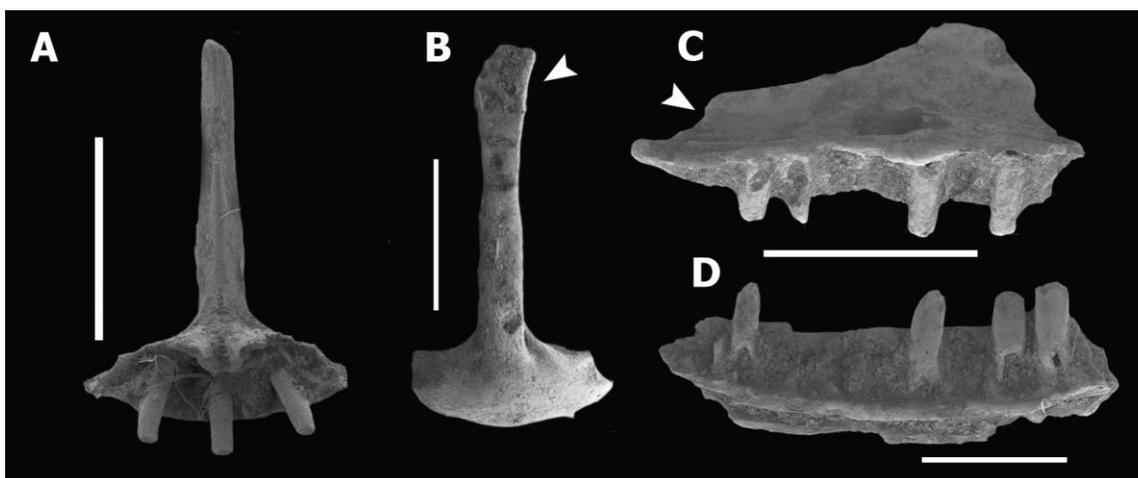


Figura 34. cf. *Podarcis* sp. A) y B) premaxilar, Columbretes, COLT-43, en vista posterior, y, COLT-16 en vista anterior (B). La flecha blanca indica el ensanchamiento en el extremo del proceso posterodorsal. B) maxilar izquierdo, Columbretes, COLT-19, en vista lingual. La flecha blanca indica la presencia del escalón dorsal en el proceso posterior. D) Dentario derecho, Columbretes, COLT-25, en vista lingual. Escala: 1 mm.

El maxilar presenta dientes pleurodontos, isodontos, cilíndricos, mono o bicúspides con ápice romo (Figura 34C). En vista dorsal, los restos tienen una amplia plataforma palatal con un gran foramen dental superior. El margen anterior del maxilar tiene procesos anteromediales y anterolaterales cortos, este último es ligeramente mayor que el primero. La exonarina formada en la concavidad anterior entre ambos procesos es cóncava y poco profunda. En la base del margen anterior del proceso dorsal se encuentra un amplio foramen vomeronasal. En vista lingual, el proceso anteromedial no muestra ninguna lengüeta. Sin embargo, en el caso de

COLT-39 el proceso anteromedial, aunque está roto, parece ser elevado y, probablemente, pudiera presentar una lengüeta. Es imposible ver el grado de desarrollo del proceso dorsal porque está erosionado. El proceso posterior es corto y presenta un escalón en su margen dorsal (Figura 34C). En vista labial, la superficie del maxilar es lisa y muestra tres forámenes labiales.

AP-IVd-x-239 es un cuadrado pequeño (L= 3,378 mm). En vista dorsal, AP-IVd-x-239 no muestra ningún foramen en el cóndilo cefálico, rasgo típico de los individuos juveniles de los lacértidos (Barahona, 1996). En vista lateral, el cuadrado tiene una cresta timpánica recta y una superficie escamosa estrecha. La cresta posterior es recta en vista lateral.

Los dentarios presentan un pobre estado de conservación (Figura 34D). Los restos recuperados presentan dientes pleurodontos, isodontos, cilíndricos, bicúspides y monocúspides, con una cúspide principal más o menos puntiaguda. En vista lingual, el canal de Meckel está abierto y la cresta dentaria es arqueada.

Las vértebras son procélicas y más largas que anchas. En vista dorsal, las vértebras muestran una marcada constricción interzigapofisaria. En la parte más anterior, los restos muestran un pseudozigosfeno *sensu* Hoffstetter (1968). La espina neural recorre toda la longitud del arco neural, excepto en el primer cuarto de éste. El arco neural termina en una proyección que no sobrepasa la postzigapofisis. En vista lateral, la espina neural es baja. La vértebra tiene una sinapofisis de forma ovalada, que se proyecta ligeramente en sentido anteroposterior. En vista ventral, el centro tiene forma subtriangular con su parte anterior más ancha que la posterior. La quilla hemal está ausente. Hay un par de pequeños forámenes subcentrales no bien definidos. En vista anterior y posterior, el cóndilo y el cotilo son pequeños y tienen forma subcircular. COLT-48 consiste en un centro de una vértebra caudal procélica, ligeramente más ancha que larga con procesos transversos bien desarrollados y aplanados dorsoventralmente.

El coxal es un hueso grande y de tipo trirradiado, en el que sólo se conserva la parte central, donde se encuentra el acetábulo. Este hueso está formado por el ilion, el isquion y el pubis, todos ellos completamente fusionados, sin ningún rastro de línea de sutura. En la región posterior del ilion, una espina preacetabular en forma de gancho se proyecta dorsalmente. El acetábulo es ovalado y grande. El pubis está roto. Aunque el isquion también está roto, parece ser grande y ancho. Forma un ángulo posterior de unos 90° con el ilion.

Los húmeros recuperados sólo conservan el extremo distal. La epífisis es más ancha que la diáfisis. En vista ventral, muestra una fosa radio-ulnar profunda. El cóndilo radial tiene forma ovalada y está comprimido transversalmente, mientras que el cóndilo cubital es redondeado y ligeramente mayor que el anterior. El ectepicóndilo no está bien diferenciado. El entepicóndilo está reducido. El foramen entepicóndilar es grande.

Discusión

La presencia de un escalón en el proceso posterior del maxilar es una característica reportada por Barahona & Barbadillo (1997) y Villa & Delfino (2019b) en los géneros de lacértidos *Iberolacerta*, *Lacerta* y *Podarcis*. En cuanto al premaxilar, la posición paralela de los márgenes laterales del proceso posterodorsal y el número de posiciones dentales excluyen algunos taxones de lacértidos, reduciendo las opciones a *Podarcis*, *Iberolacerta*, *Psammodromus* y *Acanthodactylus* (Barahona & Barbadillo, 1997). Los dos últimos pueden ser descartados debido a la ausencia de un escalón en el proceso posterior de la maxila (Barahona & Barbadillo, 1997; Villa & Delfino, 2019b). La anchura media de la lámina alveolar del premaxilar está incluida en el rango para las especies de *Podarcis* proporcionado por Barahona (1996), excepto para *Podarcis bocagei*, considerada como *Podarcis bocagei bocagei* por el autor, e *Iberolacerta bonnali*, en las que se registran tamaños mayores que el premaxilar del lacértido de COLT. Por otro lado, el número de dientes premaxilares (7) reduce las opciones a *Podarcis muralis*, *P. bocagei*, *Podarcis hispanicus* sensu lato e *I. bonnali* (Barahona & Barbadillo, 1997). Respecto al cuadrado la presencia de una cresta timpánica recta es un rasgo atribuible a *P. hispanicus* s. l. e *I. monticola*, de acuerdo con Barahona (1996). No obstante, el cuadrado de *Iberolacerta monticola* muestra una superficie escamosa más ancha que los de *Podarcis* (Barahona, 1996). Adicionalmente, desde un punto de vista biogeográfico, la presencia de una especie de *Iberolacerta* parece poco probable porque estos lacértidos están casi totalmente confinados a pequeñas áreas montañosas muy separadas entre sí (en este sentido, *I. bonnali* solo habitaba en el Pirineo Central) y suelen ser taxones adaptados al frío (Ortega et al., 2016). En definitiva, de acuerdo con todos estos rasgos morfológicos y consideraciones biogeográficas, es posible que los restos descritos anteriormente pertenezcan a una especie relacionada con el género *Podarcis*, sin embargo, la diferenciación osteológica dentro del género aún no está clara, por esta razón, y por la escasez del material, definimos una atribución taxonómica abierta: cf. *Podarcis* sp.

Ecología actual

Podarcis es un género circummediterráneo muy extendido en el sur de Europa, la península de Anatolia y el norte de África (Speybroeck et al., 2016). Al menos 12 especies son endémicas de las islas mediterráneas, especialmente en el Mar Egeo (Speybroeck et al., 2020). En la actualidad, el archipiélago de Columbretes está habitado por *Podarcis liolepis atratus*, hasta hace poco considerada como una especie insular endémica (Ruiz-Sánchez et al., 2019 y referencias incluidas). Esta lagartija está presente en todas las islas e islotes de Columbretes, excepto en el grupo de Ferrera (Castilla et al., 1998a). No se conoce a que es debida la ausencia de la especie en esa isla, donde existen hábitats potenciales para esta. La presencia de restos de una lagartija del género *Podarcis* o de taxones afines, en el contexto paleontológico aquí estudiado confirma una antigua ocupación por parte de este taxón de las islas Columbretes. La atribución taxonómica abierta propuesta para estos restos no permite establecer el contexto paleoecológico durante la formación del yacimiento.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Registro fósil en islas mediterráneas

El registro fósil de lacértidos se conoce en las principales islas del Mediterráneo (Bailon, 2004). En cuanto al género *Podarcis*, su registro fósil en el contexto insular del Mediterráneo se limita a Creta, Sicilia, Cerdeña, Córcega, Mallorca, Ibiza y Menorca (Bailon, 2004; Villa & Delfino, 2019b). Varios trabajos (Bover et al., 2014; Rodríguez et al., 2017; Spilani et al., 2019) propusieron que los ancestros de las especies actuales del género que habitan estas islas llegaron a ellas a través de puentes terrestres. Sin embargo, las poblaciones de *Podarcis siculus* presentes en Menorca, Cerdeña y Córcega han sido introducidas en tiempos históricos por la actividad humana (Silva-Rocha et al., 2018).

Género *Timon* Tschudi, 1836

cf. *Timon lepidus* sensu lato (Daudin, 1802)

Material examinado

Abric del Pastor:

AP-IVd-x-224: 1 premaxilar; AP-IVd-x-217: 1 pterigoides izquierdo; AP-IVd-x-218: 1 pterigoides derecho; AP-IVd-x-229: 1 coxal izquierdo; AP-IVd-x-230: 1 coxal derecho.

Descripción

El premaxilar recuperado es de pequeño tamaño (anchura de la plataforma alveolar: 2,32 mm). Los márgenes laterales del proceso posterodorsal son paralelos. El hueso posee nueve posiciones dentarias. Los dientes presentes son pleurodontos, isodontos, cilíndricos y monocúspides con un ápice romo. La superficie externa del hueso no presenta ninguna ornamentación, con sólo dos forámenes en la base del proceso posterodorsal.

El pterigoides presenta un aspecto grácil y tiene forma de Y (Figura 35A). En vista ventral, muestra tres dientes. El resto presenta tres procesos: anteromedial, anterolateral y posterior. Los procesos anterolateral y posterior están rotos. El proceso anteromedial está bien definido. La escotadura pterigoidea no es pronunciada. En vista dorsal, la fosa columelar está bien definida y tiene forma oval.

Las coxales recuperadas son grandes y están compuestas por ilion, isquion y pubis fusionados (Figura 35B). El acetábulo es grande y de forma ovalada, sin ningún rastro de línea de sutura entre los tres huesos que lo componen. El ilion está roto, pero parece ser largo y comprimido lateralmente. Cerca de la región acetabular, el ilion tiene una espina preacetabular, que se proyecta perpendicularmente al eje largo del ilion. El pubis está roto. El isquion, aunque mal conservado, es grande y de forma triangular.

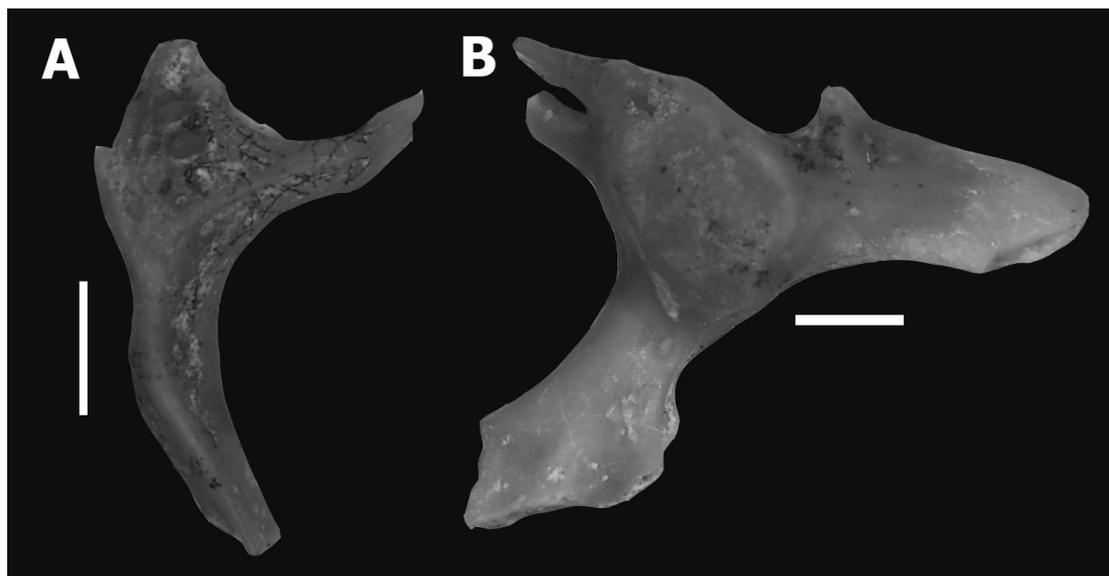


Figura 35. cf. *Timon lepidus* s.l. A) pterigoides izquierdo, Abric del Pastor, AP-IVd-x-217, en vista ventral. B) coxal izquierdo, Abric del Pastor, AP-IVd-x-229, en vista lateral. Escala: 1 mm.

Discusión

Dentro de los lacértidos ibéricos sólo dos especies, *Acanthodactylus erythrurus* y *Timon lepidus*, muestran una escotadura pterigoidea poco pronunciada (Barahona & Barbadillo, 1997). Por otro lado, en estos dos taxones, junto con otras tres especies, los ejemplares recién nacidos muestran un bajo número (1-3) de dientes en los pterigoides (Barahona & Barbadillo, 1997). Sin embargo, esta característica es muy variable a nivel intraespecífico (Evans, 2008). El tamaño de la plataforma alveolar del premaxilar (2,32 mm) y el número de dientes (9) presentes en este hueso se encuentran dentro de los valores biométricos dados por Barahona (1996) para *T. lepidus*. Además, el gran tamaño de los huesos coxales se relacionaría con un gran lacértido, como *T. lepidus*. Sin embargo, la osteología post-craneal de los lacértidos está poco estudiada, por lo que la atribución taxonómica queda abierta.

Ecología actual

Recientemente las poblaciones de *Timon lepidus* del sureste de la península ibérica han sido elevadas al rango de especie, *Timon nevadensis* (Ahmadzadeh et al., 2016). Estos autores demuestran una divergencia entre ambos clados relacionada con la aridificación del sureste ibérico debido a la Crisis de Salinidad del Messiniense. Claramente, *T. nevadensis* es un taxón adaptado a unas condiciones más xéricas que *T. lepidus* (Carretero & Salvador, 2017). En cuanto a selección de hábitats, ambas especies son altamente generalistas, ocupando un amplio rango de ecosistemas, especialmente en el caso de *T. lepidus* (Carretero & Salvador, 2017; Mateo, 2017, y referencias en ambos trabajos). No obstante, *T. nevadensis* parece menos exigente en cuanto a la naturaleza de los refugios (Carretero & Salvador, 2017).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Lacertilia indet.

Material examinado

El Salt:

1 maxilar: ST-F24-179; 19 huesos dentales: ST-F24-72, 133, 262 y ST-F25-114; 2 vértebras dorsales: ST-F24-387 y 1216; 670 centros vertebrales: ST-F11-232, STF11-246, ST-F11-248, ST-F11-249, ST-F24-1187, 1202 a 1209, 1210, 1211, 1211, 1214, 1215, 1217, 1218, 1219, 1220 a 1225, 1240, ST-F25-108 a 110 y 112.

Descripción

Los huesos dentales son muy fragmentarios, sin dientes o, si están presentes, en muy mal estado de conservación.

Los centros vertebrales son procélicos, con el cóndilo bien definido. En vista ventral, muestran un par de forámenes paracotilares mal definidos. En algunos ejemplares se aprecia una quilla hemal poco definida. En todos los centros el cotilo y el cóndilo están aplanados dorsoventralmente en vista anterior y posterior, respectivamente.

Discusión

La morfología general de los centros no difiere de los de Scincidae y Lacertidae, sin embargo el estado de conservación del material no permite asignarlos a ninguna de estas dos familias.

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Familia Colubridae Opperl, 1811

Colubridae indet. 1

Material examinado

Abric del Pastor:

1 vértebra precaudal: AP-IVd-x-225; 4 vértebras precaudales: AP-IVd-x-231.

Descripción

Estas vértebras muestran un mal estado de conservación. Son de pequeño tamaño, procélicas y más largas que anchas. En vista dorsal, la espina neural está desarrollada en toda la longitud del arco neural, excepto en su primer cuarto. Las prezigapófisis son estrechas. En vista dorsal, las superficies articulares de las prezigapófisis tienen forma ovalada y están dirigidas antero-lateralmente. Desgraciadamente, el proceso prezigofisario está roto en todos los casos. El zigosfeno es trilobulado, con los lóbulos externos ligeramente más desarrollados que el central. La espina neural recorre todo el arco neural, excepto en su primer cuarto. En vista lateral, la espina neural es más baja que larga. El margen lateral no está bien definido. Los forámenes laterales son grandes y están situados en la base de las prezigapófisis. El borde ventral del centro es ligeramente cóncavo. En vista ventral, éste tiene forma triangular y es ligeramente más largo que ancho. Los márgenes ventrales están bien definidos. La parapófisis es más ancha que la diáfisis. El centro tiene una amplia quilla hemal. Está bien definida y es delgada, ensanchándose débilmente en la zona más cercana al cóndilo. En vista anterior, el canal neural es abovedado y claramente más alto que ancho. El diámetro del canal neural es grande, como en los individuos juveniles de colubrinios (Szyndlar, 1991). En vista posterior, los bordes posteriores del arco neural están ligeramente arqueados. El cotilo y el cóndilo están aplanados dorsoventralmente en vista anterior y posterior, respectivamente. Este último es grande.

Discusión

Tradicionalmente, los paleontólogos distinguen dos morfotipos de vértebras troncales dentro de Colubridae s. l.: el morfotipo "naticino" (con vértebras troncales con hipapófisis), y el "colubrino" (en el que las vértebras dorsales carecen de ella) (Szyndlar, 1984; Szyndlar & Rage, 1999). De este modo, los restos del Abric del Pastor pertenecen a un colúbrido "colubrino". Debido a su pequeño tamaño y a la morfología general de la vértebra (presencia de un zigosfeno ancho en vista dorsal, zigapófisis estrecha, muesca posterior del arco neural abierta y arco neural grande), probablemente AP-IVd-x-231 pertenecería a un juvenil de un colúbrido indeterminado, morfotipo "colubrino".

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Colubridae indet. 2

Material examinado

El Salt:

6 vértebras precaudales: ST-F24-85, 253, 398, 399, 1179 y 1180; 3 centros vertebrales: ST-F24-402, 1183 y 1201.

Descripción

Se han recuperado seis pequeñas vértebras en El Salt. Son de pequeño tamaño (CL_{med} : 1,94 mm; σ : 0,47; n : 5), procélicas y más largas que anchas (CL/NAW : 1,30). En vista dorsal, el zigosfeno es ancho (Figura 36A). La espina neural recorre toda la longitud del arco neural, excepto en la región del zigosfeno. Las prezigapófisis y las postzigapófisis están bien diferenciadas respecto al arco neural. Las prezigapófisis son cortas; por desgracia, la superficie articular está muy dañada. En vista lateral, la espina neural es muy baja. El margen lateral está mal definido. En vista ventral, el centro es más largo que ancho (Figura 36B). Hay un par de pequeños forámenes subcentrales. La quilla hemal es delgada y sus márgenes laterales están mal definidos. En vista anterior y posterior, el canal neural muestra un diámetro elevado. El cotilo y el cóndilo están aplanados dorsoventralmente en vista anterior y posterior, respectivamente.

Discusión

Algunos rasgos, como el gran diámetro del canal neural, la presencia de un cotilo ancho en vista frontal y la presencia de una muesca posterior abierta del arco neural del material examinado indican que todos estos elementos son consistentes con serpientes juveniles (Szyndlar, 1991). La ausencia de una hipapófisis denota que estas vértebras pueden asignarse a colúbridos "colubrinos". No es posible una atribución taxonómica más precisa.

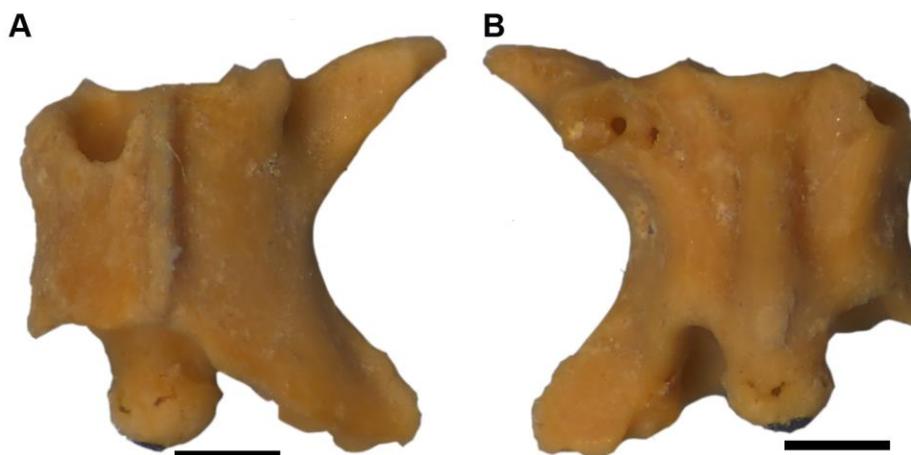


Figura 36. A y B) Colubridae indet. 2, vertebra dorsal, El Salt, ST-V24-1180, en vista dorsal (A) y ventral (B). Escala: 0,5 mm.

Estos restos muestran ciertas diferencias morfológicas con los atribuidos a colúbridos “colubrinios” indeterminados de Abric del Pastor. En este sentido, el centro vertebral del material procedente de El Salt presenta una relación entre la longitud y la anchura del centro similar, mientras que los centros provenientes de Abric del Pastor son más largos que anchos. En las vértebras descritas la quilla hemal es delgada y no está bien definida, por el contrario, en Abric del Pastor esta estructura está bien definida y parece presentar una cierta forma espatulada. En base a ello, hemos optado por considerar la posible adscripción a distintas formas indeterminadas de colúbridos “colubrinios”.

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Género *Coronella* Laurenti 1768

***Coronella* sp.**

Material examinado

Abric del Pastor:

1 vértebra cervical: AP-IVd-x-226; 6 vértebras precaudales: AP-IVd-x-227 y 228.

El Salt

6 vértebras precaudales: ST-F24-182, 251, 256 y 1252; 3 centros vertebrales: ST-F24-401, 1181 y 1182.

Descripción

Las vértebras son pequeñas (CL_{med} : 1,93 mm, σ : 0,29; mm; n: 11), procélicas y ligeramente más largas que anchas (CL/NAW_{med} : 0,39; σ : 0,16; n: 8) (Figura 37). La constricción interzigapofisaria está bien desarrollada. En vista dorsal, las prezigapófisis y las postzigapófisis se distinguen del arco neural. El proceso prezigofisario es corto, recto, bien desarrollado y se proyecta antero-lateralmente con un extremo romo. Las superficies articulares de la prezigapófisis son grandes y de forma ovalada. El zigosfeno posee un borde anterior relativamente recto con dos pequeños lóbulos en los extremos. La espina neural recorre toda la longitud del arco neural, excepto su tercio anterior. Los procesos postzigapofisarios son anchos, esto junto a la fuerte constricción

interzigapofisiaria da a las vértebras una peculiar apariencia de X (Figura 37A y D). En vista lateral, la espina neural es baja (Figura 37E). La diapófisis y la parapófisis son redondeadas y de tamaño similar, siendo esta última aplanada. En vista ventral, el centro es triangular sin un margen inferior bien definido (Figura 37B y F). El centro no muestra ningún foramen. La quilla hemal es ancha con márgenes laterales bien definidos. En vista posterior, el arco neural es aplanado dorso-ventralmente. El cotilo y el cóndilo son grandes y redondeados en vista anterior (Figura 37C) y posterior, respectivamente. La presencia de una hipapófisis denota que AP-IVd-x-226 es una vértebra cervical (Figura 37D, E y F).

Discusión

El material estudiado muestra los rasgos característicos del género *Coronella*: pequeño tamaño; en vista dorsal, presencia de una constricción bien marcada en la región media del arco neural con los procesos postzigapofisarios anchos, otorgando así a la vértebra una forma de X; el arco neural fuertemente deprimido y los procesos prezigapofisarios son cortos (Szyndlar, 1984, 1991; Bailon, 1991; Blain, 2009). En la actualidad, en este género se incluyen tres especies: *Coronella brachyura*, *Coronella austriaca* y *Coronella girondica*. La primera de ellas, *C. brachyura* es una especie endémica de la India, localizándose en los estados de Maharashtra, Gujarat y Madhya Pradesh (Patel et al., 2015). Las otras dos especies se localizan en el Paleártico occidental. El área de distribución de *C. austriaca* se extiende desde el sur de Escandinavia hasta Sicilia, su límite oriental lo alcanza en el norte de Irán (Speyboeck et al., 2016). Presenta poblaciones relictas en ciertas cordilleras del este y sur de la península ibérica, como Sierra Nevada (Santos et al., 2008; Martínez del Marmol et al., 2020). Por su parte, *C. girondica* se distribuye en la cuenca mediterránea occidental, tanto en la orilla europea

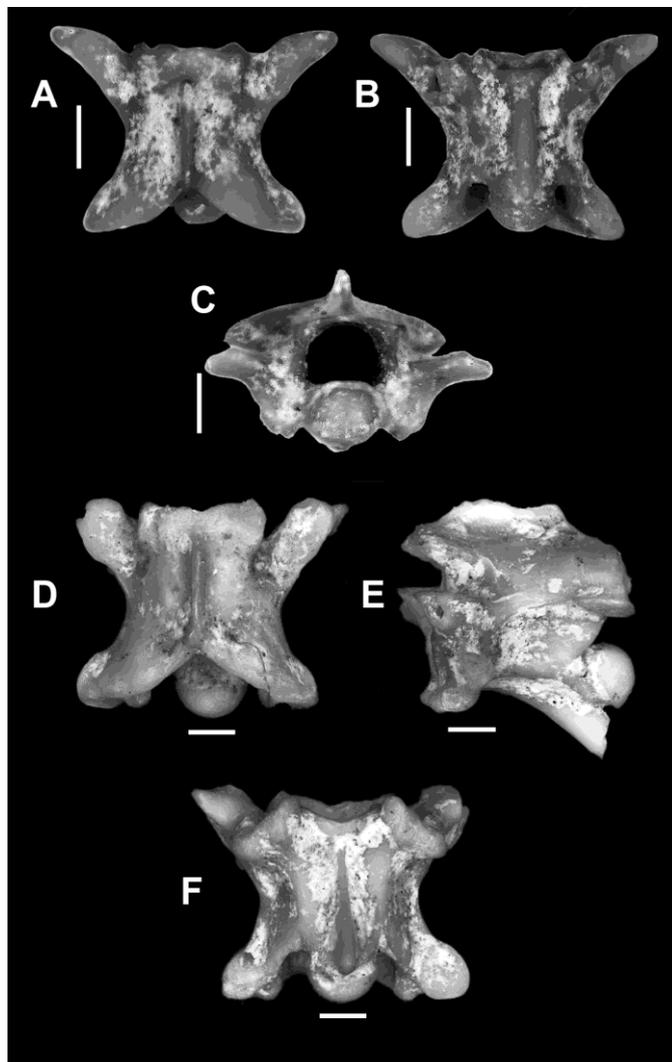


Figura 37. *Coronella* sp., ST-F24-256, El Salt, vértebra dorsal en vistas dorsal (A), ventral (B) y anterior (C). AP-IVd-x-226, vértebra cervical, Abric del Pastor, en vistas dorsal (D), lateral (E) y ventral (F). Modificado de Marquina-Blasco et al. (2021a). Escala: 1 mm.

(península ibérica, sur de Francia y norte de Italia) como en la africana (Marruecos, Túnez y Algeria) (Speybroeck et al., 2016). Morfológicamente *Coronella girondica* y *Coronella austriaca* se diferencian en que en la primera los procesos prezigapofisarios presentan una menor anchura en la base y son más largos que en la segunda; así como en la relación entre el tamaño de la parapófisis en relación con la diapófisis, más grandes en *C. austriaca* que en *C. girondica* (Szyndlar, 1984; Bailon, 1991). En base a estos rasgos, el material estudiado muestra una morfología atribuible a *C. girondica*. Sin embargo, estos caracteres pueden mostrar un cierto grado de variación, por lo que la atribución de especies debe hacerse con precaución (Blain et al., 2011a). Además, tras aplicar el método biométrico para la determinación de vértebras de “colubrinós” ibéricos establecido por Blain (2009), los restos estudiados coinciden con los parámetros establecidos para *C. girondica* (Tabla 4; Figura 38). No obstante, este autor no incluye a *C. austriaca* en este estudio biométrico. Por lo tanto, proponemos una atribución taxonómica de los restos a nivel genérico.

Tabla 4. Medidas biométricas obtenidas en las vértebras de serpiente recuperadas del yacimiento Abric del Pastor. Donde, CL: longitud del centro; CNW: anchura del cuello del cóndilo; CNW/CL: relación entre la anchura del cuello del cóndilo y la longitud del centro; CNW/NAW: relación entre la anchura del cuello del cóndilo y la anchura del centro; NAW: ancho del centro.

YACIMIENTO	CL	NAW	CNW	CNW/NAW	CNW/CL
ST	2,13	1,71	0,80	0,47	0,38
	1,75	1,39	0,58	0,42	0,33
	1,94	--	0,84	--	0,43
	1,96	1,54	0,67	0,44	0,34
AP	1,94	--	--	--	--
	1,47	--	--	--	--
	2,59	2,42	1,06	0,44	0,41
	2,03	1,66	0,70	0,42	0,35
	1,98	1,80	0,86	0,48	0,44
	1,81	1,58	0,00	0,00	0,00
	1,59	1,36	0,65	0,48	0,41

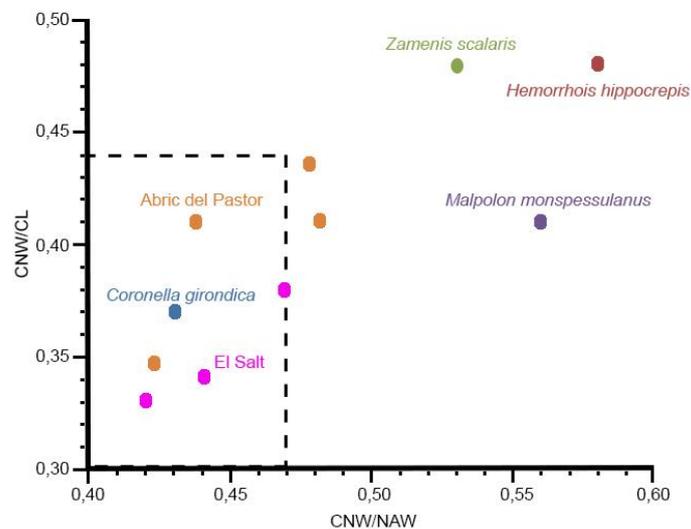


Figura 38 (página anterior). Comparación de los valores biométricos entre los restos atribuidos a *Coronella* sp. procedentes de los yacimientos de Abric del Pastor y El Salt con los obtenidos en ejemplares modernos de *Coronella girondica*, *Hemorrhois hippocrepis*, *Malpolon monspessulanus* y *Zamenis scalaris*. Datos de ejemplares modernos obtenidos de Blain (2009). El rectángulo punteado hace referente a los valores máximos de CNW/CL y CNW/NAW atribuibles a *C. girondica* de acuerdo con Blain (2009). Donde: CNW/CL, relación entre la anchura de la constricción precondilar y la longitud del centro vertebral; y CNW/NAW, relación entre la anchura de la constricción precondilar y la anchura del centro vertebral.

Connolly et al. (2019) indican en su listado faunístico la presencia de *Coronella girondica* en el yacimiento de Abric del Pastor. No obstante, tras lo expuesto en el párrafo anterior consideramos que esta atribución debe ser establecida únicamente a nivel genérico.

Ecología actual

La atribución taxonómica abierta no permite establecer la ecología actual del taxón; además, las dos especies que se dan actualmente en la península ibérica (*Coronella austriaca* y *Coronella girondica*) tienen preferencias ecológicas muy diferentes. Así, la presencia de una de estas especies puede tener un gran peso en las reconstrucciones paleológicas y paleoclimáticas. Si la presencia de *C. girondica* se confirmara finalmente, aportaría a la reconstrucción paleoclimática una señal termófila; alternativamente, la presencia de *C. austriaca* apuntaría más bien a un escenario paleoclimático más frío.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Género *Zamenis* Wagler 1830

cf. *Zamenis scalaris* (Schinz 1822)

Material examinado

El Salt:

3 dientes: ST-F11-244; 1 vértebra dorsal: ST-F11-245.

Descripción

Los dientes son pequeños, cónicos y curvados hacia atrás, con el ápice afilado. Esta morfología es típica de las serpientes.

La vértebra dorsal es pequeña (LC: 0,78 mm.), procélica y ligeramente más larga que ancha (Figura 39). En vista dorsal, la espina neural termina en la mitad posterior del zigofeno. Las prezigapófisis están individualizadas respecto al resto del arco neural. La superficie articular de las prezigapófisis es de forma ovalada, con su extremo redondeado. El zigofeno es trilobulado,

con un lóbulo central ancho y poco desarrollado. Las prezigapófisis se proyectan anterolateralmente, mientras que las postzigapófisis se proyectan posterolateralmente. La espina neural, las diapófisis, las parapófisis y el cóndilo están rotos. En vista lateral, en la parte anterior del arco neural presenta un foramen lateral bien definido y redondeado situado en una depresión profunda detrás de la diapófisis. En vista ventral, el centro tiene forma triangular, es convexo y con márgenes inferiores bien definidos. Los forámenes subcentrales son pequeños y no están bien definidos. La quilla hemal tiene forma espatulada distalmente y presenta márgenes laterales difusos. En vista frontal, el arco neural está aplanado dorsoventralmente. El zigosfeno es ligeramente convexo. El cotilo es pequeño y redondeado.

Discusión

Debido a su pequeño tamaño y a la morfología general de la vértebra (presencia de un zigosfeno ancho en vista dorsal, zigapófisis estrecha, muesca posterior del arco neural abierta y arco neural grande), probablemente ST-F11-245 pertenecería a un juvenil de culebra de escalera (*Zamenis scalaris*).

Ecología actual

Zamenis scalaris habita la mayor parte de la península ibérica (excepto la cornisa cantábrica), el suroeste de Francia y el noroeste de Italia (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008). Esta especie ocupa un amplio rango de hábitats, siempre dentro del rango bioclimático termo, meso y supramediterráneo. La culebra de escalera habita en matorrales mediterráneos y bordes forestales. En general, *Z. scalaris* ocupa zonas húmedas y de umbría en la zona sur de su área de distribución (Busack & Jaksić, 1982); mientras que en el norte se localiza en zonas secas y orientadas al norte (Bea, 1985).

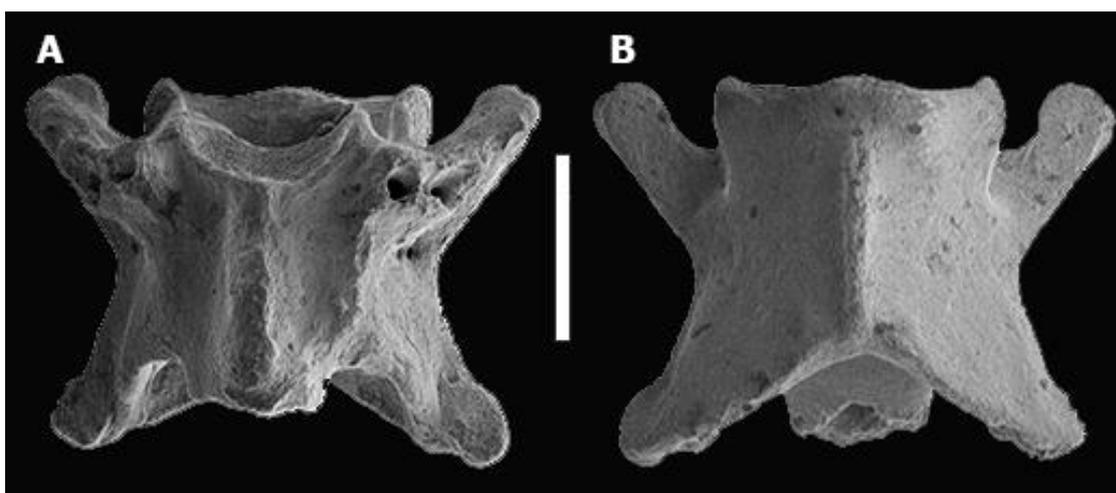


Figura 39. cf. *Zamenis scalaris*, El Salt, ST-F11-235 vértebra dorsal en vista ventral (A) y dorsal (B), El Salt, ST-F11-235. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2017). Escala: 0,5 mm.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

***Coronella* sp. / *Zamenis* sp.**

Material examinado

El Salt:

2 vértebras dorsales: ST-F24-416 y 1178.

Descripción:

Las vértebras y centros recuperados son de pequeño tamaño (LC: 1,82 mm; n: 1). Son procélicas y más largas que anchas (CL/NAW: 1,08 mm, n: 1). En vista dorsal, la espina neural termina en el extremo posterior del zigofeno. Las prezigapófisis están individualizadas respecto al resto del arco neural y se proyectan anterolateralmente. Los procesos prezigapofisarios son grandes, cónicos y terminan en punta. La superficie articular de la prezigapófisis es grande y con forma ovalada, con su extremo redondeado. Las postzigapófisis se proyectan posteriormente. El zigofeno es recto. En vista lateral, la espina neural es recta y baja. El margen inferior está bien definido y termina en la región pericondilar. En vista ventral, el centro es ligeramente convexo y muestra una forma triangular, claramente más ancha en la región anterior. Este elemento no muestra ningún foramen; probablemente esté oculto por el sedimento. La quilla hemal es ancha con márgenes laterales difusos. Mientras que en ST-F24-416 esta estructura está parcialmente rota, en ST-F24-1178 es progresivamente más ancha desde la parte anterior del centro hasta la posterior, por lo que la quilla hemal muestra una forma espatulada. En vista posterior, el canal neural está ligeramente aplanado lateralmente, con la parte superior del canal plano y no acabado en domo. En vista anterior, el zigofeno es ligeramente convexo. El cotilo es pequeño y ligeramente aplanado dorso-ventralmente. El cóndilo muestra una morfología similar en vista posterior.

Discusión

Morfológicamente, ambas vértebras muestran algunos rasgos asignables al género *Coronella*, sin embargo, según el método biométrico para la determinación de las vértebras del tronco de serpientes "colubrinus" (vértebras del tronco sin hipapófisis) establecido por Blain (2009), ST-F24-416 y 1178 pertenecen a *Zamenis scalaris*. Estas discrepancias en la atribución taxonómica tras el uso de diferentes metodologías están relacionadas con el reducido tamaño de la muestra, el mal estado de conservación y el pequeño tamaño de los fósiles estudiados. Como señaló Blain (2009), la principal diferencia entre *Coronella giron dica* y *Zamenis scalaris* es la presencia de una quilla hemal espatulada y la ausencia de un arco neural aplanado dorsoventralmente en este último. Sólo ST-F24-1178 muestra una quilla hemal ligeramente espatulada, pero la región anterior de su arco neural está rota. Por lo tanto, estos restos pueden pertenecer a un pequeño espécimen del género *Zamenis* o a un individuo raro del género *Coronella*.

Ecología actual

La atribución taxonómica sigue abierta, lo que impide realizar más inferencias paleoecológicas. La confirmación de la presencia de *Zamenis scalaris* en V-24 S9 implicaría una señal termófila en la reconstrucción paleoclimática.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Familia Natricidae Bonaparte 1840

Género *Natrix* Laurenti 1768

***Natrix maura* (Linnaeus, 1758)**

Material examinado

El Salt:

4 vértebras dorsales: ST-F24-1184, 1185, 1258 y 1260.

Descripción

Las vértebras son procélicas y más largas que anchas (CL/NAW: 1,16 mm; n: 1) (Figura 40). En vista dorsal, la mayor parte del arco neural está roto. Sin embargo, es posible apreciar algunos rasgos de la vértebra. Las prezigapófisis son anchas, aunque su extremo está roto. La superficie articular de las prezigapófisis es ovalada y está inclinada anterodorsalmente. La postzigapófisis se proyecta posterolateralmente. En vista lateral, el margen lateral está bien definido, por el contrario el margen inferior es difuso y sólo apreciable en la mitad anterior del centro. En la base del proceso prezigapofisario hay un gran foramen lateral. La diapófisis es redondeada, mientras que la parapófisis es oval. El proceso parapofisario está roto pero parece ser corto, y se proyecta anteriormente. La hipapófisis es corta y presenta una forma sigmoidal, cuyo extremo es redondeado. En vista ventral, el centro es alargado y triangular. Se puede apreciar que el proceso parapofisario es ancho. Están presentes un par de pequeños forámenes subcentrales. Las diapófisis y las parapófisis son de tamaño similar. El cotilo y el cóndilo son pequeños y redondeados en vista frontal y posterior, respectivamente. El arco neural es convexo en vista posterior.

Discusión

Las vértebras estudiadas presentan rasgos típicos del género *Natrix*: vértebras alargadas con la presencia de hipapófisis corta con forma sigmoidal, cotilo y cóndilos pequeños y procesos

parapofisarios cortos (Szyndlar, 1984; Bailon, 1991). Tradicionalmente, los herpetólogos han considerado que el género *Natrix* estaba compuesto por tres especies: *Natrix natrix*, *Natrix tessellata* y *Natrix maura*. Sin embargo, en los últimos años se han elevado al rango de especie las subespecies ibéricas, *Natrix astreptophora*, y de Europa occidental, *Natrix helvetica*, de *N. natrix* (Pokrant et al., 2016; Kindler et al., 2017). La validez específica de *Natrix megaloccephala* es controvertida y algunos autores la consideraron conspecífica con *N. natrix* (por ejemplo, Kindler et al., 2013). A nivel osteológico, *N. natrix* s. l., *N. maura* y *N. tessellata* difieren en la morfología del centro y del extremo de la hipófisis y en el diferente grado de robustez del proceso parapofisiario (Szyndlar, 1984). Sin embargo, Holman (1998) y Ratnikov & Mebert (2011) señalaron cierto grado de variación de ambos caracteres. Por otro lado, *N. natrix* s. l. y *N. maura* se diferencian por la distinta morfología del centro, más convexo y con un margen inferior difuso en este último taxón, tal y como se observa en el material fósil de El Salt.

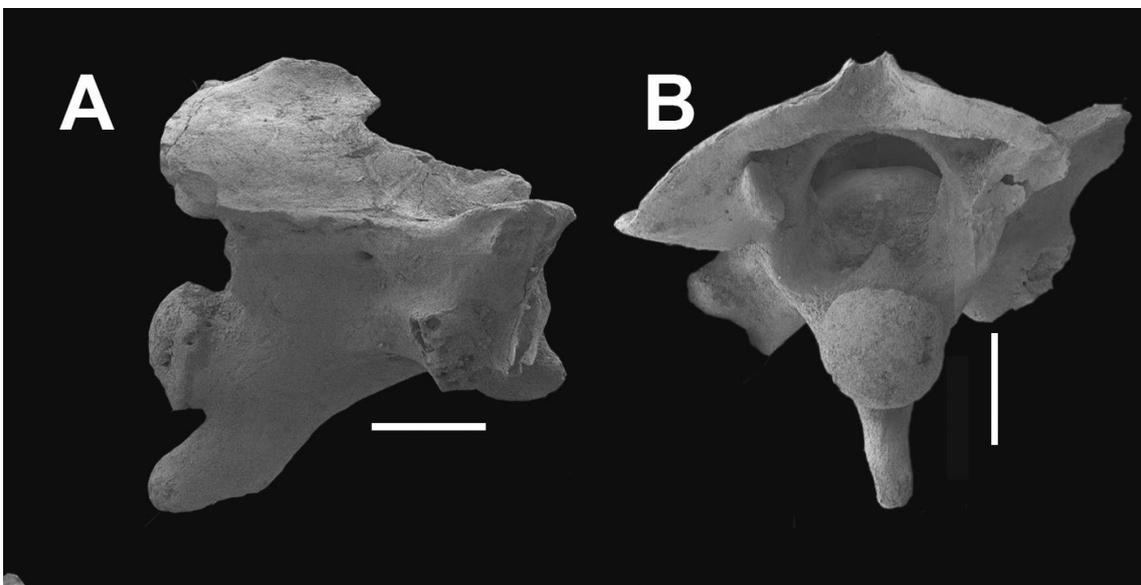


Figura 40. *Natrix maura*, vértebra precaudal, El Salt, ST-V24-1184, en vista lateral (A) y posterior (B). Modificado de Marquina-Blasco et al. (2021a). Escala: 1 mm.

Ecología actual

Natrix maura se distribuye por el noroeste de África y el suroeste de Europa. En esta última, se encuentra en la península ibérica, Francia (excepto su costa norte y los Alpes) y la costa de Liguria (noroeste de Italia). En la península ibérica se distribuye ampliamente, estando ausente o siendo rara en algunas zonas costeras de la cornisa cantábrica (Lugo, Asturias y Cantabria). La presencia de la culebra viperina está relacionada con la existencia de masas de agua, ya sean naturales o artificiales (Santos et al., 2002; Santos, 2008).

Distribución altitudinal en la península ibérica

A pesar de ser una especie ampliamente distribuida por la península ibérica, cuyo único factor limitante es la existencia de masas de agua (Santos et al., 2002; Santos, 2008), *Natrix maura*

parece mostrar una distribución altitudinal limitada. La cota máxima registrada para la especie es de 1.950 msnm en el sistema Bético (Fernández-Cardenete et al., 2000). En el sistema Central se registra la cota máxima de 1.800 msnm (Lizana et al., 1988; Pleguezuelos & Villafranca, 1997), mientras que en el Ibérico alcanza los 1.580 msnm (Barberá et al. 1999) y en Pirineos los 1.500 msnm (Llorente et al. 1995), aunque es rara por encima de los 1.200 msnm (Martínez Rica, 1983). En el resto de cordilleras norteñas (Cantábrica y macizo Galaico-Leonés) las alturas máximas citadas son más modestas, 1.270 y 1.210 msnm respectivamente (García-Cardenete, 2008; Domínguez et al., 2012). Tanto en Sierra Morena como en Montes de Toledo alcanza los 1.100 msnm (Ayllón et al., 2003; Hernández-Sastre & Ayllón, 2007).

Familia Viperidae Opperl 1811

Género *Vipera* Laurenti 1768

Viperidae indet.

Material examinado

Abric del Pastor:

1 colmillo solenoglifo: AP-IVD-x-228.

Descripción

El colmillo está fuertemente curvado. En el ápice, la superficie anterior del colmillo muestra un orificio de descarga de veneno alargado y delgado. En el diente se observa la cavidad pulpar y un canal longitudinal, que es circular en la sección transversal. El canal está completamente cerrado, sin ningún surco o sutura en la superficie externa del diente.

Discusión

Los restos descritos anteriormente son atribuibles a la familia Viperidae debido a que: el colmillo es de tipo solenoglifo, hueco, con canal completo cerrado y sin ninguna sutura en su superficie externa, y provisto de un orificio distal para la salida del veneno (Bailón, 1991; Bailón et al., 2002).

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

***Vipera latastei* Boscá 1878**

Material examinado

El Salt:

1 vértebra cervical: ST-F24-1262; 7 vértebras dorsales: ST-F24-263, 391, 392, 1237, 1258, 1260 y 1267.

Descripción

Las vértebras son de tamaño pequeño (LC: 2,62 mm, σ : 0,26 mm; n: 6), procélicas y más largas que anchas (Figura 41). Presentan una constricción interzigapofisaria bien desarrollada. Las prezigapófisis y las postzigapófisis son distintas del arco neural, que está aplanado dorsoventralmente en vista posterior. En vista lateral, la espina neural es alta y recorre toda la extensión del arco neural. Las prezigapófisis se proyectan anteriormente, mientras que las postzigapófisis lo hacen posteriormente. La diapófisis es redondeada. La parapófisis es plana y dirigida dorsalmente. Los procesos parapofisarios están bien definidos y se proyectan anteroventralmente. La hipapófisis es larga y recta. En vista ventral, el centro es transversalmente convexo y tiene forma triangular, más ancho anteriormente, y sus márgenes inferiores no están bien definidos. Los forámenes subcentrales, grandes y bien definidos, están situados en la parte anterior del centro. Las vértebras presentan un zigosfeno bien definido y un zigantro, en vista anterior y posterior, respectivamente. El cotilo y el cóndilo son grandes y redondeados en vista anterior y posterior, respectivamente.

Discusión

Las vértebras fósiles muestran los rasgos típicos del género *Vipera*: presencia de una hipapófisis recta, un arco neural aplanado dorsoventralmente, un centro transversalmente convexo con márgenes laterales imprecisos, el cotilo y el cóndilo bien desarrollados y las superficies articulares de las prezigapófisis y postzigapófisis inclinadas dorsalmente (Bailon, 1991). Szyndlar (1984) separa a los Viperidae en dos grupos morfológicamente distintos: "Víboras orientales", que incluye especies grandes actualmente presentes en el Mediterráneo oriental y Asia central; y "Víboras europeas", con especies europeas más pequeñas. Según el tamaño de las vértebras examinadas, los fósiles estudiados pertenecen a una "víbora europea" (LC<5mm). Dentro de este grupo, hay dos complejos distinguibles por su morfología vertebral: el "complejo *Vipera berus*" y el "complejo *Vipera aspis*" (Szyndlar & Rage 1999, 2002). Las vértebras aisladas del tronco de los diferentes complejos pueden distinguirse por su forma y tamaño. Las vértebras del "complejo *V. berus*" son pequeñas, alargadas y provistas de una espina neural baja y de una hipapófisis corta. Por el contrario, las vértebras del "complejo *V. aspis*" presentan hipapófisis y espinas neurales más desarrolladas (Szyndlar & Rage, 1999). Los centros vertebrales no son alargados, en contraste con los miembros del "complejo *V. berus*", y la presencia de una espina neural y una hipofisis bien definida son rasgos típicos de las víboras del "complejo *V. aspis*". La diferenciación dentro del grupo es relativamente difícil. El tamaño de las vértebras de *Vipera*

ammodytes es más parecido al de las especies más pequeñas de las "víboras orientales". *Vipera aspis* y *Vipera latastei* difieren en el desarrollo de la espina neural y de la hipapófisis de la vértebra cervical. En esta última, la hipapófisis de esta vértebra es más larga que el centro (Szyndlar & Rage, 1999). Este es precisamente el caso de la vértebra cervical ST-F24-1262 (Figura 41E y F).

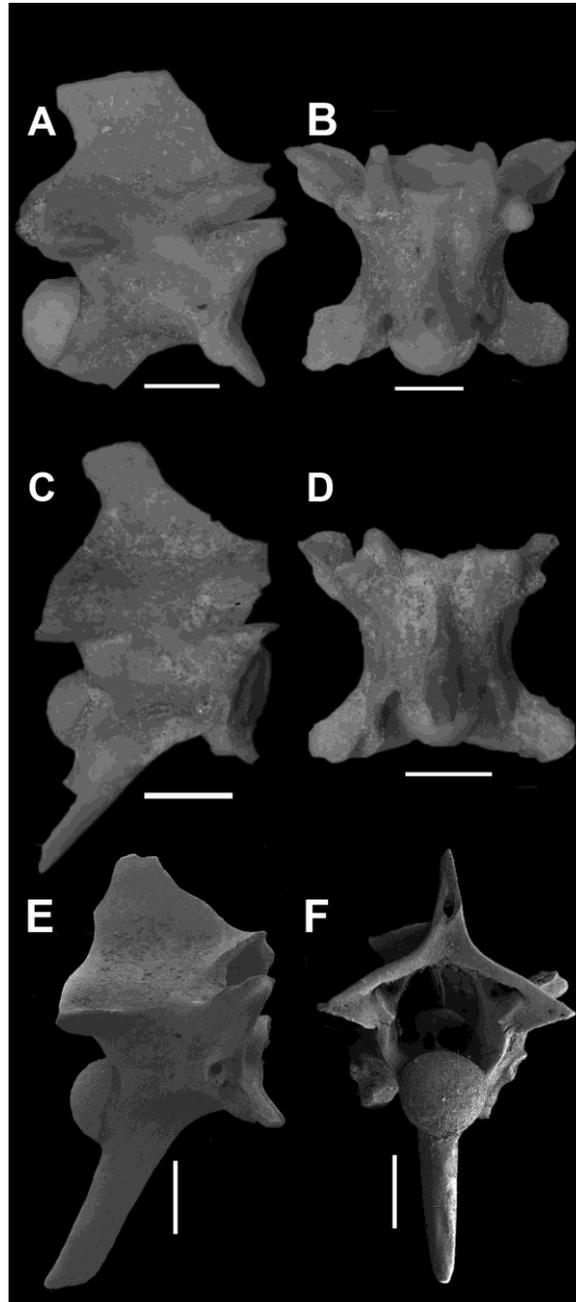


Figura 41. *Vipera latastei*, vértebra dorsal, El Salt, ST-V24-263, en vista lateral (A) y posterior (B). Vértebra dorsal, El Salt, ST-V24-392, en vistas lateral (C) y ventral (D). Vértebra cervical, El Salt, ST-F11-1262, en vistas lateral (E) y posterior (F). Modificado de Marquina-Blasco et al. (2021a). Escala: 1 mm.

La víbora hocicuda (*Vipera latastei*) es un endemismo ibérico ausente en los Pirineos y la cornisa Cantábrica (Martínez-Freiría et al., 2021). En España y Portugal, su distribución está relacionada principalmente con una mezcla de factores bióticos y abióticos y al grado de modificación antrópico del territorio (Santos et al., 2006). *V. latastei* es una especie marcadamente relacionada con la región bioclimática mediterránea, ocupando tanto zonas húmedas (por ejemplo, Serra da Gêres, noroeste de Portugal, donde la precipitación anual supera los 3.000 mm/año) como áridas (por ejemplo, Cabo de Gata, sureste de España, con una precipitación de 170 mm/año) (Santos et al., 2006). Esta especie habita en zonas secas, rocosas o arenosas, cubiertas o rodeadas de vegetación abierta; requiere condiciones adecuadas de insolación y abundantes refugios (Pleguezuelos & Santos, 2002; Brito, 2008).

Distribución altitudinal en la península ibérica

Vipera latastei es uno de los reptiles ibéricos con una distribución altitudinal más amplia, registrándose desde el nivel del mar hasta los 2.950 msnm en Sierra Nevada (sistema Bético) (Fernández-Cardenete et al., 2000). En el sistema Central alcanza también una cota elevada, 2.450 msnm (Pérez-Mellado, 1983). Sin embargo, en el resto de sistemas montañosos las citas son significativamente inferiores. Así, en el caso del sistema Ibérico la altura máxima reportada es de 1.700 msnm (Serrano Ezaguerri et al., 2001), mientras que en Sierra Morena y Montes de Toledo parece alcanzar únicamente los 1.000 msnm (Ayllón et al., 2003; Hernández-Sastre & Ayllón 2007). Esta diferencia en las citas entre los diversos sistemas montañosos del centro y sur de la península ibérica podrían deberse a la falta de estudios herpetológicos; en cambio, en el caso de las sierras del norte peninsular la distribución altitudinal de la especie parece estar limitada por razones climáticas (Martínez-Freiría et al., 2008) y por la presencia de otras especies congénéricas de vipéridos, *Viperas aspis* y *Vipera seoanei* (Duguy et al., 1979; Saint Girons, 1980; Brito & Crespo, 2002). Así, en el macizo Galaico-Leonés Bas López (1984) reporta los 1.250 msnm como la cota máxima para *V. latastei* en este sistema. El área meridional de la cordillera Cantábrica supone el límite septentrional en la distribución de la especie, en este sistema alcanza los 1.200 msnm, a partir de la cual parece ser sustituida por *V. seoanei* (Duguy et al., 1979). En Pirineos ha sido citada a 1.400 msnm por Ferrer et al. (2018) en zona de simpatria con *V. aspis*.

***Vipera cf. latastei* Boscá 1878**

Material examinado

Columbretes:

15 colmillos solenoglifos: COLT-2 y 10; 1 fragmento de dentario: COLT-49; 8 vértebras dorsales: COLT-5, 6, 50 y 52; 8 centros de vértebras precaudales: COLT-51; 1 vértebra caudal: COLT-53.

Descripción

Los colmillos recuperados son fuertemente curvados (Figura 42A). La superficie anterior del colmillo muestra un orificio alargado y estrecho en posición distal para la descarga de veneno. En el diente se observa la cavidad pulpar y un canal, cuya sección transversal es circular. El canal está completamente cerrado, sin ninguna ranura o sutura en la superficie externa del diente.

COLT-49 es un fragmento de dentario con tres posiciones dentales, pero que sólo conserva dos dientes. Los dientes se insertan en pequeños alvéolos, son cónicos y están curvados hacia atrás.

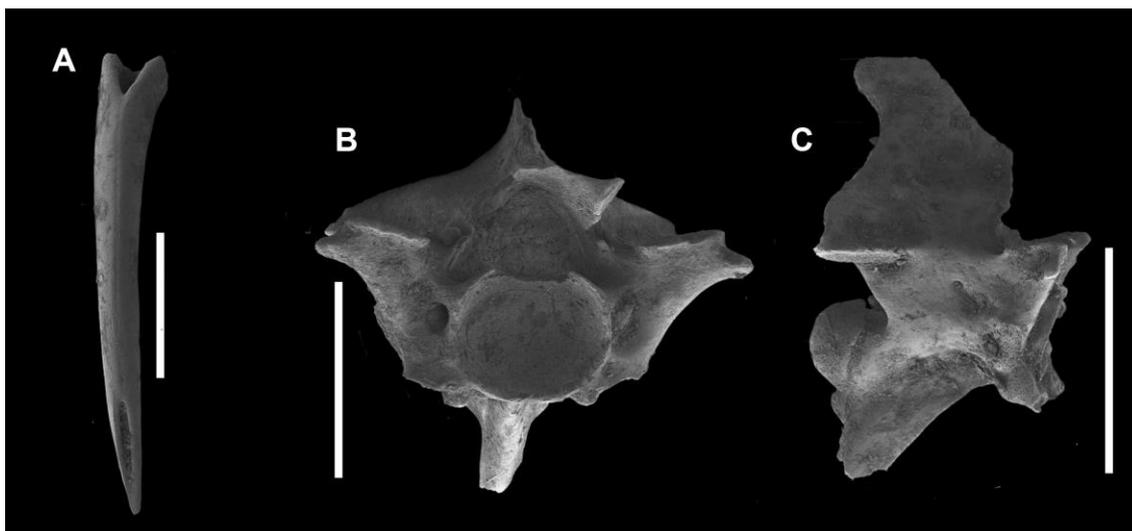


Figura 42. *Vipera cf. latastei*. A) colmillo solenoglifo, Columbretes, COLT-2, en vista anterior. B) Vértebra dorsal, Columbretes, COLT-6, en vista anterior. C) Vértebra dorsal, Columbretes, COLT-5, en vista lateral. Escala: 0,5 mm.

Las vértebras precaudales son de tamaño pequeño ($LC_{med} = 2,76$ mm; $n = 5$; $\sigma = 0,43$; $LC_{min} = 2,10$ mm; $LC_{max} = 3,21$), procélicas y más largas que anchas y presentan, en vista dorsal, una constricción interzigapofisaria bien desarrollada (Figura 42B). El zigosfeno es trilobulado, con el lóbulo central de tamaño similar a los laterales. Las prezigapófisis y las postzigapófisis son distintas del arco neural. Este es aplanado dorsoventralmente en vista posterior. En vista lateral, la espina neural es alta y recorre toda la extensión del arco neural (Figura 42C). Las prezigapófisis se proyectan anterolateralmente, mientras que las postzigapófisis se proyectan posterolateralmente. La superficie articular de ambas estructuras está inclinada dorsolateralmente. Los procesos prezigapofisarios son cortos y puntiagudos. Las diapófisis son redondeadas y las parapófisis son aplanadas, bien definidas y dirigidas dorsalmente. Los procesos parapofisarios están bien definidos y se proyectan anteroventralmente. Los márgenes laterales están bien definidos. La hipapófisis es larga y recta. En vista ventral, el centro tiene forma triangular, es más ancho en la región anterior que en la posterior. Este es transversalmente convexo. Los márgenes inferiores del centro no están bien definidos. Los forámenes subcentrales están situados en la parte anterior del centro, y son grandes y bien definidos. El cotilo y el cóndilo son grandes y redondeados en vista anterior y posterior, respectivamente. En vista posterior, el diámetro del cóndilo es menor que el del arco neural.

COLT-53 pertenece a una vértebra caudal debido a la presencia de un par de hemapófisis en posición ventral en el centro.

Discusión

Estos restos son atribuibles al género *Vipera* por: presencia de un colmillo venenoso de tipo solenoglifo sin ningún surco o sutura en la superficie externa del diente, vértebra con hipapófisis, arco neural deprimido dorsoventralmente, centro vertebral más largo que ancho, centro convexo ventralmente con márgenes inferiores difusos, el cotilo y cóndilo están bien desarrollados, presencia de procesos parapofisarios, y superficie articular de las zigapófisis inclinada dorsalmente (Szyndlar, 1984; Bailon, 1991; Bailon et al., 2002). Según el tamaño de las vértebras examinadas (LC: 2,76 mm), el material de Illa Grossa pertenece a una "víbora europea" (LC<5mm). En el material del yacimiento de Columbretes, la hipapófisis, aunque está rota, parece estar bien desarrollada y ser recta; este rasgo, junto con la presencia de un borde posterior de la espina neural, que es alto (más que el centro en vista lateral), nos permite atribuir los restos al "complejo *Vipera aspis*". Por razones morfológicas, paleobiogeográficas y bioestratigráficas, la especie presente en la isla Illa Grossa podría haber sido *Vipera latastei*, aunque en este trabajo proponemos una atribución abierta relacionada con este taxón a la espera de nuevos restos que puedan cerrar definitivamente su atribución taxonómica. En este sentido, en el apartado sobre la identidad de las serpientes de Columbretes se discute más ampliamente esta atribución.

Ecología actual

Ver apartado "Ecología actual" en la discusión sobre el material atribuido a *Vipera latastei* recuperado en el yacimiento de El Salt.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Ver apartado "Distribución altitudinal en la península ibérica" en la discusión sobre el material atribuido a *Vipera latastei* recuperado en el yacimiento de El Salt.

Registro fósil en islas mediterráneas

El registro fósil de víboras en islas del Mediterráneo es escaso, conociéndose únicamente 14 yacimientos paleontológicos en ocho islas (Lymberakis & Iliopoulos, 2019; Torres-Roig et al., 2020; este trabajo). Respecto a los restos con morfología atribuible a víboras del "complejo *Vipera aspis*" están restringidos al Mediterráneo occidental (Cerdeña, Sicilia y Baleares), excepto en el caso de los restos de *Vipera ammodytes* procedentes del Santuario de Poseidón (isla de Calauria, Grecia; 750 a.C.-100 d.C.) (Lymberakis & Iliopoulos, 2019). El registro más antiguo proviene del Mioceno inferior de Oschiri (Cerdeña, Italia; MN 1-3) como *Vipera* sp. (Venczel & Sanchíz, 2006). Bover et al. (2014) reportan cf. *Vipera natiensis* en la localidad de Na Burguesa-1 (Mallorca, islas Baleares; Mioceno superior/Plioceno inferior, MN13-14). Ya en el Plioceno este complejo de víboras es citado en los siguientes yacimientos: Capo Mannu D1 en Sicilia (Italia),

MN 15 (Plioceno inferior; Delfino et al., 2011), y *Vipera natiensis*, taxón endémico balear procedente de Punta Nati 12 (Menorca, islas Baleares, España; Plioceno inferior) (Bailon et al., 2002). En depósitos cuaternarios, restos del “complejo *V. aspis*” han sido citados en el Pleistoceno Superior de Contrada Panetti y en el Pleistoceno Superior/Holoceno de K22 (San Vito Lo Capo), ambas localidades en Sicilia (Delfino, 2002) y a la recientemente descrita subespecie *Vipera latastei ebusitana* del Pleistoceno Superior/Holoceno de Es Pouàs (Ibiza, islas Baleares; Torres-Roig et al., 2020). Ya en el Holoceno, el registro fósil de este complejo morfológico de víboras es incrementado con el material descrito en el presente trabajo.

Serpentes indet.

Material examinado

El Salt:

1 dentario: ST-F25-96; 7 vértebras caudales: ST-F24-258, 400, 1196 y 1197; 1 centro: ST-F24-1185.

Descripción

ST-F25-96 es un fragmento de un dentario derecho con sólo un diente curvo “acrodonto” presente.

En El Salt se han recuperado siete vértebras caudales. La más completa, ST-F24-258 es procélica, alargada y muestra una constricción interzigapofisaria poco marcada. Las prezigapófisis y postzigapófisis son cortas, dirigidas hacia delante y se muestran diferenciadas del arco neural. La superficie articular de las prezigapófisis es ovalada. En vista dorsal, la espina neural recorre toda la extensión del arco neural. En vista lateral, la espina neural es baja. El proceso prezigapofisario se proyecta ligeramente en sentido anterodorsal. Las pleurapófisis, que se proyectan anteroventralmente, son grandes, anchas y robustas. Su extremo es redondeado y forman una plataforma que termina en el último tercio del arco neural. En vista ventral, el centro es rectangular y tiene los márgenes bien definidos. Los forámenes subcentrales no están presentes. El centro tiene un par de hemapófisis, característico de la región caudal. En vista anterior, las vértebras muestran un arco neural aplanado dorsoventralmente. Este carácter es menos marcado en el extremo posterior. El cotilo y el cóndilo son pequeños y redondeados en vista anterior y posterior, respectivamente.

Discusión

La vértebra caudal es un elemento con poco valor para una atribución taxonómica precisa. La mala conservación de los ejemplares no permite una adscripción taxonómica más específica.

Ecología actual

No es posible establecer las generalidades ecológicas que actualmente presenta el taxón debido a la atribución taxonómica que ha podido establecerse para los restos.

Distribución altitudinal en la península ibérica

Dada la atribución taxonómica abierta de los restos no se ha realizado una evaluación del registro altitudinal del taxón en la península ibérica.

Análisis tafonómico

Aunque los estudios tafonómicos centrados en pequeños mamíferos son habituales, los que abordan la herpetofauna son escasos (Lyman, 1994; Bailon, 2011). De hecho, los trabajos centrados exclusivamente en la tafonomía de anfibios y/o reptiles son extremadamente raros (Pinto Llona & Andrews, 1999; Stoetzel et al., 2011; Bisbal-Chinesta et al., 2020a) normalmente aparecen incluidos en trabajos más amplios que incluyen a toda la asociación de pequeños vertebrados (i. e., Castillo et al., 2001; Lebreton et al. 2020). Sin embargo, algunas observaciones pueden ser realizadas en el material fósil recuperado de los yacimientos estudiados.

Tafonomía de anfibios y reptiles en yacimientos continentales: El Salt y Abric del Pastor

En El Salt, los restos de herpetofauna muestran muy pocas marcas de digestión, mientras que las marcas de meteorización o alteración química y física son comunes (Figura 43A). Hay un alto grado de fragmentación; los huesos intactos son extremadamente raros. El plano de fractura es principalmente angular debido a la fragmentación *in situ* tras su deposición. Ningún fósil presenta superficies o bordes de abrasión o pulidos, lo que sugiere un transporte corto o nulo antes de su enterramiento. El color de los restos es homogéneo, sin diferencias notables. Las marcas de raíces y de pátinas de precipitados minerales (Figura 43B) son escasas en la superficie del material estudiado proveniente de la SU V (Marquina-Blasco et al., 2021a); en cambio, en los restos estudiados en Xb-F11 S3 son abundantes (Marquina-Blasco et al., 2017). Las huellas de raíces sobre los fósiles constituyen surcos ramificados de longitud y anchura variable (Lyman, 1994). Los precipitados minerales observados son de color negro, lo que denota que probablemente corresponden a deposiciones de óxidos de manganeso. Para su formación son necesarios ambientes húmedos, aeróbicos y con un pH cercano al neutro, donde pueden medrar las bacterias causantes de la pigmentación oscura a través del proceso de oxidación que realizan (López González et al., 2006). La ausencia de marcas de digestión intensas (Figura 43C) en algunos restos sugiere que podrían haber sido acumulados por rapaces nocturnas, cuya acción de los jugos gástricos sobre los huesos es más suave que la de los mamíferos carnívoros (Pinto Llona & Andrews, 1999). El estudio tafonómico preliminar de los pequeños mamíferos del SU V de El Salt sugiere al Búho real europeo (*Bubo bubo*) como el agente más plausible para la concentración de este conjunto (Fagoaga et al., 2019b). *B. bubo* se caracteriza por tener un amplio abanico de presas (Lebreton et al., 2020); sin embargo, los anfibios y reptiles suelen constituir sólo presas esporádicas para la especie, al menos en los ecosistemas mediterráneos (Jacksić & Marti, 1984). No obstante, se ha informado de que algunos ejemplares concretos de la

especie muestran cierto grado de especialización en la depredación de anfibios (Andrews, 1990). Bisbal-Chinesta et al. (2020a) describen un conjunto fósil claramente dominado por *Hyla gr. arborea* (que representa el 84% de la asociación). El análisis tafonómico sugiere que esta asociación fue generada por la depredación de una rapaz nocturna de tamaño mediano/grande (posiblemente *B. bubo* o *Strix aluco*). Este es un caso interesante de explotación oportunista de un recurso estacional abundante durante las grandes concentraciones reproductivas de ese anuro (Bisbal-Chinesta et al., 2020a). Sin embargo, la depredación no es el único proceso responsable de una tafocenosis herpetológica (Cochard, 2004). Los reptiles y anfibios utilizan las cuevas y fisuras de las rocas para la brumación y/o la estivación como respuesta a los cambios en las condiciones climáticas (Vitt & Caldwell, 2013). La falta de marcas de digestión también puede atribuirse a la muerte natural como origen primario para, al menos, parte del conjunto fósil recuperado de El Salt. Sin embargo, la ausencia de estudios centrados en la tafonomía de reptiles y anfibios impide obtener unas conclusiones más sólidas acerca de los posibles agentes biológicos que produjeron esta acumulación.

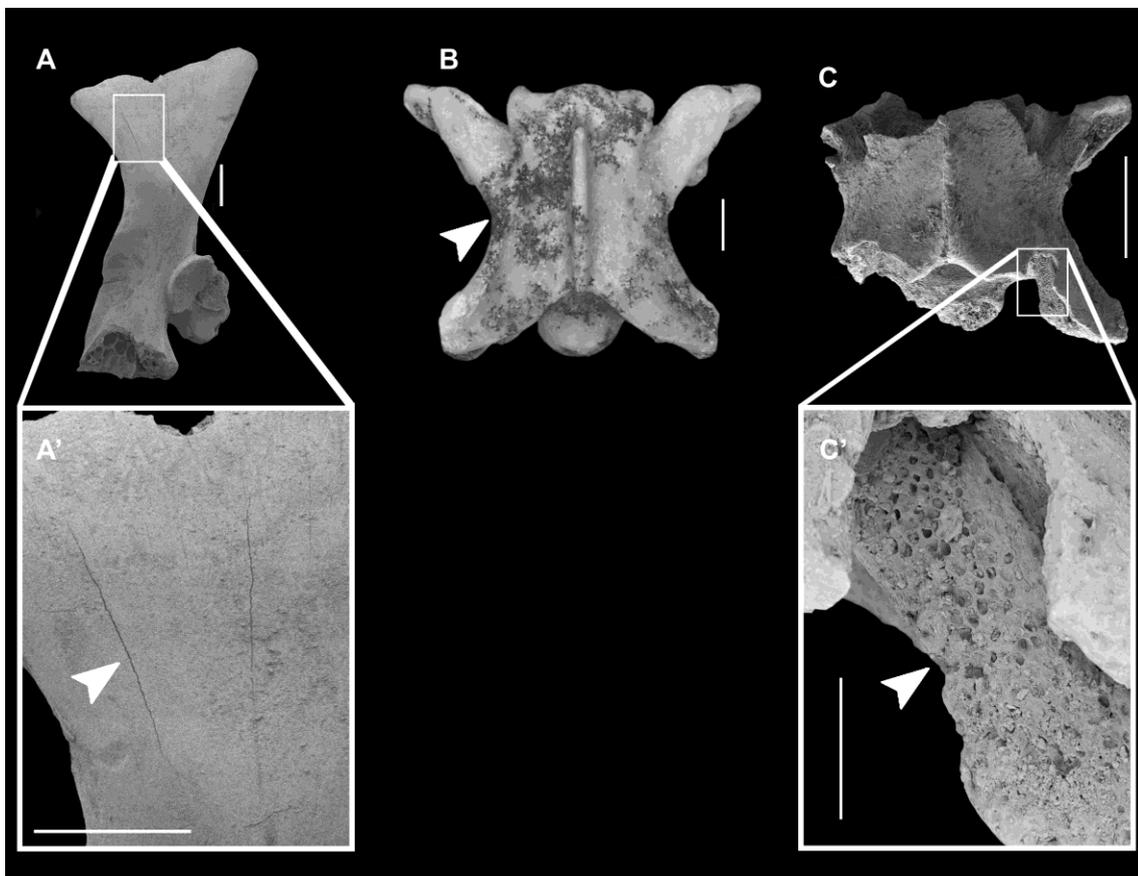


Figura 43. Marcas de alteración tafonómica (señaladas mediante la flecha blanca) identificadas en algunos restos fósiles de reptiles y anfibios del yacimiento de El Salt. A) *Epidalea calamita*, escápula izquierda (ST-V25-125) en vista ventral, con alteraciones superficiales (resquebrajamiento longitudinal) en la superficie del hueso relacionado con su exposición a los agentes meteorológicos. A') ampliación de dichas alteraciones. B) *Coronella* sp., vertebra dorsal (ST-V24-251) en vista dorsal, con depósitos de precipitados minerales (manchas oscuras de óxidos de manganeso). C) Colubridae indet. 2, vértebra troncal (ST-V24-1202) en vista dorsal, con marcas de digestión. C') ampliación de dichas alteraciones.

Respecto a Abric del Pastor el análisis tafonómico de los restos de pequeños mamíferos basado en la detección de marcas de digestión en elementos dentales y en el elemento postcraneal (fémures y húmeros) apuntan a un depredador de categoría 3 como agente acumulador (Connolly et al., 2019), en el que se incluye *Bubo bubo*. No obstante, el análisis preliminar tafonómico de las vértebras de herpetofauna recuperadas del yacimiento muestran pocos ejemplos de marcas fehacientes de digestión, y una fracturación nula o escasa. Así, de acuerdo con las categorías establecidas por Andrews (1990), el agente causante de la acumulación sería uno incluido en la categoría 1.

Tafonomía de reptiles y anfibios en yacimientos insulares: Columbretes

El escaso número de restos de mamíferos registrados en la Illa Grossa presenta rasgos de digestión en algunos de los molares (ausentes, categorías ligeras y moderadas) que permiten establecer un origen de depredación para esos restos, pero sin poder concluir nada más sobre la identidad de las especies productoras de esta asociación (Fagoaga, com. pers.).

El conjunto de vertebrados del COLT está claramente dominado por los reptiles (81% de los restos: 43% *Lacertilia* indet., 14% *Chalcides bedriagai*; 13% *Vipera cf. latastei*; 11% cf. *Podarcis*), seguidos de las aves (35%). Los mamíferos sólo representan el 5% del material estudiado (Tabla 5). Además, la diversidad de especies es baja en comparación con el continente. Esta reducida biodiversidad es típica de las islas en contraste con las zonas continentales, donde el número de especies es mayor (Grant, 1988). En las islas, los reptiles suelen ser abundantes y alcanzan a veces densidades elevadas (Pérez-Mellado et al., 2008), mientras que los mamíferos terrestres son poco frecuentes (Lawlor, 1986).

Tabla 5. Número de restos (NISP) y número mínimo de individuos (MNI) identifiacods en la asociación de pequeños vertebrados de COLT. %, representación porcentual de cada taxón respecto al total de NISP.

Taxón	NISP	%	MNI
<i>Chalcides bedriagai</i>	33	14	4
cf. <i>Podarcis</i>	26	11	4
<i>Vipera cf. latastei</i>	32	13	7
<i>Lacertilia</i> indet.	102	43	--
<i>Mus cf. musculus</i>	11	5	1
Aves indet.	35	15	--
TOTAL	137	100	

Los resultados preliminares del análisis tafonómico indican que en el material estudiado las marcas de digestión están, en general, ausentes. En aquellos escasos restos que muestran tales marcas, están son ligeras o moderadas. La presencia de restos completos es rara. Discernir el origen de estas roturas es complicado, por ello, con objetivo de evitar una sobrerrepresentación de este aspecto se ha obviado el estudio en detalle de la fragmentación de los restos de reptiles. De acuerdo con Andrews (1990) y Pinto-Llona & Andrews (1999), este último basado solamente en restos de anfibios anuros, el grado de digestión del ensamblaje podría corresponder con una

categoría de depredador 1. Dentro de esta categoría se incluyen las estrigiformes *Tyto alba* y *Asio flammeus* (Andrews, 1990). En la actualidad, en las islas Columbretes no está presente ninguna población reproductora de rapaces nocturnas. Sin embargo, es posible la existencia de colonias reproductoras de búhos en épocas históricas. *A. flammeus* es una especie invernante común en España, siendo el este peninsular una de las principales áreas de invernada ibérica (Onrubia et al., 2003). Hasta la década de 1990, la reproducción de *A. flammeus* en la península era ocasional, pero con la expansión de *Microtus arvalis* en la Meseta Norte, y sus periódicas explosiones poblacionales, han permitido el asentamiento de un número variable de lechuzas campestres nidificantes (Onrubia et al., 2003). Por su parte, *T. alba* es una lechuza muy extendida, que tiene poblaciones reproductoras tanto en el continente como en numerosas islas del Mediterráneo y la Macaronesia (Janžekovič & Klenovšek, 2020). Los reptiles no son una parte importante de la dieta de esa especie (Roulin & Dubey, 2012), aunque la depredación de estos es mayor en las islas que en el continente, especialmente en las más pequeñas (Janžekovič & Klenovšek, 2020). En este sentido, Delgado (1993) señaló a los reptiles (principalmente una sola especie, *Tarentola angustimentalis*) como el principal recurso trófico de la subespecie endémica canaria oriental *Tyto alba gracillirostris* en los islotes de Alegranza (Islas Canarias); especialmente durante la época estival, cuando *T. angustimentalis* supuso el 69,7% del total de presas consumidas. Situación similar ha sido descrita por las poblaciones de *T. alba* de los islotes Branco y Raso (Cabo Verde) (Naurois, 1982). Curiosamente, y reflejando la flexibilidad trófica de la especie, varios resultados preliminares de estudios centrados en la dieta, bajo una perspectiva histórica, de esta ave en Cabo Verde apuntan a un cambio en el espectro trófico de *T. alba* desde un alto porcentaje de reptiles a pequeños mamíferos coincidiendo con la colonización humana de las islas (Siverio et al., 2007; 2008). Otra estrategia reportada de las poblaciones insulares de *T. alba* es que se reproducen en pequeños islotes (S'Espalmador, Baleares) y se alimentan (principalmente de pequeños mamíferos, pero también de aves y reptiles) en islas mayores (Ibiza y Formentera) y otros islotes que rodean S'Espalmador (Guerra et al., 2014). Estas lechuzas comunes vuelan al menos 11 km en cada ocasión (desde S'Espalmador a Ibiza) (Guerra et al., 2014). En el caso de la Illa Grossa, el brazo de mar que la separa del continente es significativamente mayor (unos 50 km).

Otros posibles agentes tafonómicos son las gaviotas. En el archipiélago de Columbretes se localizan colonias de cría de dos taxones: *Larus michahellis* y *Larus audouinii* (Mestre et al., 2010). Datos experimentales basados en el uso de modelos de plastilina de lagartijas demostraron que la gaviota patiamarilla (*L. michahellis*) es el principal depredador de *Podarcis liolepis atratus* en Illa Grossa (Castilla & Labra, 1998). En la literatura se recogen varias observaciones de *L. michahellis* depredando lacértidos, especialmente en contexto insular (Martín & López, 1990; Carretero et al., 1993; Vervust et al., 2007; Piorno et al., 2016). Sin embargo, estos parecen ser una presa poco común en la dieta de *L. michahellis*, al menos para la isla de Colom (Baleares) (Pérez-Mellado et al., 2014). De acuerdo con estos autores, los ataques registrados a modelos de lagartijas pueden relacionarse con el comportamiento exploratorio de la gaviota patiamarilla. Por el contrario, todas las especies de pequeños mamíferos presentes en la isla de Colom fueron depredadas por *L. michahellis* (Pérez-Mellado et al., 2014). Como alimentadores generalistas, las gaviotas también depredan serpientes; sin

embargo, existen pocos informes en la literatura científica en este sentido (p. ej., Martín & López, 1990). Hasta donde sabemos, no hay estudios sobre el grado de alteración tafonómica que causan las gaviotas en los huesos de sus presas.

Reconstrucción paleoecológica

Los yacimientos incluidos en la presente tesis presentan un alto grado de diferencias entre ellos, tanto desde un punto de vista cronológico como paleogeográfico, que imposibilitan una aproximación conjunta de los mismos. Así, este estudio se ha abordado para los yacimientos de Abric del Pastor y de El Salt con el objeto de obtener datos paleoecológicos y establecer sus implicaciones sobre las poblaciones humanas y el proceso de extinción de los neandertales en la región. Por su parte, en el caso de Columbretes, se ha pretendido realizar una aproximación paleoecológica desde un punto de vista de las relaciones de competencia entre los diversos taxones descritos. En ambientes insulares las poblaciones animales suelen mostrar importantes diferencias morfológicas, ecológicas y etológicas respecto a sus relativos continentales, un fenómeno conocido como síndrome insular (Baeckens & Van Damme, 2020). En el caso de los reptiles, estas modificaciones han sido ampliamente estudiadas (Novosolov et al., 2013 y referencias en el mismo). En la cuenca mediterránea, el número de especies de reptiles presentes se relaciona positivamente con la superficie de la isla (Mylonas & Valakos, 1990). En aquellas de reducido tamaño, como es el caso de Illa Grossa, las relaciones establecidas entre las especies parecen depender de la propia historia evolutiva de los taxones (Carretero et al., 2010) y de las diferencias en el uso de los microhábitats (Civantos et al., 2020).

Aplicación del Método de Ponderación de Hábitats (HWM) a la asociación fósil de Abric del Pastor

La asociación fósil de reptiles y anfibios procedente de la SU IVd de Abric Pastor ha resultado ser poco diversa y basada en restos con poco valor taxonómico. Así, la lista faunística se compone de un anuro (*Pelodytes* sp.), dos lagartos (cf. *Timon lepidus* s. l. y cf. *Podarcis* sp.) y tres serpientes (Colubridae indet. 1, *Coronella* sp. y Viperidae indet.). A pesar de estas limitaciones es posible realizar ciertas observaciones tras la aplicación del HWM a las especies con una atribución taxonómica cerrada (*Pelodytes* sp. y *Coronella* sp.) de esta asociación en particular (Tabla 6; Figura 44). Así, el paisaje estuvo dominado por formaciones forestales abiertas y de matorral (23%), con parches de praderas tanto secas (23%) como húmedas (22%) intercaladas (29%). En menor medida también estarían presentes zonas de roquedos (18%) y bosques maduros (14%). La reconstrucción no indica la presencia de hábitats vinculados a zonas húmedas. No obstante, la presencia de *Pelodytes* sp. indica la existencia de, al menos, masas de agua temporales. Dado que los dos taxones considerados en la presente reconstrucción son altamente generalistas, no es posible indicar que su presencia denote en exclusiva un tipo de hábitat en concreto.

La aplicación de HWM a la asociación completa, incluyendo los taxones de pequeños mamíferos (*Microtus cabreræ*, *Eliomys quercinus*, *Apodemus sylvaticus* y *Crocidura* sp.), muestra una clara predominancia de bosques maduros (80%). El resto de tipos de hábitats presentan una

representación más modesta: bosques abiertos y matorral (7%), roquedos (5%), pradera seca (5%) y pradera húmeda (3%). Como en el caso anterior, no se registra la presencia de hábitats ligados a ambientes acuáticos (Connolly et al., 2019).

Tabla 6. Número de restos identificados (NISP), Número mínimo de individuos (NMI) y porcentaje de representación de la asociación fósil de reptiles y anfibios procedente de la SU IVd de Abric del Pastor. Se indica además la distribución por hábitats, donde: OD (pradera seca), OH (pradera húmeda), OWo (formaciones forestales abiertas y arbustivas), Wo (bosques maduros), R (roquedos) y W (hábitats acuáticos).

Taxón	NISP	NMI	%	OD	OH	OWo	Wo	R	W
<i>Pelodytes sp.</i>	1	1	8,33	0,33	0,16	0,25	0,08	0,16	0
Lacertidae indet.	21	-	-	-	-	-	-	-	-
cf. <i>Timon lepidus</i>	5	1	8,33	-	-	-	-	-	-
cf. <i>Podarcis sp.</i>	16	8	66,67	-	-	-	-	-	-
Serpentes indet.	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Colubridae indet.	5	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coronella sp.</i>	7	1	8,33	-	0,13	0,28	0,20	0,20	-
Viperidae indet.	1	1	8,33	-	-	-	-	-	-

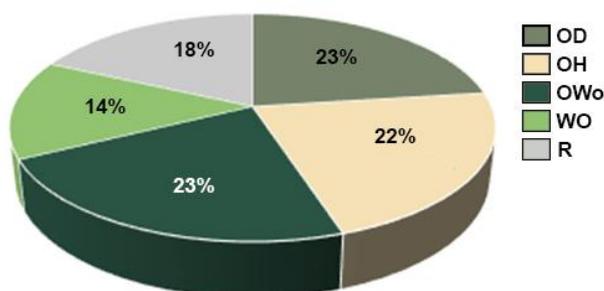


Figura 44. Porcentaje de representación de los diversos hábitats considerados en la aplicación del Método de Ponderación de Hábitats a la asociación fósil de herpetofauna de la SU IVd del yacimiento de Abric del Pastor.

Son escasos los yacimientos arqueológicos cronológicamente adscritos al MIS 4 en la península ibérica (Mallol et al., 2019). Estos autores enumeran un total de 15 localidades (ver Table S1 del Material Suplementario de ese trabajo). Aún son más escasos los yacimientos en los que la asociación de pequeños vertebrados ha sido estudiada o, como mínimo, se haya proporcionado una lista faunística: Cueva de Atxagakoa (Forua,

Vizcaya) (López-Quintana et al., 2005), Artazu VIII (Arrasate, Guipúzcoa) (Suárez-Bilbao et al., 2021), Cova del Gegant (Sitges, Barcelona) (López-García et al., 2008, 2012b), Cova del Muscle (Sitges, Barcelona) (López-García, 2011), Valdegoba (Huérmeces, Burgos) (López-García, 2011), Cueva del Camino (Pinilla del Valle, Madrid) (Blain et al., 2014), Navalmaíllo (Pinilla del Valle, Madrid) (López-García, 2011), Cueva de la Buena Pinta (Laplana et al., 2016), Cueva de los Torrejones AU-0 (Tamajón, Guadalajara) (Sala et al., 2021), Cueva Horá (Darro, Granada) (García, 1979; Bailon, 1986, 2001), Las Yedras (Sierra de Alfaguarra, Granada) (López-García, 2011) y Abric de la Quebrada VI (Tormo & Guillem, 2015). Entre los yacimientos señalados, en dos de ellos (Cueva de la Buena Pinta y Artazu VIII), las dataciones absolutas obtenidas han librado cronologías similares a la proporcionada para la SU IVd de Abric del Pastor (63 ± 5 ka) por Mallol et al. (2019). Mediante la aplicación de técnicas de TL para la datación de muestras de sedimento, Cueva de la Buena Pinta ha proporcionado edades absolutas muy similares a las de Abric del Pastor (Laplana et al., 2016). De acuerdo con estos autores, el nivel 2 ha sido datado en $61,5 \pm 5,3$ ka, el 3 en $63,4 \pm 5,5$ ka y para el 5 se han proporcionado dos fechas, una para el

tramo superior, $60,5 \pm 5,0$ ka, y otra para el tramo inferior, $61,6 \pm 5,1$ ka. Ciertos taxones de roedores, como *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis* y *Chionomys nivalis*, indican unas condiciones frías durante el MIS 4 en la región central ibérica (Laplana et al., 2016). Por su parte, el nivel 1 de Artazu VIII es ligeramente más antiguo que el yacimiento anterior y la SU estudiada de Abric del Pastor. La datación realizada sobre dos muestras de dientes, un m3 derecho y un M3 izquierdo, de *Bison priscus* ha proporcionado una edad media de $65,05 \pm 1,95$ ka (Suárez-Bilbao et al., 2021). Entre las tres fases paleológicas propuestas por Suárez-Bilbao et al. (2021) para Artazu VIII, el nivel 1 de dicho yacimiento se incluye en el MIS 3.2 en la que se ha deducido unas condiciones relativamente cálidas y húmedas dentro un contexto de calentamiento climático progresivo.

Aplicación del Método de Ponderación de Hábitats (HWM) a la asociación fósil de El Salt

La aplicación del método HWM a las diferentes asociaciones de herpetofauna recuperadas en la SU Xb (Xb-11 S3) y la SU V (V-24 S7, S8 y S9, así como V-25) del yacimiento de El Salt indican la existencia de dos fases claramente diferenciadas (Figura 45 y Tabla 7).

En la fase 1, definida en Xb-11 S3, el paisaje de los alrededores de El Salt estaría compuesto de formaciones boscosas (30%) intercaladas con espacios abiertos (Praderas Secas, 27%; Praderas Húmedas, 24%), y con presencia de zonas de agua permanente en los alrededores (Tabla 8) (Marquina-Blasco et al., 2017). La lista faunística descrita en esta SU, publicada en Marquina-Blasco et al. (2017), se compone de siete taxones, incluyendo anuros (*Alytes obstetricans* s. l., *Bufo bufo* s. l. y *Epidalea calamita*), blánidos (*Blanus cinereus* s. l.), escíncidos (*Chalcides bedriagai*), lacértidos (cf. *Acanthodactylus erythrurus*) y serpientes (cf. *Zamenis scalaris*). Entre el material fósil analizado, *C. bedriagai* está representado por 340 restos, lo que supone el 35,4% de los restos aquí descritos y el 72% del total del MNI del yacimiento. En este sentido, *C. bedriagai* parece estar sobrerrepresentado en el conjunto fósil, probablemente debido a una mayor mortalidad *in situ* durante la formación del yacimiento. Por esta razón, esta especie no ha sido incluida en el análisis paleoambiental cuantitativo. Los taxones cf. *A. erythrurus* y cf. *Z. scalaris* han sido eliminados también para la reconstrucción del hábitat debido a su incierta determinación taxonómica. Así, la presencia de *B. bufo* s. l., *A. obstetricans* s. l. y *B. cinereus* s. l., sugieren la presencia de formaciones boscosas y de matorral en los que estarían presentes algunas zonas abiertas. En este sentido, y aunque no haya sido cuantificado para esta reconstrucción, la posible presencia de *Z. scalaris* (cf. *Z. scalaris*) apoyaría la existencia de bosques. La presencia de praderas húmedas está relacionada con la presencia de *B. bufo* s. l., *A. obstetricans* s. l. y cf. *Z. scalaris*, mientras que *Epidalea calamita* (además de la presencia, aunque no incluida en el estudio, de *C. bedriagai* y cf. *A. erythrurus*) sugiere la existencia de hábitats secos y abiertos. Además, la presencia de algunos taxones excavadores (*B. cinereus* s. l. y *E. calamita*) o con un comportamiento semifosorial (*C. bedriagai*) indica la existencia de suelos sueltos; lo que se corrobora en el caso de la posible presencia de *A. erythrurus*, que muestra una clara preferencia por este tipo de sustrato (Seva et al., 1982). Por último, *B. bufo* s. l. y *A. obstetricans* s. l. sugieren la existencia de una masa de agua permanente (o al menos con un hidroperiodo elevado) en las proximidades de la cavidad. Los roquedos tendrían una representación marginal (6%).

Tabla 7. Número de restos (NISP), número mínimo de individuos (MNI) y porcentaje de representación en la asociación de herpetofauna fósil de las SUs Xb y V del yacimiento de El Salt. Se indica también la representatividad de cada taxón en los hábitats considerados en la reconstrucción. Modificado de Marquina-Blasco et al. (2021a).

Taxones	Xb-11 S3			V-24 S9			V-24 S8			V-24 S7			V-25			Habitat Weighting Method				
	NISP	MNI	%	NISP	MNI	%	NISP	MNI	%	NISP	MNI	%	NISP	MNI	%	OD	OH	WO	R	W
<i>Pelodytes sp.</i>				1	1	4										0,5		0,2	0,1	0,2
<i>Alytes obstetricans s.l.</i>	2	1	0,85	2	1	4	2	1	8	4	1	5	6	1	6		0,6	0,2		0,2
<i>Bufo bufo s.l.</i>	5	5	4,24																	
<i>Epidalea calamita</i>	5	2	1,69	8	1	4	9	1	8	4	1	5	26	3	18	0,75			0,25	
Bufo indet.	12																			
<i>Blanus cinereus s.l.</i>	1	1	0,85													0,45	0,10	0,45	0	0
<i>Chalcides bedriagai</i>	340	85	72,03	31	11	48	26	6	46	35	11	58	31	10	59	0,4		0,3	0,3	
Lacertidae indet.				29	4	17	12	2	15	18	3	16	14	3	18					
Lacertilia indet.	499																			
cf. <i>Acanthodactylus erythrurus</i>	93	23	19,49																	
Colubridae indet. 1				4	2	8	4	2	16	1	1	5								
<i>Coronella sp.</i>				3	1	4				6	1	5				0,12	0,37	0,25	0,25	
<i>Coronella sp./ Zamenis sp.</i>				2	1	4														
cf. <i>Zamenis scalaris</i>	4	1	0,85																	
<i>Natrix maura</i>							1	1	8											1
<i>Vipera latastei</i>				2	1	4				1	1	5				0,37		0,25	0,37	
TOTAL	961	118		149	23	100	111	13	100	103	19	100	123	17	100					

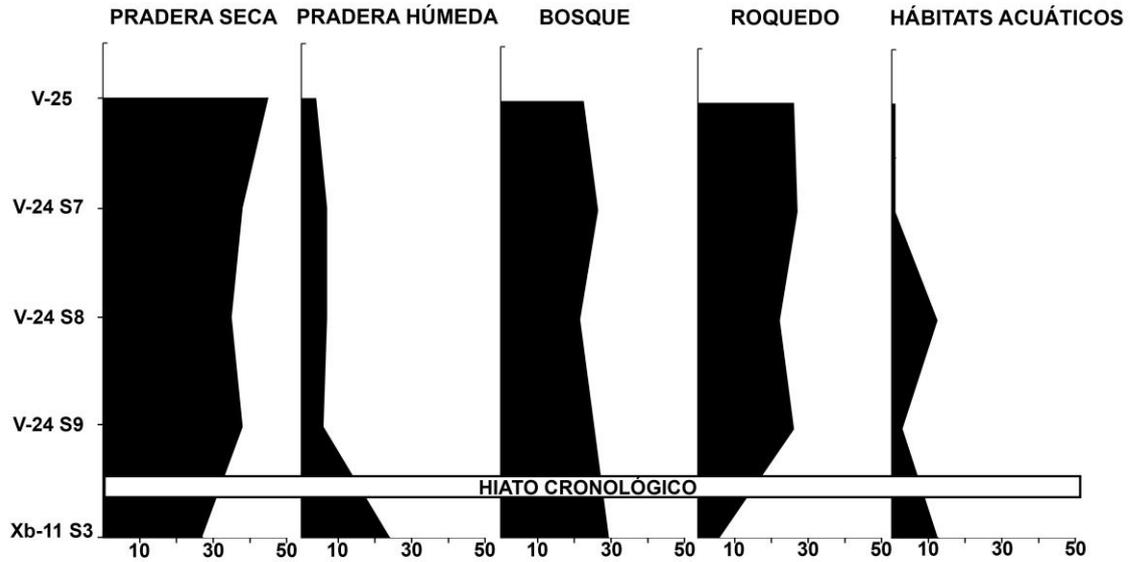


Figura 45. Reconstrucción paleoecológica de El Salt basada en la herpetofauna fósil procedente de la SU Xb (Xb-11 S3) y SU V (V-24 S7, S8 y S9, y V-25). Datos obtenidos de Marquina-Blasco et al. (2017, 2021a).

Tabla 8. Resultados de la reconstrucción paleoclimática basada en la aplicación del HWM a la asociación fósil de anfibios y reptiles procedentes de las SU Xb y V de El Salt. Datos obtenidos de Marquina-Blasco et al. (2017, 2021a).

SU	OD	OH	WO	R	W
Xb-11 S3	27	24	30	6	13
V-24 S9	38	6	26	27	3
V-24 S8	35	7	22	23	13
V-24 S7	38	7	27	28	1
V-25	45	4	23	27	1

Los resultados aportados por la asociación recuperada de la SU V definen la fase 2. El listado faunístico incluye tres anuros (*Pelodytes* sp., *Alytes obstetricans* s.l. y *Epidalea calamita*), un lacértido (*Lacertidae* indet.), un escíncido (*Chalcides bedriagai*) y cinco serpientes (*Colubridae* indet. 2, *Coronella* sp., *Coronella* sp./*Zamenis* sp., *Natrix maura* y *Vipera latastei*). En esta fase el paisaje está dominado por la Pradera Seca (OD) en toda la muestra estudiada (Tabla 8; Figura 45). La reconstrucción muestra un pico de hábitats secos abiertos claramente dominantes, en V-25, que podría estar relacionado con un escenario de mayor aridez. Además, la Figura 45 muestra una evolución creciente de los valores del hábitat seco abierto desde las muestras más antiguas hasta las más modernas. *Pelodytes* sp., *Epidalea calamita* y *Chalcides bedriagai* sugieren la presencia de praderas secas sujetas a variaciones estacionales de humedad y temperatura. Por el contrario, el hábitat Pradera Húmeda (representado por la presencia de *Alytes obstetricans* s. l., *Coronella* sp. y *Vipera latastei*) experimenta, en general, la evolución contraria, con una tendencia decreciente desde las unidades más antiguas a las más jóvenes (V-24 S9: 6%; V-24 S8: 7%; V-24 S7: 7%; V-25: 4%) (Figura 45).

El hábitat de las zonas rocosas (R) muestra valores elevados a lo largo de las SUs estudiadas, con su valor más alto (28%) en V-24 S7 y el más bajo en V-24 S8 (23%) (Tabla 8). Los taxones vinculados a los hábitats rocosos son *Coronella* sp., *Epidalea calamita* y *Vipera latastei* (Tabla 7). Además, las zonas rocosas proporcionan abundantes fisuras, que pueden ser utilizadas por especies trogófilas como *Pelodytes* sp. (Thomas & Triolet, 1994) y lacértidos.

El tipo de hábitat Bosque (WO) muestra una evolución errática. Los valores más altos se obtienen en V-24 S7 (27%) y V-24 S9 (26%); los valores más bajos se obtienen en V-25 (23%) y V-4 S8 (22%) (Tabla 8).

En general, la presencia del hábitat acuáticos (W) es anecdótica, excepto en el caso de V-24 S8. Este valor anómalo se debe a la presencia de *Natrix maura* en la asociación fósil recuperada. El único factor limitante en la distribución de esta especie es la presencia de masas de agua en el entorno (Santos et al., 2002; Santos, 2008); por este motivo, todo su peso ecosistémico se registra en el tipo de hábitat acuático. El único individuo de *N. maura* (MNI=1) registrado en El Salt proviene de V-24 S8, donde representa el 7% de todos los individuos recuperados en esta muestra (14). Por tanto, el "peso porcentual" en los resultados de este taxón es elevado. De hecho, si elimináramos a *N. maura*, la Pradera Seca constituiría el hábitat más importante en la muestra (39%), seguido de los hábitats rocosos (26%) y boscosos (25%). Por otro lado, la presencia de *Alytes obstetricans* s. l. y *N. maura* indica la existencia de masas de agua permanentes en los alrededores de El Salt, mientras que *Pelodytes* sp. y *Epidalea calamita* pueden completar su ciclo reproductor en masas de agua temporales.

Reptiles y anfibios ibéricos como proxies paleoecológicos durante el Pleistoceno Superior

La creciente importancia de los hábitats secos abiertos y rocosos observados en el SU V se relaciona probablemente con una aridificación del entorno. La reconstrucción paleoambiental basada en la herpetofauna de la SU Xb-F11 S3, datada en $52,3 \pm 4,6$ ka, muestra un paisaje compuesto por formaciones arbustivas y forestales, en las que estaban presentes algunas zonas abiertas (Marquina-Blasco et al., 2017). Estos resultados sugieren un cambio en el tipo de hábitat dominante de bosque a pradera seca a finales del Paleolítico medio en los alrededores de Alcoi (Figura 45). La reconstrucción basada en los conjuntos de pequeños mamíferos apunta a un escenario similar, con un aumento sustancial de las praderas secas (desde las SU Xb hasta la SU V superior), aunque los bosques seguían siendo predominantes (Fagoaga et al., 2019b). El estudio de los restos antracológicos de El Salt, realizado por Vidal-Matutano (2016), describe un bosque claramente dominado por *Pinus nigra-sylvestris* durante el Paleolítico Medio (alcanzando el 79,89% de todos los taxones en la SU V-24). Estos pinos son especies criófilas que en la actualidad están presentes en regiones montañosas mediterráneas de altitud media/alta (Costa et al., 2005). En SU V, un ligero aumento de *Juniperus* sp. ha sido interpretado como una tendencia a condiciones paleoclimáticas más frías y secas (Vidal-Matutano, 2016). En resumen, los tres proxies biológicos estudiados en El Salt, la herpetofauna, los pequeños mamíferos y el carbón vegetal, coinciden en sugerir una tendencia hacia condiciones más abiertas y secas desde las SU más antiguas a las más modernas.

El predominio de los paisajes boscosos se ha señalado en numerosos yacimientos ibéricos del MIS 3, como la Cueva del Boquete de Zafarraya (Barroso Ruiz et al., 2003; Barroso Ruiz & Bailón, 2003) Cueva del Conde (López-García et al., 2011b), Cueva de Gorham (López-García et al., 2011c), Cova del Gegant (López-García et al., 2008, 2012a, 2014a), Cova dels Xaragalls (López-García et al., 2012b), Teixonerres (López-García et al., 2012c), Canyars (López-García et al., 2013, 2014a), Cueva de L'Arbreda (López-García et al., 2015), Cova Eirós (Rey-Rodríguez et al., 2016), Cueva de Lezetxiki II (García-Ibaibarriaga et al., 2018) y Abric Romaní (Fernández-García et al., 2018, 2020). No obstante, la tendencia a la aridificación también ha sido señalada en otros yacimientos ibéricos contemporáneos, como la cueva de Gorham (Blain et al., 2013), la cueva de L'Arbreda (López-García et al., 2015), y Abric Romaní (Fernández-García et al., 2018).

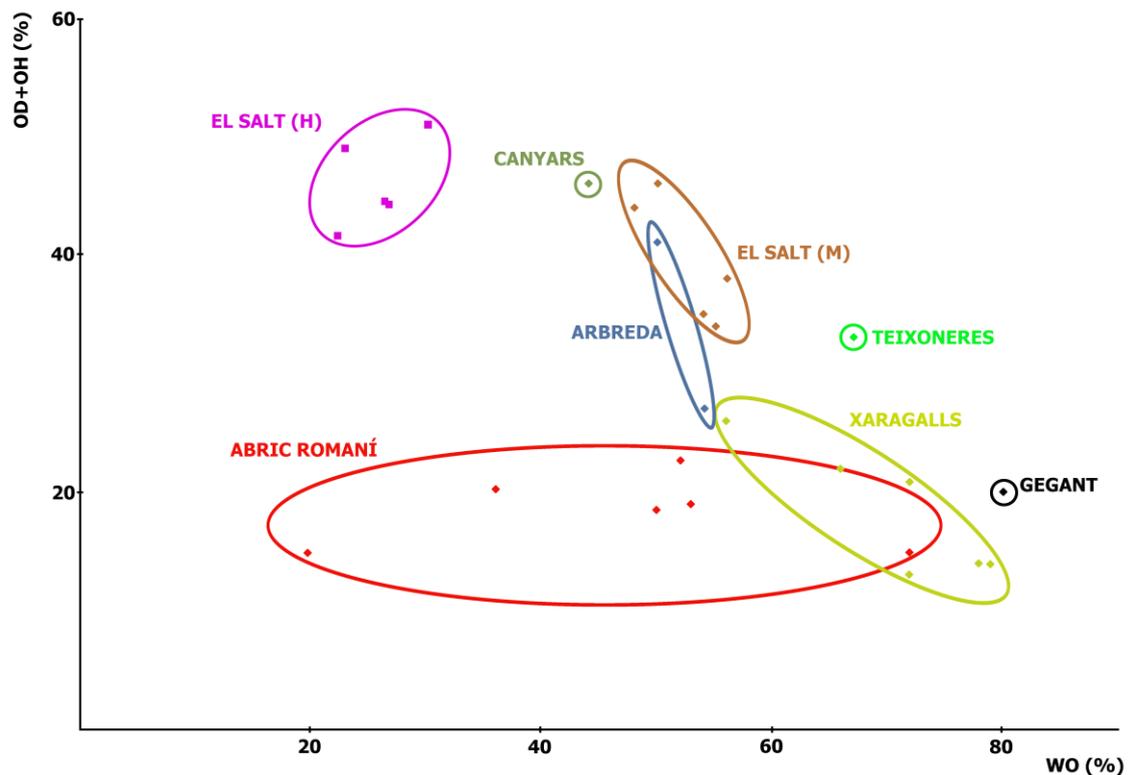


Figura 46. Representación de los tipos de hábitats forestales y arbustivos (WO) y abiertos (OD + OH, la suma de los hábitats Pradera Seca y Pradera Húmeda) en base a la reconstrucción paleoambiental en diferentes yacimientos del este de España. Los diferentes puntos representan los niveles y unidades de cada yacimiento. De Norte a Sur: Cova de L'Arbreda (López-García et al., 2015); Teixonerres (López-García et al., 2014a); Abric Romaní (Fernandez-García et al., 2018, 2020); Cova del Gegant (Lopez-García et al., 2014a); Canyars (Lopez-García et al., 2014a), Cova dels Xaragalls (Lopez-García et al., 2012b) y El Salt (Fagoaga et al., 2019b) para pequeños mamíferos (M) y herpetofauna (H) (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a).

La aplicación del HWM a los conjuntos de pequeños vertebrados procedentes de varias localidades del noreste de España muestra que, durante el MIS 3, el paisaje regional estaba dominado por formaciones forestales abiertas, independientemente de las fluctuaciones climáticas (López-García et al., 2014a). En contraste con los resultados obtenidos en estos yacimientos (Cova de L'Arbreda, Teixonerres, Abric Romaní, Cova del Gegant, Canyars y Cova del Xaragalls) los resultados en El Salt (sureste ibérico) indican una mayor presencia de hábitats

abiertos (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021; Fagoaga et al., 2018, 2019b) (Figura 46). Esta discrepancia puede estar relacionada con los grupos incluidos en las reconstrucciones paleoambientales. Como se muestra en la Figura 46, las reconstrucciones basadas exclusivamente en mamíferos (Fernández-García et al., 2018, 2020; Fagoaga et al., 2018, 2019b) arrojan valores forestales más altos que las basadas en herpetofauna (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a). En los sitios en los que el HWM se aplicó a ambas faunas (anfibios y reptiles y pequeños mamíferos), se obtienen resultados más equilibrados entre ambos tipos de hábitats, aunque siempre con predominio de los bosques (López-García et al., 2011b, 2012a, 2012b, 2012c, 2014a, 2015). El yacimiento de Canyars constituye un caso especial: la comunidad de pequeños vertebrados sugiere un paisaje con un importante componente de hábitats abiertos (López-García et al., 2014a). Sin embargo, esto puede deberse a la influencia de unas condiciones más frías y áridas durante el HE 4 (Daura et al., 2013) o de un predominio de anfibios y reptiles (MNI: 14 individuos) sobre los mamíferos (MNI: 11) y el consiguiente sesgo en los cálculos del HWM (véase López-García et al., 2014a). En general, los anfibios y reptiles ibéricos de la bioregión mediterránea tienen un área de distribución amplia (Sillero et al., 2009). Los diferentes taxones muestran una alta plasticidad ecológica, lo que les permite ocupar una importante plétora de hábitats (Sillero et al., 2009). A pequeña escala, sólo seleccionan aquellas zonas que reúnen condiciones específicas; por ejemplo, los microhábitats húmedos y frescos son esenciales para la supervivencia de muchas especies de anfibios debido a su alta dependencia del agua (Thorson, 1955). Sin embargo, los grupos de hábitats definidos son demasiado generales como para poder tener en cuenta estas preferencias de microhábitat, lo que da lugar a resultados sesgados. Esta discrepancia también puede deberse a la particular ubicación geográfica de El Salt, en comparación con los otros yacimientos. Esto está relacionado con el marcado gradiente climático de la Península Ibérica, con un claro descenso de las precipitaciones de norte a sur y de oeste a este (Ninyerola et al., 2005). De hecho, los análisis polínicos de alta resolución de secuencias lacustres en el este de España, que abarcan desde el MIS 5 hasta el MIS 1, demostraron que la cobertura arbórea fue siempre mayor en el norte que en el sur (Burjachs et al., 1996).

Paleoecología de la asociación fósil de pequeños vertebrados del yacimiento de Columbretes

Los estudios palinológicos de la Illa Grossa describen una vegetación de tipo matorral dominada por herbáceas y arbustos bajos, no diferente de la actual (Expósito & Burjachs, 2007). La muestra, denominada "Mostra 3" por Expósito & Burjachs (2007), y recuperada del mismo yacimiento que COLT, está dominada por especies herbáceas, principalmente Poaceae (45,5 %) y Apiaceae (27,3 %); otros taxones reportados son *Artemisia* (4,5 %) y otras ligulliflora (4,5 %). Por otro lado, el polen arbóreo está constituido por *Pinus* sp. (9,1 %) y *Quercus ilex-coccifera* (9,1 %). Así, el paisaje descrito en base al estudio palinológico muestra una maquia mediterránea abierta (Expósito & Burjachs, 2007), siendo las especies de vertebrados determinadas en el presente trabajo típicas de dicha formación.

La actual comunidad herpetológica de las Islas Columbretes está compuesta por una sola especie, *Podarcis liolepis atratus*. Varios trabajos han demostrado el amplio rango de recursos tróficos que esta especie explota en el archipiélago, como materia vegetal, artrópodos

(incluyendo isópodos marinos en la zona intermareal), cadáveres e, incluso, se conocen casos de canibalismo (Castilla et al., 1991, 2008, 2009; Castilla & Bauwens, 1991; Castilla & van Damme, 1996). Además, se ha reportado una relación de "depredación cruzada" entre la lagartija de Columbretes y el escorpión *Buthus occitanus*, ambas especies con altas densidades en la isla Illa Grossa (Castilla et al., 2009).

En el pasado reciente (Holoceno), cuando la comunidad de vertebrados era más diversa, como se desprende del estudio de los restos fósiles del COLT, las interacciones entre las diferentes especies pudieron ser más complejas. En las comunidades de reptiles, varios condicionantes, como la historia evolutiva, el uso del hábitat y la morfología intrínseca de cada taxón, determinan las relaciones entre las diferentes especies (Capula & Luiselli, 1994; Carretero et al., 2010).



Figura 47. Lagartija de Columbretes (*Podarcis liolepis atratus*). Imagen cedida por Jorge Bonet Muñoz.

Así, es de esperar que al menos uno de esos condicionantes se desarrolle en la comunidad paleoherpetológica de las islas Columbretes. Por ejemplo, la microcomunidad de lagartos que habita el islote de Lampione (2,1 ha; islas Pelagias, sur de Italia) está compuesta por el eslizón *Chalcides ocellatus* y el lacértido *Podarcis filfolensis* (Carretero et al., 2010; Lo Cascio & Pasta, 2012). Ambas especies presentan un moderado solapamiento trófico y, mientras que *C. ocellatus* consume presas duras de tamaño medio-grande, el espectro de presas de *P. filfolensis* es más diverso y, en general, son de menor tamaño que la primera (Carretero et al., 2010). Se conoce el consumo de plantas y casos de canibalismo en ambos taxones (Carretero et al., 2010). Entre los lagartos, la explotación de ambos recursos tróficos aumenta en condiciones insulares debido a la escasez de otros suministros y a las altas densidades poblacionales que pueden alcanzar (Pérez-Mellado & Corti, 1993; Carretero, 2004). Sin embargo, existe una clara diferencia de tamaño entre *C. ocellatus* (TL: 30 cm) y *P. filfolensis* (TL: 25 cm) (Carretero et al., 2010; Speybroeck et al., 2016). Así, los casos reportados de depredación de *P. filfolensis* por el primero (Carretero et al., 2010) podrían explicarse por el mayor tamaño de *C. ocellatus* (Cohen et al., 1993). Sin embargo, *Chalcides bedriagai* es más pequeño que los taxones europeos de *Podarcis*, excepto el complejo de especies *Podarcis hispanicus*, con el que muestran un tamaño similar (Speybroeck et al., 2016). Por lo tanto, se espera que en la isla Illa Grossa existieran relaciones tróficas diferentes a las descritas en el islote de Lampione entre los miembros del género *Chalcides* y *Podarcis*. *C. bedriagai* se considera un depredador oportunista y eurófago (Seva & Escarré, 1976; López-Jurado et al., 1978). En el contexto insular, *C. bedriagai* presenta un espectro trófico compuesto por un mayor número de especies de artrópodos que en las localidades continentales (López-Jurado et al., 1978). La mayoría de las presas consumidas por *C. bedriagai* están compuestas por taxones que habitan en el suelo o típicamente de las partes

bajas de la vegetación (Seva & Escarré, 1976). El consumo de material vegetal no ha sido reportado en la población de la isla de Nova Tabarca (Seva & Escarré, 1976; López-Jurado et al., 1978); quizás por el corto tiempo de aislamiento de la población de esta última isla, ya que para desarrollar este comportamiento es necesario cierto tiempo evolutivo (Carretero, 2004). Por su parte, las lagartijas del género *Podarcis* son consideradas como forrajeadoras activas que presentan una dieta generalista (Arnold, 1987). En particular, como se ha mencionado anteriormente, *Podarcis liolepis atratus* muestra un amplio rango trófico (Castilla et al., 1991, 2008, 2009; Castilla & Bauwens 1991; Castilla & van Damme, 1996). Aunque ambas especies parecen depredar sobre las mismas presas, seleccionan diferentes microhábitats. Así, mientras que *C. bedriagai* forrajea bajo las rocas y otros elementos del suelo (Hailey et al., 1987); *Podarcis liolepis* es un forrajeador activo en un amplio espectro de sustratos (rocas, troncos de árboles, estructuras humanas, etc.), al menos en el caso de las poblaciones continentales del este peninsular (Desfilis et al., 1993). Es posible que la desaparición de *C. bedriagai* en Illa Grossa haya hecho posible que *P. l. atratus* explore nuevos recursos tróficos que antes no estaban disponibles para la especie.

Vipera latastei (*Vipera* cf. *latastei* en el registro fósil del COLT) puede haber sido el principal depredador terrestre en Illa Grossa. De hecho, los eslizones y las lagartijas forman parte del espectro de presas de la especie (Santos et al., 2007). Sin embargo, la frecuencia de depredación varía según las clases de edad de las víboras y la comunidad faunística local. La depredación sobre los eslizones parece ser anecdótica, mientras que la lagartija roquera es el reptil más consumido (Santos et al., 2007). Existen variaciones en la dieta según la edad del ejemplar, así en las víboras juveniles, el consumo de reptiles y artrópodos es mayor que en las adultas, que depredan principalmente roedores y aves (Bea & Braña, 1988; Santos et al., 2007). En contextos insulares con baja densidad o ausencia de pequeños mamíferos, los vipéridos parecen estar especializados en alimentarse principalmente de aves (Nilson et al., 1999; Shine et al., 2002; Luiselli et al., 2015). Al igual que en el continente, se registra un cambio ontogenético en las presas preferentemente seleccionadas. Por ejemplo, en los individuos jóvenes de *Macrovipera schweizeri*, una especie insular de las islas Cícladas occidentales (mar Egeo), Nilson et al. (1999) reporta que el contenido estomacal observado en individuos atropellados únicamente se hallaron restos de lagartos, mientras que en los ejemplares adultos sólo se detectaron plumas de aves. *Bothrops alcatraz*, una especie de víbora insular de las islas Alcatrazes (35 km de la costa del sureste de Brasil), se considera un taxón pedomórfico en base a, entre otros rasgos, su dieta compuesta por ciempiés y lagartos (Marques et al., 2002). Como propuso Bernis (1968), las víboras de Illa Grossa se podrían alimentar de invertebrados durante su etapa juvenil, mientras que como adultos se alimentan de lagartos y, durante la época de migración, de aves paseriformes. Según Castilla (2000), la diferencia observada en la escamación, el patrón de coloración y las dimensiones corporales entre *P. l. atratus* de Illa Grossa en relación con el resto de islas del archipiélago de Columbretes podría estar relacionada, en parte, con las intensas presiones selectivas debidas a la presencia de víboras. Además, los experimentos de laboratorio han demostrado que los individuos de *P. l. atratus* responden a la señal química de *V. latastei*, aun cuando esta serpiente desapareció de Illa Grossa hace más de 100 años (van Damme & Castilla, 1996).

Reconstrucción paleoclimática

En la presente sección se procede a la aplicación del método de reconstrucción paleoclimática MER, tanto en la versión clásica (Blain, 2009; Blain et al., 2008) como en la más actual de discriminación de las áreas de distribución ciertas y supuestas (UDA/ODA) (Fagoaga et al., 2019a), a la asociación de herpetofauna fósil recuperada de las SUs Xb (Xb-F11 S3) y V (V-24 S9, S8 y S7, y V-25) del yacimiento de El Salt. Los resultados obtenidos son estratigráficamente contextualizados, y comparados por una parte con otros proxies procedentes de los mismos yacimientos, así como con los obtenidos de otros yacimientos de cronología similar. El objetivo último que se persigue es poder hacer una propuesta del marco paleoclimático a nivel local en el que las poblaciones humanas de los valles de Alcoi desarrollaron su actividad durante el Pleistoceno Superior.

Respecto al yacimiento de Abric del Pastor, dado que el estado de conservación de los restos estudiados no ha permitido su atribución taxonómica a nivel específico, no ha sido posible la aplicación de las técnicas de reconstrucción paleoecológicas indicadas.

Área de distribución mutua de la asociación de herpetofauna de El Salt

Los resultados obtenidos tras la aplicación de ambas técnicas (MER clásico y UDA/ODA) muestran que el Área de Distribución Mutua obtenida para todas las asociaciones se localizan principalmente dentro de la biorregión mediterránea (Figura 48). Esta distribución potencial incluye, a grandes rasgos, dos grandes áreas geográficas de registros: una occidental, que abarcaría la mitad norte de Portugal, Castilla y León y sur de Cantabria; y otro oriental, englobando zonas de Aragón, este de Castilla-La Mancha, Comunidad Valenciana y sur de Cataluña.

La escasez de registros en la región central ibérica está probablemente relacionada con áreas que contienen pocos datos herpetológicos, como la Meseta Sur (Pleguezuelos et al., 2002; Sillero et al., 2009). La ausencia de cuadrículas en el sur de la península ibérica se explicaría por la particular distribución de *Alytes obstetricans*, ausente en las regiones más meridionales de la península. Por otro lado, la falta de registros en las regiones más septentrionales de la península se debe a *Chalcides bedriagai* y *Vipera latastei* (Pleguezuelos et al., 2002; Loureiro et al., 2008) (Figura 49). Por último, la distribución discontinua de *V. latastei*, presente principalmente en regiones montañosas (Saint Girons, 1980), resulta en la discriminación de un gran número de cuadrículas (Figura 49).

Resumiendo, y después de todas las anteriores consideraciones, el área de distribución mutua calculada para los contextos estratigráficos estudiados en esta tesis se encontraría, con ligeras diferencias según el nivel estratigráfico, principalmente en el este y oeste de la península ibérica (Figura 48).

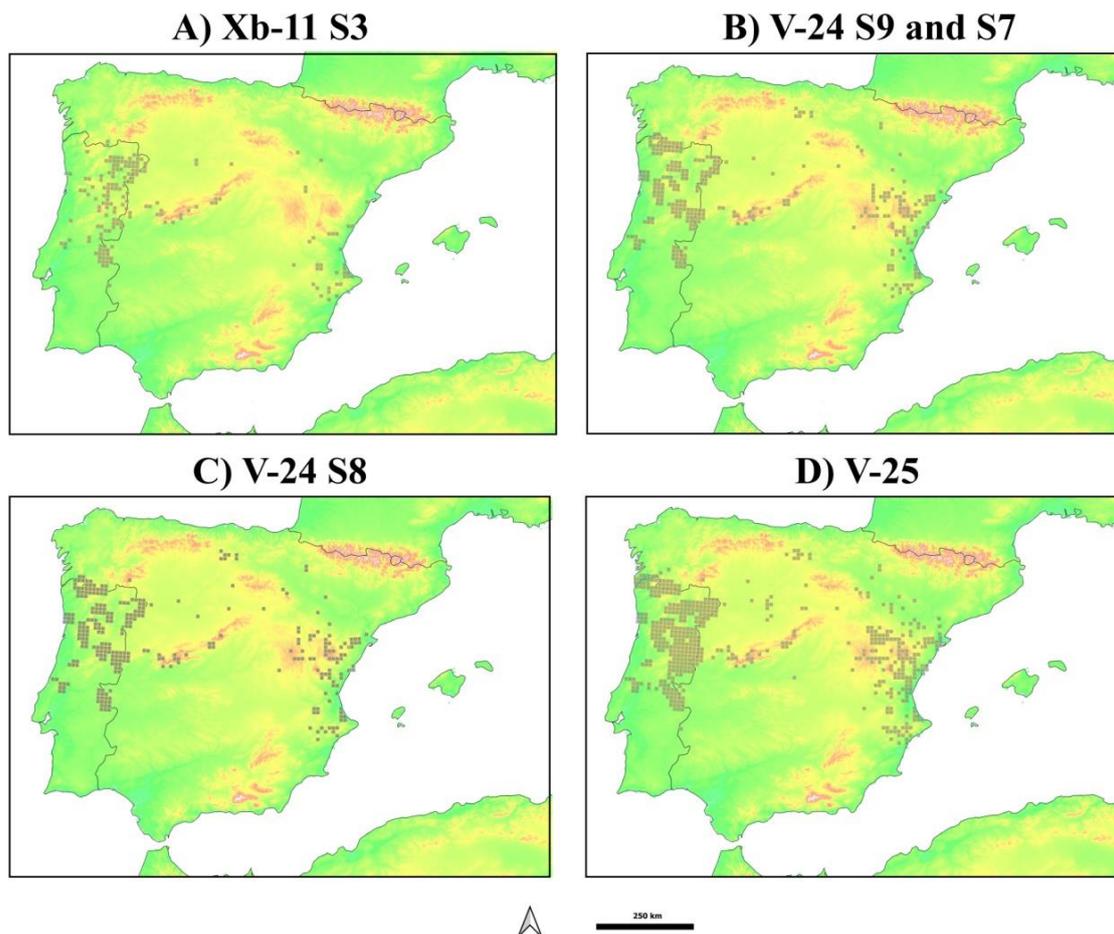


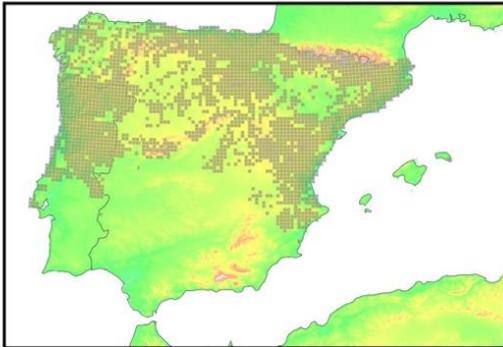
Figura 48. Área de Distribución Mutua de las asociaciones fósiles de reptiles y anfibios procedente de las SUs Xb (Xb-11 S3) y V (V-24 S7, S8 y S9, y V-25). Las áreas se corresponden con cuadrículas de 10 x 10 km (EPSG 25830: Datum ETRS89 + proyección UTM).

Reconstrucción paleoclimática de las Unidades Estratigráficas Xb y V de El Salt mediante el método MER

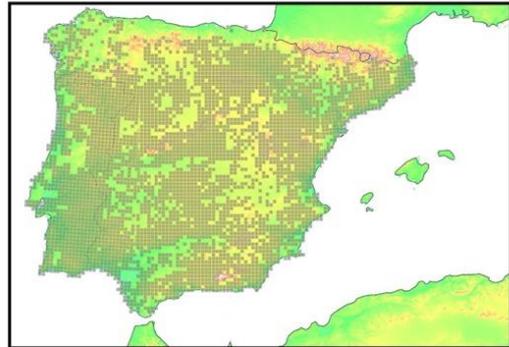
Los resultados obtenidos concluyen la existencia de dos fases climáticas diferenciadas en el yacimiento de El Salt. La primera fase climática incluye la SU Xb (Xb-11 S3), datada en $52,3 \pm 4,6$ ka mediante TL (Galván et al., 2014a). Así, los resultados apuntan la existencia a nivel local durante el MIS 3 de unas condiciones climáticas ligeramente más cálidas ($+0,30^{\circ}\text{C}$) y húmedas ($+122,85$ mm) que las actuales (Tabla 9). El resto de los parámetros climáticos estudiados también muestran unos valores más altos que los registrados hoy en día en el municipio de Alcoi: MaxTW de $+0,80^{\circ}\text{C}$; MinTC de $+1,00^{\circ}\text{C}$; PWM de $+19,60$ mm; PDM de $+4,40$ mm (Tabla 9). La segunda fase climática, representada por la SU V ($45,2 \pm 3,4$ ka a $44,7 \pm 3,4$ ka), muestra unos valores de los parámetros bioclimáticos relacionados con la precipitación (MAP, PWM y PDM) más altos que los actualmente existentes en el área de Alcoi. Por el contrario, en aquellos relacionados con la temperatura (MAT, MaxTW y MinTC), se observa un patrón diferente, con valores más bajos que los actuales en esta zona. En esta segunda fase climática, definida por las asociaciones de herpetofauna provenientes de la SU V el clima era ligeramente más fresco

(de -0,87 a -1,3 °C) y más húmedo (de +305,31 a +137,5 mm) que el actual (Tabla 9).

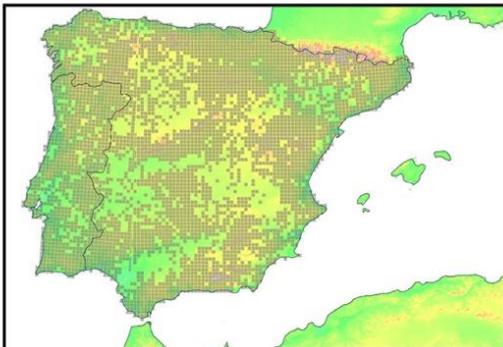
Alytes obstetricans



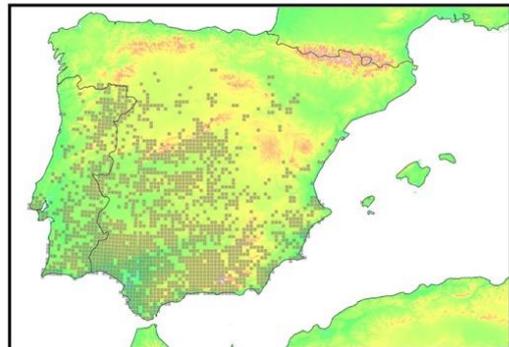
Epidalea calamita



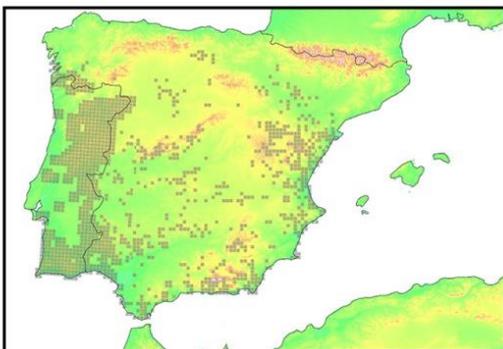
Bufo spinosus



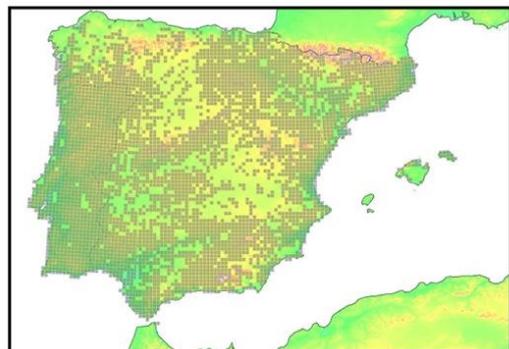
Blanus cinereus s. l.



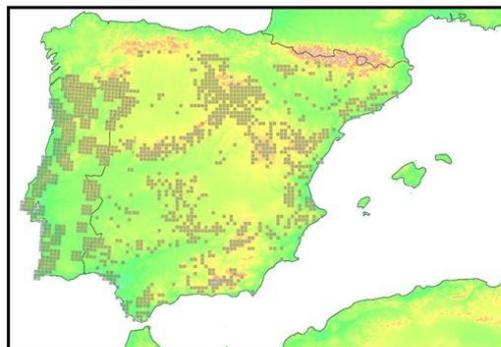
Chalcides bedriagai



Natrix maura



Vipera latastei



250 km

Figura 49 (página anterior). Distribución actual sobre cuadrículas de 10 x 10 km (EPSG 25830: Datum ETRS89 + proyección UTM) de cada una de las especies representadas en las diversas asociaciones fósiles recuperadas en El Salt.

Tabla 9. Valores de los parámetros bioclimáticos obtenidos tras la aplicación del método MER. Donde: MAT (temperatura media anual, °C); MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido, °C); MinTC (temperatura mínima del mes más frío, °C); MAP (precipitación media anual, mm); PWM (precipitación media del mes más húmedo, mm); PDM (precipitación media del mes más seco, mm); ALCOI (situación actual); σ (desviación estándar de los valores obtenidos); Δ (diferencia entre los valores obtenidos de los conjuntos fósiles de El Salt y los valores actuales en el área de Alcoi). Las unidades estratigráficas se ordenan temporalmente de acuerdo a la edad relativa de las mismas, siendo la más antigua la representada por Xb-11 S3 y la más moderna por la unidad V-25.

		Media	σ	Max	Min	Δ
V-25	MAT	12,77	2,47	18,4	4	-0,87
	MaxTW	27,64	2,51	34	19,4	-0,85
	MinTC	1,44	2,84	8,1	-7	-0,25
	MAP	692,53	303,89	1,798	276	148,95
	PWM	95,69	46,34	273	41	21,42
	PDM	17,62	8,7	50	3	2,31
V-24 S7	MAT	12,34	2,62	18,3	4	-1,3
	MaxTW	27,23	2,49	34	19,4	-1,26
	MinTC	0,98	2,91	7,8	-7	-0,71
	MAP	681,08	292,31	1798	312	137,5
	PWM	93,25	43,28	272	41	18,98
	PDM	18,56	9,06	48	4	3,25
V-24 S8	MAT	12,61	2,38	18,2	4,1	-1,03
	MaxTW	27,19	2,53	33,6	19,4	-1,3
	MinTC	1,74	2,7	7,8	-6,7	0,05
	MAP	848,89	331,03	1,798	357	305,31
	PWM	118,4	50,46	272	42	44,13
	PDM	16,68	8,8	47	5	1,37
V-24 S9	MAT	12,34	2,62	18,3	4	-1,3
	MaxTW	27,23	2,49	34	19,4	-1,26
	MinTC	0,98	2,91	7,8	-7	-0,71
	MAP	681,08	292,31	1,798	312	137,5
	PWM	93,25	43,28	272	41	18,98
	PDM	18,56	9,06	48	4	3,25
Xb-11 S3	MAT	14,00	2,40	18,30	4,10	0,30
	MaxTW	29,30	1,90	33,60	21,40	0,80
	MinTC	2,70	2,60	7,00	-6,70	1,00
	MAP	665,20	219,60	1.562,00	328,00	122,80
	PWM	93,90	32,40	233,00	42,00	19,60
	PDM	10,80	4,60	32,00	5,00	4,40
ALCOY	MAT	13,64				
	MaxTW	28,49				
	MinTC	1,69				
	MAP	543,58				
	PWM	74,27				
	PDM	15,31				

Como se puede observar en la Tabla 9, las mayores diferencias en la MAT se han obtenido en las muestras V-24 S7 y V-24 S9 (-1,3°C). El valor medio de MaxTW oscila entre 27,19°C en V-24 S8 y 27,64°C en V-25, mientras que los de MinTC oscilan entre 0,98°C en V-24 S7 o V-24 S9 y 1,74°C en V-24 S8 (Tabla 9). Los parámetros pluviométricos muestran fuertes diferencias respecto a estos mismos parámetros medios en el actual Alcoi. Los valores del MAP son superiores a los actuales en todas las muestras (las diferencias van de +137,5 mm en V-24 S7 y

V-24 S9 a +305,31 mm en V-24 S8) (Tabla 9). Una tendencia similar se observa en el caso de PWM, con las diferencias más altas registradas en V-24 S8 (PWM: +44,13 mm) y las diferencias más bajas registradas en V-24 S7 y V-24 S9 (+18,98 mm). En cuanto a PDM, las muestras V-24 S7 y V-24 S9 han arrojado la mayor diferencia (+3,25 mm), mientras que la diferencia más baja (+1,37 mm) se obtiene en V-24 S8.

Así pues, la reconstrucción paleoclimática sugiere un contexto climático que evoluciona de temperaturas (MAT, MinTC y MaxTW) más altas en la unidad más antigua (SU Xb) a temperaturas inferiores en la unidad más moderna (SU V). Las diferencias de los valores obtenidos entre la muestra más antigua (SU Xb) y las muestras más modernas (SU V) oscilan entre -1,66°C (V-24 S9 y V-24 S7) y -1,23°C (V-25) respecto a las condiciones actuales registradas en la zona.

Por otro lado, y durante el lapso de tiempo representado entre los contextos estratigráficos de las unidades SU Xb y SU V, los resultados obtenidos apuntan a que la evolución de las precipitaciones experimentó la tendencia opuesta a la observada en las temperaturas. Así, MAP, PWM y PDM muestran valores más bajos en SU Xb que en SU V. El escenario paleoclimático propuesto no es congruente con los resultados obtenidos en la reconstrucción paleoecológica, donde existe mayor representación de hábitats abiertos en SU V. Los resultados obtenidos muestran una elevada desviación estándar (Tabla 9), debido al amplio rango geográfico alcanzado por el área de distribución mutua (Figura 48). Como resultado, el conjunto de datos utilizados para el cálculo de los parámetros paleoclimáticos muestran una fuerte dispersión de datos (por ejemplo, MAPmax = 1.798 mm y MAPmin = 276 mm en V-25). Esto es debido a dos factores: (i) la península ibérica presenta una elevada variabilidad topográfica ya que es una región muy montañosa, y (ii) que el área de distribución mutua obtenida está formada por dos zonas diferenciadas: una en el oeste de la península y otra en el este de España (Figura 48).

La reconstrucción paleoclimática basada en pequeños mamíferos, desarrollada por Fagoaga et al. (2018, 2019b) en los mismos niveles de El Salt, apunta a condiciones más húmedas y frías que las actuales. En contraste con nuestros resultados basados en la herpetofauna, los parámetros de temperatura proporcionados por Fagoaga et al. (2019b) muestran una mayor MAT, MaxTW, y MinTC para SU V que para Xb-11 S3. Para todos los parámetros calculados, los valores absolutos resultantes basados en pequeños mamíferos son más bajos que los basados en anfibios y reptiles (Figura 50). La presencia de especies de mamíferos como *Microtus arvalis* (presente en todas las SU y superficies estudiadas) y el registro puntual de *Talpa occidentalis* (citado únicamente en la asociación recuperada en V-24 S9) restringen la distribución al cuadrante noroccidental de la península ibérica (Fagoaga et al., 2018, 2019b), mientras que la distribución de anfibios y reptiles se sitúa en latitudes medias en el este y oeste peninsular, tanto en el SU Xb como en el SU V (Marquina et al., 2017, 2021a). Fagoaga et al. (2019b) proponen que los valores obtenidos para los diferentes parámetros climáticos en SU V indicarían ciertas similitudes con una fase climática templada.

La aplicación por separado del método MER a la asociación de pequeños mamíferos (López-García et al., 2011c) y la herpetofauna (Blain et al., 2013) en el yacimiento de Gorham's Cave

(Gibraltar) arroja resultados similares a los encontrados en el yacimiento de El Salt. Así, en el nivel IV de la localidad gibraltareña, el análisis basado en el conjunto de pequeños mamíferos dio como resultado una MAT más baja (-4,2 °C) y una mayor MAP (+61,4 mm) que el basado en anfibios y reptiles (López-García et al., 2011c; Blain et al., 2013). Según Blain et al. (2013), esta diferencia se explicaría por la presencia de dos musarañas (*Sorex minutus* y *Sorex gr. coronatus-araneus*), que actualmente en la península ibérica únicamente se distribuyen en el norte de España, por lo que el resultado final estaría sesgado hacia condiciones más frías. De lo que parece desprenderse que los resultados basados en datos provenientes de herpetofauna proporcionarían valores de temperaturas más altas que el procedente de pequeños mamíferos.

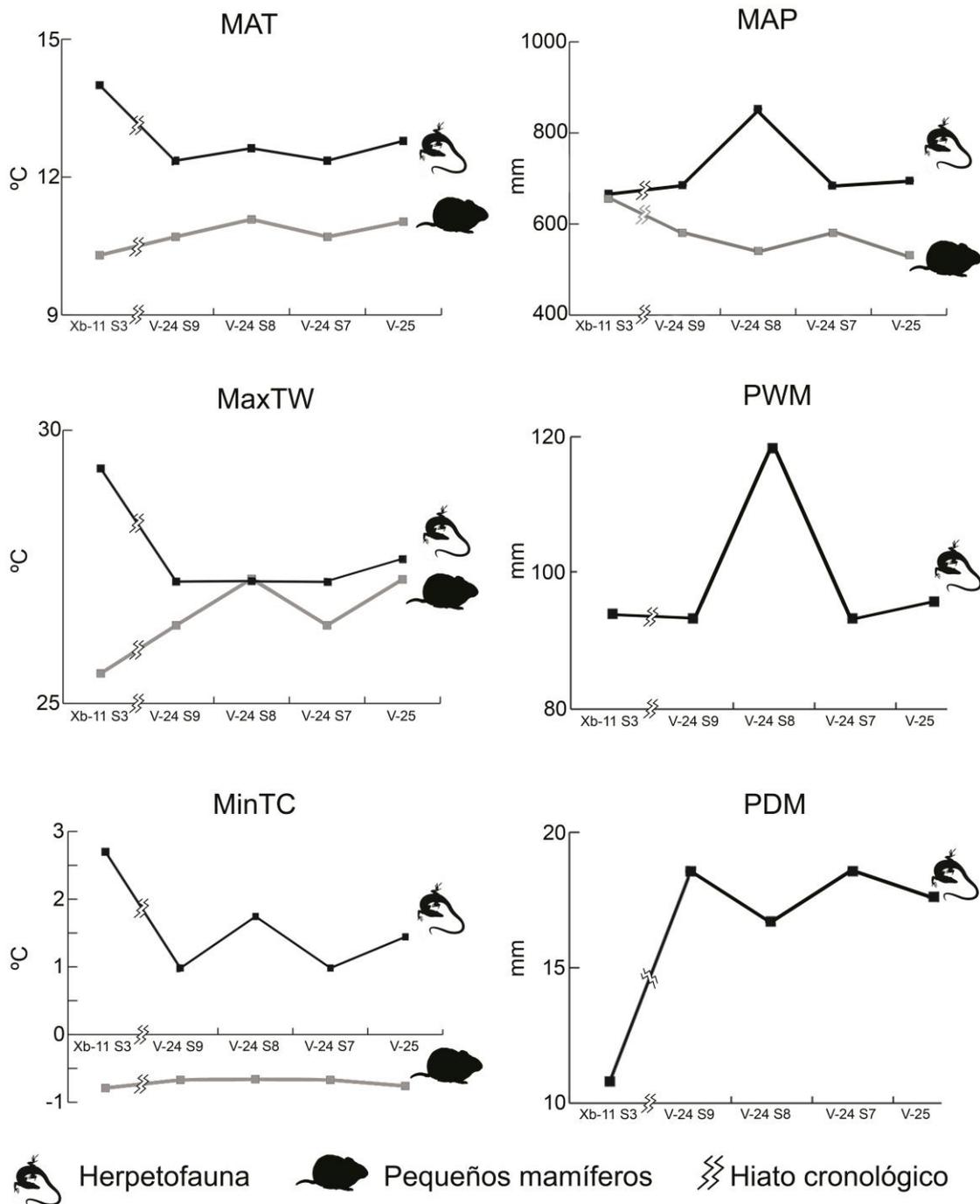


Figura 50 (página anterior). Evolución de los parámetros bioclimáticos tras la aplicación del método MER a las asociaciones fósiles de herpetofauna y pequeños mamíferos recuperadas de las SU Xb y V de El Salt.

MAT: temperatura media anual (°C); **MaxTW:** temperatura máxima del mes más cálido (°C); **MinTC:** temperatura mínima del mes más frío (°C); **MAP:** precipitación media anual (mm); **PWM:** precipitación medio del mes más húmedo (mm); **PDM:** precipitación media del mes más seco (mm).

Por lo que respecta a las precipitaciones, la diferencia en los resultados puede estar relacionada con la extensión de la distribución de las especies objeto de análisis. En teoría, la presencia de un taxón con una distribución restringida se traduciría en un área común mutua geográficamente más limitada, y por tanto en valores climáticos menos dispersos. Otra causa de las diferencias observadas puede estar relacionada con la existencia de un elevado número de taxones determinados en la asociación fósil estudiada, caso de la reconstrucción propuesta para el nivel IV de Gorham's Cave basada en la herpetofauna (Blain et al., 2013). En este último caso, en teoría, proporcionaría nuevamente un área de distribución mutua más restringida y, por tanto, una dispersión de los datos menor. Los condicionantes apuntados en este párrafo que, pueden distorsionar los resultados entre uno y otro grupo faunístico del registro fósil, deben ser estudiados en profundidad, planteando análisis biogeográficos con un robusto soporte estadístico a fin de aportar nueva luz al respecto de las diferencias observadas.

Comparación con otros yacimientos contemporáneos del este de la península ibérica

El estudio de los pequeños vertebrados ha sido abordado bajo esta perspectiva en diversos yacimientos del noreste peninsular con una cronología similar a El Salt.

Cova de L'Arbreda se localiza en el municipio de Serinyà (Girona). Se trata de una cueva formada por una cascada de travertinos con cierto grado de karstificación que contiene depósitos sedimentarios atribuidos al inicio del Pleistoceno Superior hasta el Holoceno inferior. El nivel I, el único con material atribuido a la cultura Musteriense, ha sido datado mediante ¹⁴C en 45,84-41,41 cal BP (Figura 51). El estudio de los pequeños vertebrados realizado por López-García et al. (2015) ha descrito un total de 10 taxones en este nivel. La reconstrucción paleoclimática propuesta en base a la asociación de pequeños mamíferos procedentes del nivel I indican que las condiciones climáticas imperantes debieron ser más frías y húmedas que en la actualidad en la región (López-García et al., 2015) (Tabla 10).

Abric Romaní es un amplio abrigo localizado en un acantilado de travertino conocido como Cinglera del Capelló en el término municipal de Capellades (Barcelona) (Vallverdú-Porch et al., 2012). Se localiza a aproximadamente 310 msnm. Se trata de un yacimiento clásico conocido desde 1909, por lo que tiene una larga historia de investigación. Los materiales líticos preservados de cultura Musteriense evidencia que Abric Romaní fue ocupado de forma continua durante el MIS 3 (Figura 51). Esta localidad presenta una larga secuencia compuesta por 17 niveles, de los cuales en 13 (D a Q) han sido estudiadas sus asociaciones de pequeños vertebrados (López-García et al., 2014a; Fernández-García et al., 2018, 2020). Se han identificado un total de 21 taxones (López-García et al., 2014a). La aplicación del MER a las diversas asociaciones muestran unas condiciones más frías y húmedas que las registradas en actualidad en la región (López-García et al., 2014a; Fernández-García et al., 2018, 2020) (Tabla

10). López-García et al. (2014a) relaciona el nivel E de Abric Romaní con el HE 5 y el nivel O con el Interestadial (IS) 14 o 17.

Canyars es un depósito fluvial localizado en Gavà (Barcelona) (Daura et al., 2013). En el yacimiento se han descrito un total de nueve unidades litológicas, consistentes en un complejo de depósitos fluviales agradacionales e incisos, mal clasificados y de grano grueso (López-García et al., 2014a). Las dataciones, realizadas sobre carbones, han proporcionado una cronología del yacimiento de 39,6 cal BP (Daura et al., 2013) (Figura 51). Se han descrito restos atribuibles a 16 taxones de pequeños vertebrados (López-García et al., 2013, 2014a). Tras la aplicación del MER a esta asociación, López-García et al. (2014a) proponen que las condiciones climáticas locales fueron más frías y húmedas que las actuales (Tabla 10). Canyars ha sido relacionado con el HE 4 (López-García et al., 2013).

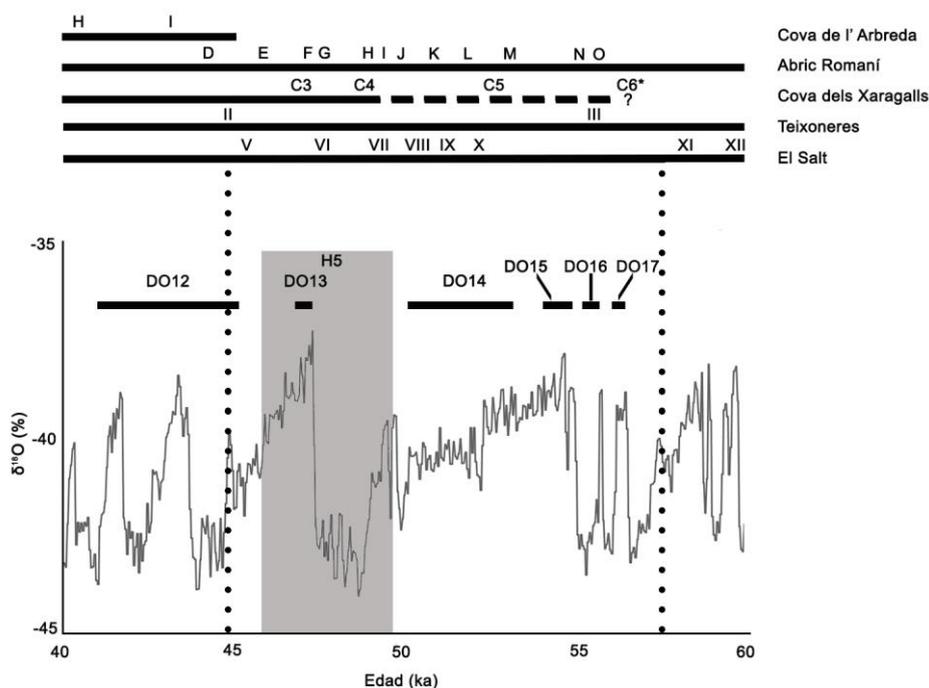


Figura 51. Correlación cronológica aproximada entre la secuencia estudiada en el yacimiento de El Salt con la curva de oxígeno del NGRIP (Andersen et al., 2004) junto a los niveles de otros yacimientos de cronología similar. Modificado de Fagoaga et al. (2018).

Teixoneres (Moià, Barcelona) es una cavidad integrada dentro del complejo cárstico de les Coves del Toll, formado por un sistema de galerías de más de 2 km de longitud con abundantes depósitos arqueológicos de diferentes cronologías. Se localiza a una altitud de aproximadamente 900 msnm. La secuencia estratigráfica del yacimiento que abarca la casi totalidad del Pleistoceno Superior con una cronología que se extiende de los $100,3 \pm 6,1$ ka (nivel IV) hasta los 14-16 ka BP (nivel I) (Tissoux et al., 2006). En este yacimiento, el nivel II, con una datación relativa de entre 50 y 30 ka, es el único encuadrado dentro de la cronología del estudio del presente trabajo (López-García et al., 2012c) (Figura 51). La asociación de pequeños vertebrados de este nivel se compone de 33 taxones (López-García et al., 2012c). La aplicación

del MER muestra que durante el MIS 3 la MAT fue inferior y la MAP superior que los valores registrados en la actualidad en la zona (López-García et al., 2014a) (Tabla 10). El nivel II de Teixoneres ha sido relacionado con el HE 4 o HE 3 (López-García et al., 2014a).

La Cova dels Xaragalls (Vimbodí i Poblet, Tarragona) es un pequeño sistema cárstico ubicado dentro del bosque de Poblet a 590 msnm. En su interior se diferencian dos sectores: el vestíbulo de cronología holocena y la “Sala Gran” con una secuencia pleistocena. En esta última se han definido dos unidades estratigráficas. La Unidad 1 se compone de niveles que van del C1 (13,72 ± 0,09 ka BP) al C4 (45,12-48,24 ka BP), y la Unidad 2, formada por los niveles C5 al C8 (el nivel C6 ha sido datado como más antiguo de 43,5 ka BP) (López-García et al., 2012b) (Figura 51). En base a la asociación de pequeños vertebrados descrita se observa una evolución desde unas condiciones de periodos cálidos (niveles C8 y C5) a otros más húmedos y frescos (C4-C3) (López-García et al., 2012b) (Tabla 10). Estos autores correlacionan el nivel C8 con el interestadial (IS) 15 o 16, el C5 con el IS 13 o 14 y, finalmente, el nivel C3-C4 con el HE 5.

Tabla 10. Valores de MAT y MAP obtenidos tras la aplicación del método MER en yacimientos contemporáneos a El Salt del este de la península ibérica. De norte a sur: Cova de L'Arbreda (Lopez-García et al., 2015); Teixoneres (López-García et al., 2014a); Abric Romaní (López-García et al., 2014a; Fernández-García et al., 2020); Canyars (López-García et al., 2014a) y Cova dels Xaragalls (López-García et al., 2012b). Δ MAT y Δ MAP: diferencias entre los valores obtenidos en la reconstrucción y los que actualmente se registran en cada localidad.

Yacimiento	Nivel	Edad (ka)	MAT (°C)	MAP (mm)	Δ MAT (°C)	Δ MAP (mm)
Cova de L'Arbreda	H	41,64-38,29	8,4	950	-6,70	+142
	I	45,84-41,41	6	1500	-9,10	+692
Abric Romaní	D	45,6-44,4	11,6	981	-3,70	322
	E	49	9,7	950	-5,60	291
	J	50,4-49,3	9,9	719	-5,40	60
	N	54,5	12,2	925	-3,10	266
	O	54,2	11,1	840	-4,20	181
Canyars	--	39,4	10,11	757,6	-5,19	98,6
Teixoneres	II	44,21-33,06	7,6	1008	-7,70	349
Cova dels Xaragalls	C3		7,92	1092	-5,48	463
	C4	45,12-48,24	8	925	-5,40	296
	C5		10,36	664	-3,04	35
	C6	>43,5	8	950	-5,40	321
	C7		8,67	900	-4,73	271
	C8		10,48	729	-2,92	100

En general, nuestros resultados y los obtenidos para otros yacimientos contemporáneos del este ibérico revelan que las condiciones paleoclimáticas eran más frías y húmedas que las actuales (Tabla 10). En el intervalo de tiempo considerado (40-50 ka), todos los yacimientos ibéricos muestran una clara tendencia al descenso paulatino de la MAT y la MAP (López-García et al. 2012b, c, 2014a, 2015; Fernández-García et al. 2020).

Las diferencias entre la MAT y la MAP pasadas y presentes en una localidad concreta son difíciles de interpretar, ya que estos parámetros están influenciados por, entre otros, la altitud (actual y pasada) del lugar y la proximidad o lejanía al mar durante el periodo de tiempo considerado. Así, la línea de costa mediterránea francesa no parece haberse situado por encima de los -60 m durante el MIS 3 (Lambeck & Bard, 2000). A pesar de este posible sesgo, todavía se pueden observar algunas similitudes con las condiciones actuales, como que las localidades más septentrionales muestran valores más bajos de MAT y más altos de MAP que aquellas más meridionales.

Respecto a SU Xb, los valores obtenidos son difíciles de interpretar, ya que a diferencia del resto de reconstrucciones la MAT obtenida es superior a la registrada en la actualidad (ver Tabla 9 y Tabla 10). Aun así, teniendo en cuenta la variación entre las diferencias de valores de MAP propuestos y los actuales, se puede indicar que existen ciertas similitudes con Cova dels Xaragalls C8 (+100 mm) y L'Arbreda H (+142 mm) (López-García et al., 2012b, 2015). Ambos niveles se relacionan con interestadiales, periodos cálidos. La unidad C8 de Cova dels Xaragalls ha sido correlacionada con los IS 15 o 16, datado en aproximadamente 59-56 ka (López-García et al., 2012b), mientras que, en el caso de L'Arbreda, el nivel H se ha asignado al IS 10 (López-García et al., 2015). Así, de acuerdo con la cronología propuesta para SU Xb, $52,3 \pm 4,6$ ka (Galván et al., 2014a), la deposición de los materiales de esta unidad debió producirse en el marco cronológico de los IS 15 o 16.

En cuanto a SU V las diferencias de MAT más parecidas a las de El Salt se muestran en los niveles C5 (-3,04 °C) y C8 (-2,92 °C) de Cova dels Xaragalls y en el nivel N de Abric Romaní (-3,10 °C) (López-García et al., 2012b; Fernández-García et al., 2020). En cuanto a los resultados de MAP, la Cova dels Xaragalls nivel C8 (+100 mm) y la Cova de L'Arbreda nivel H (+142 mm) son, de nuevo, los más cercanos al SU V de El Salt (López-García et al., 2012b, 2015). El nivel N del Abric Romaní ha sido asignado cronológicamente al IS 16 (Burjachs et al., 2012); el nivel C8 de la Cova dels Xaragalls se ha asignado al IS 15 o al IS 16 (Lopez-García et al., 2012b) y el nivel H de la Cova de L'Arbreda se ha asignado al IS 10 (Lopez-García et al., 2015). Basándonos en estas similitudes, nuestra reconstrucción paleoclimática parece indicar una fase fría y húmeda durante el MIS 3. Según la cronología propuesta (Galván et al., 2014a), la Unidad V podría correlacionarse con el IS 12 o 13.

La península ibérica presenta una notable diversidad climática debido a su topografía montañosa y a su ubicación en latitudes medias. Los gradientes climáticos ibéricos se caracterizan por dos tendencias claras: la temperatura aumenta de norte a sur y las precipitaciones disminuyen de norte a sur y de oeste a este (Ninyerola et al., 2005) (Figura 52). Se espera que durante el Cuaternario se hayan producido tendencias similares. En este sentido, las reconstrucciones paleoclimáticas basadas en pequeños vertebrados en el este de España parecen mostrar una tendencia positiva progresiva en la MAT y una tendencia negativa en la MAP de norte a sur (Figura 53). El yacimiento considerado más septentrional, la Cova de L'Arbreda, muestra una MAT más baja y una MAP más alta que el resto de las localidades, mientras que El Salt, localidad más meridional, representa la situación contraria.

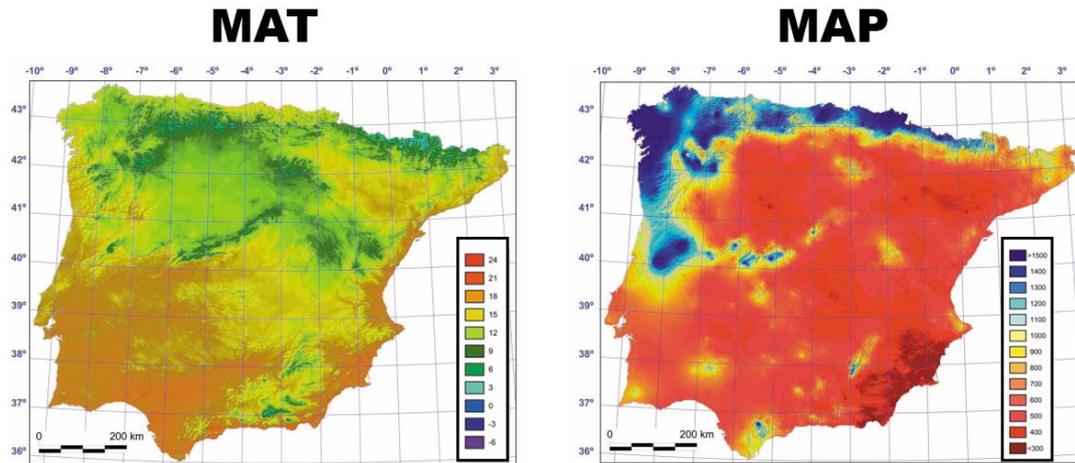


Figura 52. Evolución latitudinal de la temperatura media anual (MAT) y la precipitación media anual (MAP) en la península ibérica. Modificado de Ninyerola et al. (2005).

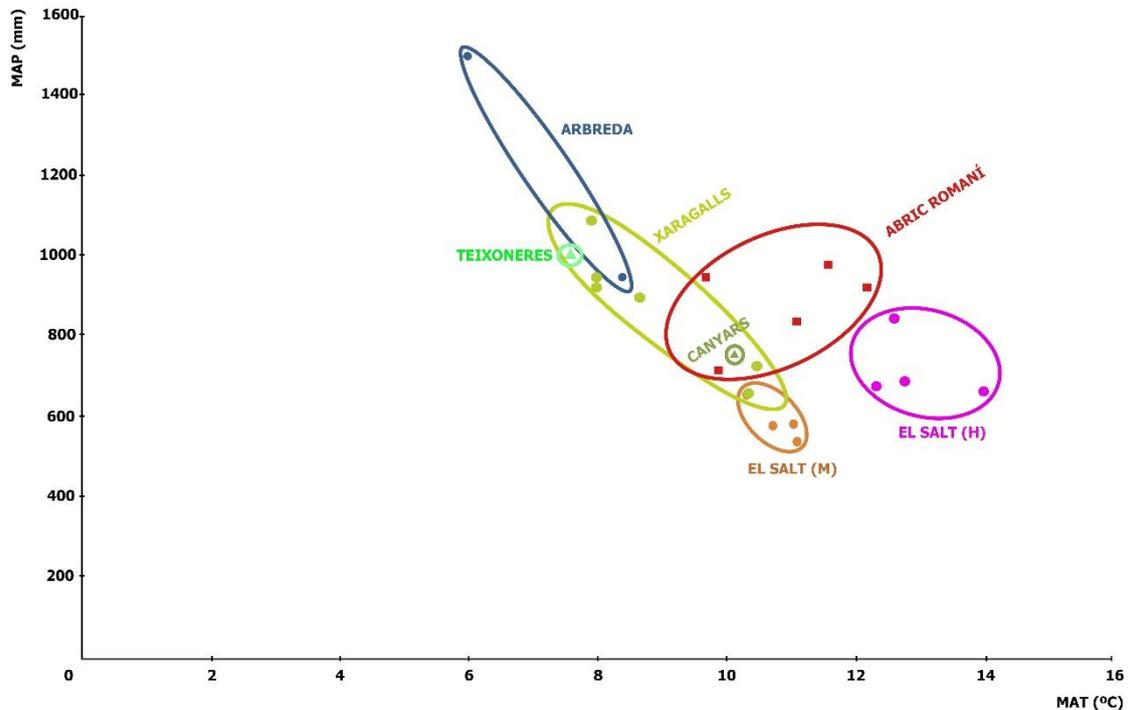


Figura 53. Valores de MAT y MAP obtenidos en las reconstrucciones paleoclimáticas basadas en el método MER para diversos yacimientos del este de España. Los puntos representan los niveles y unidades de cada localidad. De norte a sur: Cova de L'Arbreda (Lopez-García et al., 2015); Teixoneres (Lopez-García et al., 2014); Abric Romani (Fernández-García et al., 2018, 2020); Canyars (Lopez-García et al., 2014), Cova dels Xaragalls (Lopez-García et al., 2012b) y El Salt. Para este último se indica aquella basada en pequeños mamíferos (M) (Fagoaga et al., 2018, 2019b) y herpetofauna (H) (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021).

Reconstrucción paleoclimática basada en la técnica UDA/ODA

Distribución altitudinal de las especies.

Para la aplicación de la técnica de reconstrucción paleoclimática UDA/ODA (Fagoaga et al., 2019a), en este trabajo se ha utilizado el criterio de discriminación geográfica basado en la distribución altitudinal actual de las especies de reptiles y anfibios presentes en las asociaciones fósiles de El Salt según las áreas montañosas repartidas por la península ibérica (Pirineos, cordillera Cantábrica, macizo Galaico-Leonés, sistema Ibérico, sistema Central, Montes de Toledo, Sierra Morena y sistema Bético). Se utilizan solo las áreas montañosas porque la altitud es una variable estrechamente correlacionada con la distribución de las especies (Teixeira et al., 2001; Brito & Crespo, 2002) y con la riqueza específica de un área determinada (Soares et al., 2007). En total, se han evaluado 89 trabajos de la bibliografía con este fin. La lista detallada de estas referencias, que incluye trabajos, libros, atlas, guías de campo e informes técnicos, se incluye en el Anexo 1. Tal y como se ha comentado en el apartado “METODOLOGÍA” la elección de la altitud máxima alcanzada por cada especie estudiada se basa en: (i) facilidad de implementar esa información en SIG; (ii) existencia a nivel español de atlas de distribución con información altitudinal de la herpetofauna a diversos niveles administrativos (nacional, autonómico, provincial, municipal e incluso en espacios protegidos); (iii) distribución altitudinal de las especies ibéricas de reptiles y anfibios relativamente bien conocida; (iv) en el caso de los reptiles ibéricos la altitud máxima alcanzada por las especies es un mejor discriminante que la altitud media a la hora de realizar un análisis biogeográfico (Saint Girons, 1982); y la altitud es un factor muy importante para explicar la distribución de los anfibios y, especialmente, los reptiles debido a su claro efecto sobre la temperatura y la precipitación (Soares et al., 2007). Además, el amplio rango latitudinal de la península ibérica y la existencia en su territorio de dos biorregiones (Eurosiberiana y Mediterránea) provocan importantes diferencias en los parámetros climáticos entre sus diversas cordilleras montañosas (Font Tullot, 2000). Por ello, es necesario el abordar la aplicación de este criterio diferenciando cada sistema orográfico.

Los resultados obtenidos del análisis bibliográfico muestran, por lo general, un aumento en la altura máxima a la que se localiza una misma especie de norte a sur (Tabla 11), a excepción de *Alytes obstetricans* s. l., cuya distribución alcanza mayor altitud en los Pirineos que otras cordilleras meridionales (sistema Ibérico y Central) (Figura 54). La Tabla 11 resume la altitud máxima alcanzada por cada especie en cada uno de los sistemas montañosos de la península ibérica.

Todas las especies estudiadas presentan un comportamiento eurihipsido, distribuyéndose desde el nivel del mar hasta grandes altitudes en la mayor parte de los sistemas montañosos ibéricos (Pleguezuelos & Villafranca, 1997). En este sentido, las especies ibéricas de herpetofauna con un rango de distribución altitudinal estrecho son escasas (Pleguezuelos & Villafranca, 1997), lo que se relaciona con la amplia distribución y una alta tolerancia ecológica de estas especies en la región (Sillero et al., 2009). En general, los anfibios ocupan áreas más elevadas que las especies de reptiles (Figura 54), lo que se relaciona principalmente con la diferente evolución que en altitud experimentan las temperaturas y las precipitaciones (Heatwole, 1982). Así, la temperatura disminuye linealmente con la altitud (aproximadamente 0,5 °C/100 m), mientras que la precipitación se relaciona positivamente con la altitud (Font Tullot, 2000). Sin embargo, esta

explicación es simplista ya que existen otros factores que también influyen en esta distribución, como son la disminución de la heterogeneidad ambiental y la cobertura vegetal (Heatwole, 1982), y la menor presencia de presas potenciales (Lizana et al., 1990), entre otros. Así, se observa que la diferencia entre la altitud utilizada para la identificación de las ODA, en base a la consulta de la literatura científica disponible, y la obtenida sin este criterio de discriminación (es decir, para la totalidad cuadrícula UTM de 10 × 10 km en base al modelo de elevación proporcionado por Hijmans et al. (2005)) es, en general, mayor en reptiles que en anfibios (Tabla 11).

Tabla 11. Altitud máxima alcanzada por las especies de la herpetofauna aquí estudiadas en los diferentes sistemas montañosos de la península ibérica. Los resultados muestran los valores obtenidos para el Área de Distribución Ocupada (ODA) (Fagoaga et al., 2019a), para el conjunto de la cuadrícula de 10 x 10 km (UTM) y la diferencia entre uno y otro (Δ), todo ello sobre la base del modelo de elevación proporcionado por Hijmans et al. (2005). Fuentes: Duguy et al., 1979; Falcón Martín, 1982; Martínez Rica, 1983; Bas López, 1984; Bea, 1985; Lizana et al., 1988; Galán & Fernández, 1993; Mejjide et al., 1994; Llorente et al., 1995; Pleguezuelos & Villafranca, 1997; Barberá et al., 1999; Fernández-Cardenete et al., 2000; Serrano Ezaguerri et al., 2001; Bosch, 2002; Morales et al., 2002; Ayllón et al., 2003; Vences et al., 2003; Malkmus, 2004; Soares et al., 2005; Hernández-Sastre & Ayllón, 2007; García-Cardenete, 2008; González-Fernández, 2011; Domínguez et al., 2012; Puente Montiel, 2013; Ferrer et al., 2018.

		Pirineos	Cantábrico	Gallaico	Ibérico	Central	Montes de Toledo	Sierra Morena	Bético
<i>Alytes obstetricans</i> s. l.	ODA	2.516	1.670	1.500	2.200	2.300	-	-	-
	UTM	3.154	2.414	2.051	2.205	2.358	-	-	-
	Δ	-638	-744	-551	-5	-58	-	-	-
<i>Bufo spinosus</i>	ODA	2.600	1.670	1.800	1.750	2.200	1.120	1.120	2.600
	UTM	3.154	2.414	2.051	2.205	2.386	1.579	1.230	3.322
	Δ	-554	-744	-251	-455	-186	-459	-110	-722
<i>Epidalea calamita</i>	ODA	1.700	1.220	2.000	2.100	2.386	1.200	1.200	2.540
	UTM	2.724	2.157	2.051	2.205	2.386	1.579	1.230	3.201
	Δ	-1.024	-937	-51	-105	0	-379	-30	-661
<i>Blanus cinereus</i> s. l.	ODA	-	-	-	1.100	1.700	1.200	1.200	2.000
	UTM	-	-	-	1.348	2.386	1.579	1.230	3.322
	Δ	-	-	-	-248	-686	-379	-30	-1322
<i>Chalcides bedriagai</i>	ODA	-	-	1.103	1.720	1.850	1.200	1.200	1.800
	UTM	-	-	1.823	1.937	2.386	1.579	1.223	3.322
	Δ	-	-	-720	-217	-536	-379	-23	-1.522
<i>Natrix maura</i>	ODA	1.500	1.270	1.210	1.580	1.800	1.100	1.100	1.950
	UTM	3.016	2.414	2.051	2.205	2.386	1.579	1.230	3.322
	Δ	-1.516	-1.144	-841	-625	-586	-479	-130	-1.372
<i>Vipera latastei</i>	ODA	1.400	1.200	1.250	1.700	2.386	1.000	1.000	2.950
	UTM	2.545	2.051	2.051	2.205	2.386	1.579	1.230	3.322
	Δ	-1.145	-851	-801	-505	0	-579	-230	-372

De los resultados obtenidos se desprende que *Natrix maura* muestra la mayor diferencia entre los valores de ODA y UTM en las sierras más septentrionales (macizo Galaico-Leonés, -841 m; cordillera Cantábrica, -1.144 m; Pirineos, -1.516 m; y sistema Ibérico, -625 m). La distribución altitudinal de *N. maura* parece estar limitada a la presencia de cuerpos de agua, y por las bajas temperaturas alcanzadas en las elevaciones más altas (Santos, 2015). Adicionalmente, en aquellas áreas donde *N. maura* es simpátrica con *Natrix astreptophora*, como en el norte de

España, *N. maura* tiende a habitar en altitudes más bajas que *N. astreptophora* (Malkmus, 2004), aunque ambas especies evitan la competencia directa por el uso de diferentes recursos tróficos, lo que lleva a la segregación ecológica (Galán, 1988).

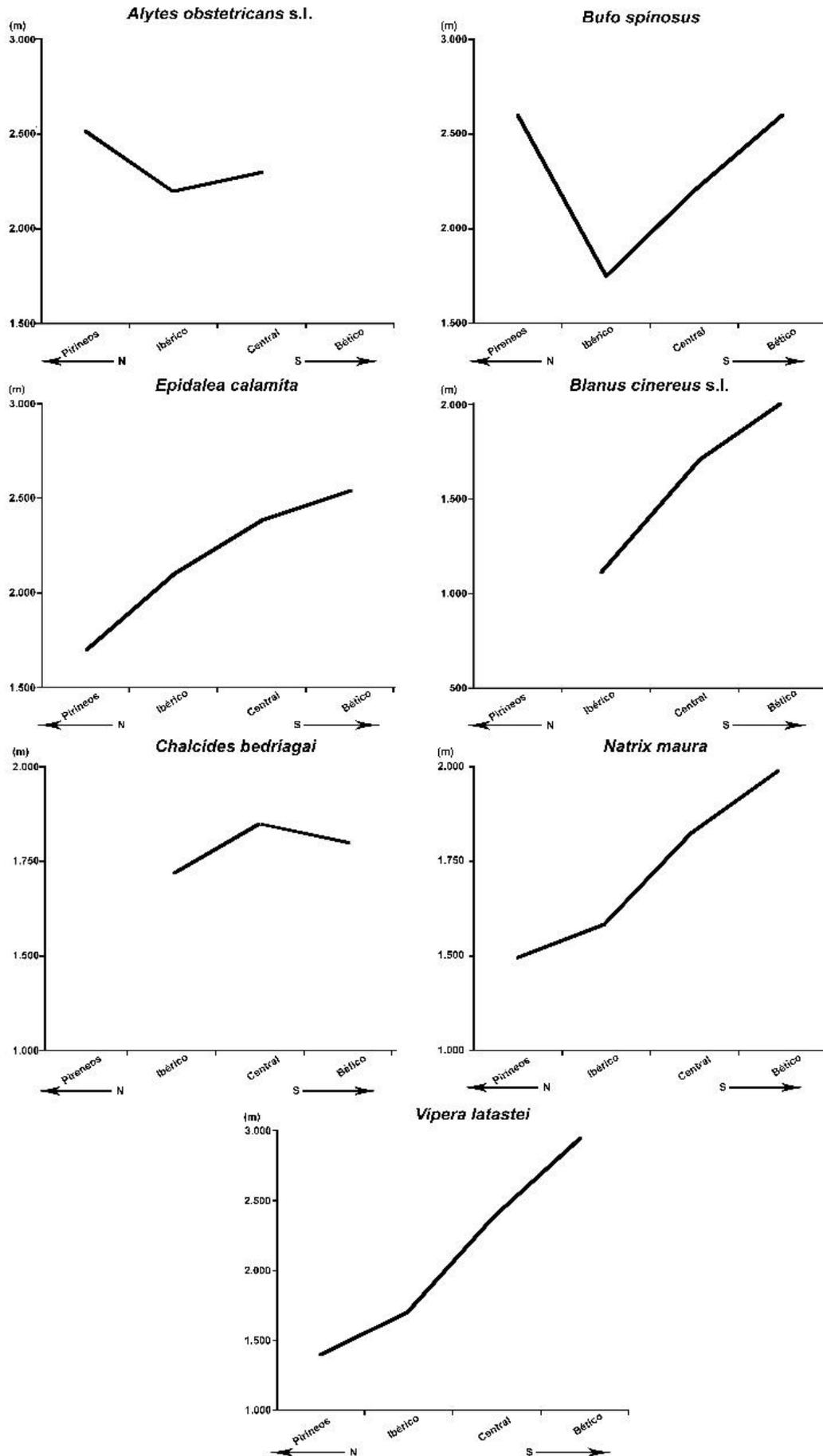
En el resto de los sistemas montañosos, las especies que presentan valores más altos de Δ son también las pertenecientes al grupo de los reptiles: *Vipera latastei* en montes de Toledo y Sierra Morena, con unas diferencias altitudinales de -579 y -230 m, respectivamente; *Blanus rufus* en el sistema Central, -686 m, y *Chalcides bedriagai* en el sistema Bético, -1.522 m. Como es el caso de *N. maura*, la distribución de *V. latastei* en el norte de la península ibérica está limitada tanto por la presencia de especies de víboras parapátricas, *Vipera seoanei* y *Vipera aspis*, en la que se registra una segregación altitudinal hacia cotas inferiores en *V. latastei* (Duguy et al., 1979; Saint Girons, 1980; Brito & Crespo, 2002), y por parámetros climáticos (Martínez-Freiría et al., 2008). Respecto a *C. bedriagai*, la especie no parece estar limitada en su distribución altitudinal por las temperaturas invernales, al contrario de las especies estrictamente termófilas. Por otro lado, parece seleccionar positivamente aquellos puntos con baja precipitación durante los periodos más calurosos del año y con abundante exposición solar (Maluquer-Margalef et al., 2009). Sin embargo, dada la ecología críptica tanto de *C. bedriagai* como de ambas especies del género *Blanus* (*Blanus rufus* y *Blanus cinereus*), la distribución de estos taxones está lejos de ser bien conocida en muchas áreas ibéricas (Pollo, 2002; López, 2002).

Tabla 12. Superficie (ha) ocupada por las Áreas de Distribución Ocupada (ODA) y las Áreas de Distribución Incierta (UDA) (Fagoaga et al., 2019a) de las especies evaluadas en este trabajo. El valor “Reducción” muestra el porcentaje que representa el Área de Distribución Incierta (UDA) respecto del total representado por las cuadrículas UTM de 10 × 10 km (cuadrícula UTM).

	Cuadrícula UTM	ODA	UDA	Reducción
<i>Alytes obstetricans</i> s. l.	24.602.329,00	24.433.100,00	169.229,00	0,69
<i>Bufo spinosus</i>	43.633.218,00	43.416.964,00	216.254,00	0,50
<i>Epidalea calamita</i>	41.824.117,00	41.556.874,00	267.243,00	0,64
<i>Blanus cinereus</i> s. l.	18.113.151,00	17.986.829,00	126.322,00	0,70
<i>Chalcides bedriagai</i>	14.232.348,00	14.088.468,00	143.880,00	1,01
<i>Natrix maura</i>	42.531.852,00	41.632.317,00	899.535,00	2,11
<i>Vipera latastei</i>	14.615.103,00	14.387.799,00	227.304,00	1,56

Debido a esta reducción en el límite altitudinal aplicado a todas las especies, también hay una reducción en el área total ocupada de las ODA de cada especie en comparación con la distribución proporcionada por las cuadrículas UTM. En este sentido, nuevamente las especies de reptiles presentan un área de reducción mayor que los anfibios, especialmente en el caso de los ofidios (Tabla 12; Figura 55).

Figura 54. (Página siguiente). Distribución de la altitud máxima que ocupan las especies de herpetofauna estudiadas en este trabajo con respecto al gradiente latitudinal presentado, de norte a sur, por cuatro sistemas montañosos ibéricos: Pirineos, sistema Ibérico, sistema Central y sistema Bético.



Comparación entre métodos (MER y ODA) por variable y especie

La aplicación de la prueba estadística T para muestras independientes a los parámetros climáticos (MAT, MinTC, MaxTW y MAP) calculados para cada especie de las asociaciones fósiles de herpetofauna de El Salt, muestra diferencias significativas entre ODA y UDA ($p < 0.01$) (Tabla 13). La ODA muestra valores medios más altos para aquellos parámetros climáticos relacionados con las temperaturas (MAT, MinTC y MaxTW) que la UDA. En cambio, con respecto a MAP, UDA tuvo valores medios más altos que ODA (Tabla 13).

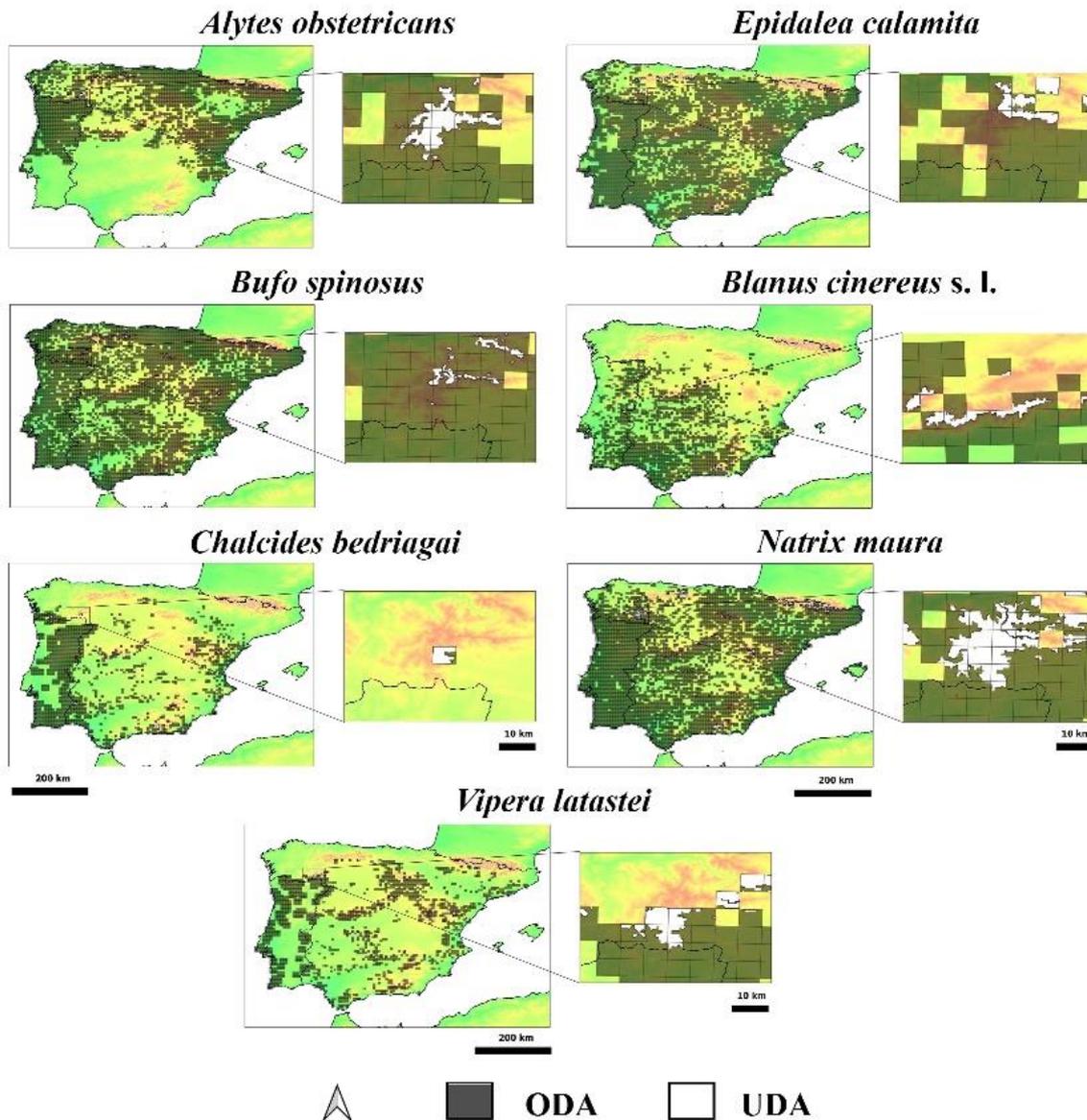


Figura 55. Áreas de distribución actual en cuadrículas UTM 10 × 10 km para cada una de las especies de herpetofauna de las asociaciones estudiadas y recuperadas de la localidad de El Salt. Para cada especie se indican las áreas ODA (área oscura) y UDA (área blanca).

Tabla 13. Valores medios, desviación estándar (σ) y coeficiente de variación (CV) de MAT (temperatura media anual), MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido), MinTC (temperatura mínima del mes más frío) y MAP (precipitación media anual), para cada especie de anfibios y reptiles identificados en El Salt. Los parámetros calculados según las técnicas MER y ODA-UDA se han calculado sobre la base de las distribuciones de especies de herpetofauna contenidas en Loureiro et al. (2008) y AHE (2021). El nivel de significancia de la prueba T se calcula entre los valores de ODA y UDA. Δ : Diferencias entre los resultados obtenidos en base a MER y ODA.

	MER			ODA			UDA				
<i>Alytes obstetricans s. l.</i>											
	Media	σ	CV	Media	σ	CV	Media	Σ	CV	T	Δ
MAT (°C)	11,95	2,69	22,51	12,00	2,63	21,92	5,01	2,27	45,31	0	0,05
MaxTW (°C)	26,22	3,05	11,63	26,27	2,99	11,38	19,52	3,17	16,24	0	0,05
MinTC (°C)	1,05	3,08	293,33	1,09	3,04	278,90	-5,11	2,04	-39,92	0	0,04
MAP (mm)	777,63	294,71	37,90	774,54	293,32	37,87	1183,14	161,04	13,61	0	-3,09
<i>Bufo spinosus</i>											
MAT (°C)	13,11	2,89	22,04	13,14	2,84	21,61	5,7	2,52	44,21	0	0,03
MTW (°C)	28,17	3,82	13,56	28,21	3,78	13,40	21,33	3,99	18,71	0	0,04
MTC (°C)	1,84	3,18	172,83	1,87	3,14	167,91	-5,1	2,06	-40,39	0	0,03
MAP (mm)	685,3	267,72	39,07	683,51	266,72	39,02	1023,48	237,67	23,22	0	-1,79
<i>Epidalea calamita</i>											
MAT (°C)	13,60	2,61	19,19	13,64	2,56	18,77	6,86	1,76	25,66	0	0,04
MTW (°C)	29,16	3,39	11,63	29,21	3,34	11,43	21,62	2,65	12,26	0	0,05
MTC (°C)	2,04	2,97	145,59	2,07	2,94	142,03	-3,6	1,59	-44,17	0	0,03
MAP (mm)	622,74	236,63	38,00	620,05	234,83	37,87	1012,54	159,13	15,72	0	-2,69
<i>Blanus cinereus s. l.</i>											
MAT (°C)	14,98	2,12	14,15	15,03	2,03	13,51	8,22	2,2	26,76	0	0,05
MTW (°C)	31,29	2,54	8,12	31,33	2,5	7,98	26,07	1,84	7,06	0	0,04
MTC (°C)	3,12	2,69	86,22	3,18	2,62	82,39	-3,97	2,14	-53,90	0	0,06
MAP (mm)	572,19	173,24	30,28	571,06	172,55	30,22	715,63	198,63	27,76	0	-1,13
<i>Chalcides bedriagai</i>											
MAT (°C)	14,28	2,52	17,65	14,35	2,44	17,00	7,81	1,79	22,92	0	0,07
MTW (°C)	29,29	2,88	9,83	29,34	2,84	9,68	24,46	2,49	10,18	0	0,05
MTC (°C)	3,16	3,06	96,84	3,23	2,99	92,57	-3,36	2,68	-79,76	0	0,07
MAP (mm)	684,71	274,34	40,07	680,91	271,19	39,83	1042,09	332,36	31,89	0	-3,80
<i>Natrix maura</i>											
MAT (°C)	13,57	2,77	20,41	13,74	2,56	18,63	6,5	2,05	31,54	0	0,17
MTW (°C)	28,84	3,57	12,38	29,01	3,39	11,69	21,33	3,46	16,22	0	0,17
MTC (°C)	2,19	3,1	141,55	2,34	2,96	126,50	-4,28	1,81	-42,29	0	0,15
MAP (mm)	658,58	252,94	38,41	650,34	247,31	38,03	1020,71	228,32	22,37	0	-8,24
<i>Vipera latastei</i>											
MAT (°C)	12,99	2,78	21,40	13,07	2,73	20,89	8,33	2,57	30,85	0	0,08
MTW (°C)	28,28	3,13	11,07	28,34	3,08	10,87	24,49	4,30	17,56	0	0,06
MTC (°C)	1,70	3,38	198,82	1,77	3,35	189,27	-2,99	1,98	-66,22	0	0,07
MAP (mm)	685,43	255,9	37,33	682,54	254,75	37,32	869,13	267,89	30,82	0	-2,89

La aplicación de la técnica ODA/UDA a las asociaciones de herpetofauna de El Salt generan modificaciones en los valores de los parámetros bioclimáticos evaluados. Así, y en cuanto a las temperaturas, la ODA arrojó valores medios más altos para las temperaturas y más bajos para las precipitaciones para todas las especies (Tabla 13). Como Fagoaga et al. (2019a) señalan, la distribución basada en ODA (vinculada a las áreas de distribución donde se dan los requerimientos ecológicos específicos de la especie), proporciona una idea más precisa de la distribución de la especie que las unidades que utilizan los atlas (cuadrículas), que suponen una estimación aproximada del área de distribución de la especie (Barbosa et al., 2013). Como resultado, el método de discriminación UDA-ODA proporciona valores bioclimáticos más precisos debido a la implementación de un criterio de discriminación ecológica basado, en este caso, en la altitud máxima de cada especie.

Los criterios de discriminación implementados basados en la altitud máxima que alcanza la especie según la cordillera de la península ibérica analizada, resultaron en la eliminación de las cotas más altas de las respectivas áreas montañosas objeto de análisis. A medida que las temperaturas disminuyen con la altitud, se espera que los valores más bajos se eliminen en nuestras estimaciones. Por tanto, se registra un aumento de estos valores (MAT, MaxTW y MinTC). Para el conjunto de las especies analizadas, los valores obtenidos con la metodología modificada de Fagoaga et al. (2019a) se incrementan entre +0,03°C y +0,17°C para MAT, +0,04°C y +0,17°C para MaxTW, y entre +0,03°C y +0,15°C para MinTC. En los tres parámetros analizados, *Natrix maura* muestra la mayor diferencia entre los valores obtenidos mediante ODA que UTM. Como se ha comentado anteriormente, este taxón muestra las principales diferencias entre la altitud máxima registrada en la literatura y la altitud proporcionada en los atlas (Tabla 11). Por su parte, *Bufo spinosus* presenta la menor diferencia en los tres parámetros bioclimáticos analizados, junto con *Blanus cinereus* s. l. en el caso de MaxTW y *Epidalea calamita* para MinTC. Estos tres taxones se consideran como las especies con menos diferencias en la altitud máxima registrada (Tabla 11), al menos para Pirineos y cordillera Cantábrica en el caso de *Bufo spinosus* (-554 y -744 m, respectivamente); macizo Galaico-Leonés, sistema Central y montes de Toledo para *E. calamita* (-51, 0 y -379 m, respectivamente), y montes de Toledo para *B. cinereus* s. l. (-379 m).

En cuanto a la precipitación, los resultados muestran una disminución en los valores obtenidos por el método de discriminación UDA-ODA en todas las especies respecto a los proporcionados por la aplicación del método MER (Tabla 13). En general, la precipitación aumenta con la elevación (Daly et al., 1994, y referencia en el mismo). Por esta razón, la eliminación de mayores altitudes resulta en valores más bajos para este parámetro en comparación con los valores obtenidos con el área completa en una cuadrícula determinada. Así, el rango de valores varía entre -8,24 y -1,13 mm entre las técnicas MER y UDA (Tabla 13). Como en los casos anteriores, *Natrix maura* muestra la mayor reducción de MAP (-8,24 mm), seguida de *Chalcides bedriagai* (-3,80 mm) y *Alytes obstetricans* s. l. (-3,09 mm).

En el caso de los pequeños mamíferos procedentes de las mismas SU de este yacimiento, las temperaturas medias son más bajas y la precipitación mayor en los cálculos basados en UDA

que aquellos estimados con ODA. No obstante, *Microtus arvalis* se comporta de manera opuesta (Fagoaga et al., 2019a).

En el caso de las especies de herpetofauna estudiadas, los valores obtenidos de σ son menores en los cálculos basados en el área de distribución bajo criterios ecológicos (ODA) respecto a aquellos implementados con la distribución basada en la cuadrícula UTM 10 × 10 km. Esto indica que la primera técnica proporciona resultados estadísticamente más robustos.

Comparación de métodos por variable y asociación

Tras la aplicación en el apartado anterior de las técnicas de análisis paleoclimático a cada una de las especies registradas en las asociaciones de El Salt, con el fin de determinar los valores de los parámetros MAT, MinTC, MaxTW y MAP, se han aplicado estas mismas técnicas a cada una de las asociaciones de El Salt (Figura 56). La contrastación mediante la prueba estadística T para muestras independientes a los resultados obtenidos para los parámetros bioclimáticos MAT, MaxTW, MinTC y MAP muestra diferencias significativas en los resultados obtenidos en las áreas ODA y UDA ($p < 0.01$) (Tabla 14). Así, ODA muestra valores más altos para MAT, MaxTW y MinTC que UDA. Por su parte, UDA muestra valores más altos para MAP que ODA (Tabla 14). Las mayores diferencias entre ODA y UDA se han registrado en Xb-11 S3 para MAT, MaxTW y MinTC (+6,85 °C, +6,64 °C y +6,47 °C, respectivamente) y en V-25 para MAP (-269,85 mm). Por el contrario, las diferencias más pequeñas se obtienen en V-24 S9 y V-24 S7 para todos los parámetros bioclimáticos (MAT: +5,55 °C; MaxTW: +4,75 °C; MinTC: +5,37 °C y, MAP: -180,92 mm).

En general, σ es menor en los resultados obtenidos mediante la distribución de UDA que los obtenidos por ODA. Sin embargo, hay algunos casos en los que se observa la situación contraria (MAT en Xb-11 S3 y todos los valores de MAP de SU V). Como en el caso anterior, el CV también es mayor en ODA que en UDA, excepto por los resultados obtenidos para MAT en Xb-S3 11 y V-25 (Tabla 14).

Si comparamos los resultados obtenidos entre las áreas de distribución común proporcionadas por la técnica MER y ODA, podemos observar que son similares. Así, para aquellos parámetros relacionados con la temperatura, MAT, MaxTW y MinTC, vemos que son más altos en ODA que en MER (Tabla 14). Sin embargo, en los casos de V-24 S7, V-24 S9 y V-25 han proporcionado valores más altos para MaxTW en MER que ODA. Respecto a MAP, los resultados basados en MER son superiores a ODA en Xb-11 S3 y V-24 S8. Por el contrario, este parámetro es más alto en ODA que en MER (Tabla 14).

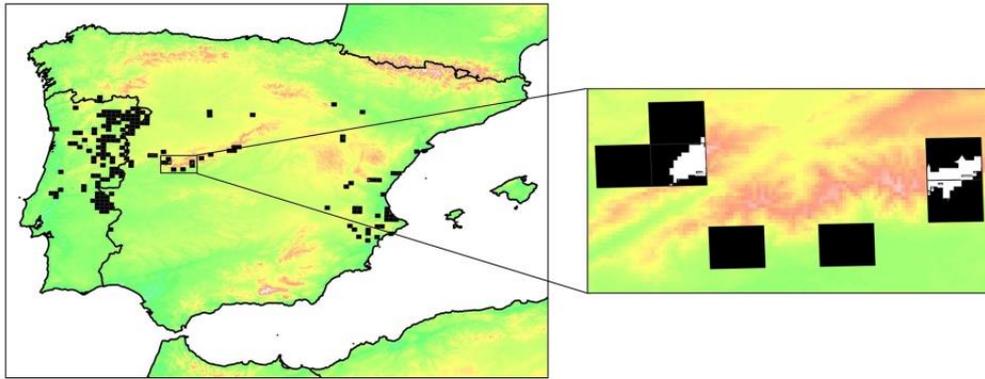
Nuevamente, estas diferencias parecen estar relacionadas con la eliminación de las mayores altitudes en la delimitación de las ODA frente a las UDA. Como se mencionó anteriormente, la ODA proporciona información climática y de distribución más precisa que la proporcionada por la intersección del área de distribución proporcionada por los atlas (MER) (Fagoaga et al. 2019a). Con el uso de las distribuciones brutas proporcionadas por los atlas, se asume que una determinada especie tiene las mismas posibilidades de habitar en cualquier lugar dentro de la

cuadrícula UTM de 10 × 10 km (100 km²) donde queda registrada según los atlas. Así, después de aplicar un criterio de discriminación ecológica, como es la máxima altitud alcanzada por una especie en cada uno de los sistemas montañosos de la península ibérica, hemos introducido resultados teóricamente más representativos de la asociación estudiada que mediante el uso de toda el área de la cuadrícula de 10 × 10 km (100 km²). Como resultado, las reconstrucciones paleoclimáticas deberían ser más precisas que las obtenidas en técnicas similares como el MER (Fagoaga et al. 2019a). Además, estadísticamente los valores de la ODA parecen más fiables que los obtenidos por MER. En este sentido, la σ es menor en todos los casos para los parámetros bioclimáticos relacionados con la temperatura, a excepción del caso de MaxTW de V-24 S8.

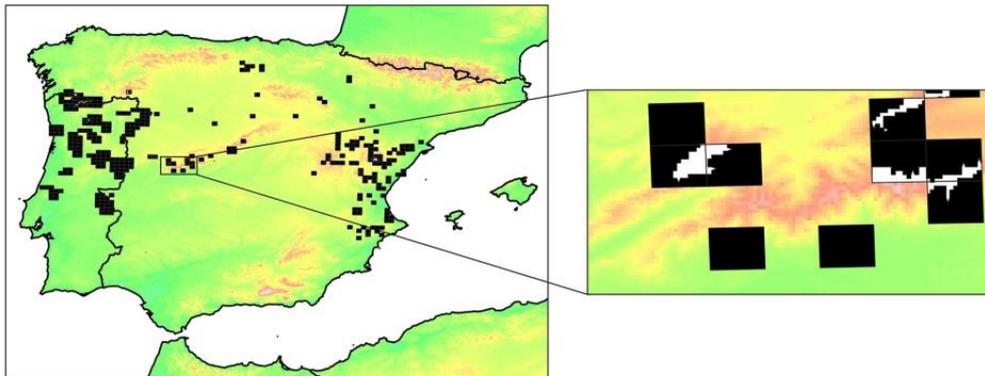
Tabla 14. Valores medios, desviación estándar (σ) y coeficiente de variación (CV) de MAT (temperatura media anual), MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido), MinTC (temperatura mínima del mes más frío) y MAP (precipitación media anual), para las asociaciones Xb-11 S3, V-24 S7, V-24 S8, V-24 S9 y V-25. Los parámetros calculados según las técnicas MER y ODA-UDA se han estimado sobre la base de las distribuciones de especies de herpetofauna contenidas en Loureiro et al. (2008) y AHE (2021). El nivel de significancia de la prueba T se calcula únicamente entre los valores de ODA y UDA. Δ : Diferencias entre los resultados obtenidos en base a MER y ODA.

	MER			ODA			UDA			T	Δ
	Media	σ	CV	Media	σ	CV	Media	Σ	CV		
Xb-11 S3											
MAT (°C)	13,66	2,11	15,45	13,71	2,03	14,81	8,56	2,09	24,42	0,00	0,05
MaxTW (°C)	28,94	2,03	7,01	28,97	2	6,90	25	1,49	5,96	0,00	0,03
MinTC (°C)	2,49	2,36	94,78	2,55	2,29	89,80	-2,76	2,1	-76,09	0,00	0,06
MAP (mm)	762,68	263,06	34,49	762,38	263,1	34,51	788,72	258,12	32,73	0,08	-0,3
V-24 S9											
MAT (°C)	12,34	2,62	21,23	12,62	2,35	18,62	8,11	1,43	17,63	0,00	0,28
MaxTW (°C)	27,23	2,49	9,14	27,22	2,48	9,11	22,79	1,3	5,70	0,00	-0,01
MinTC (°C)	0,98	2,91	296,94	1,68	2,75	163,69	-2,05	2,33	-113,66	0,00	0,7
MAP (mm)	681,08	292,31	42,92	828,49	324,84	39,21	1175,65	361,41	30,74	0,00	147,41
V-24 S8											
MAT (°C)	12,61	2,38	18,87	13,12	2,21	16,84	8,06	1,41	17,49	0,00	0,51
MaxTW (°C)	27,19	2,53	9,30	27,7	2,43	8,77	23,17	1,52	6,56	0,00	0,51
MinTC (°C)	1,74	2,70	155,17	2,17	2,61	120,28	-2,57	2,21	-85,99	0,00	0,43
MAP (mm)	848,89	331,03	39,00	814,46	321,16	39,43	1017,35	380,16	37,37	0,00	-34,43
V-24 S7											
MAT (°C)	12,34	2,62	21,23	12,62	2,35	18,62	8,11	1,43	17,63	0,00	0,28
MaxTW (°C)	27,23	2,49	9,14	27,22	2,48	9,11	22,79	1,3	5,70	0,00	-0,01
MinTC (°C)	0,98	2,91	296,94	1,68	2,75	163,69	-2,05	2,33	-113,66	0,00	0,7
MAP (mm)	681,08	292,31	42,92	828,49	324,84	39,21	1175,65	361,41	30,74	0,00	147,41
V-25											
MAT (°C)	12,77	2,47	19,34	12,99	2,31	17,78	8,14	1,57	19,29	0,00	0,22
MaxTW (°C)	27,64	2,51	9,08	27,62	2,47	8,94	22,9	1,44	6,29	0,00	-0,02
MinTC (°C)	1,44	2,84	197,22	1,98	2,74	138,38	-1,99	2,37	-119,10	0,00	0,54
MAP (mm)	692,53	303,89	43,88	799	318,79	39,90	1179,7	364,65	30,91	0,00	106,47

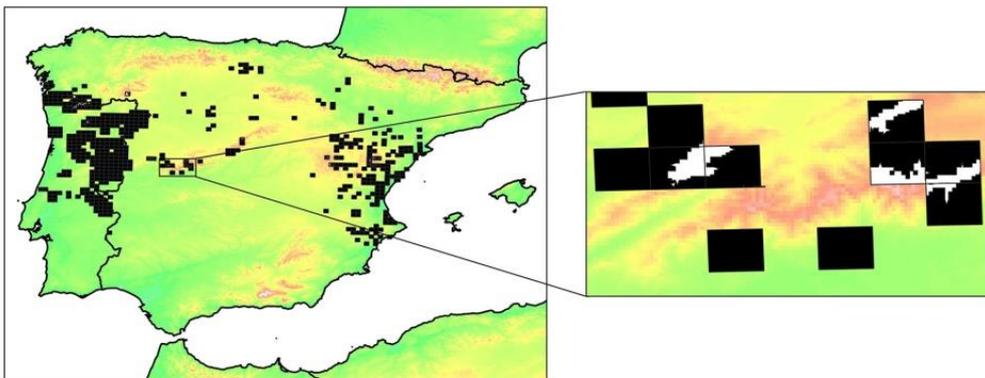
Xb-11 S3



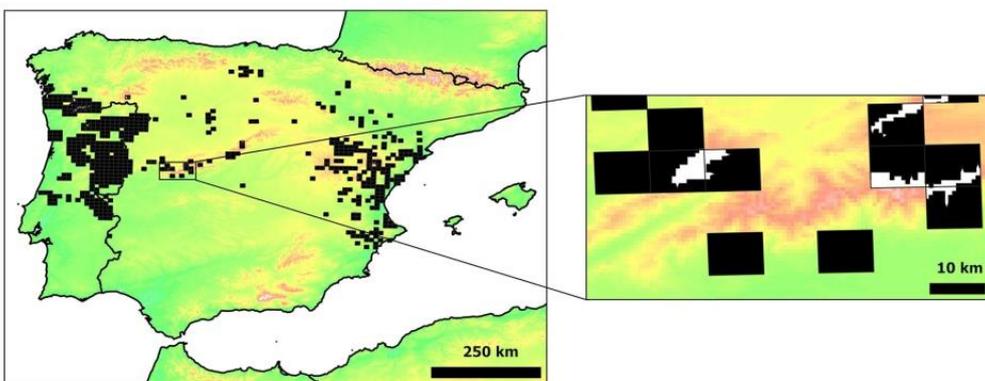
V-24 S7 & V-24 S9



V-24 S8



V-25



ODA



UDA

Figura 56 (Página anterior). Área de distribución común sobre cuadrículas UTM 10 x10 km de las diversas asociaciones fósiles (Xb-11 S3, V-24 S7, V-24 S8, V-24 S9 y V-25) de reptiles y anfibios estudiadas en El Salt definida en cuadrículas UTM de 10 × 10 km. Como muestra de la discriminación que realiza la técnica UDA-ODA, en la parte derecha de cada una de las áreas de distribución común por asociación fósil de El Salt, se muestra un ejemplo de la distribución de las áreas ODA (área negra) y UDA (área blanca) en una zona del territorio de la península ibérica. El área utilizada para mostrar en detalle esa distribución de áreas ODA y UDA no presupone ninguna característica especial a destacar, si no simplemente un ejemplo de lo que ocurre en el resto del territorio afectado como área de distribución común.

Con respecto a la MAP, la σ es menor para ODA en las muestras de Xb-11 S3 y V-24 S8 (Tabla 14). Por otro lado, la σ en las medias obtenidas por ODA es mayor que en MER para el resto de asociaciones estudiadas. Respecto al CV, que relacionan el grado de variabilidad en relación a la media, sus valores son menores en ODA que en MER, excepto MAP en Xb-11 S3 y V-24 S8 (Tabla 14). Así, sobre esta base, los resultados obtenidos mediante el uso de toda la superficie de la cuadrícula UTM (MER) muestran una mayor variabilidad que aquella basada únicamente en discernir el área más probable, desde un punto de vista ecológico, en ser ocupada por la especie (ODA).

Los resultados obtenidos para cada uno de los valores absolutos de MAT y MinTC basados en la técnica de discriminación UDA-ODA son ligeramente superiores a los obtenidos con el método MER (Figura 57). Esto se explica por la eliminación de las mayores altitudes, en las que se registran los valores más bajos de esos parámetros. A diferencia de los resultados climáticos derivados de cada una de las especies, los obtenidos por las diversas asociaciones resultan dispares, ya que no se comportan por igual entre ellas y los parámetros. La nueva reconstrucción paleoclimática arroja valores de MaxTW más altos en Xb-11 S3 y V-24 S8 que los calculados mediante MER; mientras que este parámetro es ligeramente más bajo en V-24 S9, V-24 S7 y V-25. Los valores de MAP también presentan resultados dispares, así mientras que V-24 S7, V-24 S9 y V-25 este parámetro muestra un valor más alto usando ODA que los basados en la totalidad de la cuadrícula, mientras que en Xb-11 S3 y V-24 S8 se observa lo contrario (Figura 57). Estos resultados son difíciles de interpretar y pueden deberse al efecto de la influencia de la orografía a pequeña/mediana escala. En la península ibérica, la mayoría de las cordilleras se distribuyen de oeste a este (p. ej., Pirineos, cordillera Cantábrica y cordillera Central) (Font Tullot, 2000; Pascual & Sanz, 2017). Como consecuencia de esta orientación general, existe una interacción particularmente fuerte con los flujos atmosféricos con componentes norte y sur (Pascual & Sanz, 2017). Además, la orientación de la Tierra con respecto al Sol provoca un gradiente latitudinal en la radiación solar (Dubayah, 1994). En el caso del hemisferio norte, el Sol está ligeramente orientado hacia el sur. Esto provoca que existan fuertes gradientes locales en la radiación solar, no solo influenciados por la orientación de la pendiente, sino también por la elevación, el ángulo de la pendiente y áreas de sombra (Dubayah, 1994). En consecuencia, la vertiente sur tiende a ser más seca y registrar temperaturas más elevadas que la cara norte (Dubayah, 1994; Kutiel et al., 1998; Begum et al., 2010). En general, en el área mediterránea, las vertientes sur están dominadas por piedras y parches de suelo desnudo. En contraste, las laderas orientadas al norte muestran dominancia por componentes biológicos (Kutiel et al., 1998). Esto influye, tanto directa como indirectamente, en la distribución de las especies vegetales y animales, la composición de las comunidades biológicas, la productividad biológica,

la riqueza de especies, las estructuras y densidades de las comunidades vegetales (Dubayah, 1994; González Hidalgo et al., 1996; Gong et al., 2008; Shepard & Burbrink, 2008; Foord et al., 2015). En este sentido, el gradiente climático entre ambas vertientes juega un papel crucial en la distribución de los anfibios y reptiles, especialmente en las zonas limítrofes con las áreas de distribución de la especie. Por ejemplo, algunas especies de anfibios en áreas áridas habitan mayoritariamente en laderas norte, como la salamandra *Plethodon auachitae*, en las montañas Ouachita, oeste de Arkansas y sureste de Oklahoma (EE. UU.) (Shepard & Burbrink, 2008).

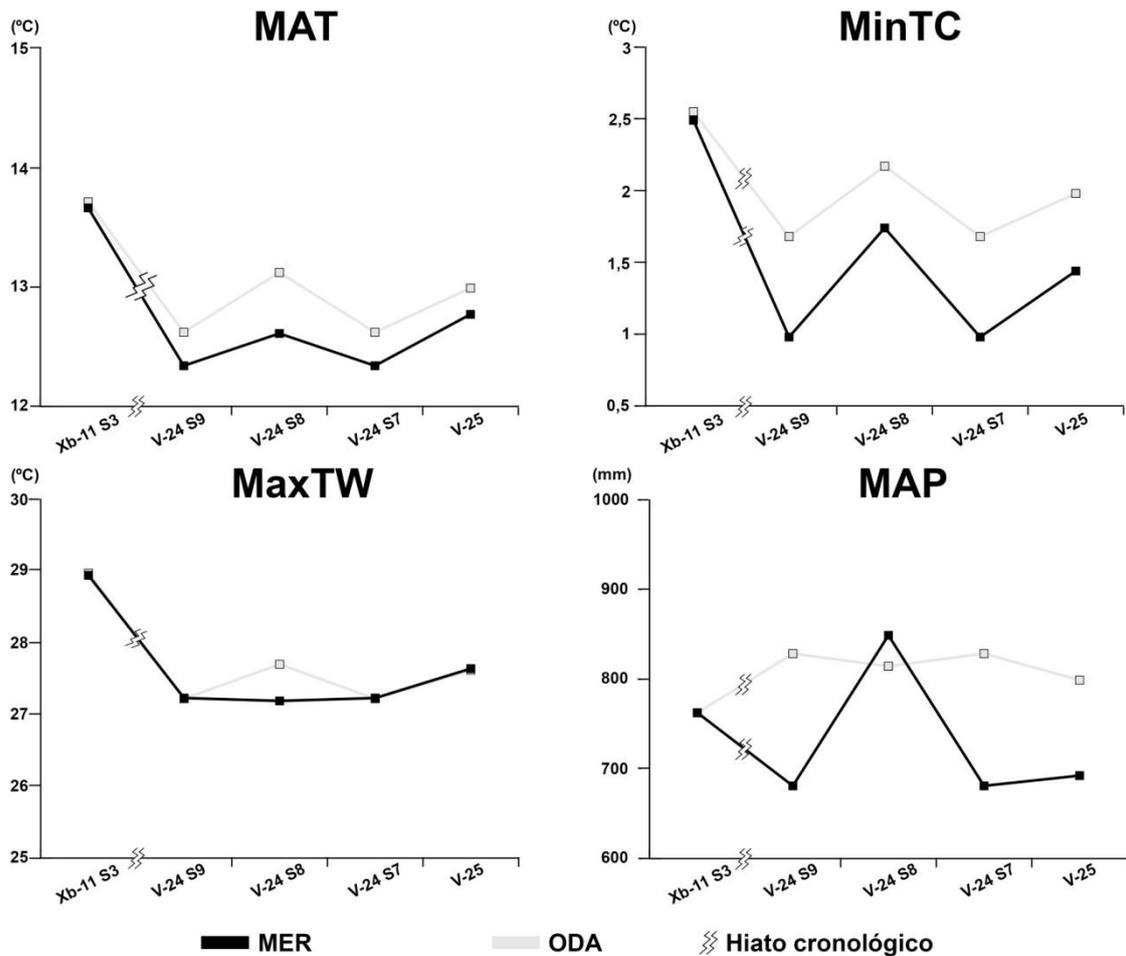


Figura 57. Comparación entre los valores obtenidos de la reconstrucción paleoclimática de las Unidades Estratigráficas Xb y V de El Salt obtenida a partir del método MER (línea negra) y mediante la metodología de discriminación UDA/ODA (línea gris). Donde: MAT (temperatura media anual, °C); MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido, °C); MinTC (temperatura mínima del mes más frío, °C); MAP (precipitación media anual, mm).

En Galicia (noroeste de España) las especies mediterráneas de lacértidos, como por ejemplo *Podarcis bocagei* y *Podarcis guadarramae*, parecen seleccionar positivamente las laderas orientadas al sur; mientras que aquellos taxones con preferencias ecológicas atlánticas, como *Zootoca vivipara* o *Iberolacerta monticola*, utilizan todas las orientaciones de forma indiferente (Bas López, 1986). Un caso similar son las poblaciones meridionales de *Coronella austriaca* en la península ibérica, que parecen seleccionar positivamente las vertientes norte (pero no de

forma exclusiva), donde las condiciones son más frescas y húmedas que en otras partes de la sierra (Martínez del Mármol et al., 2020). Teniendo en cuenta estas diferencias de temperatura y humedad, las probabilidades de encontrar anfibios en las vertientes norte son más altas que en las del sur, mientras que en los reptiles se observa la tendencia opuesta, al menos en el norte de España (Bea, 1981). Este gradiente también se registra en nuestros resultados. De hecho, en aquellas asociaciones donde se registran valores de MaxTW y MAP más altos en base a la aplicación de la técnica de discriminación UDA-ODA que aquellos obtenidos mediante la totalidad de la cuadrícula UTM (MER), hay una mayor reducción del área ocupada por las laderas sur que las del norte (Tabla 15). Por el contrario, el área de reducción en Xb-11 S3 y V-24 S8, en la que tanto MaxTW como MAP son menores en MER que en ODA, se ha concentrado en las vertientes norte (Tabla 15). Como consecuencia, en estos últimos, se reducen los valores teóricamente más altos de precipitación y los valores más bajos de MaxTW.

Tabla 15. Superficie (ha) ocupada por las vertientes Norte (N) y Sur (S) en el área de distribución mutua de las diversas asociaciones estudiados de herpetofauna fósil de SU Xb y V del yacimiento de El Salt, en base a MER y ODA. Donde, ODA-MER refleja las diferencias entre el área (ha) ocupada por ODA menos la obtenida mediante MER.

		N	S
V-24 S3	MER	112.736.424,93	134.344.164,13
	ODA	110.820.493,10	133.128.296,75
	ODA-MER	-1.915.931,83	-1.215.867,37
V-24 S7	MER	214.766.446,38	234.324.327,89
	ODA	207.491.992,16	226.359.031,47
	ODA-MER	-7.274.454,22	-7.965.296,42
V-24 S8	MER	329.978.118,96	374.108.287,66
	ODA	318.873.133,48	363.163.069,33
	ODA-MER	-11.104.985,47	-10.945.218,33
V-24 S9	MER	214.766.446,38	234.324.327,89
	ODA	207.491.992,16	226.359.031,47
	ODA-MER	-7.274.454,22	-7.965.296,42
V-25	MER	353.922.203,69	390.898.288,45
	ODA	346.753.196,74	383.123.585,46
	ODA-MER	-7.169.006,94	-7.774.702,99

Al comparar los valores de los parámetros climáticos relacionados con la temperatura que en la actualidad se registran en la zona de estudio (término municipal de Alcoi) y los obtenidos mediante la técnica de discriminación UDA-ODA, se comprueba que estos últimos son más altos en SU Xb que en SU V (Tabla 16). Respecto a MAP, en todas las muestras de ambas unidades (SU Xb y SU V) los valores son superiores a las precipitaciones registradas actualmente en Alcoi (Tabla 16). El mismo patrón se observa mediante la aplicación del método MER (Tabla 16) (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a). No obstante, existen diferencias importantes en los valores obtenidos tras la aplicación de ambas técnicas. Así, MAT y MinTC muestran unas diferencias, con respecto a las temperaturas actuales registradas en Alcoi, superiores a las

observadas con el método MER para todas las muestras estudiadas excepto para SU V-24 S9 y S7 (Tabla 16). Por su parte, MaxTW presenta valores inferiores a los actuales en todas las muestras de la SU V, pero no en Xb. Salvo en V-24 S8, la diferencia entre los valores obtenidos usando ODA respecto a los datos actuales son mayores que en MER (Tabla 16). En cuanto a MAP, Xb-11 S3 y V-24 S8 presentan valores más similares a los actuales en la metodología de discriminación ODA-UDA que en el método MER (Tabla 16). Esto indica que ambas técnicas son altamente dependientes de la asociación de especies en las que se basa su cálculo.

Tabla 16. Comparativa entre los valores de los parámetros climáticos obtenidos mediante la aplicación de las técnicas de discriminación UDA-ODA (Δ_{ODA}) y MER (Δ_{MER}) y los registrados en la actualidad en el término municipal de Alcoi (MAT: 13,64 °C; MaxTW: 28,49 °C; MinTC: 1,69 °C; MAP: 543,58 mm) para las asociaciones de herpetofauna fósil recuperadas de El Salt. Los valores obtenidos en la reconstrucción basada en MER han sido obtenidos de Marquina-Blasco et al. (2021a).

Δ_{ODA}	Xb-11 S3	V-24 S9	V-24 S8	V-24 S7	V-25
MAT (°C)	0,07	-1,02	-0,52	-1,02	-0,65
MaxTW (°C)	0,48	-1,27	-0,79	-1,27	-0,87
MinTC (°C)	0,86	-0,01	0,48	-0,01	0,29
MAP (mm)	218,80	284,91	270,88	284,91	255,42
Δ_{MER}	Xb-11 S3	V-24 S9	V-24 S8	V-24 S7	V-25
MAT (°C)	0,02	-1,30	-1,03	-1,30	-0,87
MaxTW (°C)	0,45	-1,26	-1,30	-1,26	-0,85
MinTC (°C)	0,80	-0,71	0,05	-0,71	-0,25
MAP (mm)	219,10	137,50	305,31	137,50	148,95

La reconstrucción paleoclimática en la secuencia temporal representada por los yacimientos de El Salt parece trazar un escenario de alternancia de momentos comparativamente más cálidos (SUs Xb-11 S3, V-24 S8 y V-25) con otros más fríos (V-24 S9 y V-24 S7). Las principales diferencias en los valores obtenidos entre métodos están relacionadas con los parámetros MaxTW y, especialmente, con la variable MAP. Respecto de MaxTW, decir que los valores son similares en todas las muestras excepto para V-24 S8. En este último, MaxTw es mayor en ODA (27,70 °C) que en MER (27,19 °C) (Tabla 14). En este sentido los cambios registrados por ODA para este parámetro bioclimático son más similares a los observados para MAT y MinTC. La evolución de la MAP a lo largo de la secuencia de El Salt muestra valores muy similares, algo superiores en la parte central de la secuencia (unidades de la SU V-24) que en la inicial (Xb) y final (V-25) (Figura 57). Es decir, en MER la diferencia entre los valores máximo y mínimo es de 167,81 mm (valor máximo en V-24 S8, 848,89 mm, y mínimo en V-24 S9 y S7, 681,08 mm), mientras que en ODA es 66,11 mm (V -24 S9 y S7, 828,49 mm, y Xb-11 S3, 762,38 mm). Así pues, como se muestra en la Figura 57, en la reconstrucción paleoclimática basada en el método MER las muestras con valores más elevados de MAT coinciden con los más elevados de MAP (Xb-11 S3, V-24 S8 y V-25) (Marquina-Blasco et al., 2021a). Parece existir una alternancia entre momentos "cálidos y húmedos" y otros "más fríos y secos". Sin embargo, la reconstrucción paleoclimática basada en la ODA dibuja un escenario ligeramente diferente. En este caso, parece indicar que las fases "cálidas y secas" se alternan con las "frías y húmedas". Además, las

variaciones de los valores entre muestras son de mayor rango en MER que en ODA. Esta última observación puede relacionarse con la eliminación de los valores más extremos proporcionados en ODA, pero no en MER.

Herpetofauna vs pequeños mamíferos y otros proxies

La aplicación de la técnica de discriminación UDA/ODA a las diversas asociaciones de pequeños mamíferos de las SUs de El Salt arrojan un patrón de valores similar al aquí presentado para la herpetofauna, si lo comparamos con el obtenido mediante la aplicación de la técnica del MER (Fagoaga et al., 2018, 2019a, b). Así, MAT, MaxTW y MinTC son más bajos en ODA que en MER, mientras que MAP mostró valores más altos en ODA que MER (Fagoaga et al. 2019a).

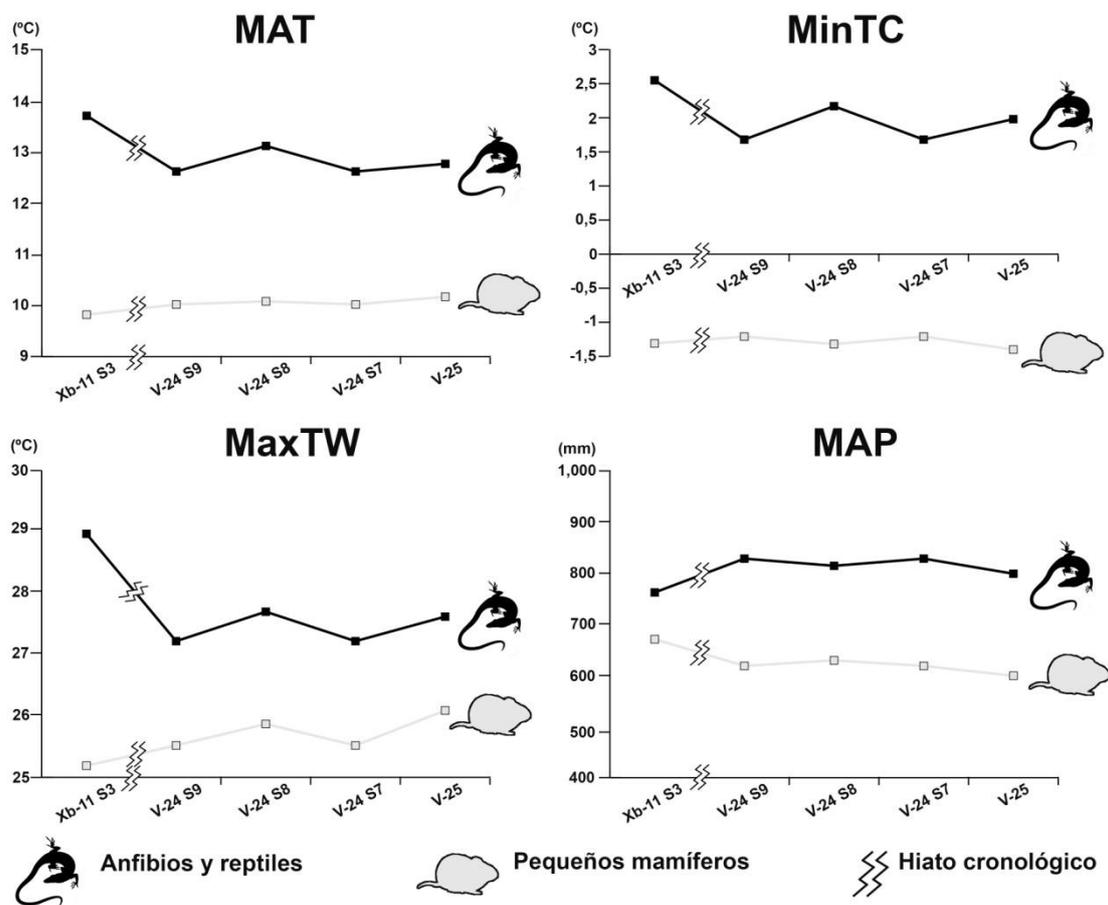


Figura 58. Evolución de los parámetros bioclimáticos tras la aplicación de la técnica de discriminación UDA-ODA a las asociaciones fósiles de herpetofauna y pequeños mamíferos de las Unidades Estratigráficas Xb y V de El Salt. MAT (temperatura media anual, °C); MaxTW (temperatura máxima del mes más cálido, °C); MinTC (temperatura mínima del mes más frío, °C); MAP (precipitación media anual, mm). Línea negra, herpetofauna; línea gris, pequeños mamíferos.

A pesar de estas similitudes en cuanto al patrón de valores, los resultados obtenidos del estudio de la herpetofauna muestran valores absolutos superiores a los proporcionados por Fagoaga et al. (2019a) para las faunas de pequeños mamíferos (Figura 58). Como Marquina-Blasco et al.

(2021a) indican, estas diferencias están relacionadas con el área de distribución mutua obtenida aplicando los métodos MER (Fagoaga et al. 2018, 2019b) y UDA-ODA (Fagoaga et al. 2019a) a ambos grupos de vertebrados. Así, mientras en el caso de los pequeños mamíferos el área común se limita al norte y noroeste de la península ibérica, en el caso de la herpetofauna esta área comprende básicamente dos zonas: una en el oeste peninsular y otra en el este de España (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a).

En general, y como se ha comentado con anterioridad, las especies ibéricas de reptiles y anfibios están bien distribuidas a lo largo de la península, con pocos ejemplos de taxones con distribución limitada (Pleguezuelos et al., 2002; Sillero et al., 2009; AHE, 2021). Creemos que las diferencias entre los resultados obtenidos de la herpetofauna y los pequeños mamíferos están relacionada con el conocimiento más en detalle que se tiene de la distribución altitudinal de los reptiles y anfibios ibéricos respecto de los pequeños mamíferos. De hecho, en los resultados preliminares del presente estudio, basados únicamente en los límites altitudinales para toda la península ibérica (Marquina-Blasco et al., 2021b), sin tener en cuenta los distintos sistemas montañosos, arrojaron resultados muy diferentes a los presentados en este trabajo, al menos en el caso de MAT y MAP en Xb-11 S3. En este caso, MAT mostró valores similares (13,66 °C en MER; 13,67 °C en Marquina-Blasco et al. (2021b)), mientras que MAP fue menor en Marquina-Blasco et al. (2021b) que en MER (756,27 mm y 762,68 mm, respectivamente) (Marquina-Blasco et al., 2021a) (Tabla 17). Estos resultados denotan que la técnica de discriminación UDA-ODA es altamente dependiente del grado de refinamiento de los criterios ecológicos seleccionados para la definición de la UDA y la ODA. A la luz de lo anteriormente expuesto, se hace por tanto necesario refinar la información sobre la distribución altitudinal real de los pequeños mamíferos en cada sistema montañoso ibérico para verificar si, como en la herpetofauna, podríamos obtener datos más realistas y precisos para este grupo.

Tabla 17. Valores medios y desviación estándar (σ) obtenidos de la aplicación de la Técnica de Discriminación UDA/ODA a la asociación fósil de la unidad estratigráfica (SU) Xb de El Salt. En este caso se ha aplicado como criterio de discriminación ecológica la distribución altitudinal máxima a nivel ibérico. El nivel de significancia de la prueba T se calcula únicamente entre los valores de ODA y UDA. Tomado de Marquina-Blasco et al. (2021b).

	MAT		MAP	
	Media	σ	Media	σ
MER	13,66	2,11	762,68	263,06
ODA	13,67	2,05	765,27	262,43
UDA	13,28	3,18	694,44	256,44
T	0,00		0,00	

La reconstrucción paleoclimática basada en pequeños mamíferos apunta a una evolución hacia condiciones más áridas en la región tras la aplicación de las técnicas del MER y UDA-ODA (Fagoaga et al., 2018, 2019a, b). Por su parte, los resultados obtenidos en este trabajo aplicando las mismas técnicas a las asociaciones de reptiles y anfibios de El Salt son coincidentes en el sentido de una menor precipitación en SU V (techo de la secuencia) que en SU Xb (base de la

secuencia), tanto tras la aplicación del MER (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a) como del UDA-ODA (este trabajo).

Sin embargo, algunas diferencias importantes pueden observarse comparando ambos conjuntos de datos, y así mientras en el caso de los pequeños mamíferos la MAP desciende continuamente desde la base al techo de la secuencia (Fagoaga et al., 2019, a, b), los resultados de la herpetofauna muestran una evolución más errática de este parámetro, con una aparente disminución en el valor de MAP entre V-24 S7 hasta V-25. Por el contrario, en los parámetros MAT y MaxTW, la reconstrucción basada en pequeños mamíferos muestra un aumento gradual de los valores desde la base de la secuencia (Xb) al techo de la misma (V). Respecto al MinTC, estos resultados indican cierta estabilidad en este parámetro.

En general, nuestros resultados muestran una evolución más errática de los valores de los diferentes parámetros climáticos analizados, mostrando cierta inestabilidad en estos, pasando de entremezclando momentos con valores mayores (Xb-11 S3, V-24 S8 y V-25), con menores (V-24 S9 y V-24 S8). La evolución climática apuntada por las reconstrucciones basados en herpetofauna y pequeños mamíferos se sustenta y es coincidente con la que aportan otros *proxies* estudiados en el yacimiento de El Salt, como son principalmente la sedimentología y la antracología. Así, la evolución desde condiciones más húmedas en la base de la secuencia (Xb) a condiciones más secas en el techo (V) son coincidentes con lo que muestra la dinámica de sedimentación, en la que se observa que de unas condiciones basadas principalmente en deposición antropogénica y geogénica en la base de la secuencia (Xb) se pasan a unas caracterizadas por episodios eventuales de sedimentación eólica, relacionadas con condiciones climáticas más frías, y probablemente más secas en el techo de la secuencia (V) (Gómez de la Rúa et al., 2010; Mallol et al., 2012). Los resultados antracológicos también apuntan a esta misma tendencia a la aridificación, y así puede observarse un incremento de taxones como *Juniperus* sp. y *Buxus sempervirens*, así como la reducción y/o ausencia de los taxones higrófilos, heliófilos y pinos de SU VIII a V (Vidal-Matutano, 2016).

Por otro lado, si bien el estudio de las muestras palinológicas de El Salt es aún preliminar debido a los escasos restos recuperados y la existencia de importantes hiatos palinológicos (las unidades SU IX, X y XI son estériles), se han podido realizar ciertas observaciones sobre posibles tendencias que revelan una disminución gradual de la temperatura y la humedad (Dupré, 1992). Además, los análisis de la cadena de n-alcanos muestran un predominio de plantas herbáceas en un contexto climático seco o semisecho en la parte media de la SU V (Galván et al., 2014a).

Implicaciones para los últimos neandertales de El Salt.

El uso antrópico del yacimiento de El Salt muestra claramente dos fases principales. La primera, definida por el intervalo representado por las SU XII a IX, se caracteriza por la presencia de una alta concentración de restos resultantes de la actividad humana (restos de combustión y abundantes restos de fauna asociados a herramientas líticas), señalando que su ocupación se realizó de forma recurrente en episodios estacionales de corta duración (Galván et al., 2014a;

Machado & Pérez, 2016; Leierer et al., 2019). Los estudios de reconstrucción paleoclimática y paleoambiental centrados en la SU Xb ($52,3 \pm 4,6$ ka) dibujan un escenario climático dominado por unas condiciones húmedas y un paisaje dominado por formaciones forestales (Marquina-Blasco et al., 2017; Fagoaga et al., 2018, 2019b) en un contexto ambiental de tipo supramediterráneo subhúmedo (Vidal-Matutano et al., 2018). Sin embargo, en la segunda fase (SU VIII a V), se registra un proceso paulatino de disminución de indicios de presencia humana hasta su aparente abandono en la SU V (Mallol et al., 2012; Galván et al., 2014a, b). En el tramo superior de la SU V (con un espesor aproximado de 20 cm) se han localizado dos láminas de sílex, una serie de piezas líticas no diagnósticas y una pequeña estructura de combustión a la que se asocia un rico conjunto de microcarbones (Galván et al., 2014a, b).

El patrón de ocupación humana registrado en la secuencia de niveles de El Salt es coincidente con la descrita por Mallol et al. (2012) para otros yacimientos ibéricos de edad similar. El registro de SU V revela un cambio en la dinámica deposicional, pasando de un dominio de la sedimentación gravitacional fruto de la disgregación de la formación travertínica del entorno inmediato a la eólica a partir del segundo gran colapso del techo (Gómez de la Rúa et al., 2010). Esto podría estar relacionado con unas condiciones climáticas más frías. Así, la sedimentación eólica se habría relacionado con un incremento de la intensidad del viento en el área mediterránea, debido a los cambios en la circulación atmosférica sobre la región del Atlántico norte durante los estadales D-O y HE (Moreno et al., 2002). Además, los estudios en El Salt sobre la disgregación del travertino, la piedra caliza y los análisis de las cadenas de n-alcános, son coherentes con la existencia de un contexto climático seco o semiseco con predominio de especies herbáceas (Gómez de la Rúa et al., 2010; Galván et al., 2014a). La datación por TL del derrumbe del techo en la base de SU V, además de la datación OSL obtenida para su parte media, $45,2 \pm 3,4$ ka y $44,7 \pm 3,2$ ka respectivamente, sitúan a este segmento entre los eventos HE 5 y HE 4 (Galván et al., 2014a). Una fecha similar para las ocupaciones de los últimos neandertales en el interior peninsular (42 ka) ha sido propuesta por Wolf et al. (2018).

Las dos metodologías de reconstrucción paleoclimática aplicadas a la asociación herpetológica de El Salt muestra una evolución climática similar a la descrita por los otros proxies aplicados en el yacimiento de El Salt, y cuyos resultados, en el caso de la sedimentología han sido anteriormente mencionados; es decir, condiciones más frías en SU V ($44,7 \pm 3,2$ ka) que en SU Xb ($52,3 \pm 4,6$ ka). Si bien la evolución de las temperaturas es parecida tanto en MER como UDA/ODA, el caso particular de MAP merece un comentario especial (Figura 57). Los resultados obtenidos basados en las áreas ODA muestran una mayor estabilidad en los valores de la MAP que en aquellos los del mismo parámetro, pero obtenidos a través del MER.

Las expansiones y contracciones de las áreas de distribución de los neandertales fueron una constante en su historia natural, la cual está relacionada con numerosos eventos de extinciones locales y abandonos de sitios (Trinkaus, 1995). Así, las poblaciones más septentrionales se registran durante los períodos cálidos, mientras que los intervalos fríos supusieron la retracción hacia localidades más al sur (Stewart, 2005). La supervivencia de estas poblaciones a los recurrentes cambios climáticos denota una alta plasticidad ecológica y de comportamiento en el seno de este grupo de humanos (Tattersall, 2006). De hecho, se han registrado en algunos

yacimientos cambios aparentes en la tecnología y el comportamiento tras la ocurrencia de las fases frías (Delagne & Rendus, 2011). En el caso del este ibérico, las ocupaciones de los neandertales se relacionan siempre con ecosistemas forestales bien estructurados (Ochando et al., 2021), lugares donde desplegarían sus tácticas de caza basadas en emboscadas (Stewart et al., 2019). Probablemente, este tipo de hábitat forestal podría ser un factor limitante para su distribución. Los modelos ecológicos señalan que hace 40.000 años el hábitat potencial de los neandertales se redujo considerablemente (Melchionna et al., 2018). Como Jennings et al. (2011) sugieren, la precipitación, más que la temperatura, sería un parámetro crucial para las poblaciones de neandertales. Así, la tendencia a la aridificación progresiva observada por diferentes *proxies* climáticos en el yacimiento de El Salt puede ser considerada como el factor principal, o al menos uno de alta influencia, en la desaparición de los neandertales en la región, y por tanto considerarse como una explicación plausible al proceso de desaparición. Sin embargo, este proceso debió ser complejo, con múltiples factores actuando en sinergia más que una simple causa, pudiendo en cualquier caso no tener exactamente la misma naturaleza en las diversas regiones donde se ha registrado el proceso de desaparición de estos grupos humanos (Higham et al., 2014). En cualquier caso, como señalan nuestros resultados, de acuerdo con otros *proxies* biológicos (carbón vegetal, pequeños mamíferos y, aparentemente, polen), la desaparición de estos humanos en el sitio de El Salt, y por extensión en el resto de la región, se produjo en un contexto de acomodación a una mayor aridez.

Pisos bioclimáticos

Un piso bioclimático se define como un conjunto de zonas que comparten unas condiciones de lluvia y temperatura y unas comunidades vegetales similares (Rivas-Martínez, 1987). Como el resto de seres vivos, una de las respuestas de la vegetación ante sucesos como cambios climáticos es modificar su área de distribución (Turner & Hannon, 1988). Por tanto, el estudio de los conjuntos fósiles de reptiles y anfibios, junto con la comparación con la herpetofauna actual, puede arrojar luz sobre estos cambios distributivos. Así al superponer el área de distribución común de las asociaciones de herpetofauna fósil recuperadas de las SU Xb y V del yacimiento de El Salt con las series de vegetación de España (Rivas-Martínez, 1987), se observa que los pisos bioclimáticos dominantes en su entorno fueron el mesomediterráneo (los resultados varían del 62,78 al 49,03%) y el supramediterráneo (45,72 al 31,34%) (Tabla 18). El piso mesomediterráneo se caracteriza por los siguientes índices de termicidad: temperatura media anual (MAT): 17 a 13 °C; media de las temperaturas mínimas del mes más frío (m): 4 a -1 °C; media de las temperaturas máximas del mes más frío (M): 14 a 9 °C). Por su parte, el supramediterráneo se caracteriza por una MAT: 13 a 8 °C; m: -1 a -4 °C; M: 9 a 2 °C (Rivas-Martínez, 1987). Los resultados muestran un aumento progresivo del supramediterráneo, aunque nunca supera los valores del piso mesomediterráneo, entre Xb-11 S3 y V-25. En V-24 S8 se registra un pico de representatividad del mesomediterráneo y un descenso del supramediterráneo (Tabla 18).

Tabla 18 (página siguiente). Representación porcentual de los pisos bioclimáticos inferidos a partir de las asociaciones fósiles de reptiles y anfibios de las SU Xb y V del yacimiento de El Salt.

	Xb-11 S3	V-24 S9	V-24 S8	V-24 S7	V-25
Alpino	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Subalpino	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Montano	0.00	2.10	0.87	2.10	1.34
Colino	0.00	2.25	1.03	2.25	3.61
Crioromediterráneo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Oromediterráneo	0.14	0.30	0.25	0.30	0.26
Supramediterráneo	31.34	45.08	38.71	45.08	40.68
Mesomediterráneo	62.78	49.03	58.29	49.03	52.70
Termomediterráneo	5.73	1.23	0.85	1.23	1.42

Tabla 19. Área ocupada y parámetros bioclimáticos de los pisos bioclimáticos dominantes en la España continental: colino y montano en la región eurosiberiana, y mesomediterráneo y supramediterráneo en la región mediterránea. Datos obtenidos de Rivas-Martínez (1987). MAT (temperatura media anual, °C); m (media de las temperaturas mínimas del mes más frío, °C); M (media de las temperaturas máximas del mes más frío, °C); It (índice de termicidad); H (meses con probabilidad de heladas); %ES (porcentaje de superficie de territorio español continental ocupado por cada piso bioclimático); %R (porcentaje de superficie de su respectiva biorregión en el territorio español continental ocupado por cada piso bioclimático).

Región	Piso	MAT	m	M	It	H	Total (ha)	%ES	%R
Eurosiberiana (7.308.834,39 ha)	Montano	12 a 6°C	2 a - 4°C	10 a 3°C	240 a 50	IX- VI	3.785.771,87	7,57	51,80
	Colino	>12°C	> 2°C	>10°C	>240	XI- IV	3.020.004,83	6,04	41,30
Mediterránea (42.563.953,02 ha)	Supramediterráneo	13 a 8°C	-1 a -4°C	9 a 2°C	210 a 60	IX- VI	14.595.158,33	29,19	34,20
	Mesomediterráneo	17 a 13°C	4 a - 1°C	14 a 9°C	350 a 210	X- IV	21.245.402,84	42,49	49,90
Área total de España continental (50 x10⁶ ha)									

Actualmente, el territorio interior español se divide en dos biorregiones: la Eurosiberiana, que se limita al norte de la península ibérica, y Mediterránea, que abarca el resto del territorio (Rivas-Martínez, 1987). Según Rivas-Martínez (1987), la biorregión Mediterránea ocupa el 84,70% del territorio, mientras que la región Eurosiberiana representa sólo el 15,30% de España. Siguiendo las diferentes etapas dentro de la biorregión Mediterránea el piso mesomediterráneo está representado en el 42,49% del actual territorio español continental, mientras que el cinturón supramediterráneo ocupa 29,19% (Tabla 19). En la actualidad, el estadio mesomediterráneo predomina en la región de Alcoi, mientras que el supramediterráneo se restringe a zonas más altas, como el Parque Natural de la Font Roja (Fagoaga et al, 2018), situado a 1.000 m de altitud. Las asociaciones fósiles estudiadas muestran el predominio de las condiciones mesomediterráneas, aunque con una fuerte representación de la etapa supramediterránea en V-24. Estos resultados pueden explicarse por la distribución actual de cada especie descrita en el trabajo, que se registra mayoritariamente en el piso mesomediterráneo y en menor medida en el supramediterráneo (Tabla 20), los cuales son los pisos dominantes actualmente en el territorio español peninsular. Respecto al primer punto, en la región eurosiberiana, los pisos que ocupan una mayor superficie en la distribución de las especies estudiadas son el montano y el colino,

que presentan parámetros bioclimáticos equivalentes a los pisos supra y mesomediterráneo de la región mediterránea (Tabla 20).

Tabla 20. Representación (%) de los diferentes pisos bioclimáticos en la distribución actual de las especies registradas en las diversas asociaciones fósiles de las SU Xb y V de El Salt.

	<i>Alytes obstetricans</i> s. l.	<i>Bufo spinosus</i>	<i>Epidalea calanita</i>	<i>Blanus cinereus</i> s. l.	<i>Chalcides bedriagai</i>	<i>Natrix maura</i>	<i>Vipera latastei</i>
Alpino	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
Subalpino	0,38	0,00	0,04	0,00	0,00	0,13	0,04
Montano	4,84	0,00	1,37	0,00	0,21	2,09	1,26
Colino	4,98	0,00	1,30	0,00	0,69	1,76	0,57
Crioromediterráneo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Oromediterráneo	0,14	0,09	0,09	0,09	0,24	0,10	0,26
Supramediterráneo	39,12	11,60	26,07	11,60	23,53	25,74	40,86
Mesomediterráneo	49,87	79,23	68,12	79,23	69,01	66,62	54,65
Termomediterráneo	0,65	9,08	3,00	9,08	6,32	3,56	2,37

A diferencia de los resultados aquí presentados, las asociaciones de pequeños mamíferos de las mismas SU arrojan resultados diferentes. Así en la SU Xb el piso supramediterráneo es claramente dominante, mientras que en SU V lo es el mesomediterráneo (Fagoaga et al., 2018, 2019b). Esta diferencia en los resultados obtenidos entre los dos grupos se relaciona con la amplia distribución del área de distribución común de las especies de anfibios y reptiles, localizada aproximadamente en el tercio central peninsular, en dos grandes grupos, uno al este y otro al oeste de la península. En cambio, la de los pequeños mamíferos está mucho más localizada, en el norte y noroeste ibérico. Por su parte, el estudio de los carbones de la SU Xb (Vidal-Matutano et al., 2018) y SU V (Vidal-Matutano, 2016) revelan que el piso supramediterráneo fue el piso dominante durante el Paleolítico medio en el entorno de El Salt, como en otras localidades ibéricas (Vidal-Matutano, 2018). Las diferencias registradas entre este *proxy* y los resultados obtenidos del estudio de las asociaciones de pequeños vertebrados pueden derivar de que los grupos humanos de El Salt presentaran un home range diferentes y/o resultado de un sesgo tafonómico relacionado con el agente acumulador de los restos de pequeños vertebrados, en el caso de los roedores e insectívoros probablemente *Bubo bubo* (Fagoaga et al., 2018, 2019b).

Implicaciones paleobiogeográficas

Paleobiogeografía de la herpetofauna en el sudeste de la península ibérica en el Pleistoceno Superior: El Salt y Abric del Pastor

De acuerdo con el programa SIARE (AHE 2021), la comunidad actual de herpetofauna presente en el cuadrado UTM 10 × 10 30SYH18 (donde se encuentran los yacimientos alcayanos de El Salt y Abric del Pastor) está compuesta por las siguientes especies: un urodelo (*Pleurodeles waltl*), cinco anuros (*Alytes obstetricans*, *Pelodytes punctatus*, *Epidalea calamita*, *Bufo spinosus* y *Pelophylax perezii*), un gecko (*Tarentola mauritanica*), una culebrilla ciega (*Blanus rufus*), un eslizón (*Chalcides bedriagai*), tres lacértidos (*Psammodromus algirus*, *Podarcis hispanicus* y *Timon nevadensis*) y seis serpientes (*Coronella girondica*, *Hemorrhoids hippocrepis*, *Zamenis scalaris*, *Natrix maura*, *Malpolon monspessulanus* y *Vipera latastei*). La única especie de tortuga registrada es el emídido *Trachemys scripta*, una especie norteamericana introducida recientemente en la península ibérica, a finales del siglo XX (Pérez-Santigosa et al., 2008). Todas las especies de anfibios y reptiles escamosos descritas en ambos yacimientos están presentes hoy en día en la zona de estudio. Esta estabilidad en la asociación de anfibios y reptiles es común en numerosos yacimientos arqueopaleontológicos del MIS 3 al MIS 1 en el centro y sur de la península ibérica (Bisbal-Chinesta & Blain, 2018). Los principales cambios en las comunidades de anfibios y reptiles del sureste peninsular en los últimos 40.000 años han sido la desaparición de *Testudo (Chersine) hermanni* (Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009) y las introducciones antiguas de especies como *Chamaeleo chameleon* (Paulo et al., 2002), *Testudo graeca* (Álvarez et al., 2000), *Chalcides ocellatus* (Bisbal-Chinesta et al., 2020b) y, posiblemente, *Hyla meridionalis* (Dufresnes & Alard, 2020). A las que hay que añadir introducciones recientes, como la ya mencionada *T. scripta* (Pérez-Santigosa et al., 2008) y la reciente detección de *Triturus pygmaeus* en Crevillente (Alicante) (Sancho et al., 2015) y de *Podarcis pityuensis* en el puerto de Denia (Alicante) (Colodro et al., 2020). Por el contrario, el registro de pequeños mamíferos de Abric del Pastor y El Salt arrojó especies actualmente ausentes en la zona, como *Arvicola sapidus*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Iberomys) cabreræ* y *Talpa occidentalis* (Fagoaga et al., 2018, 2019b, 2021; Connolly et al., 2019), reflejando así que anfibios, reptiles y al menos algunos pequeños mamíferos muestran respuestas diferentes a los escenarios de cambio climático y ambiental.

La principal diferencia entre las diversas asociaciones de herpetofauna fósil recuperadas de El Salt reside en la presencia en la SU Xb, *Bufo bufo* s. l., *Testudo (Chersine) hermanni* y *Blanus cinereus* s. l. que no han sido reportadas en SU V (Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009; Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a). Esto es, en la SU más moderna no se registran taxones termófilos marcados (*T. (C.) hermanni* y *B. cinereus* s. l.) y de una especie generalista como *B. bufo* s. l., cuyo único requisito ambiental parece ser la existencia de masas de agua tranquilas o poco energéticas y preferiblemente permanentes con vegetación durante su época de reproducción (Lizana, 2002). En este sentido, las poblaciones actuales de la especie presentes en la región, únicamente se reproducen en puntos de agua permanentes (Gilabert et al., 2017). Así, la composición faunística de las asociaciones recuperadas en las SU Xb y V muestra un fuerte carácter conservador, sólo perturbado por una probable fluctuación climática, reflejada principalmente en la abundancia relativa de los diferentes taxones de la paleocomunidad en el lapso temporal representado entre las Unidades Xb ($52,3 \pm 4,6$ ka) y V ($44,7 \pm 3,2$ ka). Sin embargo, no está claro si la extinción regional de *T. (C.) hermanni* fue consecuencia del cambio climático (Morales Pérez & Sanchis Serra, 2009), de la sobreexplotación humana (Nabais &

Zilhão, 2019) o de una sinergia de ambos. Esta estabilidad en la comunidad herpetofaunística también se da en general en otros yacimientos coetáneos. Así, los taxones de anfibios y reptiles determinados están todos presentes en la actualidad en Cova dels Xaragalls (López-García et al., 2012b), Cova del Gegant (López-García et al., 2012a), Cova Eirós (Rey-Rodríguez et al., 2016) y Cueva de Lezetxiki II (García-Ibaibarriaga et al., 2018). En otros yacimientos (como Abric Romani, Canyars o Teixonerres en el noreste de España), algunos taxones identificados no están presentes actualmente en la región. Así, la ausencia de las especies *Rana temporaria*, *Coronella austriaca* y *Vipera aspis* se relaciona con procesos de expansión y constricción del área de distribución a nivel regional de esos taxones durante la alternancia de episodios glaciales e interglaciales durante el Pleistoceno superior (Burjachs et al., 2012; López-García et al., 2013, 2014a). Un caso similar es la presencia en la Cueva del Boquete de Zafarraya de *C. austriaca* (Barroso Ruiz & Bailon, 2003), una especie eurosiberiana con poblaciones relictas en el sur de la península ibérica relacionadas con la alternancia de fases climáticas durante el Cuaternario (Santos et al., 2008). Barroso Ruiz & Bailon (2003) también señalan la presencia de restos pertenecientes a *Testudo* sp., cuya ausencia en la región se ha comentado anteriormente. Por último, en Gorham's Cave, la ausencia actual de *Lissotriton* sp., *Alytes* sp. y *T. (C.) hermanni* puede estar relacionada con la perturbación causada por la ocupación humana del territorio (Blain et al., 2013). Aunque Blain et al. (2013) señalan que *Triturus* cf. *pygmaeus*, *Discoglossus* sp., *Acanthodactylus erythrurus* y *Natrix maura* están hoy en día ausentes en Gibraltar, en realidad están presentes en la región (AHE, 2021).

Paleobiogeografía de las faunas herpetológicas de Illa Grossa (islas Columbretes)

Dataciones obtenidas en COLT

Las dos muestras utilizadas en la datación por ^{14}C del yacimiento arrojaron cronologías similares. Así, COLT-SNAILS se ha datado en 2780-2724 cal BP, mientras que la datación propuesta para COLT-BONES es de 2600-2492 cal BP. En general, las dataciones basadas en caracoles terrestres tienden a proporcionar un sesgo hacia valores más antiguos para las fechas de ^{14}C (Evin et al., 1980), debido a que muchos de estos taxones incorporan este isótopo de forma deficiente desde el sustrato calizo y otras rocas carbonatadas cuando construyen sus conchas, lo que Goodfriend & Stipp (1983) denominan "*Limestone Problem*". Sin embargo, este fenómeno parece estar relacionado con especímenes grandes (Brennan & Quade, 1997) y depende en gran medida de la especie (Pigati et al., 2010). Por otro lado, los pequeños caracoles terrestres recuperados de depósitos fósiles en ambientes áridos, como es el caso de las islas Columbretes (Castilla & Bauwens, 1991), pueden arrojar edades de ^{14}C fiables (Pigati et al., 2010). La muestra de gasterópodos terrestres utilizada en el presente estudio estaba compuesta por una mezcla de fragmentos de concha de especies pequeñas y grandes.

Estas fechas son totalmente compatibles con la presencia de *Mus* cf. *musculus* en la asociación fósil de COLT. La colonización de Europa occidental por parte de este taxón se relaciona directamente con la difusión de las prácticas neolíticas desde Oriente Próximo (Domínguez García et al., 2019). *M. musculus* ha sido recuperado de los niveles del Neolítico tardío de Tosina

di Monzambano (Mantuva, norte de Italia), suponiendo la cita más antigua de la especie en Europa occidental (Bona, 2020).

Sobre la identidad de las serpientes de Columbretes

Aunque la presencia histórica de serpientes en el archipiélago de Columbretes y las altas densidades que se registraron es un hecho ampliamente conocido, su identidad sigue sin estar clara y el debate está abierto desde mediados del siglo XX (Mertens, 1957; Klemmer, 1961; Bernis, 1968; Ruiz-Sánchez et al., 2019). Para dilucidar esta cuestión los herpetólogos han trabajado con dos hipótesis:

- a) Hipótesis de los colúbridos: a mediados del siglo pasado, Mertens (1957) y Klemmer (1961) propusieron que estas serpientes de las islas Columbretes eran en realidad un tipo de colúbrido natricino. Estos investigadores basaron su propuesta en: (i) la ausencia de informes sobre mordeduras. Con una densidad tan alta de supuestas víboras, es difícil explicar que no se produjeran encuentros de este tipo con los trabajadores de la construcción del faro. Sin embargo, según Salvador (1895), el herpetólogo Eduard Boscá afirmó que estos incidentes sí se produjeron; (ii) las altas densidades reportadas en los textos históricos sólo podrían ser apoyadas por una amplia disponibilidad de presas terrestres, en teoría este no sería el caso en Illa Grossa. En este caso, las especies colubroides deberían explotar otros recursos, como los de origen marino (peces y crustáceos), y (iii) no existen casos de poblaciones insulares de víboras en islas similares a la isla Illa Grossa. En realidad, existen varias poblaciones insulares de víboras en la cuenca mediterránea (Speybroeck et al., 2016): en el mar Egeo, *Vipera ammodytes* está presente en numerosas islas de las Cícladas; *Macrovipera lebetinus* también está presente en las Cícladas orientales y en Chipre, aunque la autoctonía en esta última sigue siendo objeto de debate (Torres-Roig et al., 2020); y, finalmente, *Montivipera xanthina* está presente en numerosas islas griegas frente a la costa turca. Todas parecen tener un origen relacionado con la dispersión natural desde el continente hacia las islas tras la formación de la Fosa del Egeo Medio (Poulakakis et al., 2015), con la posible excepción de la población chipriota de *M. lebetinus*. En cambio, el origen de las poblaciones de víboras de las islas del Mediterráneo occidental está mucho menos claro. Mientras que se ha demostrado que la presencia de *Vipera aspis* en la isla de Montecristo está relacionada con una introducción humana alrededor del siglo V, no está claro si el origen de las poblaciones de la isla de Elba se debe a la dispersión natural durante episodios de transgresión marina o a la dispersión inducida por el hombre (Masseti & Zuffi, 2011). En cuanto al origen de las poblaciones de *V. aspis* en Sicilia, parece estar relacionado con la colonización durante el descenso del nivel del mar en el Pleistoceno (Barbanera et al., 2009). En este sentido, la introducción antrópica de serpientes en las islas del Mediterráneo occidental parece un evento recurrente en los tiempos históricos (p. e., Isacco et al., 2015; Silva-Rocha et al., 2018). Sin embargo, existen casos de colonizaciones naturales en islas del Mediterráneo occidental como *Vipera latastei ebusitana*, hoy extinta, del Pleistoceno tardío-Holoceno de Es Pouàs (Ibiza, Islas Baleares, España) (Torres-Roig et al., 2020). Estos autores propusieron que

la llegada del ancestro de este taxón se produjo por balsa marítima entre 1,31 Mya y c. 30.000 BP.

Bajo los tres supuestos descritos anteriormente, Mertens (1957) y Klemmer (1961) propusieron que las serpientes del archipiélago de las Columbretes eran en realidad un colubroide natricino; concretamente Klemmer (1961) sugirió que probablemente se tratara de *Natrix maura*, una de las especies de serpientes más comunes en la península ibérica. En este sentido, *N. maura* muestra un mimetismo de comportamiento defensivo similar al de una víbora (Aubret & Mangin, 2014), lo que da lugar a una fácil confusión entre ambas especies. Además, existen poblaciones insulares cercanas a tierra firme en la costa atlántica y mediterránea de Europa y norte de África (Mateo, 1990, 1997; Mateo et al. 2009) con presencia de esta especie. Por otro lado, las poblaciones de las islas más grandes, como Mallorca o Menorca, son probablemente introducidas por el hombre (Corti et al., 1999). Además, se sabe que *N. maura* es capaz de explotar recursos marinos en muchas zonas de su área de distribución (Fuentes & Escoriza, 2015). Hace unos años, se recuperó una vértebra de serpiente en el sedimento de la zona del aljibe en Illa Grossa. Se atribuyó preliminarmente al género *Coronella* (Jiménez et al., 2002); sin embargo, este resto se encuentra desaparecido y, hasta donde sabemos, no existe ninguna fotografía o descripción que pueda corroborar o refutar esta determinación (I. Lacomba, com. pers.).

- b) Hipótesis de víbora: Los informes clásicos identificaron a la especie como una víbora (Vicent, 1885; Bru, 1913; Bernis, 1968), o dudosamente han sido atribuidos a una víbora (Salvator, 1895; Español, 1958). En este sentido, no disponemos de ningún resto directo de ellos para corroborar esta identificación. Sin embargo, en el MNCN-CSIC existe un supuesto ejemplar conservado (número de referencia 468 de la colección herpetológica), pero cuyo origen es controvertido (Figura 59). La etiqueta de identificación original del ejemplar se ha perdido en la actualidad, y la copia presenta algunos errores tipográficos. De hecho, el nombre del recolector ("Sr. Mojaelos") es erróneo, ya que nadie con ese nombre figura en ninguna lista de trabajadores que participaron en la construcción del faro de la isla Illa Grossa (Bernis, 1968). Como señala ese autor, es posible que, en realidad, ese nombre fuera una transcripción errónea de Mojades, el apellido de uno de los ingenieros que dirigían las obras entre 1856 y 1857 en esa isla. Bernis (1968) no encontró diferencias entre el ejemplar conservado y los individuos de *Vipera latastei* del este y centro español. La única descripción directa de individuos vivos fue escrita por Smyth (1831), que es compatible con esa especie.

Como se ha descrito anteriormente, la morfología del material recuperado en COLT pertenece a un vipérido del grupo morfológico *Vipera aspis*. Durante el Pleistoceno, el registro paleontológico de víboras en la mitad sur de la península ibérica se limita a miembros de este complejo, situándose el otro complejo, el grupo *Vipera berus*, en su tercio norte (Szyndlar & Rage, 2002; Böhme & Ilg, 2003). El mismo patrón es observable en la distribución actual de las tres víboras ibéricas (Pleguezuelos et al., 2002). En este sentido, la única víbora que habita en el sur peninsular es *Vipera latastei*, y asimismo es el único taxón citado en los yacimientos

paleontológicos y arqueológicos del Pleistoceno y Holoceno. Aunque hay algunas citas de *Vipera aspis* en algunas localidades del noreste (norte de la provincia de Barcelona, Cataluña) y del centro-norte de España (norte de la provincia de Burgos, Castilla y León) (Bailon, 1991; Blain, 2009; Bailon & Blain, 2007; Bisbal-Chinesta & Blain, 2018), ninguna de estas citas está por debajo de los 40°N de latitud. Por lo tanto, bajo estos criterios, junto con los informes históricos y el espécimen conservado en el MNCN-CSIC, es altamente probable que la víbora que habitó Illa Grossa hasta el siglo XIX fuera *Vipera latastei*. Aunque se ha mencionado anteriormente, proponemos una atribución específica abierta hasta el descubrimiento y estudio de más restos. Los fósiles aquí estudiados se diferencian de la recientemente definida *Vipera latastei ebusitana*, del Pleistoceno tardío-Holoceno de Es Pouàs (Ibiza, Islas Baleares, España) (Torres-Roig et al., 2020) en los siguientes rasgos: presencia de un zigosfeno trilobulado con el lóbulo central de tamaño similar a los laterales en vista dorsal; parapósis bien definida y margen inferior bien definido. Todas estas características son similares a las descritas para *Vipera latastei latastei* (Torres-Roig et al., 2020). Sin embargo, el tamaño de los restos del COLT puede pertenecer a ejemplares pequeños (con CL ligeramente superior a 3 mm), con índices biométricos en el rango de tamaño de *V. l. ebusitana* y no de *V. l. latastei* (Tabla 21).



Figura 59 (página anterior). Ejemplar conservado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) posiblemente originario de las islas Columbretes. Propiedad de Servicio Fotográfico del MNCN-CSIC. El ejemplar fue estudiado por Bernis (1968) sin detectar diferencias externas con ejemplares peninsulares.

		COLT	IMEDEA 106925	MNHN-ZA- AC 2020-1	V. l. ebu
CL	Media	2.76	3.74	4.31	2.74
	N	5.00	--	--	18
	σ	0.43	--	--	0.27
	Min	2.10	--	--	2.29
	Max	3.21	--	--	3.19
NAW	Media	1.81	2.53	2.87	1.96
	N	4.00	--	--	18
	σ	0.29	--	--	0.24
	Min	1.41	--	--	1.63
	Max	2.08	--	--	2.4
CTW	Media	1.00	1.84	2.22	1.22
	N	4.00	--	--	18
	σ	0.55	--	--	0.08
	Min	0.19	--	--	1.07
	Max	1.35	--	--	1.33
CTH	Media	1.17	1.41	1.56	1
	N	4.00	--	--	18
	σ	0.09	--	--	0.09
	Min	1.11	--	--	0.85
	Max	1.30	--	--	1.13
PR-PR	Media	3.22	5.45	5.82	3.62
	N	3.00	--	--	18
	σ	0.50	--	--	0.46
	Min	2.70	--	--	2.97
	Max	3.70	--	--	4.39
PO-PO	Media	3.11	5.27	5.57	3.5
	N	2.00	--	--	15
	σ	0.73	--	--	0.45
	Min	2.59	--	--	2.97
	Max	3.62	--	--	4.3
ZW	Media	1.16	2.18	2.80	1.74
	N	1.00	--	--	16.00
	σ		--	--	0.15
	Min		--	--	1.48
	Max		--	--	1.98

		COLT	IMEDEA 106925	MNHN-ZA- AC 2020-1	V. l. ebu
CTW/CTH	Media	0.84	1.30	1.42	1.23
	N	4.00	--	--	18
	σ	0.45	--	--	0.06
	Min	0.17	--	--	1.14
	Max	1.16	--	--	1.35
PO-PO/NAW	Media	1.85	2.08	1.94	1.8
	N	2.00	--	--	15
	σ	0.02	--	--	0.07
	Min	1.84	--	--	1.65
	Max	1.87	--	--	1.9
ZW/NAW	Media	0.82	0.86	0.98	0.9
	N	1.00	--	--	16
	σ		--	--	0.05
	Min		--	--	0.8
	Max		--	--	0.98
CTW/NAW	Media	0.47	0.73	0.77	0.63
	N	3.00	--	--	18
	σ	0.33	--	--	0.05
	Min	0.09	--	--	0.54
	Max	0.68	--	--	0.73
CL/ZW	Media	1.81	1.72	1.54	1.56
	N	1.00	--	--	16
	σ		--	--	0.08
	Min		--	--	1.44
	Max		--	--	1.69
PR-PR/NAW	Media	1.88	2.15	2.03	1.84
	N	3.00	--	--	18
	σ	0.05	--	--	0.06
	Min	1.83	--	--	1.67
	Max	1.91	--	--	1.94
CL/NAW	Media	1.47	1.48	1.50	1.4
	N	4.00	--	--	18
	σ	0.02	--	--	0.08
	Min	1.45	--	--	1.24
	Max	1.49	--	--	1.55

Tabla 21 (página anterior). Medidas (en mm) e índices biométricos de las vertebrae precaudales de *Vipera cf. latastei* (COLT), *Vipera latastei* actuales (IMEDEA 106925 y MNHN-ZA-AC2020-1) y *Vipera latastei ebusitana* (V. I. ebu), proporcionados por Torres-Roig et al. (2020). Donde, CL: longitud del centro vertebral; CL/NAW: relación entre la longitud y la anchura de los centros vertebrales; CTH: altura del cotilo; CTW: anchura del cotilo; CTW/CTH: relación entre la anchura y la altura del cotilo; CTW/NAW: relación entre la anchura del cotilo y la anchura del centro vertebral; N: número de especímenes; σ : desviación estándar; Min: valor mínimo; Max: valor máximo; PO-PO: anchura entre los bordes externos de las superficies articulares de las postzigapófisis; PO-PO/NAW, relación entre la anchura entre los bordes externos de las superficies articulares de las postzigapófisis y la anchura del centro vertebral; PR-PR: anchura entre los bordes externos de las superficies articulares de las prezigapófisis; PR-PR/NAW, relación entre la anchura entre los bordes externos de las superficies articulares de las prezigapófisis y el ancho del centro vertebral; ZW: anchura del zigofeno; ZW/NAW: relación entre el ancho del zigofeno y la anchura del centro vertebral.

Implicaciones paleobiogeográficas

La asociación faunística obtenida en COLT difiere claramente de la fauna terrestre actual de Illa Grossa, la cual está limitada a una sola especie de vertebrado no volador: Lagartija de Columbretes, *Podarcis liolepis atratus* (Jiménez et al., 2002; Mestre et al., 2010). Castilla & Bauwens (2000) señalaron que la divergencia dentro de la población de lagartijas de Columbretes tuvo lugar hace un millón de años o menos. El informe más antiguo sobre esta especie en el archipiélago lo proporciona Salvator (1895), mientras que las serpientes son reportadas desde, al menos, los antiguos griegos (Bernis, 1968; Silva-Rocha et al., 2018). En este sentido, los restos aquí descritos son los ejemplares más antiguos de lagartijas del género *Podarcis* en las Islas Columbretes.

Uno de los descubrimientos más destacables en la asociación del COLT es la presencia de *Chalcides bedriagai*, ya que no existe ningún informe histórico sobre la presencia de eslizones en las islas Columbretes. La falta de informes de esa especie en Illa Grossa podría estar relacionada con su comportamiento discreto, ya que permanece oculto la mayor parte del tiempo (López-Jurado et al., 1978). Por el contrario, es posible que algunas observaciones hayan sido confundidas con serpientes por observadores no expertos debido a su cuerpo alargado. Sobre su desaparición en la isla, debió ocurrir antes del estudio científico de las islas (último tercio del siglo XIX) (Ruiz-Sánchez et al., 2019) y, en general, podría estar relacionada con los profundos cambios experimentados en los ecosistemas terrestres inducidos por el hombre.

La descripción de la vegetación de Illa Grossa en textos clásicos (Smyth, 1831; Salvator, 1895; Bru, 1913) señalan la presencia de *Opuntia ficus-indica*, una especie invasora en zonas mediterráneas y semiáridas (Sanz-Elorza et al., 2004), que sigue presente en las islas Columbretes (Mestre et al., 2010). La colonización del archipiélago por esta especie podría ser temprana ya que *O. ficus-indica* estaba ya presente en las zonas costeras del levante español en el siglo XVIII (Sanz-Elorza et al., 2004). Sin embargo, no se pueden descartar los impactos negativos de las modificaciones en las comunidades biológicas terrestres (incendios e introducción de especies exóticas) que se produjeron en la Illa Grossa durante la construcción del faro en el siglo XIX, o incluso antes sin que nos haya llegado registro escrito sobre ello. En este sentido, algunas poblaciones de *C. bedriagai* han experimentado fuertes recesiones o han

desaparecido debido a la alteración del hábitat en diferentes zonas de la península ibérica por impactos humanos (Jiménez et al., 2002; Pollo, 2015).

Para conocer el origen de la fauna vertebrada terrestre de Columbretes se han propuesto tres hipótesis: (i) poblaciones aisladas en el archipiélago debido a la subida del nivel del mar del Pleistoceno Superior-Holoceno (Castilla, 2000; Ruiz-Sánchez et al., 2019), (ii) colonización por dispersión marina a través de balsas de flotación (Harris & Sá-Sousa, 2002) o (iii) introducción por el hombre (Bernis, 1968). Este último es el caso de los mamíferos terrestres en la isla, tal y como se refleja en las referencias históricas. Entre las especies citadas en estas referencias se incluyen, conejos, cerdos y ratones (sin especificar en este caso de que especie se trata) (Jiménez, 1991). Respecto a estos últimos, Salvator (1895) fue el primer autor que informó de su presencia en la isla. Señaló que la especie apareció alrededor de 1888, pocos años antes de su visita al archipiélago hacia 1894, y se extirpó en un momento indeterminado del siglo XX (Jiménez, 1991). Por tanto, los fósiles de mamíferos, atribuidos a *Mus cf. musculus* (Fagoaga, pers. com.) aquí descritos podrían pertenecer a una fase de colonización de la especie más antigua que los informes históricos.

Las islas Columbretes, por su posición geográfica entre Ibiza y la desembocadura del río Ebro, están presentes en las rutas comerciales del Mediterráneo occidental desde la Antigüedad. En los fondos marinos del archipiélago de Columbretes se han recuperado numerosos pecios desde la época romana. De ellos, los restos arqueológicos más antiguos han sido datados en torno al siglo III-IV a.C. (Fernández Izquierdo, 2013), en un rango de edad similar al de nuestra datación absoluta. Este material, un ánfora ibérica de tipo B3, fue probablemente fabricado por los layetanos (Fernández Izquierdo, 2013), una antigua población ibera que ocupaba la costa de la actual provincia de Barcelona entre los ríos Llobregat y Tordera (Balsera Moraño, 1997). Es interesante destacar que, en realidad, los layetanos no eran el pueblo ibero más cercano a las islas Columbretes; sino los ilerconvones, ubicados en la zona que ocupan las actuales provincias de Castellón y Tarragona (Crespo et al., 2017).

Los escíncidos tienen una alta capacidad de migración transmarina. La biogeografía actual del género *Chalcides* muestra varios ejemplos de esta dispersión (Carranza et al., 2008). Las especies de las islas Canarias (*Chalcides simonyi*, *Chalcides sexlineatus* y *Chalcides viridianus*) son el resultado de dos oleadas de invasión desde la costa atlántica norteafricana, ambas de cronología similar (Carranza et al., 2008). Los antepasados de *C. simonyi* alcanzaron Lanzarote y Fuerteventura hace 5,4 Ma; mientras que hace 5,3 Ma los antecesores de *C. sexlineatus* llegaron a las costas de Gran Canaria y los de *C. viridianus* llegaron a las costas de Tenerife y de La Gomera. La colonización de El Hierro por parte de esta última fue posterior, hace aproximadamente 1 Ma (Carranza et al., 2008), momento de la formación de la isla (Guilloiu et al., 1996). A pesar de ello, a nivel de la cuenca del Mediterráneo los eventos de dispersión transmarina de eslizones sin mediación humana parecen ser escasos. En este sentido, *Chalcides striatus* alcanzó las costas ibéricas desde el norte de África hace 2,6 Ma (Carranza et al., 2008), de forma similar a como *Chalcides chalcides* alcanzó Sicilia desde Túnez hace 1,8 Ma, aunque ciertos autores apuntan a la existencia de un puente terrestre entre ambas masas de tierra durante esa época (ver discusión en Giovannotti et al., 2007). Sea como fuere,

posteriormente, hace 1,1 Ma *C. chalcides* colonizó la península itálica aprovechando la conexión entre esta y Sicilia (Giovannotti et al., 2007). El resto de casos conocidos de colonizaciones insulares involucran al ser humano y a *Chalcides ocellatus*. Así, la especie ha sido introducida en tiempos históricos en Sicilia, Malta y Cerdeña, además de, ya en contextos continentales, varias regiones del este de la cuenca mediterránea (Kornilios et al., 2010). Recientemente, una población de *C. ocellatus* ha sido descubierta en la Sierra del Molar (SE de España), la cual ha sido señalada por Bisbal-Chinesta et al. (2020b) como probablemente introducida por los fenicios. Respecto a *Chalcides bedriagai* todas las poblaciones insulares conocidas en la actualidad, se encuentran en islas costeras. Así, esta especie habita las islas Cíes (Mateo, 1997), Ilha de Faro (Crespo, 1975), Ilha do Pessegueiro (Sillero, 2010), isla de Ons (Mateo, 1990), isla de Sancti Petri (Pollo, 1997), islas del Mar Menor (Boscá, 1884) y Nova Tabarca (Seva & Escarré, 1976). No se conocen eventos de dispersión transmarina en *C. bedriagai*, ni de forma natural ni mediada por la acción humana.

Vipera latastei es una especie capaz de realizar dispersión transmarina, como ha sido demostrado recientemente por Torres-Roig et al. (2020). Estos autores, a partir de un análisis filogenético sobre el genoma mitocondrial casi completo obtenido de material fósil de *Vipera latastei ebusitana* (Pleistoceno tardío-Holoceno, Es Pouàs, Ibiza, Islas Baleares, España), propusieron que este taxón colonizó la isla de Ibiza por vía marítima hace menos de 1,5 Ma. Dado que la última conexión entre las islas Baleares y el continente europeo se produjo durante la Crisis de Salinidad del Messiniense (5,97-5,32 Ma) (Bover et al., 2014), la llegada de la especie a Ibiza debió producirse mediante *rafting* (dispersión pasiva a favor de corrientes marinas sobre balsas de flotación), probablemente desde el noreste de la región ibérica (Torres-Roig et al., 2020). Respecto a las víboras de Columbretes, Bernis (1968) sugirió una posible introducción antrópica o una colonización muy reciente de Illa Grossa por víboras. De hecho, en su revisión del supuesto ejemplar de la isla, no identificó ninguna diferencia en la morfología externa del ejemplar con respecto a las víboras del este de la península ibérica. La única diferencia señalada por Bernis (1968) es la relativa a la longitud del ejemplar examinado. Así, con 72-73 cm, es el mayor ejemplar de *V. latastei* conocido hasta la fecha (Brito, 2017). Si se trata de un caso de gigantismo insular es difícil de resolver, porque sólo tenemos un ejemplar y, dado que las serpientes exhiben un crecimiento indeterminado a lo largo de su vida (Andrews, 1982), este ejemplar podría ser un individuo maduro. Sin embargo, como señaló Boback (2003), los vipéridos tienden a disminuir su tamaño corporal en las poblaciones insulares. Este autor basó sus conclusiones principalmente en crótalos del género *Crothalus*, y sólo 3 de las 11 especies analizadas pertenecían al género *Vipera*. Recientemente, este enanismo insular ha sido reportado para la población de *Vipera aspis* de la isla de Montecristo (Luiselli et al., 2015) y para *V. latastei ebusitana* (Torres-Roig et al., 2020). Este pequeño tamaño también se observa en los fósiles recuperados en el COLT; sin embargo, debido al gran tamaño del ejemplar depositado en el MNCN-CSIC y al pequeño número de restos recuperados, no es posible inferir la existencia de un enanismo insular en la población de Illa Grossa.

Sobre el posible origen antrópico de la población de *Vipera latastei* de Illa Grossa, Bernis (1968) hipotetizó que algunos ejemplares fueron liberados por un jefe local para evitar el uso de la isla

por los piratas. El uso de serpientes como armas de guerra durante la Antigüedad es ampliamente conocido (Mayor, 2003). El uso de jarras de barro repletas de ofidios lanzadas sobre barcos enemigos para hacer cundir el pánico en la flota enemiga fue descrito por diversos autores clásicos. Por ejemplo, Estrabón (64 o 63 a. C.- 19 o 24 d. C.) habla de su uso por parte de piratas sobre barcos procedentes de África y Córcega hacia las ricas ciudades etruscas. Más conocido es el uso de esta técnica por parte del general cartaginés Hanibal Barca durante su servicio al rey Prusias de Bitinia, tras haber sido derrotado en la Segunda Guerra Púnica, contra la flota de Eumenes II de Pérgamo durante el verano del año 186 a. C. (Silva Rosenberg, 2021). Un origen relacionado con este uso ha sido propuesto por Bruno (1985) para la población de *Vipera aspis* presente en la isla de Montecristo (archipiélago Toscano, Italia). Sin embargo, no se han registrado batallas navales en los alrededores de esta isla, al igual que en el archipiélago de Columbretes. Los estudios genéticos realizados sobre las víboras de Montecristo demostraron que su origen más plausible sería mediados del primer milenio d. C., cuando la isla estaba habitada por anacoretas (Masseti & Zuffi, 2011). Estos autores proponen que el origen de esa población estuvo relacionado con el uso de los ofidios para fines médicos o, simplemente, fruto de una introducción totalmente involuntaria (Masseti & Zuffi, 2011).

Debido a su baja latitud (42-36°), a la ubicación de la península ibérica lejos de las zonas glaciares europeas y al efecto atemperador de la proximidad del mar, la costa oriental y sudoriental de España sólo manifestó sutiles cambios de temperatura, excepto en aquellas zonas situadas a gran altura, durante el límite Pleistoceno Superior-Holoceno. Los cambios más importantes parecen estar relacionados con la regresión y transgresión marina, así como con variaciones en la humedad o aridez (Aura et al., 1998). En los últimos 100.000 años, las variaciones del nivel del mar se han asociado principalmente a los intercambios entre el océano y las capas de hielo durante los periodos cálidos y fríos (Lambeck & Bard, 2000). Así, durante el Último Máximo Glacial (LGM) (hace aproximadamente 22.000-19.000 años antes del presente) se produjo una importante regresión marina de aproximadamente -120 m respecto a la línea de costa actual (Shackleton et al., 1984). Además, según Shackleton et al. (1984), la capa de sedimentos producida durante el Holoceno debe ser delgada dada la presencia de pocos ríos grandes y el insignificante efecto de los movimientos tectónicos verticales en toda la cuenca del mar Mediterráneo, y se pueden suponer pocas variaciones en la batimetría actual respecto al pasado reciente. En la actualidad, las islas Columbretes se sitúan entre las isobatas 75 y 100 m (Ancochea & Huertas, 2021).

El contexto batimétrico de las islas Columbretes hace factible que el archipiélago formara parte del continente durante el LGM (Figura 60A). En ese momento, Illa Grossa se encontraba dentro del continente a 9,47 km de la línea de costa del LGM (la línea de costa actual del continente se sitúa a 61,69 km, Figura 60A). Según esta hipótesis, la fauna herpetológica de este enclave sería la misma que las zonas aledañas del continente. Posteriormente, con la progresiva transgresión ligada al calentamiento climático del Holoceno, la localidad volvió a quedar aislada del continente y, por tanto, se crearon las poblaciones insulares de las especies determinadas en COLT (*Chalcides bedriagai*, *Vipera* cf. *latastei* y cf. *Podarcis* sp.). Según el modelo propuesto por Lambeck & Bard (2000) para el cambio del nivel del mar a lo largo de la costa mediterránea

francesa para el Pleistoceno Superior y el Holoceno, entre hace aproximadamente 9.800 y 10.000 años, las islas Columbretes ya estaban separadas del continente, momento en el que la línea de costa se encontraba entre 70 y 75 metros por debajo del nivel actual del mar. En esa época, las diferentes islas e islotes actuales formarían una sola masa de tierra (Figura 60B). Poco después, entre 11.000-12.000 años BP, el grupo de la Illa Grossa estaba aislado ya del resto de grupos de islas (Ferrera, Foradada y El Carallot), los cuales estarían conectados entre sí (Figura 60C). En este sentido, Muñoz et al. (2005) señalan la existencia de estructuras volcánicas submarinas sin evidencias de erosión, que sin embargo podrían haberse originado a una profundidad lo suficientemente grande como no haber sufrido procesos de degradación por parte del oleaje. La edad de estas estructuras se ha propuesto en 13.000 años en base a diferentes consideraciones sobre la velocidad de subida del nivel del mar (Muñoz et al., 2005). Finalmente, hace 9.000-10.000 años los diferentes grupos de islas ya estarían aislados entre sí, con una orografía similar a la actual (Figura 60D). En este sentido, los taxones de escamosos identificados en COLT han sido registrados en localidades costeras de la costa central y septentrional mediterránea española desde el Piacenziense (MN17; Plioceno superior) hasta la actualidad (Blain, 2009).

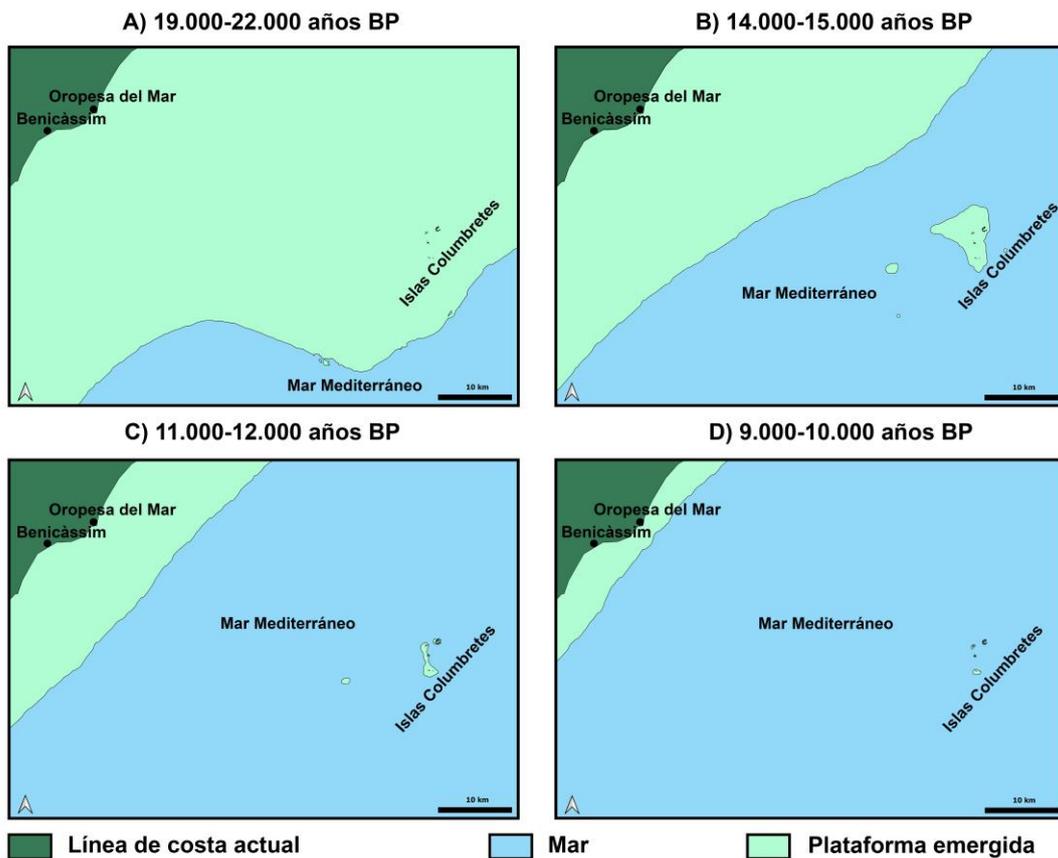


Figura 60. Contexto paleogeográfico de las islas Columbretes hace 19.000-22.000 años BP (A); 14.000-15.000 años BP (B); 11.000-12.000 años BP (C), y 9.000-11.000 años BP (D). La reconstrucción se basa en el modelo propuesto por Lambeck & Bard (2000).

Respecto a la lagartija de Columbretes (*Podarcis liolepis atratus*), Harris & Sá-Sousa (2002) propusieron una posible colonización mediante *rafting* a través de balsas de flotación siguiendo las corrientes en dirección sur presentes en este sector de la cuenca mediterránea. En este sentido, el género *Podarcis* contiene especies con marcadas diferencias de capacidad de dispersión a través del mar. Así, en el género se incluye los taxones *Podarcis peloponnesiacus*, *Podarcis filfolensis*, *Podarcis cretensis* y *Podarcis lewendis*, que muestran una limitada capacidad de dispersión marina (Salvi et al., 2014; Spilani et al., 2019); mientras que otros, como *Podarcis vaucheri*, parecen tener una buena capacidad de dispersión transmarina puesto que se conocen eventos de este tipo desde Marruecos-Oeste de Argelia hasta el sur de la península ibérica a través del estrecho de Gibraltar hace alrededor de 2,81 Ma. (Pinho et al., 2006). Se desconoce la capacidad de dispersión transmarina de *Podarcis liolepis* en general y de *P. l. atratus* en particular. La ausencia de la especie en el grupo de Ferrera (Castilla et al. 1991) podría indicar poca capacidad de dispersión por mar. Sin embargo, esta ausencia de la especie en esa isla podría estar relacionada con un evento de extinción en un momento indeterminado. En cuanto a la hipótesis de colonización de Illa Grossa por balsas, ésta podría verse facilitada por la presencia cercana de un gran río (Ebro), y la corriente marina dominante del sur en esta zona (Font, 1990); sin embargo, el pequeño tamaño de la isla implica pequeñas tasas de colonización. Este proceso es totalmente aleatorio, por lo que las islas pequeñas reciben menos eventos de dispersión que las grandes (MacArthur & Wilson, 1967). Por otro lado, no se puede descartar, una introducción humana, voluntaria o no, de al menos las lagartijas. De hecho, en los últimos años se han detectado algunas poblaciones de origen antrópico de especies del género *Podarcis* en 222 islas del Mediterráneo (Silva-Rocha et al., 2019). Además, dado que la especie muestra altos niveles de divergencia genética entre las diferentes islas del archipiélago de las Columbretes (Castilla et al., 1998b), es posible que haya habido varias fases de colonización de las diferentes islas por varias líneas genéticas de *P. liolepis* continental o incluso por otras especies ibéricas de *Podarcis* (Harris & Sá-Sousa, 2002). Si esto se confirma, no es inconcebible que, al menos, algunas de estas oleadas de colonización fueran inducidas por el hombre. Los resultados aportados por Castilla et al. (1998b) señalaron que posiblemente la población de *P. l. atratus* de las islas del grupo Foradada (Foradada y Lobo) constituye una ola de colonización temprana. Los mismos autores propusieron que el tiempo de divergencia entre las lagartijas de estas islas y las de Illa Grossa tuvo lugar hace 80.000 años. Sin embargo, estos resultados deben tomarse con cautela, ya que este trabajo se basa únicamente en una pequeña muestra de individuos continentales de la región mediterránea central española (ocho individuos de Valencia, Burjassot y Grau de Castelló).

En resumen, el origen de la asociación fósil recuperada de COLT es confuso. Es probable que los diferentes taxones descritos en el yacimiento colonizaran la isla por diferentes mecanismos, es decir, durante la probable conexión del archipiélago con el continente, mediante dispersión marina o a través de la introducción facilitada por el hombre. En este sentido, la llegada de *Mus* cf. *musculus*, único taxón de mamífero terrestre descrito, a la isla, ha sido probablemente mediada por la actividad humana. Respecto a *Podarcis liolepis*, los estudios existentes hasta el momento no son concluyentes respecto al momento de divergencia entre las formas insulares y las continentales. Es de esperar que futuros estudios genéticos basados en ambas poblaciones

puedan arrojar luz sobre esta cuestión. Lo mismo podría realizarse para las víboras, si el estado de conservación del material genético del ejemplar depositado de *Vipera latastei* en el MNCN-CSIC lo permite. El caso de *Chalcides bedriagai* es más problemático porque es poco probable la recuperación de ADN antiguo de los fósiles debido a las altas temperaturas registradas en la isla.

CONCLUSIONES

Los objetivos de la presente tesis han sido el estudio de las faunas fósiles de herpetofauna del Cuaternario final (Pleistoceno Superior y Holoceno) de la región central del Mediterráneo español (Comunidad Valenciana) y su aplicación y valoración como *proxies* ambientales. Para ello se han estudiado tres yacimientos que representan dos momentos clave en ese intervalo cronológico. Por un lado, se ha estudiado la herpetofauna de los yacimientos del Pleistoceno superior de Abric del Pastor y El Salt, en cronologías que van de 62 ± 5 ka - 48 ± 5 ka (MIS 4-inicios del MIS 3) para Abric del Pastor, y 52.3 ± 4.6 ka - 44.7 ± 3.2 ka (MIS3) para El Salt. Por otro lado, se han estudiado los restos de reptiles escamosos procedentes del yacimiento COLT (Illa Grossa, archipiélago de Columbretes, Castellón de la Plana), cuya cronología estimada por AMC se sitúa entre 2,78-2,72 ka cal BP y 2,6-2,49kacal BP.

Este estudio persigue establecer el contexto ambiental y climático de los valles alcayanos de la región del sureste peninsular durante el MIS 4 y MIS 3 a partir del análisis de la herpetofauna de los yacimientos del Abric del Pastor y El Salt, así como profundizar en el conocimiento del probable proceso de insularización sufrido por el archipiélago de Columbretes (costa oriental de la península ibérica), y sus consecuencias a nivel ecológico.

Las conclusiones que resumen el trabajo desarrollado sobre estos entornos y materiales son las siguientes:

Abric del Pastor y El Salt

- El número de restos totales estudiados de herpetofauna en estos dos yacimientos asciende a 1.718 restos fósiles de reptiles escamosos y anfibios. En el yacimiento de Abric del Pastor (AP) se han estudiado 58 restos procedentes de las unidades estratigráficas SU IVd, mientras que de la localidad El Salt (ST) 1.421 fósiles han sido incluidos en el trabajo: 961 procedentes de la subunidad ST-Xb S11, 149 procedentes de ST-V S9, 111 de ST-V S8, 100 de ST-V S7 y 100 de V-25.
- En Abric del Pastor la asociación de reptiles y anfibios descrita se compone de un anuro (*Pelodytes* sp.), tres lacértidos (Lacertidae indet., cf. *Timon lepidus* s. l., cf. *Podarcis* sp.) y tres serpientes (Colubridae indet. 1, *Coronella* sp. y Viperidae indet.), además de la presencia de restos fragmentarios atribuidos a Serpentes indet. La lista faunística es poco diversa y, en general, compuesta por taxones con una determinación abierta, estando estos taxones presentes en la actualidad en el área circundante al yacimiento.
- La reconstrucción paleoecológica basada en la lista faunística de herpetofauna de Abric del Pastor señala la existencia de un paisaje dominado por formaciones arbóreas y arbustivas con parches de praderas secas intercaladas. También estarían presentes en las inmediaciones formaciones de bosques maduros, praderas húmedas y roquedos.

- Los restos fósiles de reptiles escamosos y anfibios de El Salt incluyen cuatro especies de anuros (*Pelodytes* sp., *Alytes obstetricans* s. l., *Bufo bufos* l. y *Epidalea calamita*), una de blánido (*Blanus cinereus* s. l.), una de escíncido (*Chalcides bedriagai*), dos lacértidos (Lacertidae indet. y cf. *Acanthodactylus erythrurus*) y cuatro taxones de serpientes (Colubridae indet. 2, *Coronella* sp., *Coronella* sp./*Zamenis* sp., cf. *Zamenis scalaris*, *Natrix maura* y *Vipera latastei*). Las asociaciones de El Salt incluyen todas especies actualmente presentes en la zona. Entre las asociaciones de los diferentes levantamientos de El Salt no existen grandes diferencias en composición. La principal diferencia encontrada es la presencia de *Blanus cinereus* s. l. y *Bufo bufo* s. l., además de *Testudo (Chersine) hermanni* en ST-Xb11 S3 (52.3 ± 4.6 ka), y su ausencia en la unidad SU V, esta última la más moderna de la secuencia estudiada. Respecto a la ausencia en la SU V de *B. cinereus* s. l. y *B. bufo* s. l. permanece no resuelta, pudiéndose ser debida a un sesgo de conservación o por cambios regionales en las condiciones ambientales. Así pues, esta asociación es altamente conservativa, algo común a otros yacimientos contemporáneos estudiados del este peninsular.
- La aplicación del método HWM para la reconstrucción paleoclimática del yacimiento de El Salt indica la existencia de dos fases muy diferentes entre sí. La primera, representada por ST-Xb11 S3 (52.3 ± 4.6 ka), estaría dominada por la presencia de masas forestales con una alta abundancia de praderas secas intercaladas y la presencia de aguas permanentes en los alrededores de la localidad. Y la segunda, representada por SU V (44,7 ± 3,2-45,2 ± 3,4 ka), en donde el paisaje habría estado dominado por hábitats secos abiertos (V-24 S9, V-24 S8, V-24 S7 y V-25). La evolución del paisaje en el intervalo comprendido entre los 52.3 ± 4.6 ka y 44,7 ± 3,2-45,2 ± 3,4 ka, muestra una tendencia hacia una menor representación de las formaciones forestales y praderas húmedas, y un incremento de los hábitats de roquedos y pradera seca en la secuencia temporal representada en el yacimiento.
- Nuestros resultados, al ser contextualizados con otros yacimientos contemporáneos, parecen indicar que aquellas reconstrucciones basadas exclusivamente en mamíferos (Fernández-García et al., 2018, 2020; Fagoaga et al., 2018, 2019a) arrojan valores respecto de la presencia de hábitats forestales más altos que las reconstrucciones basadas en herpetofauna (Marquina-Blasco et al., 2017, 2021a). En los sitios en los que el HWM se aplicó a ambas faunas (anfibios y reptiles y pequeños mamíferos), se obtienen resultados más equilibrados entre ambos tipos de hábitats, aunque siempre con predominio de los bosques.
- Hasta ahora la técnica de discriminación UDA-ODA solo había sido testeada en asociaciones de pequeños mamíferos (Fagoaga et al., 2019a). En esta tesis se presentan los primeros resultados de su aplicación a asociaciones de reptiles y anfibios. Se demuestra así que el uso del área de distribución de las especies según sus preferencias ecológicas (como el rango de altitud) como factor de discriminación proporciona una reconstrucción paleoclimática más precisa al incorporarse restricciones ecológicas que ajustan más adecuadamente las distribuciones biogeográficas de estas especies. La aplicación del rango altitudinal a las especies aquí estudiadas para cada cordillera ibérica elimina preferentemente los valores bajos de temperatura y

precipitación. Además, desde el punto de vista estadístico, los resultados de la aplicación de este método muestran en general unas σ ligeramente inferiores a las obtenidas por el método MER (excepto para el MAP, pero no en V-24 S8). La técnica de discriminación UDA-ODA presenta, en general, un menor CV en la media de cada parámetro bioclimático.

- En el caso de El Salt, las reconstrucciones paleoclimáticas propuestas basadas en el método MER y la técnica de discriminación UDA-ODA muestran, de nuevo, la existencia de dos fases climáticas diferentes. En la base de la secuencia, representada por la unidad ST-Xb11 S3, el clima habría sido ligeramente más cálido y húmedo que en la actualidad, mientras que en el techo de la secuencia (representado por la SU V), el clima se tornaría más frío que el registrado en la base de esta secuencia, alcanzándose unos valores inferiores de MAT, MinTC y MaxTW a los que hoy imperan en el área de Alcoi. Por su parte los valores de precipitación seguirían siendo más húmedo que en la actualidad.
- Aunque nuestros resultados son, en general, coincidentes con otros *proxies* (pequeños mamíferos y carbones) estudiados en el yacimiento de El Salt, es decir, una evolución hacia condiciones más secas y aparentemente más frías desde los SU más antiguos (Xb) hasta los modernos (V), se observan algunas diferencias. En ambas metodologías (MER y UDA/ODA) los valores absolutos de los diferentes parámetros bioclimáticos son superiores a los basados en los conjuntos de pequeños mamíferos. Estas diferencias entre los valores obtenidos están relacionadas con el amplio rango de distribución de las especies ibéricas de anfibios y reptiles. En cuanto a los pequeños mamíferos, las especies presentan, en general, un rango de distribución más limitado. Además, en el caso concreto de la técnica UDA-ODA, parece existir una información menos precisa sobre la distribución altitudinal de las especies de pequeños mamíferos, y eso podría comprometer la exactitud y fiabilidad de los resultados obtenidos mediante esta técnica y basados en estas faunas.
- La aplicación de las técnicas de reconstrucción paleoclimática MER y UDA-ODA a las asociaciones de herpetofauna de los yacimientos aquí estudiados arrojan resultados con diferencias evidentes. Mientras los resultados obtenidos de aplicar la técnica del MER indican periodos en que se alternan momentos comparativamente frescos y secos con otros de carácter cálido y húmedo (descenso acompañado de los valores de MAT y MAP), los resultados obtenidos del uso del método de discriminación UDA-ODA, muestran un comportamiento diferente, en el que alternarían periodos frescos y húmedos con otros cálidos y secos.
- Se han contextualizado nuestros resultados con otros yacimientos coetáneos de los que se disponen de reconstrucciones paleoclimáticas basadas en MER con asociaciones de pequeños vertebrados. Estos datos demuestran que las reconstrucciones basadas únicamente en herpetofauna (Blain et al., 2013; Marquina-Blasco et al., 2021a; este trabajo) tienden a mostrar valores más altos de MAT y MAP que en aquellas que utilizan como *proxy* a pequeños mamíferos (López-García et al., 2011, Fagoaga et al., 2018, 2019b). Se hace necesario incidir en este tipo de análisis, aplicándose a un mayor número de yacimientos, y además a otros de otras regiones ibéricas, a fin de estudiar el

origen de estas diferencias y las posibles correcciones a realizar para homogeneizar los resultados obtenidos.

Columbretes

- El estudio de la asociación fósil de COLT arroja una comunidad inesperadamente diversa de vertebrados, compuesta por reptiles, mamíferos y aves. La lista faunística de reptiles escamosos está compuesta por un escíncido (*Chalcides bedriagai*), un lacértido (cf. *Podarcis* sp.) y una serpiente (*Vipera* cf. *latastei*). Estos taxones constituyen la fauna dominante en el yacimiento. Este dominio de escamosos, junto a que la comunidad de pequeños mamíferos esté limitada a la presencia testimonial de *Mus* cf. *musculus* indica el contexto insular de esta paleocomunidad.
- Se confirma la presencia histórica de víboras en el islote de Illa Grossa, zanjando la histórica polémica sobre la identidad de las serpientes del archipiélago de las Columbretes.
- Por primera vez se informa de la presencia histórica de *Chalcides bedriagai* en el archipiélago. Hasta donde conocemos no existen ninguna referencia anterior a que esta especie habitara la isla. Muy probablemente, su extinción, como la de *Vipera latastei*, pudo deberse a los cambios sufridos en el medio de Illa Grossa desde, al menos, el siglo XVIII. Sea como fuere, *C. bedriagai* debió haber desaparecido antes de mediados del siglo XIX, momento en el que se registran los primeros estudios científicos del archipiélago.
- El origen del conjunto fósil de la localidad de COLT está probablemente vinculado a los cambios paleogeográficos, propiciados por la subida del nivel del mar tras el LGM, del área occidental del Mediterráneo durante el intervalo comprendido entre la última fase glacial y la actual interglaciar, así como más recientemente, por los impactos antrópicos relacionados con la expansión de las rutas comerciales fenicias en el Mediterráneo occidental. Proponemos tres posibles vías de colonización del archipiélago: 1) el aislamiento de la fauna de vertebrados tras la subida del nivel del mar en los últimos 10.000-12.000 años, 2) el posible *rafting*, o introducción esporádica de elementos faunísticos a través del intercambio con el continente próximo, y 3) la introducción mediada por el hombre. Los mecanismos de colonización para el conjunto de especies descritas no debieron coincidir. Así, parece más probable la colonización de *Mus* cf. *musculus* a partir de la irrupción de la actividad comercial por parte de los fenicios a partir del siglo III-IV a.C., y la del resto de especies de la asociación fósil por cualquiera de los mecanismos descritos.

PERSPECTIVAS DE FUTURO

Los estudios sobre asociaciones fósiles de reptiles escamosos y anfibios son, en general, escasos en el territorio valenciano, especialmente en cronologías diferentes a las del Cuaternario, que es justamente donde mayor número de trabajos se han abordado (Blain et al., 2007; Blain, 2009; Marquina-Blasco et al. 2017, 2021a; Bailon, 2021, Fagoaga et al., 2021). Son pues los yacimientos valencianos cenozoicos anteriores al Cuaternario los menos conocidos, limitándose su conocimiento a la descripción de restos de anfibios de unos pocos yacimientos que fueron incluidos en la tesis de Sanchiz (1977a) y en la monografía sobre anuros del mismo autor (Sanchiz, 1998).

Por lo que respecta a los yacimientos mesozoicos, esta situación es todavía más patente, y solo unos pocos trabajos han descrito pormenorizadamente estos grupos faunísticos (Company & Szentesi, 2012; Szentesi & Company, 2017). Esto conlleva una falta de información sobre la historia natural local de uno de los componentes principales de las faunas vertebradas actuales.

El estudio de reptiles escamosos y anfibios se ha demostrado como una magnífica herramienta para el establecimiento de un marco bioestratigráfico local y, así, servir de apoyo a las dataciones relativas basadas en otros grupos faunísticos, como por ejemplo el de pequeños mamíferos. A nivel ibérico ya se han realizado las primeras aproximaciones en esta dirección (Blain et al., 2016b). Es más, el este y sudeste ibérico parece haber sido la región donde más tiempo han persistido los elementos herpetofaunísticos “exóticos”, caso de los agámidos (Blain et al., 2013), sapos verdes del grupo *Bufo viridis* (Blain et al., 2010) y *Ophisaurus manchenoi* (Blain & Bailon, 2019), grupos todos que parecen estar ligados a unas condiciones climáticas muy particulares. Por ello el estudio de yacimientos del Pleistoceno inferior y medio de esta región será clave para conocer los cambios ambientales que han conllevado el proceso de extinción de estos taxones.

Los valles alcoyanos poseen una elevada concentración de yacimientos adscritos al Paleolítico medio y, posiblemente, constituyen una de las zonas de más alta densidad mesopaleolítica conocidas de toda el área central del Mediterráneo peninsular (Barciela & Molina, 2005). Ello pone de manifiesto la elevada importancia que dichos valles tuvieron para las poblaciones humanas de esas épocas, debido a las propias características físicas del territorio y por haber albergado abundantes y variados recursos tróficos y de abastecimiento (Dorta Pérez et al., 2010). Así, los valles alcoyanos son un marco geográfico privilegiado para el estudio de este periodo cronocultural. Se conocen aproximadamente una veintena de localidades atribuibles al Paleolítico medio (Barciela & Molina, 2005). Así, la aplicación de una reconstrucción paleoclimática y paleoecológica basada en las asociaciones recuperadas de reptiles y anfibios, en combinación o no con otros grupos faunísticos, sería una interesante aproximación al contexto paleoambiental en el que las comunidades humanas locales desarrollaron su actividad

durante ese marco cronocultural. En el caso concreto de El Salt y Abric del Pastor todavía quedan bastantes niveles y levantamientos cuyo contenido faunístico en reptiles y anfibios (y otros grupos faunísticos) aún no ha sido abordado. El análisis de estos restos a lo largo de las secuencias sedimentarias de ambos yacimientos y la posterior aplicación de los métodos de reconstrucción paleoecológica (HWM) y paleoclimática (MER y UDA-ODA), y su contextualización con otros *proxies* de estas localidades, permitirá definir el contexto paleoambiental de su área circundante. Esto completará el vacío de información acerca de este aspecto en el sureste peninsular durante las cronologías que engloban el MIS 4 y el MIS 3.

Como se desprende de las conclusiones de esta tesis, así como en trabajos anteriores (véase Fagoaga et al., 2019a), el uso de la técnica UDA-ODA supone una herramienta más robusta desde un punto de vista estadístico, así como más real respecto de las condiciones ambientales analizadas, al darle un cariz más ecológico a las distribuciones empleadas. Se hace por tanto necesaria la aplicación de estas técnicas a otros yacimientos cuaternarios de la península. En este sentido, el doctorando ya ha iniciado este tipo de análisis a otros yacimientos del sur peninsular de cronologías similares a El Salt.

Por la importancia que creemos ha tenido la irrupción de métodos de estandarización, basados en herramientas de análisis espacial, de las técnicas “clásicas” de reconstrucción paleoambiental, como el MER, de forma paralela, y como complemento al trabajo de Fagoaga et al. (2019a) se están estableciendo las bases teóricas para el desarrollo de una futura modificación del método de reconstrucción paleoecológico HWM basado en estas mismas técnicas de análisis espaciales, y sobre criterios ecológicos.

Por otro lado, es necesario profundizar en el estudio comparativo de las señales climáticas de la herpetofauna con respecto a otros grupos faunísticos, en especial pequeños mamíferos. El campo de estudio de la herpetología, los reptiles y los anfibios, está definido así por simple convención desde los inicios de la zoología; no obstante, en realidad, engloba a dos grupos de tetrápodos ectotermos con grandes diferencias ecológicas, etológicas y fisiológicas. Así, el estudio de la comparación de los diversos grupos faunísticos no solo debería incluir el uso conjunto de estos animales, sino su comparación por separado. Por tanto, un futuro campo de investigación debe ser desarrollar este aspecto, ampliando a yacimientos de toda la península ibérica y otras cronologías distintas a las empleadas en esta tesis.

Otra de las líneas de trabajo futuro pasa, inexorablemente, por conectar la información paleobiológica obtenida del registro fósil más próximo temporalmente con la gestión y conservación de la biodiversidad (en este caso de reptiles y anfibios). En las últimas décadas, el uso de datos paleontológicos para su aplicación en la biología de la conservación se ha incrementado enormemente (Lyman, 2012). Este nuevo campo, conocido como paleobiología de la conservación, tiene numerosas aplicaciones (Barnosky et al., 2017). La paleontología proporciona información valiosa sobre qué especies estaban presentes en el pasado en una región determinada, especialmente en hábitats alterados (Faith, 2012). El conocimiento de una comunidad biológica de referencia es muy interesante para la perspectiva de la gestión del territorio (Barnosky et al., 2017), principalmente en las áreas protegidas. Además, el registro

paleontológico es esencial para el cuerpo teórico de cualquier proyecto de translocación o reintroducción (Faith, 2012). En este sentido, el estudio de las asociaciones fósiles de reptiles y anfibios del Pleistoceno Superior y Holoceno pueden proporcionar información relevante que puede ser aplicado a las políticas de conservación actuales.

En lo referente al espacio marítimo-terrestre de Columbretes, decir que nuestros resultados demuestran la presencia de víboras en Illa Grossa, proporcionando una sólida base empírica para un hipotético proyecto de reintroducción de la especie en el archipiélago de Columbretes. La causa que indujo la desaparición de *Vipera latastei* en la isla es clara: la persecución humana directa. Este tipo de prácticas provocó la extirpación de las poblaciones de víbora de diferentes zonas de Europa (ver Brito et al., 2001). Esta persecución se deriva de la consideración de las serpientes como repugnantes y dañinas y, en consecuencia, se teme a estos animales (Brito et al., 2001). Dada la ausencia de población humana permanente en el territorio, a excepción del personal técnico de la Reserva Natural, este problema actualmente no existe en las islas Columbretes. Por este motivo, podría ser interesante realizar un estudio sobre la posibilidad de reintroducir la especie en la isla en el que se evalúen todos los aspectos relacionados con los potenciales impactos sobre la actual comunidad de vertebrados presentes en Illa Grossa, especialmente sobre aquellos relacionados con la lagartija endémica *Podarcis liolepis atratus*. Tras la evaluación de los potenciales riesgos y beneficios para el sistema ecológico de la isla, tal y como se indica en las directrices proporcionadas por la UICN/SSC (2013) para esta cuestión, se debe discernir qué población es genéticamente más cercana a la que estaba presente en el archipiélago. Para ello, se podrían utilizar las muestras presentes en el ejemplar depositado en el MN-CN-CSIC; dado que, en principio, las contrastadas temperaturas registradas en zonas secas, como la Illa Grossa, provocan una alta degradación del ADN antiguo (Bollongino & Vigne, 2008). La recuperación de esta población podría justificarse por ser la única conocida en un contexto insular en tiempos históricos para esta especie y por el elevado número de localidades donde *V. latastei* ha desaparecido (Santos et al., 2007b). Sin embargo, antes habría que profundizar en el registro fósil de la especie en esta isla y en otras pertenecientes al archipiélago mediante la búsqueda y posterior estudio de nuevos yacimientos. En este sentido, Hernández-Pacheco & Asensio Amor (1966) informan de la existencia de depósitos de loess en otras áreas de Illa Grossa, y Boira & Carretero (1991) citan la existencia de esta formación, de escasa entidad, en el islote de Ferrera. La misma cuestión se podría plantear para *Chalcides bedriagai*, aunque las causas de su extinción no están claras.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, F., Voelker, A., Sierro, F. J., Naughton, F., Rodrigues, T., Cacho, I., Ariztegui, D., Brayshaw, D., Sicre, M. A. & Batista, L. 2012. Paleoclimate variability in the Mediterranean region. En: Lionello, P. (Ed.), The climate of the Mediterranean region. First Edit. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416042-2.00001-X>.
- Acaso Deltell, E. 2006. El fenómeno glacial cuaternario en la península ibérica. Enseñanza de las Ciencias de la Tierra, 13: 242-251.
- AHE (Asociación Herpetológica Española). 2021. Servidor de Información de Anfibios y Reptiles de España (SIARE). Disponible en: <http://www.siare.herpetologica.es>. Última consulta: XI/2021.
- Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M. Á., Böhme, W., Ihlow, F., Kapli, P., Miraldo, A. & Rödder, D. 2016. Separate histories in both sides of the Mediterranean: phylogeny and niche evolution of ocellated lizards. Journal of Biogeography, 43: 1242-1253.
- Albert, E. M. & Fernández, A. 2009. Evidence of cryptic speciation in a fossorial reptile: description of a new species of *Blanus* (Squamata: Amphisbaenia: Blanidae) from the Iberian Peninsula. Zootaxa, 68: 56-68.
- Albert, E. M., Zardoya, R. & García-París, M. 2007. Phylogeographical and speciation patterns in subterranean worm lizards of the genus *Blanus* (Amphisbaenia: Blanidae). Molecular Ecology, 16: 1519-1531.
- Alfimov, A. V. & Berman, D. I. 2009. Possible errors of the mutual climatic range (MCR) method in reconstructing the Pleistocene climate of Beringia. Entomological Review, 89: 487-499.
- Alley, R. B. 2000. Ice-core evidence of abrupt climate changes. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97: 1331-1334.
- Alley, R. B. & Clark, P. U. 1999. The deglaciation of the Northern Hemisphere: a global perspective. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 27: 149-182.
- Allmon, W. D., Smrecak, T. A., & Ross, R. M. 2010. Climate change, past, present & future: a very short guide. Paleontological Research Institution.
- Álvarez, Y., Mateo, J. A., Andreu, A. C., Díaz-Paniagua, C., Diez, A. & Bautista, J. M. 2000. Mitochondrial DNA haplotyping of *Testudo graeca* on both continental sides of the Straits of Gibraltar. Journal of Heredity, 91: 39-41.
- Álvarez-Lao, D. J. & García, N. 2011. Geographical Distribution of pleistocene cold-adapted Large mammal faunas in the Iberian Peninsula. Quaternary International, 233: 159-170.
- Ancochea, E. & Huertas, M. J. 2020. Los volcanes de las islas Columbretes (Mediterráneo occidental) I: el volcán de Columbrete Grande y el volcán de Navarrete. Geogaceta, 67: 51-54.
- Ancochea, E. & Huertas, M. J. 2021. Age of the volcanoes of the Columbretes Islands (Western Mediterranean). Journal of Iberian Geology, 47: 225-223.
- Andersen, K. K., Azuma, N., Barnola, J. M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Flückiger, J., Fritzsche, D., Fujii, Y., Goto-Azuma, K., Grønvold, K., Gundestrup, N. S., Hansson, M., Huber, C., Hvidberg, C. S., Johnsen, S. J., Jonsell, U., Jouzel, J., Kipfstuhl, S., Landais, A., Leuenberger, M., Lorrain, R., Masson-Delmotte, V., Miller, H., Motoyama, H., Narita, H., Popp, T., Rasmussen, S. O., Raynaud, D., Rothlisberger, R., Ruth, U., Samyn, D., Schwander, J., Shoji, H., Siggard-Andersen, M. L., Steffensen, J.P., Stocker, T., Sveinbjörnsdóttir, A. E., Svensson, A., Takata, M., Tison, J. L., Thorsteinsson, T., Watanabe, O., Wilhelms, F. & White, J. W. C. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last

- interglacial period. *Nature*, 431: 147-151. <https://doi.org/10.1038/nature02805>.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles in: Gans, G. & Pough, F. H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol.13. Academic Press, Nueva York: 273-320.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, Londres.
- Andrews, P. 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 241: 572-589.
- Antúnez, A., Real, R. & Vargas, J. M. 1988. Análisis biogeográfico de los anfibios de la vertiente sur de la cordillera Bética. *Miscel·lània Zoològica*, 12: 261-272.
- Aparicio, A. & García, R. 1995. El volcanismo de las Islas Columbretes (Mediterráneo Occidental). *Quimismo y mineralogía. Boletín Geológico y Minero* 106: 468-488.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R. G. 2006. Climate Warming and the Decline of Amphibians and Reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712-1728.
- Araújo, M. B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J. A. F., Haywood, A. M., Valdes, P. J. & Rahbek, C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31: 8-15.
- Arnold, E. N. 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology*, 1: 739-782.
- Atkinson, T. C., Briffa, K. R., Coope, G. R., Joachim, M.J. & Perry, D. W. 1986. Climatic calibration of coleopteran data. En: Bergland, B. E. (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley and Sons, Chichester: 851-858.
- Atkinson, T. C., Briffa, K. R. & Coope, G. R. 1987. Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed from beetle remains. *Nature*, 325: 587-592.
- Aubret, F. & Mangin, A. 2014. The snake hiss: potential acoustic mimicry in a viper–colubrid complex. *Biological Journal of the Linnean Society*. 113: 1107-1114.
- Auffenberg, W. 1967. *The Fossil Snakes of Florida*. *Tulane Studies in Zoology*, 10: 131-216.
- Augé, M. L. 2005. *Évolution Des Lézards Du Paléogène En Europe*. Paris: Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 192.
- Augé, M. 2012. Amphisbaenians from the European Eocene: a biogeographical review. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92: 425-443.
- Aura, J. E., Villaverde, A., González Morales, M., González Sainz, C., Zilhão, J. & Straus, L. G. 1998. The Pleistocene-Holocene Transition in the Iberian Peninsula: Continuity and Change in Human Adaptation. *Quaternary International*, 49: 87-103.
- Ayllón, E., Bustamante, P., Cabrera, F., Flox, A. J., Galindo, A. J., Gosálvez, R. U., Hernández, J. M., Morales, M., Torralvo, C. & Zamora, F. 2003. Atlas Provisional de Distribución de Los Anfibios y Reptiles de La Provincia de Ciudad Real (Castilla-La Mancha, España). *Zoologica Baetica*, 13/14: 155–203.
- Badal García, E. 1997. El Paisatge Vegetal de La Marina, a Partir Dels Carbons Prehistòrics. *Aguaits*, 13-14: 23-37.
- Badal García, E. & Carrión, Y. 2001. Del Glaciar Al Interglaciar: Los Paisajes Vegetales a Partir de Los Restos Carbonizados Hallados En Las Cuevas de Alicante. En: Villaverde, V. (Ed.) *De Neandertales a Cromañones. El Inicio Del Poblamiento Humano En Las Tierras Valencianas*. Universitat de València, Valencia: 21-40.
- Baeckens, S., & Van Damme, R. 2020. The island syndrome. *Current Biology*, 30: 338-339.
- Bailon, S. 1986. Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva Hora (Darro, Granada). *Antropología y Paleoecología humana*, 4: 131-155.
- Bailon, S. 1991. Amphibiens et Reptiles Du Pliocene et de Du Quaternaire de France et D'Espagne: Mise

En Place et Evolution Des Faunes. Université Paris VII, Francia. Tesis doctoral inédita.

Bailon, S. 1999. No 1 Différenciation Ostéologique Des Anoures (Amphibia, Anura) de France. En: Desse, J. & Desse-Berset, N. (Eds.), Fiches d'ostéologie Animale Pour l'archéologie. Série C: Varia. Antibes: Centre de Recherches Archéologiques – CNRS, Antibes: 3-41.

Bailon, S. 2001. Revisión de la asignación a *Testudo* cf. *graeca* del yacimiento del Pleistoceno Superior de Cueva Horá (Darro, España). Revista Española de Herpetología, 15: 61-65.

Bailón, S. 2004. Fossil Records of Lacertidae in Mediterranean Islands: The State of the Art. En: Pérez-Mellado, V., Riera, N. & Perera, A. (Eds.), The Biology of Lacertid Lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives. Institut Menorquí d'Estudis. Recerca, 8, Mahón: 37-62.

Bailon, S. 2011. La Taphonomie Des Amphibiens et des Reptiles Squamates: Etat de la question. En: Laroulandie, M. & Denys, C. (Eds.), Taphonomie des petits vertébratés: référentiels et transferts Aux fossiles. British Archaeological Reports, International Series 2269, Oxford: 33-41.

Bailon, S. 2021. Reptiles de los niveles Epipaleolítico, Mesolítico y Neolítico de Cova Fosca (Ares del Maestrat, Castellón, España). Archaeofauna, 30: 23-30. <https://doi.org/10.15366/archaeofauna2021.30.002>.

Bailon, S. & Rage, J.-C. 1999. Amphibiens et reptiles du Quaternaire. Relations avec l'homme. Mémoires du Société géologique de France, 160: 95-100.

Bailon, S. & Blain, H.-A. 2007. Faunes de Reptiles et Changements Climatiques En Europe Occidentale Autour de La Limite Plio-Pléistocène. Quaternaire, 18: 55-63.

Bailon, S., García-Porta, J. & Quintana-Cardona, J. 2002. Première découverte de Viperidae (Reptilia, Serpentes) dans les îles Baléares (Espagne): des vipères du Néogène de Minorque. Description d'une nouvelle espèce du Pliocène. Comptes Rendus Palevol, 1: 227-234.

Balsera Moraño, R. 1997. El poblado ibérico de Puig Castellar dentro del marco territorial layetano. Ágora, 2: 29-39.

Barahona, F. 1996. Osteología Craneal de Lacértidos de La Península Ibérica e Islas Canarias: Análisis Sistemático Filogenético. Universidad Autónoma de Madrid, España. Tesis doctoral inédita.

Barahona, F. & Barbadillo, L. J. 1997. Identification of Some Iberian Lacertids Using Skull Characters. Revista Española de Herpetología, 11: 47-62.

Barbadillo, L. J. 1989. Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de Los Yacimientos Plio-Pleistocénicos de La Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos Neogeno/Quaternario, 11: 151-165.

Barbadillo, L. J. 2002a. *Pelodytes ibericus*. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de Los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetologica Española (2a impresión), Madrid: 97-99.

Barbadillo, L. J. 2002b. *Pelodytes punctatus*. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de Los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetologica Española (2a impresión), Madrid: 100-102.

Barbadillo, L. J. & Sanz, J. L. 1983. Análisis osteométrico de las regiones sacra y presacra de la columna vertebral en los lagartos ibéricos *Lacerta viridis* LAURENTI, *Lacerta lepida* DAUDIN y *Lacerta schreiberi* BEDRIAGA. Amphibia-Reptilia, 4: 215-239.

Barbadillo, L. J., García-París, M. & Sanchiz, B. 1997. Orígenes y Relaciones Evolutivas de La Herpetofauna Ibérica. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.), Distribución y Biogeografía de Los Anfibios y Reptiles En España y Portugal. Universidad de Granada, Granada: 47-100.

Barberá, J. C., Ayllón, E., Trillo, S. & Astudillo, G. 1999. Atlas Provisional de Distribución de Los Anfibios y Reptiles de La Provincia de Cuenca (Castilla-La Mancha, España). Zoologica Baetica, 10: 123-148.

- Barbanera, F., Zuffi, M. A. L., Guerrini, M., Gentili, A., Tofanelli, S., Fasola, M. & Dini, F. 2009. Molecular phylogeography of the asp viper *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) in Italy: Evidence for introgressive hybridization and mitochondrial DNA capture. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 103-114.
- Barbosa, A. M., Real, R., Muñoz, A. R. & Brown, J. A. 2013. New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. *Diversity & Distributions*, 19: 1333-1338.
- Barciela, V. & Molina, F. J. 2005. L'Alt de la Capella (Benifallim, Alicante). Nuevos datos sobre el poblamiento musteriense al aire libre en la cuenca del Río Serpis. *Recerques Del Museu d'Alcoi*, 14: 7-26.
- Bard, E., Hemlin, B. & Fairbanks, R. G. 1990. U/Th ages obtained by mass spectrometry in corals from Barbados. Sea level during the past 130,000 years. *Nature*, 346: 456-458.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., González, P., Head, J., Polly, P. D., Lawing, A. M., Eronen, J. T., Ackerly, D. D., Alex, K., Biber, E., Blois, J., Brashares, J., Ceballos, G., Davis, E., Dietl, G. P., Dirzo, R., Doremus, H., Fortelius, M., Greene, H. W., Hellmann, J., Hickler, T., Jackson, S. T., Kemp, M., Koch, P. L., Kremen, C., Lindsey, E. L., Looy, C., Marshall, C. R., Mendenhall, C., Mulch, A., Mychajliw, A. M., Nowak, C., Ramakrishnan, U., Schnitzler, J., Das Shrestha, K., Solari, K., Stegner, L., Stegner, M. A., Stenseth, N. C., Wake, M. H. & Zhang, Z. 2017. Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science*, 355: eaah4787.
- Barroso Ruiz, C. & Bailon, S. 2003. Los anfibios y los reptiles del Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya (Málaga, España). En: Barroso Ruiz, C. (Ed.), *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Dirección General de Bienes Culturales, Servicio de Investigación y Difusión del Patrimonio Histórico, Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, Sevilla: 267-278.
- Barroso Ruiz, C., Desclaux, E., Bailon, S., El Guennouni, K. & Abbassi, M., 2003. La fauna de pequeños mamíferos de la Cueva del Boquete de Zafarraya. En: Barroso Ruiz, C. (Ed.), *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Dirección General de Bienes Culturales, Servicio de Investigación y Difusión del Patrimonio Histórico, Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, Sevilla: 223-250.
- Bartoli, G., Sarnthein, M., Weinelt, M., Erlenkeuser, H., Garbe-Schönberg, D. Y. & Lea, D. 2005. Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciations. *Earth and Planetary Science Letters*, 237: 33-44.
- Bas López, S. 1984. Biogeografía de Los Anfibios y Reptiles de Galicia, Un Ensayo de Síntesis. *Amphibia-Reptilia*, 5: 289-310.
- Bas López, S. 1986. Los anfibios y reptiles de Ancares (Lugo, N. O. España). *Munibe*, 38: 89-98.
- Bastir, M., Böhme, M. & Sanchiz, B. 2014. Middle Miocene Remains of *Alytes* (Anura, Alytidae) as an Example of the Unrecognized Value of Fossil Fragments for Evolutionary Morphology Studies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34: 69-79.
- Bea, A. 1981. Herpetofauna de Guipúzcoa: Estudio Faunístico y Relaciones con la Climatología. *Munibe*, 33:115-154.
- Bea, A. 1985. Atlas de Los Anfibios y Reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. En: Álvarez, J., Bea, A., Faus, J. M., Castián, E. & Mendiola, I. (Eds.) *Atlas de Los Vertebrados Continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Departamento de Política Territorial y Transportes. Viceconsejería del Medio Ambiente, Bilbao: 7-99.
- Bea, A. & Braña, F. 1988. Nota sobre la alimentación de "*Vipera latastei*" Boscá, 1878 (Reptilia, Viperidae). *Munibe*, 40: 121-124.
- Begum, F., Bajracharya, R. M., Sharma, S. & Sitaula, B. K. 2010. Influence of slope aspect on soil physico-chemical and biological properties in the mid hills of central Nepal. *International Journal of Sustainable Development & World Ecology*, 17: 438-443.
- Belliure, J. 2015. Lagartija colirroja – *Acanthodactylus erythrurus*. En: Salvador, A. & Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los*

- Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/acaery.html>. Última consulta: XI/2021.
- Berger, A. 1977. Long-term variations of the earth's orbital elements. *Celestial Mechanics*, 15: 53-74.
- Berger, A. & Loutre, M. F. 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quaternary Science Reviews*, 10: 297-317.
- Bernis, F. 1968. La culebra de las islas Columbretes: *Vipera latastei*. *Boletín la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección biológica*, 66: 115-133.
- Bertolero, A. 2015. Tortuga mediterránea – *Testudo hermanni*. En: Salvador, A., Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/tesher.html>. Última consulta: XI/2021.
- Bertolero, A., Oro, D. & Besnard, A. 2010. Assessing the efficacy of reintroduction programmes by modelling adult survival: the example of Hermann's tortoise. *Animal Conservation*, 10: 360-368.
- Bertolero, A., Budó, J. & Torres, N. 2020. Característiques Poblacionals de La Tortuga Mediterrània *Testudo Hermannii Hermannii* Gmelin a La Serra de l'Albera (Reptilia: Testudinidae). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 84: 131-136.
- Birks, H., John, B., Heiri, O., Seppä, H. & Bjune, A. E. 2010. Strengths and Weaknesses of Quantitative Climate Reconstructions Based on Late-Quaternary. *The Open Ecology Journal*, 3: 68-110.
- Bisbal-Chinesta, J. F., & Blain, H.-A. 2018. Long-Term Changes in Composition and Distribution Patterns in the Iberian Herpetofaunal Communities since the Latest Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 184: 143-166.
- Bisbal-Chinesta, J. F., Bañuls-Cardona, S., Fernández-García, M., Cáceres, I., Blain, H.-A. & Vergès, J. M. 2020a. Elucidating Anuran Accumulations: Massive Taphocenosis of Tree Frog *Hyla* from the Chalcolithic of El Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 30: 102277.
- Bisbal-Chinesta, J. F., Tamar, K., Gálvez, Á., Albero, L., Vicent-Castelló, P., Martín-Burgos, L., Alonso, M., Sánchez, R., Ortega, C., Gómez, A., Candel, D., Cervera, M., Carranza, S. & Blain, H.-A. 2020b. Trade and Stowaways: Molecular Evidence for Human-Mediated Translocation of Eastern Skinks into the Western Mediterranean. *Amphibia-Reptilia*, 41: 49-62.
- Blain, H.-A. 2009. Contribution de La Paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à La Connaissance de l'évolution du Climat et Du Paysage Du Pliocène Supérieur Au Pléistocène Moyen d'Espagne. *Treballs Del Museu de Geologia de Barcelona*, 16: 39-170.
- Blain, H.-A. & Bailon, S. 2006. Catalogue of Spanish Plio-Pleistocene amphibians and squamate reptiles from the Museu de Geologia de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 14: 61-80.
- Blain, H.-A. & Bailon, S. 2019. Extirpation of *Ophisaurus* (Anguimorpha, Anguidae) in Western Europe Coincided with the Disappearance of Subtropical Ecosystems at the Early-Middle Pleistocene Transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 520: 96-113.
- Blain, H.-A., Bailon, S. & Agustí, J. 2007. Anurans and Squamates Reptiles from the Latest Early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellón, East of Spain). *Systematic, Climatic and Environmental Considerations*. *Geodiversitas*, 29: 269-295.
- 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., López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Vaquero, M. & Alonso, S. 2009. Première mise en évidence fossile du chioglosse portugais *Chioglossa lusitanica* (Amphibia, Caudata)

et son implication pour l'histoire biogéographique de l'espèce. *Comptes Rendus Palevol*, 8: 693-703.

Blain, H.-A., Gibert, L. & Ferrandez-Cañadell, C., 2010. First report of a green toad (*Bufo viridis* sensu lato) in the Early Pleistocene of Spain: Palaeobiogeographical and palaeoecological implications. *Comptes Rendus Palevol*, 9: 487-497.

Blain, H.-A., López-garcía, J. M. & Cuenca-bescós, G. 2011a. 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. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.08.003>.

Blain, H.-A., Bailon, S., Agustí, J., Martínez-Navarro, B. & Toro, I. 2011b. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Proxies to the Early Pleistocene Hominids of Barranco León D and Fuente Nueva 3 (Granada, Spain) by Means of Their Amphibian and Reptile Assemblages. *Quaternary International*, 243: 44-53.

Blain, H.-A., Bailon, S., Agustí, J., Piñero-García, P., Lozano-Fernández, I., Sevilla, P., López-García, J. M., Romero, G. & Mancheño, M. Á. 2013. Youngest Agamid Lizards from Western Europe (Sierra de Quibas, Spain, Late Early Pleistocene). *Acta Palaeontologica Polonica*, 59: 873-879.

Blain, H.-A., Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. & Pérez-González, A. 2014. MIS 5/4 Transition in a Mountain Environment: Herpetofaunal Assemblages from Cueva Del Camino, Central Spain. *Boreas*, 43: 107-120.

Blain, H.-A., Lozano-Fernández, I., Agustí, J., Bailon, S., Menéndez Granda, L., Espígares Ortiz, M. P., Ros-Montoya, S., Jiménez Arenas, J. M., Toro-Moyano, I., Martínez-Navarro, B. & Sala, R. 2016a. Refining upon the Climatic Background of the Early Pleistocene Hominid Settlement in Western Europe: Barranco León and Fuente Nueva-3 (Guadix-Baza Basin, SE Spain). *Quaternary Science Reviews*, 144: 132-144.

Blain, H.-A., Bailon, S. & Agustí, J. 2016b. The Geographical and Chronological Pattern of Herpetofaunal Pleistocene Extinctions on the Iberian Peninsula. *Comptes Rendus Palevol*, 15: 731-744.

Blain, H.-A., Cruz Silva, J. A., Jiménez Arenas, J. M., Margari, V. & Roucoux, K. 2018. Towards a Middle Pleistocene Terrestrial Climate Reconstruction Based on Herpetofaunal Assemblages from the Iberian Peninsula: State of the Art and Perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 191: 167-188.

Blain, H.-A., Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F. J., Bisbal-Chinesta, J. F. & Delfino, M. 2019. Latest Villafranchian Climate and Landscape Reconstructions at Pirro Nord (Southern Italy). *Geology*, 47: 829-832.

Blondel, J. & Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Nueva York.

Boback, S. M. 2003. Body Size Evolution in Snakes: Evidence from Island Populations. *Copeia* 1: 81-94.

Böhme, M. 2003. The Miocene Climatic Optimum : Evidence from Ectothermic Vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 389-401.

Böhme, M. & Ilg, A. 2003. FosFARbase. Disponible en: <http://www.wahre-staerke.com/>. Última consulta: XII/2021.

Boira, H. & Carretero, J. L. 1991. Flora vascular de las islas Columbretes En: Alonso Matilla, L. A., Carretero, J. L. & García Carrascosa, A. M. (Eds.), *Islas Columbretes: contribución al estudio de su medio natural*. Conselleria d'Administració Pública, Agència de Medi Ambient, Valencia: 109-153.

Bolet, A. 2014. *The Evolutionary History of Lizards on the Iberian Peninsula*. Universitat Autònoma de Barcelona, España. Tesis doctoral inédita.

Bolet, A. 2017. First Early Eocene Lizards from Spain and a Study of the Compositional Changes between Late Mesozoic and Early Cenozoic Iberian Lizard Assemblages. *Palaeontologia Electronica*, 20: 1-22.

Bolet, A. & Evans, S. E. 2013. Lizards and Amphisbaenians (Reptilia, Squamata) from the Late Eocene of Sossís (Catalonia, Spain). *Palaeontologia Electronica*, 16: 1-23.

- Bolet, A., Delfino, M., Fortuny, J., Almécija, S., Robles, J. M. & Alba, D. M. 2014. An Amphisbaenian Skull from the European Miocene and the Evolution of Mediterranean Worm Lizards. *PLoS ONE*, 9.
- Bollongino, R. & Vigne, J. D. 2008. Temperature monitoring in archaeological animal bone samples in the Near East arid area, before, during and after excavation. *Journal of Archaeological Science*, 35: 873-881.
- Bona, F. 2020. Earliest evidence of *Mus musculus* ssp. in Western Europe during the Late Neolithic (Tosina, Mantova, Northern Italy): new insights on the house mice migratory waves. *Hystrix*, 31: 111-116.
- Bond, G. & Lotti, R. 1995. Iceberg discharges into the North Atlantic on millennial time scales during the last deglaciation. *Science*, 267: 1005-1010.
- Boscá, E. 1884. La ovoviviparidad observada en el *Gongylus bedriagai*. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 13: 92-95.
- Bosch, J. 2002. *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768). Sapo partero común. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 82-84.
- Bover, P., Rofes, J., Bailón, S., Agustí, J., Cuenca-Bescós, G., Torres, E. & Alcover, J. A. 2014. Late Miocene/Early Pliocene vertebrate fauna from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean): an update. *Integrative Zoology*, 9: 183-196.
- Bradley, R. S. 1999. *Paleoclimatology. Reconstructing Climates of the Quaternary*. International Geophysics Series, 64. Academic Press, Burlington.
- Bradtmöller, M., Pastoors, A., Weninger, B. & Weniger, G.-C. 2012. The Repeated Replacement Model—Rapid Climate Change and Population Dynamics in Late Pleistocene Europe. *Quaternary International*, 247: 38-49.
- Brennan, R. & Quade, J. 1997. Reliable Late-Pleistocene Stratigraphic Ages and Shorter Groundwater Travel Times from 14C in Fossil Snails from the Southern Great Basin. *Quaternary Research*, 47: 329-336.
- Brito, J. C. 2003. Seasonal variation in movements, home range, and habitat use by male *Vipera latastei* in northern Portugal. *Journal of Herpetology*, 37: 155-160.
- Brito, J. C. 2008. *Vipera latastei* Boscá, 1878. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A. & Paulo, O.S. (Eds.), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa: 182-183.
- Brito, J. C. 2017. *Víbora hocicuda - Vipera latastei*. En: Salvador, A. & Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/viplat.html>. Última consulta: IX/2020.
- Brito, J. C. & Crespo, E. G. 2002. Distributional analysis of two vipers (*Vipera latastei* and *V. seoanei*) in a potential area of sympatry in the Northwestern Iberian Peninsula. En: Schuett, G. W., Hoggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing Eagle Mountain, Utah: 419-444.
- Brito, J. C., Rebelo, A. & Crespo, E. G. 2001. Viper killings for superstitious reasons in Portugal. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 12: 101-104.
- Bru, F. 1913. *Notas de caza*. Imprenta de José Guix, Valencia.
- Bruno, S. 1985. *Le Vipere d'Italia e d'Europa*. Edagricole, Bologna.
- Burjachs, F. & Riera Mora, S. 1996. Canvis Vegetals i Climàtics Durant El Neolític a La Façana Mediterrànea Ibèrica. *Rubricatum: Revista del Museu de Gavà*, 1: 21-27.
- Burjachs, F., Giral, S., Riera Mora, S., Roca, J. R. & Julià, R. 1996. Evolución paleoclimática durante el último ciclo glaciar en la vertiente mediterránea de la Península Ibérica. *Notes de Geografia Física*, 25: 21-39.

- Burjachs, F., López-García, J. M., Allué, E., Blain, H.-A., Rivals, F., Bennàsar, M. & Expósito, I. 2012. Palaeoecology of Neanderthals during Dansgaard-Oeschger Cycles in Northeastern Iberia (Abric Romani): From Regional to Global Scale. *Quaternary International*, 247: 26-37.
- Busack, S. D. & Jaksić, F. M. 1982. Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity: an analysis at regional and local levels. *Journal of Biogeography*, 9: 289-302.
- Buxó, R. 1997. *Arqueología de las plantas*. Editorial Crítica, Barcelona.
- Cabana, M. 2007. Nuevas Citas de *Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880) en Galicia y referencia de su sintopía con *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797). *Boletín de La Asociación Herpetológica Española*, 18: 67-68.
- Cacho, I., Grimalt, J. O., Pelejero, C., Canals, M., Sierro, F. J., Flores, J. A. & Shackleton, N. 1999. Dansgaard-Oeschger and Heinrich Event Imprints in Alboran Sea Paleotemperatures. *Paleoceanography*, 14: 698-705.
- Capula, M. & Luiselli, L. 1994. Resource partitioning in a Mediterranean lizard community. *Italian Journal of Zoology*, 61: 173-177.
- Caputo, V. 2004. The Cranial Osteology and Dentition in the Scincid Lizards of the Genus *Chalcides* (Reptilia, Scincidae). *Italian Journal of Zoology*, 71: 35-45.
- Caputo, V., Lanza, B. & Palmieri, R. 1995. Body Elongation and Limb Reduction in the Genus *Chalcides* Laurenti 1768 (Squamata Scincidae): A Comparative Study. *Tropical Zoology*, 8: 95-152.
- Carranza, S., Arnold, E. N., Geniez, P., Roca, J. & Mateo, J. A. 2008. Radiation, Multiple Dispersal and Parallelism in the Skinks, *Chalcides* and *Sphenops* (Squamata: Scincidae), with Comments on *Scincus* and *Scincopus* and the Age of the Sahara Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1071-1094.
- Carretero, M. Á. 2004. From set menu to a la carte. Linking issues in trophic ecology of Mediterranean lacertids. *Italian Journal of Zoology*, 71: 121-133.
- Carretero, M. A. & Salvador, A. 2017. Lagarto bético - *Timon nevadensis*. En: Salvador, A., Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/timnev.html>.
Última consulta: VIII/2020.
- Carretero, M. Á., Bosch, M. & Pedrocchi, V. 1993. Nuevos datos herpetológicos de la Meda Gran (islas Medes, Girona). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 4: 9-11.
- Carretero, M. Á., Lo Cascio, P., Corti, C. & Pasta, S. 2010. Sharing resources in a tiny Mediterranean island? Comparative diets of *Chalcides ocellatus* and *Podarcis filfolensis* in Lampione. *Bonn Zoological Bulletin*, 57: 111-118.
- Carrión, J. S. 2012. Paleoflora y Paleovegetación de La Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno-Cuaternario. Ministerio Economía y competitividad, Universidad de Murcia y Fundación Séneca, Murcia.
- Castellanos-Frías, E., García, N. & Virgós, E. 2018. Assessment of the Effect of Climate Changes in the Late Pleistocene and Holocene on Niche Conservatism of an Arvicolid Specialist. *Scientific Reports*, 8: 9780.
- Castilla, A. M. 2000. Among-islet variation in color, morphological and scalation characters in *Podarcis atrata* from the Columbretes Archipelago, Mediterranean Sea. *Journal of Herpetology*, 34: 142-146.
- Castilla, A. M. & Bauwens, D. 1991. Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia*, 85: 366-374.
- Castilla, A. M. & Labra, A. 1998. Predation and spatial distribution of the lizard *Podarcis hispanica atrata*: an experimental approach. *Acta Oecologica*, 19: 107-114.
- Castilla, A. M. & Van Damme, R. 1996. Cannibalistic propensities in the lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Copeia*, 4: 991-994.

- Castilla, A. M. & Bauwens, D. 2000. Reproductive Characteristics of the Lacertid Lizard *Podarcis atrata*. *Copeia*, 3: 748-756.
- Castilla, A. M., Jiménez, J. & Lacomba, I. 1991. Los reptiles de Columbretes. En: Alonso Matilla, L. A., Carretero, J. L. & García Carrascosa, A. M. (Eds.), *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural*. Generalitat Valenciana, Valencia: 181-194.
- Castilla, A. M., Fernández-Pedrosa, V., Harris, D. J., González, A., Latorre, A. & Moya, A. 1998a. Mitochondrial DNA Divergence Suggests that *Podarcis hispanica atrata* (Squamata: Lacertidae) from the Columbretes Islands Merits Specific Distinction. *Copeia*, 4: 1037-1040.
- Castilla, A. M., Fernández-Pedrosa, V., Backeljau, T., González, A., Latorre, A. & Moya, A. 1998b. Mitochondrial DNA variability and conservation of an endangered lizard from the Columbretes islands. *Molecular Ecology*, 7: 1047-1051.
- Castilla, A. M., Herrel, A. & Gosá, A. 2008. Mainland versus island differences in behaviour of *Podarcis* lizards confronted with dangerous prey: the scorpion *Buthus occitanus*. *Journal of Natural History*, 42: 2331-2342.
- Castilla, A. M., Herrel, A. & Gosá, A. 2009. Marine prey in the diet of *Podarcis atrata* from the Columbretes Islands. *Munibe*, 57:187-190.
- Castillo, Carolina, E Martín-González, and Juan J Coello. 2001. Small Vertebrate Taphonomy of La Cueva Del Llano, a Volcanic Cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). *Palaeoecological Implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166: 277-291.
- Ceríaco, L. M. P. & Bauer, A. M. 2018. An Integrative Approach to the Nomenclature and Taxonomic Status of the Genus *Blanus* Wagler, 1830 (Squamata : Blanidae) from the Iberian Peninsula. *Journal of Natural History*, 52: 849–880.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C. & Levin, S A. 2002. Comparing Classical Community Models: Theoretical Consequences for Patterns of Diversity. *The American Naturalist*, 159: 1-23.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58: 211-237.
- Civantos, E., Arribas, R. & Martín, J. 2020. Niche occupancy of two (congeneric) skinks in an islands environment. *Amphibia Reptilia*, 41: 337-347.
- Clague, J. 2006. Open letter by INQUA Executive Committee. *Quaternary Perspective*, 16: 158-159.
- Clark, P. U., McCabe, A. M., Mix, A. C. & Weaver, A. J. 2004. Rapid rise of sea level 19,000 years ago and its global implications. *Science*, 21: 1141-1144.
- Clark, P. U., Archen, D., Pollard, D., Blum, J. D., Rial, J. A., Brovkin, V., Mix, A. C., Pisisas, N. G. & Roy, M. 2006. The mid-Pleistocene transition: characteristic mechanisms and implications for long-term changes in atmospheric pCO₂. *Quaternary Science Reviews*, 25: 3150-3184.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. & McCabe, A. M. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 325: 710-714.
- Cochard, D. 2004. Mise En Évidence d'une Accumulation de Batraciens Par Mortalité Catastrophique En Masse. En: Brugal, J.-P. & Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire Aux Ressources Utilitaires*. Éditions APDCA, Antibes: 471-474.
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P. & Saldaña, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78.
- Colodro, I., Atiénzar, F., Sancho, V., Santos, J. L. & Carretero, M. Á. 2020. Nueva Población Peninsular de Lagartija de Las Pitiusas, *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883). *Boletín de La Asociación Herpetología Española*, 31: 155-160.
- Company, J. & Szentesi, Z. 2012. Amphibians from the Late Cretaceous Sierra Perenchiza Formation of the Chera Basin, Valencia Province, Spain. *Cretaceous Research*, 37: 240-245.

- Connolly, R., Jambriña-Enrriquez, M., Herrera-Herrera, A. V., Vidal-Matutano, P., Fagoaga, A., Marquina-Blasco, R., Marin-Monfort, M. D., Ruiz-Sánchez, F. J., Laplana, C., Bailon, S., Pérez, L., Leierer, L., Hernández, C. M., Galván, B. & Mallol, C. 2019. A Multiproxy Record of Palaeoenvironmental Conditions at the Middle Palaeolithic Site of Abric Del Pastor (Eastern Iberia). *Quaternary Science Reviews*, 225: 106023.
- Coope, G. R. 1994. The response of insect faunas to glacial interglacial climatic fluctuations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 344: 19-26.
- Coope, G. R., Lemdahl, G., Lowe, J. J. & Walkling, A. 1998. Temperature gradients in northern Europe during the last glacial-Holocene transition (14-9 14C kyr BP) interpreted from coleopteran assemblages. *Journal of Quaternary Sciences*, 13: 419-433.
- Corti, C., Masseti, M., Delfino, M. & Pérez-Mellado, V. 1999. Man and herpetofauna of the mediterranean islands. *Revista Española de Herpetología*, 13: 83-100.
- Costa, M., Morla, C. & Sainz, H. 2005. Los bosques ibéricos: Una interpretación geobotánica. Planeta, Barcelona.
- Craig, H. 1961. Isotopic variations in meteoric waters: *Science*, 133: 1702-1703.
- Crespo, E. G. 1971. Anfíbios de Portugal Continental Das Coleções de Museu Bocage. *Arquivos Do Museu Bocage*, 3: 203-304.
- Crespo, E. G. 1975. Aditamento aos Catálogos dos Répteis e Anfíbios de Portugal Continental das Coleções do Museu Bocage. *Arquivos do Museu Bocage*, 5: 479-498.
- Crespo, V. D., Furió, M., Ruiz-Sánchez, F.J. & Montoya, P. 2017. A new species of *Plesiodimylus* (Dimylidae, Eulipotyphla, Mammalia) from the Early Miocene of Spain. *Historical Biology*, 30: 360-371.
- Cronin, T. M. 2012. Rapid sea-level rise. *Quaternary Science Reviews*, 56: 11-30.
- Cruz, J. A., Arroyo-Cabrales, J. & Reynoso, V. H., 2016. Reconstructing the paleoenvironment of Loftún Cave, Yucatan, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33: 342-354.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J. & García-Pimienta, J. 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. The Geological Society of London, Londres: 277-286.
- Dahl-Jensen, D., Albert, M. R., Aldahan, A., Azuma, N., Balslev-Clausen, D., Baumgartner, M., Berggren, A.-M., Bigler, M., Binder, T., Blunier, T., Bourgeois, J. C., Brook, E. J., Buchardt, S. L., Buizert, C., Capron, E., Chappellaz, J., Chung, J., Clausen, H. B., Cvijanovic, I., Davies, S. M., Ditlevsen, P., Eicher, O., Fischer, H., Fisher, D. A., Fleet, L. G., Gfeller, G., Gkinis, V., Gogineni, S., Goto-Azuma, K., Grinsted, A., Gudlaugsdottir, H., Guillevic, M., Hansen, S. B., Hansson, M., Hirabayashi, M., Hong, S., Hur, S. D., Huybrechts, P., Hvidberg, S. S., Iizuka, Y., Jenk, T., Johnsen, S. J., Jones, T. R., Jouzei, J., Karlsson, N. B., Kawamura, K., Keegan, K., Kettner, K., Kettner, E., Kipfstuhl, S., Kjaer, H. A., Koutnik, M., Kuramoto, T., Köhler, P., Laepple, T., Landais, A., Langen, P. L., Larsen, L. B., Leuenberger, D., Leuenberger, M., Leuschen, C., Li, J., Lipenkov, V., Martinerie, P., Maselli, O. J., Masson-Delmotte, V., Mcconell, J. R., Miller, H., Mini, O., Miyamoto, A., Montagnat-Rentier, M., Mulvaney, R., Muscheler, R., Orsi, A. J., Paden, J., Panton, C., Pattyn, F., Petit, J.-R., Pol, K., Popp, T., Possnert, G., Prié, F., Prokopiou, M., Quiquet, A., Rasmussen, S. O., Raynaud, D., Ren, J., Reutenauer, C., Ritz, C., Röckmann, T., Rosen, J. L., Rubino, M., Rybak, O., Samyn, D., Sapart, C. J., Schilt, A., Schmidt, A. M. Z., Schwander, J., Schüpbach, S., Seierstad, I., Severinghaus, J. P., Sheldon, S., Simonsen, S. B., Sjolte, J., Solgaard, A. M., Sowers, T., Sperlich, P., Steen-Larsen, H. C., Steffen, K., Steffensen, J. P., Steinhage, D., Stocker, T. F., Stowasser, C., Sturevik, A. S., Sturges, W. T., Sveinbjörnsdottir, A., Svensson, A., Tison, J.-L., Uetake, J., Vallelonga, P., van de Wal, R. S. W., van der Wel, G., Vaughn, B. H., Vinther, B., Waddington,

- E., Wegner, A., Weikusat, I., White, J. W. C., Wilhelms, F., Winstrup, M., Witrant, E., Wolff, W., Xiao, C. & Zheng, J. 2013. Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core. *Nature*, 493: 489-494. <https://doi.org/10.1038/nature11789>.
- Daly, C., Neilson, R. P. & Phillips, D. L. 1994. A Statistical-Topographic Model for Mapping Climatological Precipitation Over Mountain Terrain. *Journal of Applied Meteorology*, 33: 140-158.
- Dañobeitia, J. J., Arguedas, M., Gallart, J.; Banda, E. & Makris, J. 1992. Deep crustal configuration of the Valencia through and its Iberian and Balearic borders from extensive refraction and wide-angle reflection profiling. *Tectonophysics*, 203: 37-55
- 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. 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 Science Reviews*, 60: 26-48.
- Davis, B. A. S., Brewer, S., Stevenson, A. C. & Guiot, J. 2003. The Temperature of Europe during the Holocene Reconstructed from Pollen Data. *Quaternary Science Reviews*, 22: 1701-1716.
- Delagne, A. & Rendus, W. 2011. Shifts in Neandertal mobility, technology and subsistence strategies in western France. *Journal of Archaeological Sciences*, 38: 1771-1783.
- Delfino, M. 2002. Erpetofaune italiane del Neogene e del Quaternario. Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia, Italia. Tesis doctoral inédita.
- Delfino, M., Bailon, S. & Pitruzzella, G. 2011. The Late Pliocene amphibians and reptiles from "Capo Mannu D1 Local Fauna" (Mandriola, Sardinia, Italy). *Geodiversitas*, 33: 357-382.
- Delgado, G. 1993. Variación estacional de la dieta de *Tyto alba gracilirostris* (Hartet, 1905) en la isla de Aegreanza (Lanzarote, Islas Canarias) (Aves: Tytonidae). *Vieraea*, 22: 133-137.
- d'Errico, F. & Sánchez Goñi, M. F. 2003. Neanderthal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Review*, 22: 769-788.
- Desfilis, E., Font, E. & Gómez, A. 1993. An ethological study of feeding in the lizard, *Podarcis hispanica*. En: Valakos, E. D., Böhme, W., Pérez-Mellado, V. & Maragou, P. (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean region. A biological approach*. Hellenic Zoological Society, Athens: 183-198.
- Díaz-Rodríguez, J., Gehara, M., Márquez, R., Vences, M., Gonçalves, H., Sequeira, F., Martínez-Solano, Í. & Tejedo, M. 2017. Integration of Molecular, Bioacoustical and Morphological Data Reveals Two New Cryptic Species of *Pelodytes* (Anura, Pelodytidae) from the Iberian Peninsula. *Zootaxa*, 4243: 1-41.
- Domínguez, J., Lamosa, A., Pardavila, X., Martínez-Freiría, F., Regos, A., Gil, A. & Vidal, M. 2012. Atlas de Los Vertebrados Terrestres Reproductores En El Parque Natural Baixa Limia-Serra Do Xurés y ZEPVN-LIC Baixa Limia. Xunta de Galicia, A Coruña.
- Domínguez García, Á. C. D., Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Zumajo, N. P. & De Lugo Enrich, L. B. 2019. New data on the introduction and dispersal process of small mammals in southwestern Europe during the Holocene: Castillejo del Bonete site (southeastern Spain). *Quaternary Science Reviews*, 225: 106008.
- Dorta Pérez, R. J., Hernández Gómez, C. M., Molina Hernández, F. J. & Galván, B. 2010. La alteración térmica en los sílex de los valles alcoyanos (Alicante, España). Una aproximación desde la arqueología experimental en contextos del Paleolítico Medio: El Salt. *Recerques del Museu d'Alcoi*, 19: 33-64.
- Dubayah, R. C. 1994. Modeling a solar radiation topoclimatology for the Rio Grande River Basin. *Journal of Vegetation Sciences*, 5: 627-640. <https://doi.org/10.2307/3235879>.
- Dufresnes, C. & Alard, B. 2020. An odyssey out of Africa: an integrative review of past and present invasions by the Mediterranean tree frog (*Hyla meridionalis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 131: 274-290.

- Dufresnes, C. & Martínez-Solano, Í. 2020. Hybrid zone genomics supports candidate species in Iberian *Alytes obstetricans*. *Amphibia-Reptilia*, 41: 105-112.
- Duguay, R., Martínez Rica, J. P. & Saint-Girons, H. 1979. La répartition des vipères dans les Pyrénées et les régions voisines du nord de l'Espagne. *Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 115: 359-377.
- Dupré, M. 1992. Análisis Polínico. Universitat de València, Valencia. Inédito.
- Eastham, A., 1988. The season or the symbol: the evidence of swallows in the paleolithic of the Western Europe. *Archaeozoologia*, 2: 243-252.
- Elias, S. A. 1994. *Quaternary Insects and Their Environments*. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Elias, S. A. 1997. The mutual climatic range method of palaeoclimatic reconstruction based on insect fossils: new applications and interhemispheric comparisons. *Quaternary Sciences Review*, 16: 1217-1225.
- Elias, S. A. 2001. Mutual climatic range reconstructions of seasonal temperatures based on Late Pleistocene fossil beetle assemblages in Eastern Beringia. *Quaternary Sciences Review*, 20: 77-91.
- Elias, S. A., Andrews, J. T. & Anderson, K. H. 1999. Insights on the climatic constraints on the beetle fauna of coastal Alaska, USA, derived from the Mutual Climatic Range method of paleoclimate reconstruction. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 31: 94-98.
- Emiliani, C. 1955. Pleistocene temperatures. *Journal of Geology*, 63: 538-578.
- Erez, J. & Luz, B. 1983. Experimental paleotemperature equation for planktonic foraminifera. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 47: 1025-1031.
- Escoriza, D. 2017a. Sapillo moteado septentrional – *Pelodytes punctatus*. En: Sanz, J. J. & Martínez-Solano, I. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/anfibios/pelpun.html>. Última consulta: VIII/2020.
- Escoriza, D., 2017b. Sapillo moteado occidental – *Pelodytes atlanticus*. En: Sanz, J. J. & Martínez-Solano, I. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/anfibios/pelat.html>. Última consulta: VIII/2020.
- Escoriza, D. 2017c. Sapillo moteado mediterráneo – *Pelodytes hespericus*. In: Salvador, A. & Martínez-Solano, I. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/anfibios/pelhes.html>. Última consulta: VIII/2020.
- Español, F. 1958. Contribuciones al conocimiento de los artrópodos y moluscos terrestres de las islas Columbretes. *Miscelánea Zoológica*. 1: 3-37.
- Estes, R. 1983. *Enciclopedia of Paleoherpetology*. Part 10A. Sauria Terrestria, Amphisbaenia. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Nueva York.
- Etheridge, R. 1967. Lizard Caudal Vertebrae. *Copeia*, 4: 699-721.
- Evans, S., 2008. The skull of lizards and tuatara. En: Gans, C., Gaunt, A. S. & Adler, K. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 20, Morphology H: The skull of Lepidosauria. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, Nueva York: 1-347.
- 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.
- Evin, J., Marechal, J., Pachiaudi, C. & Puissegur, J. J. 1980. Conditions involved in dating terrestrial shells. *Radiocarbon*, 22: 545-555.
- Expósito, I. & Burjachs, F. 2007. Informe d'un test d'anàlisi palinològica de tres mostres de sediment procedents dels Columbrets (Castelló, País Valencià). Universitat de València. Inédito.

- Fagoaga, A. 2019. Estudio Paleambiental de La Región Central Del Mediterráneo Ibérico Durante El Pleistoceno a Partir de Las Faunas de Microvertebrados de Los Yacimientos de El Salt y Abric Del Pastor (Alcoi, Alicante). Universitat de València, España. Tesis doctoral inédita.
- Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F.J., Laplana, C., Blain, H.-A., Marquina, R., Marin-Monfort, M. D. Galván, B. 2018. Palaeoecological Implications of Neanderthal Occupation at Unit Xb of El Salt (Alcoi, Eastern Spain) during MIS 3 Using Small Mammals Proxy. *Quaternary International*, 481: 101–112.
- Fagoaga, A., Blain, H.-A., Marquina-Blasco, R., Laplana, C., Sillero, N., Hernández, C. M., Mallol, C., Galván, B. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2019a. Improving the Accuracy of Small Vertebrate-Based Palaeoclimatic Reconstructions Derived from the Mutual Ecogeographic Range. A Case Study Using Geographic Information Systems and UDA-ODA Discrimination Methodology. *Quaternary Science Reviews*, 223: 105969.
- Fagoaga, A., Laplana, C., Marquina-Blasco, R., Machado, J., Marin-Monfort, M. D., Crespo, V. D., Hernández, C. M., Mallol, C., Galván, B. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2019b. Palaeoecological Context for the Extinction of the Neanderthals: A Small Mammal Study of Stratigraphic Unit V of the El Salt Site, Alcoi, Eastern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 530: 163-175.
- Fagoaga, A., Marquina-Blasco, R., Gracia-Monferrer, D., Martínez-Ortí, A., Vidal-Matutano, P., Sánchez-López, L., Mallol, C., Hernández, C. M., Galván, B., Bailon, S., Ruiz-Sánchez, F. J. & Laplana, C. 2021. Small Vertebrates from a Holocene Gravelly Deposit at El Salt (Alcoi, Alicante). *Spanish Journal of Palaeontology*, 36: 1-25.
- Fairbanks, R. G. 1989. A 17,000 year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep ocean circulation. *Nature*, 342: 637-642.
- Faith, J.T. 2012. Conservation Implications of Fossil Roan Antelope (*Hippotragus equinus*) in Southern Africa's Cape Floristic Region. En: Louys, J. (Ed.), *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin: 239-251.
- Falcón Martín, J. M. 1982. Los Anfibios y Reptiles de Aragón. Librería General, Zaragoza.
- Felix, J. & Montori, A. 1986. Determinación de Las Especies de Anfibios Anuros Del Nordeste Ibérico Mediante El Hueso Ilion. *Miscelània Zoològica*, 10: 239-246.
- Feng, Y.-J., Blackburn, D. C., Liang, D., Hillis, D. M., Wake, D. B. & Cannatella, D. C. 2017. Phylogenomics Reveals Rapid, Simultaneous Diversification of Three Major Clades of Gondwanan Frogs at the Cretaceous–Paleogene Boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 5864-5870.
- Fernández-Cardenete, J R, Luzón-Ortega, J. M., Pérez-Contreras, J. & Tierno de Figueroa, J. M. 2000. Revisión de La Distribución y Conservación de Los Anfibios y Reptiles En La Provincia de Granada (España). *Zoologica Baetica*, 11: 77-104.
- Fernández-García, M. 2014. Paleoeología y Biocronología Mediante El Estudio de Los Roedores Del Pleistoceno Superior-Holoceno de La Cueva Del Toll (Moià, Cataluña, NE de La Península Ibérica). *Treballs Del Museu de Geologia de Barcelona*, 20: 73-97.
- Fernández-García, M., López-García, J. M., Bennàsar, M., Gabucio, M. J., Bargalló, A., Chacón, A. M., Saladié, P., Vallverdú, J., Vaquero, M. & Carbonell, E. 2018. Paleoenvironmental Context of Neanderthal Occupations in Northeastern Iberia: The Small-Mammal Assemblage from Abric Romani (Capellades, Barcelona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 506: 154-167.
- Fernández-García, M., López-García, J. M., Royer, A., Lécuyer, C., Allué, E., Burjachs, F., Chacón, A. M., Saladié, P., Vallverdú, J. & Carbonell, E. 2020. Combined Palaeoecological Methods Using Small-Mammal Assemblages to Decipher Environmental Context of a Long-Term Neanderthal Settlement in Northeastern Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 228: 106072.
- Fernández Izquierdo, A. 1995. Enterramiento Humano Hallado En l'illa Gran (Islas Columbretes, Castellón de La La Plana). *Quaderns de Prehistòria i Arqueologia de Castelló*, 16:301-305.

- Fernández Izquierdo, A. 2013. Las Islas Columbretes En Las Rutas Marítimas Romanas. Millars, 36: 149-167.
- Ferrer, J., Fontelles, F., Sort, F., Guixé, D. & Vidal-Coll, Y. 2018. Confirmació de la presència de l'escurçó ibèric *Vipera latastei* al Solsonès i al sud est de l'Alt Urgell i descripció d'una nova zona de simpatria amb escurçó pirinenc *Vipera aspis*. Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia, 25: 88-101.
- Ferrón, H. G., Manzanares, E., Crespo-Roures, V. D., Ruiz-Sánchez, F. J. & Marquina, R. 2015. Denticulos dérmicos fósiles de raya (Rajiformes, Batoidei) del Cuaternario de las islas Columbretes (Castellón, España). En: Domingo, L., Domingo, M. S., Fesharaki, O., García Yelo, B., Gómez Cano, A. R., Hernández-Ballarón, V., Hontecillas, D., Cantalapedra, J. L., López Guerrero, P., Oliver, A., Pelegrín, J., Pérez de los Ríos, M., Ríos, M., Sanisidro, Ó. & Valenciano, A. (Eds.), Current Trends in Paleontology and Evolution. Libro de Resúmenes del XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, Cercedilla: 123-124.
- Finlayson, C. 2004. Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fletcher, W. & Sánchez-Goñi, M. A. 2008. Orbital and sub-orbital scale climate impacts on vegetation of the Western Mediterranean basin over the last 48 000 years. Quaternary Research, 70: 451-464.
- Font, J. 1990. A comparison of seasonal winds with currents on the continental slope of the Catalan Sea (northwestern Mediterranean). Journal of Geophysical Research: Oceans, 95: 1537-1545.
- Font Tullot, I. 2000. Climatología de España y Portugal. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Foord, S. H., Gelebe, V. & Prendini, L. 2015. Effects of aspect and altitude on scorpion diversity along an environmental gradient in the Soutpansberg, South Africa. Journal of Arid Environments, 113: 114-120.
- Foucault, A. 1993. Climat: Histoire et avenir du milieu terrestre. Fayard, Paris.
- Fuentes, M. Á. & Escoriza, D. 2015. *Natrix maura* (viperine snake) marine foraging. Herpetological Bulletin, 134: 31-32.
- Fumanal, M P. 1994. El Yacimiento Musteriense de El Salt (Alcoi, País Valenciano). Rasgos Geomorfológicos y Climaestratigrafía de Sus Registros. Saguntum, 27: 39-55.
- Galán, P. 1988. Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. Doñana, Acta Vertebrata, 15: 59-78.
- Galán, P. & Fernández, G. 1993. Anfibios e réptiles de Galicia. Edicions Xerais, Vigo.
- Galván, B. 1986. El Paleolítico medio en Alicante. Universidad de La Laguna, España. Tesis doctoral inédita.
- Galván, B. 1992. El Salt (Alcoi, Alicante): estado actual de las investigaciones. Recerces del Museu d'Alcoi, 1: 73-80.
- Galván, B., Hernández, C. M., Alberto, V., Barro, A., Garralda, M. D. & Vadermeersch, B. 2001. El Salt (Serra Mariola, Alacant). En: Villaverde, V. (Ed.), De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas. Universidad de Valencia, Valencia: 397-402.
- Galván, B., Hernández, C. M., Francisco, M. I. & Rodríguez, A. 2006. Datos para la caracterización del final del Musteriense en los Valles de Alcoi. En: Cabrera, V., Bernaldo de Quirós, F. & Maíllo, J.M. (Eds.), En el Centenario de la Cueva de El Castillo: El Ocaso de los Neandertales. Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED) en Cantabria, Santander: 127-141.
- Galván, B., Hernández, C. M. & Ortega, M. I. F. 2007. Elementos Líticos Apuntados En El Musteriense Alcoyano. El Abric Del Pastor (Alicante). Veleia, 24-25: 367-383.
- Galván, B., Hernández, C. M., Ortega, M. I. F., Molina Hernández, F. J. & Tarriño Vinagre, A. 2009. La Producción Lítica Del Abric Del Pastor (Alcoy, Alicante). Un Ejemplo de Variabilidad Musteriense. Tabona, 17: 11-61.

- Galván, B., Hernández, C. M., Mallol, C., Mercier, N., Sistiaga, A. & Soler, V. 2014a. New Evidence of Early Neanderthal Disappearance in the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution*, 75: 16-27.
- Galván, B., Hernández, C. M., Mallol, C., Machado, J., Sistiaga, A., Molina, F. J., Pérez, L., Afonso, R., Garralda, M. D., Mercier, N., Morales, J. V., Sanchis, A., Tarrío, A., Gómez, J. A., Rodríguez, A., Abreu, I. & Vidal, P. 2014b. El Salt. Últimos Neandertales de La Montaña Alicantina (Alcoy, España). En: Sala, R., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M. & Arsuaga, J. L. (Eds.) *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: 385-388.
- García, C. 1979. Los roedores de Cueva Horá (Darro, Granada). Nuevos datos sobre la fauna del Pleistoceno Superior de Andalucía. En: Botella, M. C. & Martínez, C. (Eds.), *El yacimiento musteriense de Cueva Horá (Darro, Granada). Primeros resultados*. Granada, *Antropología y Paleoeología Humana*, 1: 79-83
- García-Cardenete, L. 2008. Nuevos Datos de Distribución de Anfibios y Reptiles En Los Picos de Europa y Su Entorno. *Boletín de La Asociación Herpetológica Española*, 19: 73-75.
- García del Cura, M. Á., Cuevas, J., Benavente, D. & Ordóñez, S. 2017. El Salt (Alcoy) Lugar de Interés Patrimonial Privilegiado: Patrimonio Geológico, Arqueológico e Industrial. En: Carcavilla, L., Duque-Macías, J., Giménez, J., Hilario, M., Monge-Canuzas, M., Vegas, J. & Rodríguez, A. (Eds.), *Patrimonio Geológico, Gestionando La Parte Abiótica Del Patrimonio Natural. Cuaderno Del Museo Geominero*, 21. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 413-418.
- García-Ibaibarriaga, N., Suárez-Bilbao, A., Bailon, S., Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Arnold, L., Demuro, M. & Murelaga, X. 2018. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Interpretation of the Stratigraphic Sequence of Lezetxiki II Cave (Basque Country, Iberian Peninsula) Inferred from Small Vertebrate Assemblages. *Quaternary Research*, 90: 164-179.
- García-París, M. & Martínez-Solano, Í. 2001. Nuevo Estatus Taxonómico Para Las Poblaciones Ibero-Mediterráneas de *Alytes obstetricans* (Anura: Discoglossidae). *Revista Española de Herpetología*, 15: 99-113.
- Gardner, J. D., Villa, A., Colombero, S., Venczel, M. & Delfino M. 2021. A Messinian (latest Miocene) occurrence for *Albanerpeton* Estes & Hoffstetter, 1976 (Lissamphibia: Albanerpetontidae) at Moncucco Torinese, Piedmont Basin, northwestern Italy, and a review of the European Cenozoic record for albanerpetontids. *Geodiversitas*, 43: 391-404.
- Garralda, M. D., Galván, B., Hernández, C. M., Mallol, C., Gómez, J. A. & Maureille, B. 2014. Neanderthals from El Salt (Alcoy, Spain) in the Context of the Latest Middle Palaeolithic Populations from the Southeast of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution*, 75: 1-15.
- Georgalis, G. L., Villa, A. & Delfino, M. 2017. The Last European Varanid: Demise and Extinction of Monitor Lizards (Squamata, Varanidae) from Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 46:34.
- Gibbard, P. L. & Martin, J. H. 2009. The definition of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch. *Quaternaire*, 20: 125-133.
- Gil, M. J. 1997. *Blanus cinereus*. En: Pleguezuelos, J. M. & Martínez-Rica, J. P. (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología, 3: 184-186.
- Gilbert, S., Rosillo, E., Martínez, D., Bonet, A. & Sancho, V. 2017. Caracterización de los hábitats de anfibios y su conservación en el Parque Natural del Carrascal de la Font Roja. *Iberis*, 9: 43-58.
- Giovannotti, M., Cerioni, P. N., Kalboussi, M., Aprea, G. & Caputo, V. 2007. Phylogeographic Inferences from the MtDNA Variation of the Three-Toed Skink, *Chalcides chalcides* (Reptilia: Scincidae). *Journal of Experimental Zoology*, 308B: 297-307.
- Gómez de la Rúa, D., Mallol, C., Galván, B. & Hernández, C. M. 2010. Una Visión Geoarqueológica General Del Yacimiento Musteriense de El Salt

(Alcoy, Alicante) a Partir de La Micromorfología. *Recerques Del Muse d'Alcoi*, 19: 19-32.

Gómez-Mestre, I. 2014. Sapo corredor - *Epidalea calamita*. En: Salvador, A. & Martínez-Solano, Í. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/anfibios/epical.html>. Última consulta: VIII/2020.

Gonçalves, H. 2008. *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768). Sapo-parteiro-comum. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A. & Paulo, O.S. (Eds.), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa: 106-107.

Gong, X., Brueck, H., Giese, K. M., Zhang, L., Sattelmacher, B. & Lin, S. 2008. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 72: 483-493.

González Hidalgo, J. C., Bonet, A. & Echeverría, M. T. 1996. Efecto de la orientación de la ladera sobre algunas comunidades arbustivas del semiárido central de la depresión del Ebro. *Mediterránea*, 15: 21-31.

González Fernández, J. E. 2011. Anfíbios ibéricos conservados en las colecciones zoológicas: catálogo, evaluación y museología científica. Universidad Complutense de Madrid, España. Tesis doctoral inédita.

Goodfriend, G. A. & Stipp, J. J. 1983. Limestone and the problem of radiocarbon dating of land-snail shell carbonate. *Geology*, 11: 575-577.

Gornitz, V. 2021. Timescale of Climate change. En: Alderton, D. & Elias, A. A. (Eds.), *Encyclopedia of Geology (Second Edition)*. Volumen 5. Academic Press, Londres: 318-327.

Grant, P. R. 1988. *Evolution on islands*. Oxford University Press, Oxford.

Grayson, D. K. 1981. A critical view of the use of archaeological vertebrates in paleoenvironmental reconstruction. *Journal of Ethnobiology*, 1: 28-38.

Guerra, C., García, D. & Alcover, J. A. 2014. Unusual foraging patterns of the barn owl, *Tyto alba* (Strigiformes: Tytonidae), on small islets from the Pityusic archipelago (Western Mediterranean Sea). *Folia Zoologica*, 63: 180-187.

Guilloiu, H., Carracedo, J. C., Torrado, F. P. & Badiola, E. 1996. K-Ar ages and magnetic stratigraphy of a hotspot-induced fast grown oceanic island: El Hierro, Canary Islands. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 73: 141-155.

Guiot, J. & de Vernal, A. 2007. Transfer functions: methods for quantitative paleoceanography based on microfossils. En: Hillaire-Marcel, C. & de Vernal, A. (Eds.), *Proxies in Late Cenozoic Paleoclimatology*. Elsevier, Amsterdam: 523-63.

Hailey, A., Rose, C. A. & Pulford, E. 1987. Food consumption, thermoregulation and ecology of the skink *Chalcides bedriagai*. *Herpetological Journal*, 1: 144-153.

Harris, D. J. & Sá-Sousa, P. 2002. Molecular Phylogenetics of Iberian Wall Lizards (*Podarcis*): Is *Podarcis hispanica* a Species Complex?. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 75-81.

Hays, J. D., Imbrie, J. & Shackleton, N. J. 1976. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages. *Science*, 194: 1121-1132.

Haywood, A. M., Valdes, P. J., Aze, T., Barlow, N., Burke, A., Dolan, A. M., von der Heydt, A. S., Hill, D. J., Jamieson, S. S. R., Otto-Bliesner, B. L., Salzmann, U., Saupe, E. & Voss, J. 2019. What can Palaeoclimate Modelling do for you? *Earth Systems and Environment*, 3: 1-18.

Heatwole, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. *US Fish and Wildlife Research Reports*, 13: 1-19.

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, C. M., Galván, B., Mallol, C., Machado, J., Molina, F. J., Pérez, L., Morales, J. V., Sanchis, A., Vidal, P. & Rodríguez, A. 2014. El Abric Del Pastor En El Poblamiento Neandertal de Los Valles de Alcoy, Alicante (España). 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: 319-323.
- Hernández-Pacheco, F. & Asensio Amor, I. 1966. Datos Fisiográfico-Sedimentológicos de La Columbrete Grande. Boletín de La Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica, 64: 179-198.
- Hernández-Sastre, P. L. & Ayllón, E. 2007. Situación de La Herpetofauna En La Provincia de Toledo. Diputación de Toledo, Toledo.
- Higham, T., Douka, K., Wood, R., Ramsey, C. B., Brock, F., Basell, L., Camps, M., Arrizabalaga, A., Baena, J., Barroso-Ruiz, C., Bergman, C., Boitard, C., Boscato, P., Caparrós, M., Conard, N. J., Draily, C., Froment, A., Galván, B., Gambassini, P., García-Moreno, A., Grimaldi, S., Haesaerts, P., Holt, B., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Jelinek, A., Jordá Pardo, J. F., Maíllo-Fernández, J.-M., Marom, A., Maroto, J., Menéndez, M., Metz, L., Morin, E., Moroni, A., Negrino, F., Panagopoulou, E., Peresani, M., Pirson, S., de la Rasilla, M., Riel-Salvatore, J., Ronchitell, A., Santamaria, S., Semal, P., Slimak, L., Soler, J., Soler, N., Villaluenga, A., Pinhasi, R. & Jacobi, R. 2014. The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. *Nature*, 512: 306-309.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. 2005. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hoffstetter, R. 1968. Présence de Varanidae (Reptilia, Sauria) dans Le Miocène de Catalogne. Considérations Sur l'histoire de La Famille. *Bulletin Du Museum National d'histoire Naturelle*, 40: 1051-1064.
- Holman, J. A. 1998. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. Vol. 38. Oxford University Press, Nueva York.
- Horne, D. J. 2007. A mutual temperature range method for Quaternary palaeoclimatic analysis using European non-marine Ostracoda. *Quaternary Science Reviews*, 26: 1398-1415.
- Horne, D. J., Curry, B. B. & Mesquita-Joanes, F. 2012. Mutual Climatic Range Methods for Quaternary Ostracods. *Developments in Quaternary Sciences*, 17: 65-84.
- Hsü, K. J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M. B. & Erickson, A. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403.
- Huertas, M. J. & Ancochea, E. 2020. Los volcanes de las islas Columbretes (Mediterráneo occidental) II. Los volcanes fonolíticos. *Geogaceta*, 67: 55-58.
- Imbrie, J. & Imbrie, J. Z. 1980. Modeling the climatic response to orbital variations. *Science*, 207: 943-953.
- Inger, R. F. 1972. *Bufo* of Eurasia. En: Blair, W. F. (Ed.), *Evolution in the genus Bufo*. University of Texas Press, Austin: 102-118
- Insacco, G., Spadola, F., Russotto, S. & Scaravelli, D. 2015. *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758): a new species for the Italian herpetofauna (Squamata: Erycidae). *Acta Herpetologica*, 10: 149-153.
- Jacksić, F. M. & Marti, C. D. 1984. Comparative Food Habits of Bubo Owls in Mediterranean-Type Ecosystems. *The Condor*, 86: 288-296.
- Jalut, G., Amat, A. E., Riera i Mora, S., Fontugne, M., Mook, R., Bonnet, L. & Gauquelin, T. 1997. Holocene Climatic Changes in the Western Mediterranean: Installation of the Mediterranean Climate. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 325: 327-334.
- Janžekovič, F. & Klenovšek, T. 2020. The Biogeography of Diet Diversity of Barn Owls on Mediterranean Islands. *Journal of Biogeography*, 47: 2353-2361.
- Jarman, H. N., Legge, A. J. & Charles, J. A. 1972. Retrieval of plant remains from archaeological sites by froth flotation. En: Higgs, E. S. (Ed.), *Papers in Economic Prehistory*. Cambridge University Press, Cambridge: 39-48.

- Jennings, R., Finlayson, C., Fa, D. & Finlayson, G. 2011. Southern Iberia as a refuge for the last Neanderthal populations. *Journal of Biogeography*, 38: 1873-1885.
- Jiménez, J. 1991. Notas sobre los mamíferos de las Islas Columbretes. En: Alonso Matilla, L. A., Carretero, J. L. & García Carrascosa, A. M. (Eds.), *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural*. Generalitat Valenciana, Valencia: 263-267.
- Jiménez, J., Lacomba, I., Sancho, V. & Risueño, P. 2002. Peces Continentales, Anfibios y Reptiles de La Comunidad Valenciana. Colección de Biodiversidad, 10. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient, Valencia.
- Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dansgaard, W., Fuhrer, K., Gundestrup, N., Hammer, C. U., Iversen, P., Jouzel, J., Stauffer, B. & Steffensen, J. P. 1992. Irregular glacial interstadials recorded in a new Greenland ice core. *Nature*, 359: 311-313.
- Kindler, C., Böhme, W., Corti, C., Gvoždík, V., Jablonski, D., Jandzik, D., Metallinou, M., Široký, P. & Fritz, U. 2013. Mitochondrial Phylogeography, Contact Zones and Taxonomy of Grass Snakes (*Natrix Natrix*, *N. megalcephala*). *Zoologica Scripta*, 42: 458-472.
- Kindler, C., Chèvre, M., Ursenbacher, S., Böhme, W., Hille, A., Jablonski, D., Vamberger, M. & Fritz, U. 2017. Hybridization Patterns in Two Contact Zones of Grass Snakes Reveal a New Central European Snake Species. *Scientific Reports*, 7: 7378.
- Klein, C. G., Pisani, D., Field, D. J., Lakin, R., Wills, M. A. & Longrich, N. R. 2021. Evolution and Dispersal of Snakes across the Cretaceous-Paleogene Mass Extinction. *Nature Communications*, 12: 1-9.
- Klemmer, K. 1961. Islas Columbretes; die Schlangeninseln ohne Schlangen. *Natur und Volk*, 91: 39-47.
- Kornilios, P., Kyriazi, P., Poulakakis, N., Kumlutaş, Y., Ilgaz, Ç., Mylonas, M. & Lymberakis, P. 2010. Phylogeography of the Ocellated Skink *Chalcides ocellatus* (Squamata, Scincidae), with the Use of MtDNA Sequences: A Hitch-Hiker's Guide to the Mediterranean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 445-456.
- Kosma, R. 2004. The Dentitions of Recent and Fossil Scincomorphan Lizards (Lacertilia, Squamata) - Systematics, Functional Morphology, Paleocology. Universität Hannover, Alemania. Tesis doctoral inédita.
- Kothari, C. 2004. Research methodology: methods and techniques. 2nd edition. New Age International, Nueva Deli.
- Kukla, G. 1978. The classical European glacial stages: correlation with deep-sea sediments. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 6: 57-93.
- Kutiel, P., Lavee, H. & Ackermann, O. 1998. Spatial distribution of soil surface coverage on north and south facing hill slopes along a Mediterranean to extreme arid climatic gradient. *Geomorphology*, 23: 245-256.
- Lambeck, K., & Bard, E. 2000. Sea-level change along the French Mediterranean coast for the past 30.000 years. *Earth and Planetary Science Letters*, 175: 203-222.
- Lambeck, K., Yokoyama, Y. & Purcell, T. 2002. Into and out of the Last Glacial Maximum: sea-level change during Oxygen Isotope Stages 3 and 2. *Quaternary Sciences Reviews*, 21: 343-360.
- Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. & Baquedano, E. 2016. Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.
- Lawlor, T. E. 1986. Comparative biogeography of mammals on islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 99-125.
- Lebreton, L., Bailon, S., Guillaud, E., Testu, A. & Perrenoud, C. 2020. Multi-Taxa Referential of a Modern Eurasian Eagle-Owl (*Bubo Bubo*) aerie. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 32: 102417.

- Lécuru, S., 1969. Étude morphologique de l'humérus des lacertiens. Annales des sciences naturelles Zoologie, 12: 1-47.
- Leierer, L., Jambrina-Enríquez, M., Herrera-Herrera, A. V., Connolly, R., Hernández, C. M., Galván, B. & Mallol, C. 2019. Insights into the Timing, Intensity and Natural Setting of Neanderthal Occupation from the Geoarchaeological Study of Combustion Structures: A Micromorphological and Biomarker Investigation of El Salt, Unit Xb, Alcoy, Spain. PLOS ONE, 14: e0214955.
- Lemierre, A., Folie, A., Bailon, S., Robin, N. & Laurin, M. 2021. From Toad to Frog, a CT-Based Reconsideration of *Bufo servatus*, an Eocene Anuran Mummy from Quercy (France). Journal of Vertebrate Paleontology, 41.
- Lisiecki, L. E. & Raymo, M. E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ records. Palaeoceanography and Palaeoclimatology, 20: 1-17.
- Liu, J. P. & Milliman, J. D. 2004. Reconsidering melt-water pulses 1A and 1B: global impacts of rapid sea-level rise. Journal of Ocean University of China, 3: 183-190.
- Lizana, M. 1997. *Bufo bufo*. En: Pleguezuelos, J.M. & Martínez-Rica, J. P. (Eds.), Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España. Monografías Revista Española de Herpetología, 3: 152-154.
- Lizana M 2002. *Bufo bufo* (Laurenti, 1768). Sapo común, Escuerzo. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de Los Anfibios y Reptiles de España, 2a impresión. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 103-106.
- Lizana, M., Ciudad, M. J. & Pérez-Mellado, V. 1988. Distribución Altitudinal de La Herpetofauna En El Macizo Central de La Sierra de Gredos. Boletín de La Asociación Herpetológica Española, 3: 55-67.
- Lizana, M., Pérez-Mellado, V. & Ciudad, M. J. 1990. Analysis of the structure of an amphibian community in the Central System of Spain. Herpetological Journal, 1: 435-446.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X. & Carretero, M. Á. 1995. Atlas Dels Amfibis i Rèptils de Catalunya i Andorra. 1ª Edició. Edicions El Brau, Figueres.
- Lo Cascio, P. & Pasta, S. 2012. Lampiona, a paradigmatic case of Mediterranean island biodiversity. Biodiversity Journal, 3: 311-330.
- Lobo, J. M., Martínez-Solano, Í. & Sanchiz, B. 2016. A Review of the Palaeoclimatic Inference Potential of Iberian Quaternary Fossil Batrachians. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 96: 125-148.
- Longrich, N. R., Bhullar, B.-A. S. & Gauthier, J. A. 2012. Mass Extinction of Lizards and Snakes at the Cretaceous-Paleogene Boundary. Proceedings of the National Academy of Science, 109: 21396-21401.
- López, P. 2002. *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797). Culebrilla ciega. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles Españoles. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 154-156.
- López, P. 2015. Culebrilla ciega - *Blanus cinereus*. En: Salvador, A. & Martínez-Solano, Í. (Eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/blacin.html>. Última consulta: X/2021.
- López, P., Salvador, A. & Martín, J. 1998. Soil temperatures, rock selection and the thermal ecology of the amphisbaenian reptile *Blanus cinereus*. Canadian Journal of Zoology, 76: 673-679.
- López García, P. & López Sáez, J. A. 1999. Rasgos Paleambientales de La Transición Tardiglacial-Holoceno (16-7.5 Ka BP) En El Mediterráneo Ibérico, de Levante a Andalucía Oriental. En: Geoarqueología Cuaternari Litoral: Memorial María Pilar Fumanal. Universitat de València, Valencia: 139-152.

- López-García, J. M. 2011. Evolución de La Diversidad Taxonómica de Los Micromamíferos En La Península Ibérica y Cambios Paleoambientales Durante El Pleistoceno Superior. Editorial Académica Española, Saarbrücken.
- López-García, J. M. & Cuenca-Bescós, G. 2010. Évolution Climatique Durant Le Pléistocène Supérieur En Catalogne (Nord-Est de l'Espagne) d'après l'étude Des Micromammifères. *Quaternaire*, 21: 249-257.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescos, G. & Arsuaga, J. L. 2008. Chronological, Environmental, and Climatic Precisions on the Neanderthal Site of the Cova Del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of Human Evolution*, 55: 1151.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S. & Vaquero, M. 2011a. Small Vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the Late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 Cave (Galicia, Northwestern Spain). *Geobios*, 44: 253-269.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Álvarez-Lao, D., Uzquiano, P., Adán, G., Arbizu, M. & Arsuaga, J. L. 2011b. Palaeoenvironment and Palaeoclimate of the Mousterian–Aurignacian Transition in Northern Iberia: The Small-Vertebrate Assemblage from Cueva Del Conde (Santo Adriano, Asturias). *Journal of Human Evolution*, 61: 108-116.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K. & Giles Pacheco, F. 2011c. Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic Proxies of the Gorham's Cave Small Mammal Sequence, Gibraltar, Southern Iberia. *Quaternary International*, 243: 137-142.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Sanz, M. & Daura, J. 2012a. A Coastal Reservoir of Terrestrial Resources for Neanderthal Populations in North-eastern Iberia: Palaeoenvironmental Data Inferred from the Small-vertebrate Assemblage of Cova Del Gegant, Sitges, Barcelona. *Journal of Quaternary Science*, 27: 105-113.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saladié, P., Uzquiano, P. & Vallverdú, J. 2012b. A Multiproxy Reconstruction of the Palaeoenvironment and Palaeoclimate of the Late Pleistocene in Northeastern Iberia: Cova Dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia. *Boreas*, 41: 235-249.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G. E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J. I. & Rodríguez Hidalgo, A. 2012c. A Multidisciplinary Approach to Reconstructing the Chronology and Environment of Southwestern European Neanderthals: The Contribution of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 43: 33-44.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Sanz, M. & Daura, J. 2013. Heinrich Event 4 Characterized by Terrestrial Proxies in Southwestern Europe. *Climate of the Past*, 9: 1053-1064.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M. & Fernández-García, M. 2014a. Environmental and climatic context of Neanderthal occupation in southwestern Europe during MIS3 inferred from the small-vertebrate assemblages. *Quaternary International*, 326: 319-328.
- Lopez-García, J. M., Berto, C., Colamussi, V., Dalla Valle, C., Lo Vetro, D., Luzi, E., Malavasi, G., Martini, F. & Sala, B. 2014b. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene-Holocene sequence from Grotta del Romito (Calabria, southern Italy) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 409: 169-179.
- López-García, J. M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, À., Bennàsar, M. & Burjachs, F. 2015. Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic Reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, Northeastern Iberia) Inferred from the Small-Mammal (Insectivore and Rodent) Assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435: 244-253.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Galindo-Pellicena, M. Á., Luzi, E., Berto, C., Lebreton, L. & Desclaux, E. 2021. Rodents as Indicators of the Climatic Conditions during the Middle Pleistocene in the Southwestern Mediterranean Region:

- Implications for the Environment in Which Hominins Lived. *Journal of Human Evolution*, 150.
- López González, F., Grandal-d'Anglade, C. & Vidal-Romaní, J. R. 2006. Deciphering bone depositional sequences in caves through the study of manganese coatings. *Journal of Archaeological Science*, 33: 707-717.
- López-Jurado, L.F., Jordano, P. & Ruiz, M. 1978. Ecología de una población insular mediterránea del Eslizón ibérico, *Chalcides bedriagai* (Sauria Scincidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 5: 19-34.
- López Quintana, J. C., Castaños Ugarte, P., Guenaga Lizasu, A., Murelaga, X., Areso, P. & Uriz, A. 2005. La cueva de Atxagakoa (Forua, Bizkaia): ocupación humana y guarida de carnívoros durante el Musteriense en Urdaibai. *Illunzar*, 5: 11-24.
- López Ruiz, J., Cebriá, J. M. & Doblas, M. 2002. Cenozoic volcanism I: the Iberian peninsula. En: Gibbons, W. & Moreno, T. (Eds.), *The Geology of Spain*. Geological Society of London, Londres: 417-438.
- Loureiro, A., de Almeida, N. F., Carretero, M. Á. & Paulo, O. S. 2008. Atlas Dos Anfíbios e Répteis de Portugal. 1st Edition. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa.
- Luiselli, L., Petrozzi, F., Mebert, K., Zuffi, M. A. L. & Amori, G. 2015. Resource partitioning and dwarfism patterns between sympatric snakes in a micro-insular Mediterranean environment. *Ecological Research*, 30: 527-535.
- Lunt, D. J., Valdes, P. J., Haywood, A. M. & Rutt, I. C. 2007. Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciations. *Climate Dynamics*, 30: 1-18.
- Lyman, R. L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lyman, R. L. 2012. Biodiversity, Paleozoology, and Conservation Biology. En: Louys, J. (Ed.), *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin: 147-169.
- Lyman, R. L. 2016. The Mutual Climatic Range Technique Is (Usually) Not the Area of Sympatry Technique When Reconstructing Paleoenvironments Based on Faunal Remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 454: 75-81.
- Lymberakis, P. & Iliopoulos, G. 2019. Snakes and Other Microfaunal Remains from the Sanctuary of Poseidon at Kalaureia. *Opuscula*, 12: 233-240.
- MacArthur, R. H. 1984. *Geographical Ecology and Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Machado, J. & Pérez, L., 2016. Temporal frameworks to approach human behaviour concealed in Middle Palaeolithic palimpsests: a high-resolution example from El Salt Stratigraphic Unit X (Alicante, Spain). *Quaternary International*, 417: 66-81.
- Machado, J., Hernández, C. M., Mallol, C. & Galván, B. 2013. Lithic Production, Site Formation and Middle Palaeolithic Palimpsest Analysis: In Search of Human Occupation Episodes at Abric Del Pastor Stratigraphic Unit IV (Alicante, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 40: 2254-2273.
- Malkmus, R. 2004. *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell.
- Mallol, C., Hernández, C. M. & Machado, J. 2012. The Significance of Stratigraphic Discontinuities in Iberian Middle-to-Upper Palaeolithic Transitional Sites. *Quaternary International*, 275: 4-13.
- Mallol, C., Hernández, C. M., Cabanes, D., Sistiaga, A., Machado, J., Rodríguez, Á., Pérez, L. & Galván, B. 2013. The black layer of Middle Palaeolithic combustion structures. Interpretation and archaeostratigraphic implications. *Journal of Archaeological Science*, 40: 2515-2537.
- Mallol, C., Hernández, C. M., Mercier, N., Falguères, C., Carrancho, Á., Cabanes, D., Vidal-Matutano, P., Connolly, R., Pérez, L., Mayor, A., Ben Arous, E. & Galván, B. 2019. Fire and Brief Human Occupations

in Iberia during MIS 4: Evidence from Abric Del Pastor (Alcoy, Spain). *Scientific Reports*, 9: 1-11.

Maluquer-Margalef, J., Escoriza, D. & Lozano, A. 2009. Aportacions sobre la distribució altitudinal de *Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880) al massís de Penyagolosa (Castelló) i el poblament herpetològic del vessant nord del massís. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 18: 44-50.

Mangerui, J. 1982. The Chronostratigraphical Subdivision of the in Norden: a Review. *Striae*, 16: 65-70.

Marques, O. A.V., Martins, M. & Sazima, I. 2002. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the *Bothrops jararaca* group (Serpentes, Viperidae). *Herpetologica*, 58: 303-312.

Marquina-Blasco, R., Escobar, J. V., Bailon, S. & Ruiz-Sánchez. 2014. Primeros datos sobre herpetofauna fósil del Cuaternario del complejo de las islas Columbretes. En: Royo-Torres, R., Verdú, F.J. & Alcalá, L. (Eds.) XXX Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología. ¡Fundamental!, 24: 135-138.

Marquina-Blasco, R., Fagoaga, A., Crespo, V. D., Ruiz-Sánchez, F. J., Bailon, S., Hernández, C. M. & Galván, B. 2017. Amphibians and Squamate Reptiles from the Stratigraphic Unit Xb of El Salt (Middle Palaeolithic; Alcoy, Spain): Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic Implications. *Spanish Journal of Palaeontology*, 32: 219-312.

Marquina-Blasco, R., Fagoaga, A., Caballero, Ó., Ruiz-Sánchez, F. J., Bailon, S., Laplana, C., Connolly, R., Mallol, C. Hernández, C. M. & Galván, B. 2019. Estudio preliminar de los pequeños vertebrados fósiles de la Sub-Unidad IVd del yacimiento de Abric Del Pastor (MIS4/5; Alcoy, Alicante). *Zubia* 31: 251-256.

Marquina-Blasco, R., Fagoaga, A., Crespo, V. D., Bailon, S., Mallol, C., Hernández, C. M., Galván, B. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2021a. Amphibians and Reptiles as Palaeoenvironmental Proxies during the Late Pleistocene (MIS3): The Case of Stratigraphic Unit V of El Salt, Alcoy, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 571: 110372.

Marquina-Blasco, R., Fagoaga, A., Sánchez López, L., Bailon, S., Blain, H.-A., Mallol, C., Hernández, C. M., Galván, B. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2021b. Applying the UDA-ODA discrimination method to a herpetological assemblage from Subunit Xb of El Salt Middle Palaeolithic site (Alcoy, Spain): Preliminary results. En: López-García, J. M., Blain, H.-A., Blanco-Lapaz, Á. & Rhodes, S. E. (Eds.), *Abstract Book of the 3rd Meeting of the ICAZ Microvertebrate Working Group*. September 1st-2st 2020. Tarragona (Spain). Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Tarragona: 53-54.

Mateo, J. A. 2017. Lagarto ocelado - *Timon lepidus*. En: Salvador, A. & Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/timlep.html>. Última visita: VIII/2020.

Martín, J., & López, P. 1990. Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Iberia. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 82.

Martín Chivelet, J. & Muñoz-García, M. B. 2015. Estratigrafía de isótopos de oxígeno y la reconstrucción de los cambios climáticos del pasado. *Enseñanzas de las Ciencias de la Tierra*, 23: 160-170.

Martínez, M., Lorenzo, É. & Álvarez, A. 2017. Los ciclos de Milankovitch: Origen, Reconocimiento, Aplicaciones en Cicloestratigrafía y el estudio de Sistemas Petroleros. *Revista Científica y Tecnológica UPSE*, 4: 56-65.

Martínez del Mármol, G., González de la Vega, J. P., López Herrera, Ó. & Smalbrugge, S. 2020. Récord altitudinal de *Coronella girondica* en Europa, y otro caso de posible sintopía con *Coronella austriaca* en Sierra Nevada (Granada, España). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 31: 101-104.

Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M. & Brito, J. C. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions*, 14: 452-461.

Martínez-Freiría, F., Freitas, I., Velo-Antón, G., Lucchini, N., Fahd, S., Larbes, S., Pleguezuelos, J.

- M., Santos, X. & Brito, J. C. 2021. Integrative taxonomy reveals two species and intraspecific differentiation in the *Vipera latastei-monticola* complex. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59: 2278-2306.
- Martínez-Rica, J. P. 1983. Atlas Herpetológico del Pirineo. *Munibe*, 35: 51-80.
- Martínez-Solano, I. & Sanchiz, B., 2005. Anfibios y reptiles del Pleistoceno medio de Ambrona. En: Santonja, M. & Pérez González, A., (Eds.), Los yacimientos paleolíticos de Ambrona y Torralba (Soria), un siglo de investigaciones arqueológicas. *Zona Arqueológica* 5: 232-239.
- Martínez-Solano, Í., Gonçalves, H. A., Arntzen, J. W. & García-París, M. 2004. Phylogenetic Relationships and Biogeography of Midwife Toads (Discoglossidae: *Alytes*). *Journal of Biogeography*, 31: 603-618.
- Masseti, M. & Zuffi, M. A. L. 2011. On the origin of the asp viper *Vipera aspis hugyi* Schinz, 1833, on the island of Montecristo, Northern Tyrrhenian Sea (Tuscan archipelago, Italy). *Herpetological Bulletin*, 117: 1-9.
- Mateo, J. A. 1990. Aspectos biogeográficos de la fauna reptiliana en las islas españolas. *Revista Española de Herpetología*, 4: 33-44.
- Mateo, J. A. 1997. Las islas e islotes del litoral ibérico. En: Pleguezuelos, J.M. (Ed.) *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Universidad de Granada, Granada: 343-350.
- Mateo, J. A., Cheylan, M., Saïd Nouira, M., Joger, U., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Schmidt, B., Meyer, A., Sindaco, R., Romano, A. & Martínez-Solano, Í. — 2009. *Natrix maura*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61538A12510365. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T61538A12510365.en>. Última visita: V/2020.
- Mayor, A. 2003. *Greek Fire, Poison Arrows & Scorpion Bombs: Biological and Chemical Warfare in the Ancient World*. Overlook, Nueva York.
- Meijide, M., Meijide, F. & Arribas, Ó. 1994. Atlas Herpetológico de La Provincia de Soria. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 45-58.
- Melchionna, M., Di Febbrarob, M., Carotenutoa, F., Rook, L., Mondanaróa, A., Castiglionea, S., Serioa, C., Veroa, V. A., Tesonea, G., Piccoloa, M., Felizola Diniz-Filho, J. A. & Raia, P. 2018. Fragmentation of Neanderthals' pre-extinction distribution by climate change. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 496: 146-154.
- Mellars, P. 2004. Neanderthals and the modern human colonization of Europe. *Nature*, 432: 461-465.
- Mertens, R. 1957. Die Würfelnatter (*Natrix tessellata*) der Schlangeninsel. *Senckenberger Biologie*, 38: 271-275.
- Mestre, E., González, P. & Del Señor, X. 2010. Columbretes 2010. Una revisión de la situación actual de la fauna y flora citada por Salvator en 1894. *Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme i Habitatge*. Disponible en: http://www.cma.gva.es/comunes_asp/documentos/agenda/Cas/77477_Salvator2.pdf. Última visita: XII/2021.
- Miaud, C., Sanuy, D. & Avriillier, J. N. 2000. Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. *Amphibia-Reptilia*, 21: 357-369.
- Miller, R. F. & Elias, S. A. 2000. Late-glacial climate in Maritimes Region, Canada, reconstructed from mutual climate range analysis of fossil Coleoptera. *Boreas*, 29: 79-88.
- Mix, A. C., Le, J. & Shackleton, N. J. 1995. Benthic foraminiferal stable isotope stratigraphy of Site 846: 0-1.8 Ma. En: Pisias, N. G., Mayer, L., Janecek, T., Palmer-Julson, A. & van Andel, T. H. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 138: 839-854. College Station. Texas. USA.
- Moine, O., Rousseau, D. D. & Antoine, P. 2002. Mise en évidence d'événements climatiques rapides par les faunes de mollusques terrestres des loess weichselien de Nussloch (Allemagne). *Quaternaire*, 13: 209-217.

- Molina, F. J. 2016. El sílex del prebético y cuencas neógenas en Alicante y sur de Valencia: su caracterización y estudio aplicado al Paleolítico medio. Universidad de Alicante, España. Tesis doctoral inédita.
- Molina, F. J., Tarrío Vinagre, A., Galván, B. & Hernández, C. M. 2010. Áreas de aprovisionamiento de sílex en el Paleolítico medio en torno al Abric Del Pastor (Alcoi, Alicante). Estudio macroscópico de la producción lítica de la colección Brotons. *Recerques Del Museu d'Alcoi*, 19: 65-80.
- Montori, A. & Martínez-Silvestre, A. 2015. Orientaciones para el rescate de anfibios o reptiles en cavidades. *Gota a gota*, 7: 37-44.
- Montori, A., Llorente, G. A. & Villero, D. 2014. Recursos SARE: AHEnuario y Base de Datos. Utilización del SIARE para la incorporación de observaciones de Anfibios y Reptiles de España. *Boletín de La Asociación Herpetología Española*, 25: 112-117.
- Morales, J. J., Lizana, M. & del Arco, C. 2002. Análisis de la distribución altitudinal de la herpetofauna en las sierras de Segovia. *Revista Española de Herpetología*, 16: 20-42.
- Morales Martín, J. & Lizana Avia, M., 2011. El estado de la biodiversidad de los Vertebrados españoles. Causas de la riqueza de especies y actualización taxonómica. En: Viejo Montesinos, J.L. (Ed.), *Biodiversidad, aproximación a la diversidad botánica y zoológica de España*. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Segunda época, Madrid: 285-342.
- Morales Pérez, J. V. & Sanchis Serra, A. 2009. The Quaternary Fossil Record of the Genus *Testudo* in the Iberian Peninsula. Archaeological Implications and Diachronic Distribution in the Western Mediterranean. *Journal of Archaeological Science*, 36: 1152-1162.
- Moreno, A., Cacho, I., Canals, M., Prins, M.A., Sánchez-Gofñi, M.F., Grimalt, J.O. & Weltje, G. J. 2002. Saharan dust transport and high-latitude glacial climatic variability: the Alboran Sea record. *Quaternary Research*, 58: 318-328.
- Mörner, N. A. 1996. Rapid changes in coastal sea level. *Journal of Coastal Research*, 12: 797-800.
- Muller, R. A. & MacDonald, G. J. 1995. Glacial cycles and orbital inclination. *Nature*, 377: 107-108.
- Muñoz, A., Lastras, G., Ballesteros, M., Canals, M., Acosta, J. & Uchupi, E. 2005. Sea floor morphology of the Ebro Shelf in the region of the Columbretes Islands, Western Mediterranean. *Geomorphology*, 72: 1-18.
- Mylonas, M. & Valakos, E. D. 1990. Contribution to the biogeographical analysis of the reptiles distribution in the Mediterranean Islands. *Revista Española de Herpetología*, 4: 101-107.
- Nabais, M. & Zilhão, J. 2019. The Consumption of Tortoise among Last Interglacial Iberian Neanderthals. *Quaternary Science Reviews*, 217: 225-246.
- Naurois, R. de. 1982. Le statut de l'Effraie de l'archipel du Cap Vert, *Tyto alba detorta*. *Rivista Italiana di Ornitologia*, 52: 154-166.
- Nilson, G., Andrén, C., Ioannidis, Y. & Dimaki, M. 1999. Ecology and conservation of the Milos viper, *Macrovipera schweizeri* (Werner, 1935). *Amphibia-Reptilia*, 20: 355-375.
- Ninyerola, M., Pons, X. & Roure, J. M. 2005. Atlas Climático Digital de la península ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- Novosolov, M., Raia, P. & Meiri, S. 2013. The Island Syndrome in Lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 184-191.
- 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: 774-786.
- Ochando, J., Amorós, G., Carrión, J. S., Fernández, S., Munuera, M., Camuera, J. O. N., Moreno, G. J., Sampérez, P. G. & Burjachs, F. 2021. Iberian Neanderthals in forests and savannahs. *Journal of Quaternary Science*, 1-28.

- Oelrich, T. M. 1956. The Anatomy of the Head of *Ctenosaura Pectinata* (Iguanidae). Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, 94: 1-122.
- Olson, R. H. 1968. On the Inequality of Winter and Summer. *Weatherwise*, 21: 190-193.
- Onrubia, A., Jubete, F. & Román, J. 2003. Búho campestre. *Asio flammeus*. En: Martí, R. & del Moral, J. C. (Eds.), Atlas de las Aves Reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SEO/BirdLife, Madrid: 324-325.
- Ordóñez Delgado, S., Cuevas González, J., Benavente, D. & García del Cura, M. Á. 2016. Architecture of Pleistocene fluvial tufa systems associated with waterfalls: El Salt (Alcoy, Spain). *Geogaceta*, 59: 7-10.
- Ortega, Z., Mencía, A. & Pérez-Mellado, V. 2016. The peak of thermoregulation effectiveness: Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 56: 76-83.
- Ortiz Santaliestra, M. E. 2014. Sapo común – *Bufo spinosus*. En: Salvador, A. & Martínez-Solano, Í. (Eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/bufspi.html>.
Última visita: XII/2021.
- Pascual, R. & Sanz, G. 2017. Aproximación a la meteorología de montaña. *Tiempo y Clima*, 57:50-55.
- Patel, H., Vyas, R. & Tank, S. K. 2015. On the distribution, taxonomy, and natural history of the Indian Smooth Snake, *Coronella brachyura* (Günther, 1866). *Amphibian & Reptile Conservation*, 9: 120-125.
- Paulo, O. S., Pinto, I., Bruford, M. W., Jordan, W. C. & Nichols, R. A. 2002. The double origin of Iberian peninsular chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 1-7.
- Pérez Luis, L. J. 2019. Estrategias de subsistencia y dinámicas de asentamiento en los valles de Alcoy durante el Paleolítico medio. Análisis zooarqueológico, tafonómico y paleoecológico de la secuencia arqueológica de El Salt (Alcoy, Alicante). Universita Rovira i Virgili, España. Tesis doctoral inédita.
- Pérez Luis, L. J., Hernández, C. M., Morales, J. V., Brugal, J. P. & Galván, B. 2015. Arqueozoología y arqueostratigrafía del yacimiento de El Salt (Alcoy, Alicante): contribución metodológica para el análisis. El registro faunístico contenido en palimpsestos arqueológicos del Paleolítico medio. En: Sanchis Serra, A. & Pascual Benito, J. L. (Eds.), Preses Petites i Grups Humans en el Passat. II Jornades d'arqueozoologia. Museu de Prehistòria de València, Valencia: 223-244.
- Pérez Luis, L. J., Sanchis, A. Hernández, C. M. & Galván, B. 2017. Paleoecología de macromamíferos aplicada a los conjuntos zooarqueológicos de El Salt y El Abric Del Pastor (Alcoy, Alicante). En: Sanchis Serra, A. & Pascual Benito, J. L. (Eds.), Interaccions Entre Felins i Humans: Homenatge a Innocenci Sarrión Montañana. Museu de Prehistòria de València, Valencia: 327-353.
- Pérez Luis, L., Machado, J., Sanchis, A., Hernández, C. M., Mallol, C. & Galván, B. 2020. A High Temporal Resolution Zooarchaeological Approach to Neanderthal Subsistence Strategies on the Southeastern Iberian Peninsula: El Salt Stratigraphic Unit Xa (Alicante, Spain). En: Cascalheira, J. & Picin, A. (Eds.), Short-Term Occupations in Paleolithic Archaeology. Springer International Publishing, Cham: 237-289.
- Pérez-Mellado, V. 1983. La herpetofauna de Salamanca: un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca: Revista de Estudios*, 9-10: 9-78.
- Pérez-Mellado, V. & Corti, C. 1993. Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge*, 44: 193-220.
- Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J. Á., García-Díez, T., Terrassa, B., Ramón, M. M., Castro, J., Picornell, A., Martín-Vallejo, J. & Brown, R. 2008. Population density in *Podarcis liffordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia*, 29: 49-60.

- Pérez-Mellado, V., Garrido, M., Ortega, Z., Pérez-Cembranos, A. & Mencía, A. 2014. The yellow-legged gull as a predator of lizards in Balearic Islands. *Amphibia-Reptilia*, 35: 207-213.
- Pérez-Santigosa, N., Díaz-Paniagua, C. & Hidalgo-Vila, J. 2008a. The reproductive ecology of exotic *Trachemys scripta elegans* in an invaded area of southern Spain. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 1302-1310.
- Petit, J. R., Jouzel, J., Raynard, A., Barkov, N. I., Barnola, J.-M., Basile, I., Benders, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E. & Stievenard, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399: 429-436.
- Pigati, J.S., Rech, J.A. & Nekola, J.C. 2010. Radiocarbon dating of small terrestrial gastropod shells in North America. *Quaternary Geochronology*, 5: 519-532.
- Pinho, C., Ferrand, N. & Harris, D. J. 2006. Reexamination of the Iberian and North African *Podarcis* (Squamata: Lacertidae) Phylogeny Based on Increased Mitochondrial DNA Sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 266-273.
- Pinto Llona, A. C. & Andrews, P. J. 1999. Amphibian Taphonomy and Its Application to the Fossil Record of Dolina (Middle Pleistocene, Atapuerca, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 411-429.
- Pinya, S. & Carretero, M. Á. 2011. The Balearic Herpetofauna: A Species Update and a Review on the Evidence. *Acta Herpetologica*, 6: 59-80.
- Piorno, V., Fernández, J.-A. & Velo-Antón, G. 2016. The yellow-legged gull, *Larus michahellis*, an occasional predator of *Timon lepidus* in the Atlantic Islands National Park (Galicia, NW Spain). *Boletín de la Asociación Herpetología Española*, 27: 31-36.
- Pleguezuelos, J. M. & Villafranca, C. 1997. Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.), *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Madrid: 321-341.
- Pleguezuelos, J. M. & Santos, X. 2002. *Vipera latasti* Boscá, 1878. Víbora hocicuda. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 299-301.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Pokrant, F., Kindler, C., Ivanov, M., Cheylan, M., Geniez, P., Böhme, W. & Fritz, U. 2016. Integrative Taxonomy Provides Evidence for the Species Status of the Ibero-Maghrebian Grass Snake *Natrix astreptophora*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118: 873-888.
- Pollo, C. J. 1997. *Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880). En: Pleguezuelos, J.M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología, 3. Editorial Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española, Granada: 193-195.
- Pollo, C. J. 2002. *Chalcides bedriagai*. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 163-165.
- Pollo, C. J. 2015. Eslizón ibérico - *Chalcides bedriagai*. En: Salvador, A. & Martínez-Solano, Í (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/chabed>. Última consulta: XII/2021.
- Porch, N. 2010. Climate space, bioclimatic envelopes and coexistence methods for the reconstruction of past climates: a method using Australian beetles and significance for Quaternary reconstructions. *Quaternary Science Reviews*, 29: 633-647.

- Poulakakis, N., Kapli, P., Lymberakis, P., Trichas, A., Vardinoyiannis, K., Sfenthourakis, S. & Mylonas, M. 2015. A review of phylogeographic analyses of animal taxa from the Aegean and surrounding regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53: 18-32.
- Pross, J., Klotz, S. & Mosbrugger, V. 2000. Reconstructing palaeotemperatures for the Early and Middle Pleistocene using the mutual climatic range method based on plant fossils. *Quaternary Science Reviews*, 19: 1785-1799.
- Puente Montiel, A. 2013. Atlas de Anfibios de Asturias. Informe 1 (2013). Disponible en: https://e1b317f3-a-62cb3a1a-s-sites.googlegroups.com/site/anfibiosdeasturias/Anfibios%20de%20Asturias%20-%20Informe%20A.pdf?attachauth=ANoY7cpFib6aXBND11YYhqh81IGanOfzrlvYgun5TVA1VQmH5ROtN_iIQjAkkyFqODN1SIHTKnhZuB4P9tLTVqWKxDo962ECtmfR5f3AAsJfJGBxTl9yFTakJqFNtHCYyu4KrcBxzY0kafjqcVsWPcvEfHLVrZWGDdU79Zlcyh6rmpLPP9zTvXO7FOFM7bVP7seB_4C7oOZ3LqLIZDOa0mBV6lk2bBoeRk_J3kDHLsakplvDio7-8vDXwJAW5mCUvvHqEAvGI&attredirects=0. Última consulta: VIII/2021.
- Railsback, L. B., Gibbard, P. L., Head, M. J., Voarintsoa, N. R. G. & Toucanne, S. 2015. An Optimized Scheme of Lettered Marine Isotope Substages for the Last 1.0 Million Years, and the Climatostratigraphic Nature of Isotope Stages and Substages. *Quaternary Science Reviews*, 111: 94-106.
- Rage, J.-C. 2013. Mesozoic and Cenozoic Squamates of Europe. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93: 517-534.
- Rage, J.-C. & Auge, M. 1993. Squamates from the Cainozoic of the Western part of Europe. A review. *Reveu de Paléobiologie*, 7: 199-216.
- Rage, J.-C. & Auge, M. 2003. Amphibians and Squamate Reptiles from the Lower Eocene of Silveirinha (Portugal). *Ciências da Terra*, 15: 103-116.
- Ratnikov, V Y. & Mebert, K. 2011. Fossil remains of *Natrix tessellata* from the Late Cenozoic deposits of the East European Plain. *Mertensiella*, 18: 337-342.
- Real, R. 1991. Modelos de Distribución de los Anfibios en las Cuencas Fluviales de Europa a tres Escalas Geográficas. Universidad de Málaga, España. Tesis doctoral inédita.
- Recuero, E., Canestrelli, D., Vörös, J., Szabo, K., Payarkov, N. A., Arntzen, J. W., Crobmrnja-Isailovic, J., Kidov, A. A., Cogalniceanu, D., Caputo, F. P., Nascetti, G. & Martínez-Solano, Í. 2012. Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 71-86.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hafliadason, H., Hajdas, I., HATTZ, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M. & Van der Plicht, J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 Years cal BP. *Radiocarbon*, 55: 1869-1887.
- Reques, R. & Tejedó, M. 2002. *Bufo calamita* (Laurenti, 1768). Sapo corredor. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* (eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 107-109.
- Reques, R. 2014. Sapo Moteado Ibérico - *Pelodytes ibericus*. En: Salvador, A. & Martínez-Solano, Í (Eds.), *Enciclopedia Virtual de Los Vertebrados Españoles*. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/anfibios/pelibe.html>. Última consulta: XII/2021.
- Rey-Rodríguez, I., López-García, J. M., Bennasar, M., Bañuls-Cardona, S., Blain, H.-A., Blanco-Lapaz, Á., Rodríguez-Álvarez, X.-P., de Lombera-Hermida, A., Díaz-Rodríguez, M. & Ameijenda-Iglesias, A. 2016. Last Neanderthals and First Anatomically Modern Humans in the NW Iberian Peninsula: Climatic and Environmental Conditions Inferred from

- the Cova Eirós Small-Vertebrate Assemblage during MIS 3. *Quaternary Science Reviews*, 151: 185-197.
- Rial, J. A. 1999. Pacemaking of the ice ages by frequency modulation of earth's orbital eccentricity. *Science*, 185: 564-568.
- Richter-Boix, A., Llorente, G. A. & Montori, A. 2006. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. *Amphibia-Reptilia*, 27: 549-559.
- Rivas-Martínez, S., 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España: 1:400.000., ICONA. Ed. Ministerio.
- Rivera Arribazalaga, A. 2004. Paleoclimatología y cronología del Würm reciente: un intento de síntesis. *Zephyrus*, 57: 27-53.
- Roček, Z. 1984. Lizards (Reptilia, Sauria) from the Lower Miocene Locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpravy Československé Akademie Ved, Rada Matematických a Přírodních Ved*, 94: 3-69.
- Roček, Z. 1994. A Review of the Fossil Caudata of Europe. *Abhandlungen Und Beriche Für Naturkunde*, 17: 51-56.
- Roček, Z. 2013. Mesozoic and Tertiary Anura of Laurasia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93: 397-439.
- Roche, D., Paillard, D. & Cortijo, E. 2004. Duration and iceberg volume of Heinrich event 4 from isotope modelling study. *Nature*, 432: 379-382.
- Rodríguez, A., Galván, B. & Hernandez, C. M. 2002. Contribución del análisis funcional en la caracterización de El Salt como un centro de intervención referencial de las poblaciones neandertalianas en los valles de Alcoi (Alicante). En: Clemente, I., Risch, R. & Gibaja, J. F. (Eds.), *Análisis Funcional: su Aplicación al Estudio de Sociedades Prehistóricas*. BAR International Series 1073, 121-132.
- Rodríguez, M. Á., Belmontes, J. A. & Hawkins, B. A. 2005. Energy, Water and Large-Scale Patterns of Reptile and Amphibian Species Richness in Europe. *Acta Oecologica*, 28: 65-70.
- Rodríguez, V., Buades, J. M., Brown, R. P., Terrasa, B., Pérez-Mellado, V., Corti, C., Delaugerre, M., Castro, J. A., Picornell, A. & Ramón, M. M. 2017. Evolutionary history of *Podarcis tiliguerta* on Corsica and Sardinia. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 1-27.
- Romero, J. & Real, R. 1996. Macroenvironmental Factors as Ultimate Determinants of Distribution of Common Toad and Natterjack Toad in the South of Spain. *Ecography*, 19: 305-312.
- Roulin, A. & Dubey, S. 2012. The occurrence of reptiles in Barn Owl diet in Europe. *Bird Study*, 59: 504-508.
- Ruiz-Sánchez, F. J., Marquina-Blasco, R., Crespo Roures, V. D., Fagoaga Moreno, A., Bailon, S. & Mansino Paris, S. 2019. Paleontología Insular: Divulgación de La Paleontología Del Cuaternario de Las Islas Columbretes. Fundación Dávalos-Fletcher, Castelló de la Plana.
- Russell, A. P. & Bauer, A. M. 2008. The appendicular locomotor apparatus of *Sphenodon* and normal-limbed squamates. En: Gans, C., Gaunt, A. S. & Adler, K. (Eds.), *Biology of the Reptilia, Volume 21, Morphology I. The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles: 1-466.
- Rutherford, S. & d' Hondt, S. 2000. Early onset and tropical forcing of 100,000-year Pleistocene glacial cycles. *Nature*, 408: 72-75.
- Saint Girons, H. 1980. Biogéographie et évolution des vipères européennes. *Compte rendu des séances de la Société de biogéographie*, 496: 146-172.
- Saint Girons, H. 1982. Influence des climats de type méditerranéen sur l'écophysologie et la répartition des reptiles. *Ecología Mediterránea*, 8: 245-252.
- Sala, N., Pablos, A., Rodríguez-Hidalgo, A., Arriolabengoa, M., Alcaraz-Castaño, M., Cubas, M., Posth, C., Nägele, K., Pantoja-Pérez, A., Arlegi, M., Rodríguez-Almagro, M., Conde-Valverde, M., Cuenca-Bescós, G., Arribas, A. & Gómez-Olivencia, A. 2021. Cueva de Los Torrejones Revisited. New Insights on the Paleoecology of Inland Iberia during

- the Late Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 253: 106765.
- Salvator, L. von. 1895. *Columbretes*. Publicacions de l'Excel·lentíssim Ajuntament de Castelló de la Plana, Castelló de la Plana.
- Salvi, D., Schembri, P. J., Sciberras, A. & Harris, D. J. 2014. Evolutionary history of the Maltese wall lizard *Podarcis filfolensis*: insights on the 'Expansion–Contraction' model of Pleistocene biogeography. *Molecular Ecology*, 23: 1167-1187.
- Sánchez-Goñi, M. F. & d'Errico, F. 2005. La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000-10.000 BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos. En: Lasheras Corruchaga, J. A. & Montes Barquin, R. (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión: actas de la reunión científica: celebrada en el Museo de Altamira los días 20-22 de octubre de 2004*. Ministerio de Cultura, Subdirección General de Publicaciones, Santillana del Mar: 115-129.
- Sanchis, A., Morales, J. V., Pérez Luis, L. J., Hernández, C. M. & Galván, B. 2015a. La Tortuga Mediterránea En Yacimientos Valencianos Del Paleolítico Medio: Distribución, Origen de Las Acumulaciones y Nuevos Datos Procedentes Del Abric Del Pastor (Alcoi, Alacant). En: Sanchis, A. & Pascual, J. L. (Eds.), *Preses Petites i Grups Humans En El Passat. II Jornades d'arqueozoologia*. Museu Prehistòria de València, Valencia: 97-120.
- Sanchis, A., Tormo, C., Sauqué, V., Sanchis, V., Díaz, R., Ribera, A., Villaverde, V., 2015b. Pleistocene leopards in the Iberian Peninsula: New evidence from palaeontological and archaeological contexts in the Mediterranean region. *Quaternary Science Reviews*, 124: 175-208.
- Sanchiz, B. 1977a. *Nuevos Anfibios Del Neógeno y Cuaternario de Europa. Origen, Desarrollo y Relaciones de La Batracofauna Española*. Universidad Complutense de Madrid, España. Tesis doctoral inédita
- Sanchiz, B. 1977b. La Familia Bufonidae (Amphibia, Anura) En El Terciario Europeo. *Trabajos Del Neógeno/Cuaternario*, 8: 75-111.
- Sanchiz, B. 1984. Análisis Filogenético de La Tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) Mediante El Estudio de Su Morfoestructura Ósea. En: Hemmer, H. & Alcover, J. A. (Eds.), *Història Biològica Del Ferreret*. Editorial Moll, Palma de Mallorca: 61-108.
- Sanchiz, B. 1998. *Encyclopedia of Paleoherpetology. Part 4. Salientia*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Sanchiz, B., Tejedo, M. & Sánchez-Herráiz, M. J. 2002. Osteological Differentiation among Iberian *Pelodytes* (Anura, Pelodytidae). *Graellsia*, 58: 35-68.
- Sancho, V., Lacomba, I., Candela, J. Á., Mas, A., Lledó, J. J. & Pérez, Á. L. 2015. Sobre Una Población Introducida de *Triturus pygmaeus* En Crevillent (Alicante). *Boletín de la Asociación Herpetología Española*, 26: 86-88.
- Santos, X. 2008. *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Cobra-de-água-viperina. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M.A. & Paulo, O.S. (Eds.), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa: 176-177.
- Santos, X. 2015. Culebra viperina - *Natrix maura*. En: Salvador, A. & Marco, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/natmau.html>. Última consulta: XII/2021.
- Santos, X. & Llorente, G. A. 1997. Actividad de *Natrix maura* en el Delta del Ebro, analizada mediante técnicas de telemetría. *Revista Española de Herpetología*, 11: 63-70.
- Santos, X., Llorente, G. A., Montori, A. & Carretero, M. A. 2002. *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Culebra viperina. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfíbios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 290-292.
- Santos, X., Brito, J. C., Sillero, N., Pleguezuelos, J. M., Llorente, G. A., Fahd, G. & Paredada, X. 2006. Inferring Habitat-Suitability Areas with Ecological Modelling Techniques and GIS: A Contribution to

Assess the Conservation Status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation*, 130: 416-425.

Santos, X., Llorente, G. A., Pleguezuelos, J. M., Brito, J. C., Fahd, S. & Parellada, X. 2007a. Variation in the Diet of the Lataste's Viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: Seasonal, Sexual and Size-Related Effects. *Animal Biology*, 57: 49-61.

Santos, X., Brito, J. C., Pleguezuelos, J. M. & Llorente, G. A. 2007b. Comparing Filippi and Luiselli's (2000) method with a cartographic approach to assess the conservations status of secretive species: the case of the Iberian snake-fauna. *Amphibia-Reptilia*, 28: 17-23.

Santos, X., Roca, J., Pleguezuelos, J. M., Donaire, D. & Carranza, S. 2008. Biogeography and Evolution of the Smooth Snake *Coronella austriaca* (Serpentes: Colubridae) in the Iberian Peninsula: Evidence for Messinian Refuges and Pleistocenic Range Expansions. *Amphibia-Reptilia*, 29: 35-47.

Sanz-Elorza, M., Dana Sánchez, E. D. & Sobrino Vesperinas, E. 2004. Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid.

Schleich, H.-H. 1985. Neue Reptilienfunde Aus Dem Tertiär Deutschlands 3. Erstnachweis von Doppelschleichen (*Blanus antiquus* sp. nov.) Aus Dem Mittelmiozän Süddeutschlands. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 4: 4-16.

Schleich, H.-H. 1988. Neue Reptilienfunde Aus Dem Tertiär Deutschlands 8. *Palaeoblanus tobieni* n. gen., n. sp. Neue Doppelschleichen Aus Dem Tertiär Deutschlands. *Paläontologische Zeitschrift*, 62: 95-105.

SEO/BirdLife. 2021. Programas de seguimiento y grupos de trabajo de SEO/BirdLife 2020. SEO/BirdLife, Madrid.

Sepulchre, P., Ramstein, G., Kageyama, M., Vanhaeren, M., Krinner, G., Sánchez-Goñi, M. F. & d'Errico, F. 2007. H4 Abrupt Event and Late Neanderthal Presence in Iberia. *Earth and Planetary Science Letters*, 258: 283-292.

Serrano Ezaguerrri, F. J., Torrijo Pardos, A., Cano Muñoz, J. L., Lagares Latorre, J. L., Liberos Saura, C., Martín Arnau, M. Á., Pueyo Soler, J. M., Rosado Romero, F., Ruiz Alba, J. & Sánchez Sancho, J. A. 2001. Atlas provisional de Anfibios y Reptiles de la Provincia de Teruel. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 12: 62-70.

Seva, E. & Escarré, A. 1976. El eslizón ibérico (*Chalcides bedriagai*) en el medio insular de Nueva Tabarca (Provincia de Alicante). *Mediterránea*, 1: 61-155.

Seva, E., Ferrandis, E. & Escarré, A. 1982. La selección del hábitat en del arenal costero alicantino por *Acanthodactylus erythrus* (Sauria: Lacertidae). Un proceso markoviano para la identificación de sus tendencias. *Mediterránea*, 5: 5-14.

Shackleton, J. C., van Andel, T. H. & Runnels, C. N. 1984. Coastal Paleogeography of the Central and Western Mediterranean during the Last 125,000 Years and Its Archaeological Implications. *Journal of Field Archaeology*, 11: 307-314.

Shackleton, N. J., Hall, M. A. & Pate, D. 1995. 15. Pliocene stable isotope stratigraphy of Site 846. En: Piasias, N. G., Mayer, L. A., Janecek, T. R., Palmer-Julson, A. & van Andel, T. H. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 138: 337-355.

Shepard, D. B. & Burbrink, F. T. 2008. Lineage diversification and historical demography of a sky island salamander, *Plethodon auachitae*, from the Interior Highlands. *Molecular Ecology*, 17: 5315-5335.

Shine, R., Sun, L.-X., Zhao, E. & Bonnet, X. 2002. A review of 30 years of ecological research on the Shedao pitviper, *Gloydius shedaoensis*. *Herpetological Natural History*, 9: 1-14.

Sillero, N. 2010. The herpetofauna of Pessegueiro Island, including the first Portuguese insular population of *Blanus cinereus*. *Herpetological Notes*, 3: 27-30.

Sillero, N., Brito, J. C., Skidmore, A. K. & Toxopeus, A. G. 2009. Biogeographical patterns derived from remote sensing variables: the amphibians and

- reptiles of the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 30: 185-206.
- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P.-A., Isailović, J. C., Denoël, M., Ficetola, G. F., Gonçalves, J., Kuzmin, S., Lymberakis, P., Pous, P., Rodríguez, A., Sindaco, R., Speybroeck, J., Toxopeus, B., Vieites, D. R. & Vences, M. 2014. Updated Distribution and Biogeography of Amphibians and Reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35: 1-31.
- Silva, P. G., Bardají, T., Roquero, E., Baena-Preysler, J., Cearreta, A., Rodríguez-Pascua, M. A., Rosas, A., Zazo, C. & Goy, J. L. 2017. El periodo cuaternario: La historia geológica de la Prehistoria. *Cuaternario y Geomorfología*, 31: 113-154.
- Silva-Rocha, I.R., Montes, E., Salvi, D., Sillero, N., Mateo, J.A., Ayllón, E., Pleguezuelos, J.M. & Carretero, M.Á. 2018. Herpetological History of the Balearic Islands: When Aliens Conquered These Islands and What to Do Next. En: Queiroz, A. & Pooley, S. (Eds.), *Histories of Bioinvasions in the Mediterranean*. Springer, Cham: 105-131.
- Silva-Rocha, I. R., Salvi, D., Carretero, M. Á. & Ficetola, G. F. 2019. Alien reptiles on Mediterranean Islands: A model for invasion biogeography. *Diversity and Distributions*, 25: 995-1005.
- Silva Rosenberg, J. 2021. La última batalla de Aníbal: combate naval con armas biológicas. *Revista de Marina*, 983: 71-76.
- Sinka, K. J. & Atkinson, T. C. 1999. A mutual climatic range method for reconstructing palaeoclimate from plant remains. *Journal of Geological Society of London*, 156: 381-396.
- Siverio, F., Mateo, J. A. & López-Jurado, L. F. 2007. On the presence and biology of the Barn Owl *Tyto alba detorta* on Santa Luzia, Cape Verde Islands. *Alauda*, 75: 91-93.
- Siverio, F., Barone, R. & Delgado, G. 2008. Notes on the diet of *Tyto alba* in two oceanic islands from the Mid-Atlantic, Porto Santo and Fogo (Aves, Tytonidae). *Vieraea*, 36: 163-165.
- Smith, K. T., Maul, L. C., Barkai, R. & Gopher, A. 2013. To Catch a Chameleon, or Actualism vs. Natural History in the Taphonomy of the Microvertebrate Fraction at Qesem Cave, Israel. *Journal of Archaeological Science*, 40: 3326-3339.
- Smyth, W. H. 1831. On the Columbretes, Volcanic Rocks near the Coast of Valencia, in Spain. *Journal of the Royal Geographical Society of London*, 1: 58-62.
- Soares, C. 2008. *Bufo calamita* Laurenti, 1768. Sapocorredor. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. Á. & Paulo, O. S. (Eds.), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa: 118-119.
- Soares, C. & Brito, J. C. 2007. Environmental Correlates for Species Richness among Amphibians and Reptiles in a Climate Transition Area. *Biodiversity Conservation*, 16: 1087-1102.
- Soares, C., Alvares, F., Loureiro, A., Sillero, N., Arntzen, J. W., & Brito, J. C. 2005. Atlas of the Amphibians and Reptiles of Peneda-Gerês National Park, Portugal. *Herpetozoa*, 18: 155-170.
- Soler, J. & Martínez-Silvestre, A. 2014. Les Populations de Tortue d'Hermann d'origine Anthropique En Catalogne (Nord-Est de La Péninsule Ibérique): À Propos d'une Nouvelle Découverte. *Chéloniens*, 33: 22-30.
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B. & Van Der Voort, J. 2016. *Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. 1o Edition. Bloomsbury, Londres.
- Speybroeck, J., Beukema, W., Dufresnes, C., Fritz, U., Jablonski, D., Lymberakis, P., Martínez-Solano, Í., Razzetti, E., Vamberger, M., Vences, M., Vörös, J. & Crochet, P.-A. 2020. Species List of the European Herpetofauna – 2020 Update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. *Amphibia-Reptilia*, 41: 139-189.
- Spilani, I., Bougiouri, K., Antoniou, A., Psonis, N., Poursanidis, D., Lymberakis, P. & Poulakakis, N. 2019. Multigene phylogeny, phylogeography and population structure of *Podarcis cretensis* species

group in south Balkans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 138: 193-204.

Stanford, J. D., Hemingway, R., Rohling, E. J., Challenor, P. G., Medina-Elizalde, M. & Lester, A. J. 2011. Sea-level probability for the last deglaciation: A statistical analysis of far-field records. *Global and Planetary Change*, 79: 193-203.

Stewart, J. R. 2005. The Ecology and Adaptation of Neanderthals during the Non-Analogue Environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International*, 137: 35-46.

Stewart, J.R. 2009. The evolutionary consequence of the individualistic response to climate change. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2362-2375.

Stewart, J. R. García-Rodríguez, O., Knul, M. V., Sewell, L., Montgomery, H., Thomas, M. G., Diekmann, Y. 2019. Palaeoecological and genetic evidence for Neanderthal power locomotion as an adaptation to a woodland environment. *Quaternary Science Reviews*, 217: 310-315.

Stocchi, P., Vacchi, P., Lorscheid, T., de Boer, B., Simms, A. R., van de Wal, R. S. W., Vermeersen, B. L. A., Pappalardo, M. & Rovere, A. 2018. MIS 5e relative sea-level changes in the Mediterranean Sea: Contribution of isostatic disequilibrium. *Quaternary Science Reviews*, 185: 122-134.

Stoetzel, E., Denys, C., El Hajraoui, M. A. & Nespoulet, R. 2011. Taphonomic Analysis of Amphibians and Squamate Remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): Contributions to Palaeoecological and Archaeological Interpretations. *International Journal of Osteoarchaeology*, 22: 616-635.

Straus, L. G. 2018. The Upper Paleolithic of Iberia. *Trabajos de Prehistoria*, 75: 9-51.

Suárez-Bilbao, A., Garcia-Ibaibarriaga, N., Ortiz, J. E., de Torres, T., Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M.-A. & Murelaga, X. 2021. Late Pleistocene Palaeoenvironmental Variations from Marine Isotope Stages 5 and 4: Small Mammals at Artazu VIII Site (Arrasate, Northern Iberian Peninsula). *Ameghiniana*, 58: 223-241.

Szentesi, Z. & Company, J. 2017. Late Maastrichtian Small-Sized Herpetofauna from Valencia Province, Eastern Spain. *Historical Biology*, 29: 43-52.

Szyndlar, Z. 1984. Fossil Snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 28: 1-156.

Szyndlar, Z. 1985. Ophidian fauna (Reptilia, Serpentes) from the uppermost Miocene of Algorta (Spain). *Estudios Geológicos*, 41: 447-465.

Szyndlar, Z. 1991. A Review of Neogene and Quaternary Snakes of Central and Eastern Europe. Part 1: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios Geológicos*, 47: 103-126.

Szyndlar, Z. 2012. Early Oligocene to Pliocene Colubridae of Europe: A Review. *Bulletin de La Société Géologique de France*, 6: 661-681.

Szyndlar, Z. & Rage, J.-C. 1999. Oldest Fossil Vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World. *Kaupia, Darmstädter Beiträge Zur Naturgeschichte*, 8: 9-20.

Szyndlar, Z. & Rage, J.-C. 2002. Fossil Record of the True Vipers. En: Schuett, G. W., Hoggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Utah: 419-444.

Tattersall, I. 2006. Who were the Neanderthals?. En: Demarsin, B. & Otte, M. (Eds.), *Neanderthals in Europe. Proceedings of the International Conference, held in the Gallo-Roman Museum in Tongeren (September 17-19th 2004)*. Musée gallo-romain de Tongres, Tongres: 9-14.

Teixeira, J., Ferrand, N. & Arntzen, J.W. 2001. Biogeography of the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica*: a field survey and spatial modelling approach. *Ecography*, 24: 614-624.

Thomas, H. & Triolet, L. 1994. Observations sur le Développement et Les Moeurs Troglodiles de *Pelodytes punctatus* (Amphibien Anoure, Pelobatide). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 22: 199-205.

Thompson, R. S., Anderson, K. H., Pelltier, R. T., Strickland, L. E., Bartlein, P. J. & Shafer, S. L. 2012. Quantitative estimation of climatic parameters from vegetation data in North America by the mutual

- climatic range technique. *Quaternary Science Reviews*, 51: 18-39.
- Thorson, T. B. 1955. The relationship of water economy to terrestriality in amphibians. *Ecology*, 36: 100-116.
- Tissoux, H., Falgueres, C., Bahain, J. J., Rosell, J., Cebrià, A., Carbonell, E. & Serrat, D. 2006. Datation par les séries de l'Uranium des occupations moustériennes de la grotte des Teixoneres (Moià, province de Barcelona, Espagne). *Quaternaire*, 17: 27-33.
- Tormo, C. & Guillem-Calatayud, P. M. 2015. Los micromamíferos del yacimiento del Paleolítico medio del Abrigo de la Quebrada (Chelva, Valencia): niveles I-VIII. En: Sanchis, A. & Pascual, J. L. (Eds.), *Preses petites i grups humans en el passat. II Jornades d'Arqueozoològia*. Museu de Prehistòria de València, Valencia: 181-208.
- Torres-Roig, E., Mitchell, K. J., Alcover, J. A., Martínez-Freiria, F., Bailón, S., Heiniger, H., Williams, M., Cooper, A., Pons, J. & Bover, P. 2020. Origin, Extinction and Ancient DNA of a New Fossil Insular Viper: Molecular Clues of Overseas Immigration. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192: 144-168.
- Trinkaus, E. 1995. Neanderthal mortality patterns. *Journal of Archaeological Sciences*, 22: 121-142.
- Turner, C. & Hannon, G. E. 1988. Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in Southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B Biological Sciences*, 318: 451-485.
- IUCN/SSC. 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. IUCN Species Survival Commission, Gland.
- Uriarte, A. 2003. *Historia Del Clima de La Tierra*. 2a Edition. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz.
- Vaesen, K., Scherjon, F., Hemerik, L. & Verpoorte, A. 2019. Inbreeding, Allee effects and stochasticity might be sufficient to account for Neanderthal extinction. *PloS one*, 14: 0225117.
- Vaesen, K., Dusseldorp, G. L. & Brandt, M. J. 2021. An emerging consensus in palaeoanthropology: demography was the main factor responsible for the disappearance of Neanderthals. *Scientific Reports*, 11: 1-9.
- Vallverdú-Porch, J., Gómez de Soler, B., Vaquero, M. & Bischoff, J. L. 2012. The Abric Romaní Site and the Capellades Region. En: Carbonell, E. (Ed.), *High Resolution Archaeology and Neanderthal Behavior: Time and Space in Level J of Abric Romaní (Capellades, Spain)*. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*. Springer, Londres: 19-46.
- Van Damme, R. & Castilla, A. M. 1996. Chemosensory predator recognition in the lizard *Podarcis hispanica*: Effects of predation pressure relaxation. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 13-22.
- van den Hewel, E. P. J. 1966. On the Precession as a Cause of Pleistocene Variations of the Atlantic Ocean Water Temperatures. *Geophysical Journal International*, 11: 323-336.
- Van der Made, J. & Montoya, P. 2007. Rinocerontes del Pleistoceno de El Baradello, Plaça de la República y El Molinar en Alcoy, España. *Recerques del Museu d'Alcoi*, 16: 7-18.
- vanOmmen, T. 2015. Palaeoclimate: Northern push for the bipolar see-saw. *Nature*, 520: 630-631.
- Vaquero, M., Maroto, J., Arrizabalaga, A., Baena, J., Baquedano, E., Carrión, E., Jordá, J. J., Martín, M., Menéndez, M., Montes, R. & Rosell, J. 2006. The Neanderthal-Modern Human meeting in Iberia: A critical view of the cultural, geographical and chronological data. En: Conard, N. J. (Ed.), *When Neanderthals and Moderns Met*. Kerns Verlag, Tübingen: 419-439.
- Vences, M., Grossenbacher, K., Puente, M., Palanca, A. & Vieites, D. R. 2003. The Cambalès Fairy Tale: Elevational Limits of *Rana temporaria* (Amphibia: Ranidae) and Other European Amphibians Revisited. *Folia Zoologica*, 52: 189-202.

- Venczel, M. 2000. Quaternary snakes from Bihor (Romania). Țării Crișurilor Museum, Oradea.
- Venczel, M. & Sanchiz, B. 2006. Lower Miocene Amphibians and Reptiles from Oschiri (Sardinia, Italy). *Hantkeniana*, 5: 72-75.
- Vervust, B., Grbac, I. & Van Damme, R. 2007. Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos*, 116: 1343-1352.
- Vicens Petit, J. M. 1988. Estudio Arqueológico del Barranc del Sint (Alcoi). *Lucentum*, 7-8: 57-78.
- Vicent, A. 1885. Noticia litológica de las islas Columbretas. *Anales de La Sociedad Española de Historia Natural*, 14: 173-183.
- Vidal-Matutano, P. 2015. Evidència de Recol·lecció de Teix (*Taxus baccata* L.) pels Grups Neandertals de l'Abric Del Pastor (Alcoi, Alacant). *Recerques del Museu d'Alcoi*, 24: 7-20.
- Vidal-Matutano, P. 2016. Alrededor Del Fuego: Paisaje, Clima y Gestión de Los Recursos Leñosos En Grupos Cazadores-Recolectores Durante El Paleolítico Medio (Alicante, España). *Universitat de València, España*. Tesis doctoral inédita.
- Vidal-Matutano, P. 2018. Anthracological data from Middle Palaeolithic contexts in Iberia: what do we know?. *Munibe*, 69: 5-20.
- Vidal-Matutano, P., Hernández, C. M., Galván, B. & Mallol, C. 2015. Neanderthal Firewood Management: Evidence from Stratigraphic Unit IV of Abric Del Pastor (Eastern Iberia). *Quaternary Science Reviews*, 111: 1-13.
- Vidal-Matutano, P., Henry, A. & Théry-Parisot, I. 2017. Dead Wood Gathering among Neanderthal Groups: Charcoal Evidence from Abric Del Pastor and El Salt (Eastern Iberia). *Journal of Archaeological Science*, 80: 109-121.
- Vidal-Matutano, P., Pérez-Jordà, G., Hernández, C. M. & Galván, B. 2018. Macrobotanical Evidence (Wood Charcoal and Seeds) from the Middle Palaeolithic Site of El Salt, Eastern Iberia: Palaeoenvironmental Data and Plant Resources Catchment Areas. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 19: 454-464.
- Vidal Romaní, J. R., Campos Juliá, C. & Fúster, J. M. 1972. Mapa geológico de la Hoja nº 642 (Islas Columbretes). *Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA), Primera edición*. IGME, Madrid: 17-26.
- Vilalta, M. & Monsalve, M. A. 2010. Reintroducción de la tortuga mediterránea en el parque Natural de la Serra d'Irta (Castellón). En: Mateo, J.A. (Ed.), *La Conservación de las Tortugas de tierra en España*. Conselleria de Media Ambient i Mobilitat, Govern de les Illes Balears. Palma de Mallorca: 63-68.
- Villa, A., Blain, H.-A. & Delfino, M. 2018a. The Early Pleistocene Herpetofauna of Rivoli Veronese (Northern Italy) as Evidence for Humid and Forested Glacial Phases in the Gelasian of Southern Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490: 393-403.
- Villa, A., Blain, H.-A., van den Hoek Ostende, L. W. & Delfino, M. 2018b. Fossil Amphibians and Reptiles from Tegelen (Province of Limburg) and the Early Pleistocene Palaeoclimate of the Netherlands. *Quaternary Science Reviews*, 187: 203-219. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.03.020>.
- Villa, A. & Delfino, M. 2019a. Fossil Lizards and Worm Lizards (Reptilia, Squamata) from the Neogene and Quaternary of Europe: An Overview. *Swiss Journal of Palaeontology*, 138: 177-211.
- Villa, A. & Delfino, M. 2019b. A Comparative Atlas of the Skull Osteology of European Lizards (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 20: 1-100.
- Villa, A., Blain, H.-A., van den Hoek Ostende, L. W. & Delfino, M. 2018b. Fossil Amphibians and Reptiles from Tegelen (Province of Limburg) and the Early Pleistocene Palaeoclimate of the Netherlands. *Quaternary Science Reviews*, 187: 203-219.
- Villa, A., Kirchner, M., Alba, D. M., Bernardini, F., Bolet, A., Luján, À. M., Fortuny, J., Hipsley, C. A., Müller, J., Sindaco, R., Tuniz, C. & Delfino, M. 2019.

Comparative Cranial Osteology of *Blanus* (Squamata: Amphisbaenia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185: 693-716.

Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2013. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, 4th ed. Academic Press, Waltham.

Walker, M., Head, M. J., Lowe, J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cheng, H., Cwynar, L., Fisher, D., Gkinis, V., Long, A., Newham, R., Rasmussen, S. O. & Weiss, H. 2019. Subdividing the Holocene Series/Epoch: Formalization of Stages/Ages and Subseries/Subepochs, and Designation of GSSPs and Auxiliary Stratotypes. *Journal of Quaternary Science*, 34: 173-186.

Williams, G. E. 1993. History of the Earth's obliquity. *Earth Sciences Reviews*, 34: 1-45.

Willis, K. J., Bailey, R. M., Bhagwat, S. A. & Birks, H. J. B. 2010. Biodiversity baselines, thresholds, and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 583-91.

Wolf, D., Alcaraz-Castaño, M., Heinrich, S., Baumgart, P., Calvo, R., Sánchez, J., Ryborz, K., Schäfer, I., Bliedtner, M., Zech, R., Zöller, L. & Faust, D. Climate Deteriorations and Neanderthal Demise in Interior Iberia. *Scientific Reports*, 8: 7048.

Wood, R. E., Barroso, C., Caparrós, M., Jordá, J. F., Galván, B., Davidson, I. & Higham, T. F. G. 2013. Radiocarbon dating casts doubt on the late chronology of the Middle to Upper Palaeolithic transition in southern Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110: 2781-2786.

Yokohama, Y., Lambeck, K., de Deckker, P., Johnston, P. & Fifield, L. K. 2000. Timing of the Last Glacial Maximum from Observed Sea-Level Minima. *Nature*, 406: 713-716.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.

Zazo, C., Dabrio, C. J., Goy, J. L., Lario, J., Cabero, A., Silva, P. G., Bardají, T., Mercier, N., Borja, F., & Roquero, E. 2008. The coastal archives of the last 15 ka in the Atlantic–Mediterranean Spanish linkage area: Sea level and climate changes. *Quaternary International*, 181: 72-87.

Zeebe, R. E. 1999. An explanation of the effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal oxygen isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63: 2001-2007.

Zickel, M., Becker, D., Verheul, J., Yener, Y. & Willmes, C. 2016. Paleocoastlines GIS Dataset; Computed Land Masks of Past Sea Level Models. Collaborative Research Centre 806 Database.

ANEXO I

A continuación se incluye la lista bibliográfica de los trabajos consultados para la definición de la altitud máxima alcanzada por cada especie (*Alytes obstetricans* s. l., *Bufo spinosus*, *Epidalea calamita*, *Blanus cinereus* s. l., *Chalcides bedriagai*, *Natrix maura* y *Vipera latastei*) en cada uno de los sistemas montañosos ibéricos:

Amat Orriols, F. & Roig Fernández, J. M. 2003. Distribució dels amfibis i rèptils del principat d'Andorra. Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia, 16: 42-72.

Amat Orriols, F., Sanuy Castells, D. & Guillén Cuesta, J. 2010. Els amfibis i rèptils de les Planes de Son i la mata de València: coneixement, conservació i bases per a l'educació ambiental. En: Germain J (Ed.), Els sistemes naturals de les Planes de Son i la mata de València. Institutió Catalana d'Història Natural, Barcelona: 685-698.

Antúñez, A., Real, R. & Vargas, J. M. 1988. Análisis biogeográfico de los anfibios de la vertiente sur de la Cordillera Bética. Miscel·lània Zoològica, 12: 261-272.

Ayllón, E., Bustamante, P., Cabrera, F., Flox, A. J., Galindo, A. J., Gosálvez, R. U., Hernández, J. M., Morales, M., Torralvo, C. & Zamora, F. 2003. Atlas provisional de distribución de los anfibios y reptiles de la provincia de Ciudad Real (Castilla-La Mancha, España). Zoologica Baetica, 13/14: 155-203.

Barberá, J. C., Ayllón, E., Trillo, S. & Astudillo, G. 1999. Atlas provisional de distribución de los anfibios y reptiles de la provincia de Cuenca (Castilla-La Mancha, España). Zoologica Baetica, 10: 123-148.

Barnestein, J. A., González de la Vega, J. P., Jaén-Velázquez, I. & Román-Requena, F. 2011. La herpetofauna de los afloramientos peridotíticos de Sierra Bermeja y su entorno (Málaga, Andalucía). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 22: 99-104.

Bas López, S. 1984. Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de Galicia, un Ensayo de Síntesis. Amphibia-Reptilia, 5: 289-310.

Bas López, S. 1986. Los anfibios y reptiles de Ancares (Lugo, N. O. España). Munibe, 38: 89-98.

Bea, A. 1981. Herpetofauna de Guipúzcoa: Estudio Faunístico y Relaciones con la Climatología. Munibe, 33: 115-154.

Bea, A. 1985. Atlas de los anfibios y reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. En: Álvarez, J., Bea, A., Faus, J. M., Castián, E. & Mendiola, I. (Eds.), Atlas de Los Vertebrados Continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. Gobierno Vasco. Departamento de Política Territorial y Transportes. Viceconsejería del Medio Ambiente, Bilbao: 57-99.

Benavides, J., Viedma, A., Clivillés, J., Ortiz, A. & Gutiérrez, J. M. 2001. Cotas máximas para la Península Ibérica de siete especies de herpetos en la provincia de Granada. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 12: 10-11.

Blanco Villero, J. M., Márquez Aguilar, A., Sáez Bolaño, J., Sánchez García, B. & Sánchez García, Í. 1995. Los anfibios y reptiles de la provincia de Cádiz. Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía), Sevilla.

Bosch, J. 2002. *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768). Sapo partero común. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 82-84.

- Brito, J. C. & Crespo, E. G. 2002. Distributional analysis of two vipers (*Vipera latastei* and *V. seoanei*) in a potential area of sympatry in the Northwestern Iberian Peninsula. En: Schuett, G. W., Hoggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing Eagle Mountain, Utah: 419-444.
- Cabana, M. 2011. *Vipera latastei* Boscá, 1878. En: Asensi Cabrita, M. (Ed.), *Atlas de Anfibios e Réptiles de Galicia*. Sociedade Galega de Historia Natural. Santiago de Compostela: 98-99.
- Crespo, E. G. 1971. Anfibios de Portugal Continental Das Coleções de Museu Bocage. *Arquivos Do Museu Bocage*, 3: 203-304.
- Domínguez, J., Lamosa, A., Pardavila, X., Martínez-Freiría, F., Regos, A., Gil, A. & Vidal, M. 2012. Atlas de Los Vertebrados Terrestres Reprodutores En El Parque Natural Baixa Limia-Serra Do Xurés y ZEPVN-LIC Baixa Limia. Xunta de Galicia, A Coruña.
- Duguy, R., Martínez Rica, J. P. & Saint-Girons, H. 1979. La répartition des vipères dans les Pyrénées et les régions voisines du nord de l'Espagne. *Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 115: 359-377.
- Echeverría, A. B. & Oteiza, A. G. 1994. Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe*, 46:109-189.
- Falcón Martín, J. M. 1982. *Los Anfibios y Reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza.
- Fernández-Cardenete, J. R., Luzón-Ortega, J. M., Pérez-Contreras, J. & Tierno de Figueroa, J. M. 2000. Revisión de La Distribución y Conservación de Los Anfibios y Reptiles En La Provincia de Granada (España). *Zoologica Baetica*, 11: 77-104.
- Ferrer, J., Fontelles, F., Sort, F., Guixé, D. & Vidal-Coll, Y. 2018. Confirmació de la presència de l'escurçó ibèric *Vipera latastei* al Solsonès i al sud est de l'Alt Urgell i descripció d'una nova zona de simpatria amb escurçó pirinenc *Vipera aspis*. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 25: 88-101.
- Galán, P. 1988. Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. Doñana, *Acta Vertebrata*, 15: 59-78.
- Galán, P. & Fernández, G. 1993. Anfibios e réptiles de Galicia. Edicións Xerais, Vigo.
- García-Cardenete, L. 2008. Nuevos datos de distribución de anfibios y reptiles en los Picos de Europa y su entorno. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 73-75.
- García-París, M., Martín Albaladejo, C., Dorda Dorda, J. & Esteban, M. 1989. Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Revista Española de Herpetología*, 3: 237-257.
- Gil, M. J., Guerrero, F. & Pérez-Mellado, V. 1993. Observations on morphometrics and ecology in *Blanus cinereus* (Reptilia: Amphisbaenia). *Journal of Herpetology*, 27: 205-209.
- Godinho, R., Teixeira, J., Rebelo, R., Segurado, P., Loureiro, A., Álvares, F., Gomes, N., Cardoso, P., Camilo-Alves, C. & Brito, J. C. 1999. Atlas of the continental Portuguese herpetofauna: an assemblage of published and new data. *Revista Española de Herpetología*, 13: 61-82.
- González Fernández, J. E. 2011. Anfibios ibéricos conservados en las colecciones zoológicas: catálogo, evaluación y museología científica. Universidad Complutense de Madrid, España. Tesis doctoral inédita.
- González-Miras, E., Fernández-Cardenete, J. R., García-Cardenete, L., Escoriza, E., Cruz, E. & Fuentes, J. 2008. Nuevas localidades en el Sureste Ibérico y cota máxima peninsular de la culebra de collar (*Natrix natrix*). Consideraciones sobre su distribución. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 93-98.
- González-Miras, E. & Nevado, J. C. 2008. Atlas de distribución de los anfibios de la provincia de Almería (sudeste ibérico, España). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 85-90.
- Gosá, A. & Bergerandi, A. 1994. Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe*, 46: 109-189.

- Gosá, A., Crespo Diaz, A. & Valdeón, A. 2010. Anfibios y reptiles de Pamplona. Ayuntamiento de Pamplona, Pamplona.
- Gracia, P. & Pleguezuelos, J. M. 1990. Distribución de los anfibios en la provincia de Granada (SE Península Ibérica). *Anales de Biología*, 16: 71-84.
- Hernández, Á. 2015. Primeras observaciones de *Blanus cinereus* en la provincia de Palencia, norte de España. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26: 51-54.
- Hernández-Sastre, P. L. & Ayllón, E. 2007. Situación de la Herpetofauna en la provincia de Toledo. Diputación de Toledo, Toledo.
- Hernández Sastre, P. L. & Ayllón, E. 2011. Anfibios y reptiles de Toledo. Diputación de Toledo, Toledo.
- Hopkins, P. W. 1974. Sobre la herpetofauna de la Sierra de Estrella (Portugal) con especial referencia a *Coronella austriaca austriaca* y *Vipera latasti*. *Doñana Acta Vertebrata*, 1: 11-17.
- Ihobe. 2009. Presencia y estado de las poblaciones de reptiles mediterráneos en la Rioja Alavesa. Ihobe, Sociedad Pública del Departamento de Medio Ambiente, Planificación Territorial, Agricultura y Pesca del Gobierno Vasco, Bilbao.
- Jiménez, J., Lacomba, I., Sancho, V. & Risueño, P. 2002. Peces Continentales, Anfibios y Reptiles de La Comunidad Valenciana. Colección de Biodiversidad, 10. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient, Valencia.
- Jiménez, J. J., Romero, D., Segura, J., Moreno-Benítez, J. M., Ripoll, J. J. & García-Cardenete, L. 2016. Revisión y actualización de la distribución de los anfibios y reptiles en la provincia de Málaga. *Zoology*, 108: 121-130.
- Klemmer, K. 1963. Von den Wirbeltieren eines andalusischen Gebirges. *Natur und Museum*, 93: 507-514.
- Lacomba, I. & Sancho, V. 1999. Atlas de anfibios y reptiles de la Comunidad Valenciana. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 10: 2-10.
- Lizana, M. 2002. *Bufo bufo* (Laurenti, 1768). Sapo común, Escuerzo. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de Los Anfibios y Reptiles de España*, 2a impresión. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 103-106.
- Lizana, M., Ciudad, M. J. & Pérez-Mellado, V. 1988. Distribución altitudinal de la Herpetofauna en el Macizo Central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 3: 55-67.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X. & Carretero, M. Á. 1995. *Atlas dels Amfibis i Rèptils de Catalunya i Andorra*. 1ª Edició. Edicions El Brau, Figueres.
- Loureiro, A., de Almeida, N. F., Carretero, M. Á. & Paulo, O. S. 2008. *Atlas Dos Anfibios e Répteis de Portugal*. 1st Edition. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa.
- Malkmus, R. 1982a. Einige Bemerkungen zur Abwehrreaktion bei *Blanus cinereus* sowie zur Verbreitung dieser Art in Portugal (Reptilia: Sauria: Amphisbaenidae). *Salamandra*, 18: 71-77.
- Malkmus, R. 1982b. Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal. *Salamandra*, 18: 218-299.
- Malkmus, R. 2004. *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell.
- Malkmus, R., Loureiro, A. & Sillero, N. 2020. Die Herpetofauna der Serra de Montemuro (Nord-Portugal) mit einem Rückblick auf über 40 Jahre Kartierungstätigkeit in Portugal. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 27: 14-50.
- Maluquer-Margalef, J., Escoriza, D. & Lozano, A. 2009. Aportacions sobre la distribució altitudinal de *Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880) al massís de Penyagolosa (Castelló) i el poblament herpetològic del vessant nord del massís. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 18: 44-50.
- Martín, Ó. D. 2013. Atlas de distribución de los anfibios del Parque Nacional de Monfragüe y su

Zona Periférica de Protección. Revista Española de Herpetología, 13: 61-82.

Martín Arnau, M. Á., Liberos Saura, C., Serrano Eizaguirre, F. J. & Rosado Romero, F. 2002. Contribución a la distribución de los anfibios y reptiles en la provincia de Teruel. Teruel, 88-89: 303-310.

Martín Arnau, M. Á., Serrano Eizaguirre, F. J. & Liberos Saura, C. 2006. Contribución a la distribución de los anfibios y reptiles de Aragón (España). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 17: 73-79.

Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M. & Brito, J. C. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. Diversity and Distributions, 14: 452-461.

Martínez Rica, J. P. 1983. Atlas herpetológico del Pirineo. Munibe, 35: 51-80.

Martínez-Solano, Í. 2006. Atlas de distribución y estado de conservación de los anfibios de la Comunidad de Madrid. Graellsia, 62: 253-291.

Masó, A. & Pijoan, M. 2011. Nuevas Guías de Campo. Anfibios y reptiles de la península ibérica, Baleares y Canarias. Ediciones Omega, Barcelona.

Meijide, M., Meijide, F. & Arribas, Ó. 1994. Atlas Herpetológico de La Provincia de Soria. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 8: 45-58.

Morales, J. J., Lizana, M. & del Arco, C. 2002. Análisis de la distribución altitudinal de la herpetofauna en las sierras de Segovia. Revista Española de Herpetología, 16: 20-42.

Muñoz, A., Pérez, J. L., Rodríguez, S. P. & García, J. M. 2005. Atlas de los anfibios y reptiles de la provincia de Cáceres y zonas importantes para la herpetofauna en la provincia de Badajoz. Informe Final. Dirección general de Medio Ambiente, Consejería de Agricultura y Medio Ambiente. <http://extremambiente.juntaex.es/pdf/AtlasAnfibiosyReptiles.pdf>. Última consulta: VIII/2021.

Pérez de Ana, J. M. 2014. Nuevos datos de anfibios y reptiles en el País Vasco. Munibe, 62: 135-144.

Pérez-Mellado, V. 1983. La herpetofauna de Salamanca: un análisis biogeográfico y ecológico. Salamanca: Revista de Estudios, 9-10: 9-78.

Pleguezuelos, J. M. & Santos, X. 1997. *Vipera latastei* Boscá, 1878. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.), Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal. Asociación Herpetológica Española & Universidad de Granada, Granada: 288-290.

Pleguezuelos, J. M. & Villafranca, C. 1997. Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.), Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal. Asociación Herpetológica Española-Universidad de Granada, Granada: 321-341.

Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. 2002. Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.

Pollo, C. J. 2002. *Chalcides bedriagai*. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 163-165.

Polls, M. 1985. La herpetofauna del Alto Ampurdán I. Faunística. Miscel·lània Zoològica, 9: 295-314.

Polls, M. & Borràs, A. 1987. Los anfibios del Prepirineo oriental (Cadí-Moixeró y La Cerdaña). Miscel·lània Zoològica, 11: 289-298.

Prieto, X. 2011. *Bufo calamita* (Laurenti, 1768). En: Asensi Cabrita, M. (Ed.), Atlas de Anfibios e Réptiles de Galicia. Sociedade Galega de Historia Natural, Santiago de Compostela: 38-39.

Puente Montiel, A. 2013. Atlas de Anfibios de Asturias. Informe 1 (2013). Disponible en: https://e1b317f3-a-62cb3a1a-s-sites.googlegroups.com/site/anfibiosdeasturias/Anfibios%20de%20Asturias%20-%20Informe%20A.pdf?attachauth=ANoY7cpFib6aXBND11YYhqh81IGanOfzrlvYgun5TVA1VQmH5ROtN_iIQjAkkyFqODN1SIHTKnhZuB4P9tLTVqWKxDo962E

CtmfR5f3AAsJfJGBxTl9yFTakJqFNtHCYyu4KrcBxY
0kafjqcVsWPcvEflVrZWGDdU79Zlcyh6rmpLpF9z
TvXO7FOFM7bVP7seB_4C7oOZ3LqLIZDOa0mBV6l
k2bBoeRk_J3kDHlsakplvDio7-
8vDXwJAW5mCUvvHqEAvGI&attredirects=0. Última
consulta: VIII/2021.

Reques, R. & Tejedo, M. 2002. *Bufo calamita* (Laurenti, 1768). Sapo corredor. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España (eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid: 107-109.

Rey, X. L. 2011. *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768). En: Asensi Cabrita M (Ed.), Atlas de Anfibios e Réptiles de Galicia. Sociedade Galega de Historia Natural, Santiago de Compostela: 30-31.

Rodríguez-Rodríguez, E. J., Carmona-González, R. & García-Cardenete, L. 2018. Actualización de la distribución de los reptiles en la provincia de Sevilla. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 29: 46-53.

Sánchez Videgaín, J. & Rubio de Lucas, J. L. 1996. Atlas preliminar de los anfibios y reptiles de las Sierras Prebéticas albacetenses. Al-Basit, 38: 5-30.

Sanz, T. 2008. Víbora hocicuda, *Vipera latastei* Boscá, 1878: cita en el sector nororiental de la provincia de León. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 19: 62-63.

Sequeira, F., Gonçalves, H., Soares, C., Teixeira, J. & Carretero, M. Á. 2003. Herpetofauna del área "Natura 2000" Alvão-Morão (norte de Portugal). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 14: 17-22.

Serrano Ezaguerri FJ, Torrijo Pardos A, Cano Muñoz JL, Lagares Latorre JL, Liberos Saura C, Martín Arnau MÁ, Pueyo Soler JM, Rosado Romero F, Ruiz Alba J, Sánchez Sancho JA (2001) Atlas provisional de anfibios y reptiles de la provincia de Teruel. Bol. Asoc. Herpetol. Esp. 12:62-70.

Sillero, N., Brito, J. C., Skidmore, A. K. & Toxopeus, A. G. 2009. Biogeographical patterns derived from remote sensing variables: the amphibians and

reptiles of the Iberian Peninsula. Amphibia-Reptilia, 30: 185-206.

Simal Ajo, R. & Fernández Aransay, J. J. 2007. Anfibios y reptiles de las Marismas de Santoña, Victoria y Joyel. Locustella, 4: 50-56.

Soares, C., Alvares, F., Loureiro, A., Sillero, N., Arntzen, J. W. & Brito, J. C. 2005. Atlas of the amphibians and reptiles of Peneda-Gerês National Park, Portugal. Herpetozoa, 18: 155-170.

Soares, C. & Brito, J. C. 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. Biodiversity and Conservation, 16: 1087-1102. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9070-5>.

Tarancón Vinuesa, L. E. 2003. Atlas herpetológico del Campo de Montiel albacetense. Sabuco, 4: 73-132.

Tejado Lanseros, C. & Potes Gordo, M. 2008. Ampliación del conocimiento distributivo de la herpetofauna en el territorio histórico de Álava y Condado de Treviño (Burgos). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 19: 67-71.

Torrvalva Forero, M., Oliva-Paterna, F. J., Egea Serrano, A., Miñano Alemán, P. A., Verdiell-Cubedo, D., de Maya Navarro, J. A. & Andreu Soler, A. 2005. Atlas de Distribución de los Anfibios de la Región de Murcia. Dirección General del Medio Natural, Región de Murcia, Cartagena.

Vences, M., Grossenbacher, K., Puente, M., Palanca, A. & Vieites, D. R. 2003. The Cambalès Fairy Tale: Elevational Limits of *Rana temporaria* (Amphibia: Ranidae) and Other European Amphibians Revisited. Folia Zoologica, 52: 189-202.

Vento, D. & Pérez, C. 2011. Datos sobre la herpetofauna del término municipal de Biar (Alicante, este de España). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 22: 130-134.

Verdú Castro, J., Zaldívar Ezquerro, C., Fuente Villar, M. E. & Irastorza Aldasoro, M. T. 1986. Contribución al atlas herpetológico de La Rioja. Zubia, 4: 87-114.

Vries, W. D., Marco, A. & Menor, A. 2009.
Distribución y diversidad de anfibios en la Sierra
Norte de Sevilla. Boletín de la Asociación
Herpetológica Española, 20: 74-79.

“

*Y ahora quisiera volverme a la charca,
sólo saltar, zambullirme en el agua.*

**Experiencias de un batracio (En directo), 2015
Extremoduro**

”