

El Cuaternario ibérico como escenario para el estudio de patrones globales biogeográficos y macroecológicos en anfibios y reptiles

A. Martínez-Monzón^{1,2,*}, J.F. Bisbal-Chinesta^{1,2}, H.-A. Blain^{1,2}

- (1) IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Zona Educacional 4, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, España.
(2) Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, (URV), Avinguda Catalunya 35, 43002 Tarragona, España.

* Autor de correspondencia: A. Martínez-Monzón [almudena.martinezm@hotmail.com]

> Recibido el 04 de mayo de 2017 - Aceptado el 06 de septiembre de 2017

Martínez-Monzón, A., Bisbal-Chinesta, J.F., Blain, H.-A. 2018. El Cuaternario ibérico como escenario para el estudio de patrones globales biogeográficos y macroecológicos en anfibios y reptiles. *Ecosistemas* 27(1): 87-95. Doi.: 10.7818/ECOS.1435

Los cambios climáticos globales afectan a los organismos en todos los biomas y ecosistemas del planeta. Durante el Pleistoceno, las sucesivas glaciaciones han hecho del clima un factor condicionante para la presencia y desarrollo vital de las especies de herpetofauna tanto a nivel europeo como ibérico. Durante este periodo glacial, la península ibérica actúa como refugio meridional para especies termófilas que posteriormente expanden su distribución hacia el tercio norte pasado esta etapa fría hacia el inicio del Holoceno. En algunos casos, dichas condiciones climáticas conducen a la extinción o extirpación de ciertas especies o familias con un claro patrón geográfico de retirada progresiva norte-sur. Para evitar la extinción sin cambiar su distribución, algunas especies desarrollan mecanismos adaptativos como sucede en ciertas poblaciones de anuros en las que se registra un aumento de tamaño durante los periodos más fríos siguiendo el patrón propuesto por la regla de Bergmann y la TSR o temperature-size rule. En esta publicación daremos a conocer la aportación de los yacimientos arqueo-paleontológicos del Cuaternario de la península ibérica al conocimiento de los patrones globales evolutivos y biogeográficos en anfibios y reptiles.

Palabras clave: extinción; Holoceno; macroecología; paleobiogeografía; paleoherpetología; Pleistoceno

Martínez-Monzón, A., Bisbal-Chinesta, J.F., Blain, H.-A. 2018. Iberian Quaternary as a scenario for the study of global biogeographic and macroecological patterns in amphibians and reptiles. *Ecosistemas* 27(1): 87-95. Doi.: 10.7818/ECOS.1435

Global climatic changes affect organisms in all biomes and ecosystems of the planet. During Pleistocene, consecutive glaciation events rise climate as a conditioning factor for presence and vital development of herpetofauna species, both at European and Iberian scale. During this glacial period, Iberian Peninsula constitutes a meridional refuge for thermophilous species which lately expand their distribution towards the northern area at the end of this cold phase when Holocene begins. In some cases, these climatic conditions have led to extinction or extirpation of some species or families in a clear north-south retreat geographic pattern. To avoid extinction without changing their distribution some species have developed adaptive mechanisms as occurs in certain amphibian populations which experiment an increase of body size following the pattern derived from Bergmann's rule and TSR or temperature-size rule. In this paper, we will present the contribution of Quaternary archaeo-paleontological sites of the Iberian Peninsula to our knowledge on global evolutionary and biogeographical patterns in amphibians and reptiles.

Keywords: extinction; Holocene; macroecology; paleobiogeography; paleoherpetology; Pleistocene

Introducción

A pesar de que el Cuaternario (2.6 Ma - actualidad) es un periodo científicamente reconocido por su relevancia en el campo de la evolución humana, también lo es para entender la sistemática, diversidad y distribución del resto de especies de vertebrados que encontramos en la actualidad entre los que se encuentran los anfibios y reptiles (Jansson 2003; Araújo et al. 2008). Durante este periodo, reconocido climáticamente por la alternancia de fases glaciales e interglaciales, el estudio de la herpetofauna reviste un gran interés a la hora de caracterizar las normas de reacción de anfibios y reptiles ante los cambios climáticos. El material fósil de anfibios y reptiles es además considerado apto para el estudio de

reglas y patrones ecogeográficos en la dimensión temporal dados los elevados tamaños muestrales de los que se dispone, el amplio rango temporal que los yacimientos arqueo-paleontológicos ofrecen y la rápida respuesta adaptativa de estas especies ante cambios ambientales. Desde el punto de vista osteológico, las especies de herpetofauna presentes en yacimientos del Cuaternario (concretamente del Pleistoceno) en la península ibérica se consideran idénticas a las que constituyen las poblaciones modernas, lo cual ha sido confirmado por datos genéticos basados en la aplicación de relojes moleculares (Lobo et al. 2016; Barbadillo et al. 1997; Sanchiz 1977). Este hecho reviste una importancia crucial pues permite aplicar el principio de actualismo a las muestras procedentes de yacimientos de este periodo.

El estudio de la herpetofauna fósil presenta una enorme cantidad de posibilidades a la hora de plantear experimentos, aportar datos y solventar dilemas en diversas ramas de la biología y especialmente en paleoecología. En este trabajo nos centraremos en ilustrar mediante una serie de ejemplos, cómo el estudio del registro fósil ibérico contribuye al entendimiento de los patrones biogeográficos regionales a través del tiempo, y de las respuestas de las especies a los cambios climáticos globales.

Paleobiogeografía

A pesar de la gran cantidad de estrategias que diversos clados de anfibios y reptiles han desarrollado para hacer frente a condiciones adversas, la herpetofauna en general se considera altamente susceptible a las oscilaciones térmicas debido al carácter ectotérmico de dichos organismos (Pough 1980), lo cual la convierte en un grupo de especial interés para estudiar los efectos que los cambios climáticos del Cuaternario han tenido sobre la biodiversidad y su distribución espacial (Araújo et al. 2008). Sus restricciones fisiológicas, junto a la generalizada tendencia conservadora a nivel osteológico del grupo, permiten documentar a través del registro fósil cambios en la distribución geográfica de diferentes grupos hasta la actualidad, así como inferir posibles fluctuaciones bioclimáticas a escala regional (Blain 2009). Los estudios filogenéticos y filogeográficos de diferentes especies presentes en la Europa transpirenaica apuntan a la existencia de un refugio climático en la península ibérica a lo largo de las sucesivas fases glaciales, desde el cual las especies habrían expandido su distribución por el continente durante los periodos interglaciales, papel semejante al desempeñado por el resto de penínsulas del sur europeo, los Balcanes e Italia (Hewitt 1996, 2000), gracias a las características climáticas favorables asociadas a su situación geográfica (Fletcher et al. 2010; Harrison y Sánchez-Gofí 2010).

El Cuaternario final se ha caracterizado en Europa Occidental por los grandes cambios climáticos y ambientales a consecuencia del desarrollo de la última gran pulsación glacial y el inicio del actual interglacial. Estos grandes cambios climáticos y ambientales han tenido un impacto determinante sobre la fauna, siendo los reptiles y anfibios especialmente susceptibles a contraer o expandir sus áreas de distribución espacial según los cambios de gradiente térmico de cada momento.

Las asociaciones de herpetofauna fósil documentadas permiten establecer dos grandes regiones bióticas durante el Pleistoceno superior final (ca. 60 000 – 14 900 a.B.P.) (Bisbal-Chinesta y Blain 2018) (Fig. 1A). La primera está formada por el centro y sur de la península ibérica, con las especies *Epidalea calamita*, *Timon lepidus*, *Bufo spinosus*, *Zamenis scalaris* y, en menor medida, *Pelobates cultripes*, *Testudo hermanni*, *Malpolon monspessulanus*, *Pleurodeles waltl* y *Vipera latastei* como los taxones más representativos de su registro, formando una asociación general de tendencia termófila y plenamente mediterránea. La segunda gran región biótica es la conformada por las regiones cantábrica y nororiental ibéricas, que comparten el binomio de tendencias eurosiberianas e higrófilas de *Rana temporaria* y *Anguis fragilis* como las especies dominantes de las secuencias. En el área cantábrica este binomio es acompañado por *B. spinosus*, *E. calamita*, *Alytes obstetricans* y *Vipera* sp. como taxones más representativos, acentuando todavía más el carácter higrófilo de la asociación; mientras que el registro del noreste de la península ibérica *R. temporaria* y *A. fragilis* aparecen mayoritariamente junto con *A. obstetricans*, *E. calamita*, *B. spinosus*, *Coronella girondica* y *Pelodytes punctatus*, detectándose gracias a estas dos últimas especies la existencia de cierta influencia mediterránea.

Los principales cambios biogeográficos se producen a partir del inicio de la fase postglacial del Pleistoceno superior terminal y Holoceno, que conllevará la expansión de las especies más termófilas hacia el norte de la península ibérica (Fig. 1B), posiblemente aprovechando la existencia de corredores naturales, como el Valle del Ebro o el litoral atlántico (Bisbal-Chinesta y Blain 2018). Esto es especialmente visible en el registro herpetológico del MIS 1 (14 900 a.B.P. - actualidad) de la franja cantábrica. La herpetofauna documentada durante los MIS 3 y 2 (60 000 – 26 900 a.B.P. y 26 900 –

14 900 a.B.P., respectivamente) se compone de taxones generalistas, pero con tendencias higrófilas, que pueden tolerar un amplio espectro climático y ambiental (*B. spinosus*, *E. calamita*, *A. fragilis* y *Vipera* sp.), aunque significativamente la secuencia regional está monopolizada por *R. temporaria*, especie de significada preferencia por ambientes húmedos y condiciones climáticas eurosiberianas. La primera aparición de una especie plenamente termófila en el registro fósil es el ofidio mediterráneo *M. monspessulanus*, en la Unidad Inferior de Valdavara-1 (15 120 ±70 – 13 770 ±70 a.B.P.) (López-García et al. 2011), cuya aparición en el área gallega se puede relacionar con un proceso de colonización a partir de un refugio meridional ibérico gracias a la subida de las temperaturas después del final del MIS 2.

A lo largo del MIS 1, aparecen nuevos taxones hasta entonces ausentes en el registro regional del Pleistoceno superior, como *Lacerta* sensu lato, *Natrix maura*, *Natrix natrix* sensu lato y *Coronella austriaca* en la misma Unidad Inferior de Valdavara-1 (López-García et al. 2011); *Ichthyosaura* (= *Mesotriton*) *alpestris*, *Lissotriton helveticus*, *Triturus marmoratus*, *Hyla* sp., *Chalcides striatus*, *Lacerta* sp., *C. girondica*, *Zamenis longissimus* e *Hierophis viridiflavus* en los niveles III a I de Cueva de Santa Catalina (12 425 ±90 a.B.P. a 9180 ±110 a.B.P.) (Bailon y García-Ibaibarriaga 2014); *T. lepidus*, *M. monspessulanus*, *Natrix* sp. y *Zamenis-Rhinechis* (= *Elaphe* sp. sensu lato) en los niveles C.II-I de Las Orcillas-1 (8610 ±50 a.B.P.) (Fernández et al. 2010); y finalmente *Chioglossa lusitanica*, *DiscoGLOSSUS galganoi*, *C. striatus*, *T. lepidus*, *N. maura*, *C. austriaca* y *M. monspessulanus* en la Unidad Inferior de Valdavara-1 (4490 ±40 a.B.P.) (Blain et al. 2009b; López-García et al. 2011).

Las secuencias de Las Orcillas-1 y Valdavara-1 posiblemente indican dos vías de penetración hacia el norte de la península ibérica para las especies de influencia mediterránea y para las especies hoy en día propias del noroeste pero más sensibles a las pulsaciones climáticas glaciales:

1) La vía occidental, representada por Valdavara-1, estaría enmarcada en la fachada litoral atlántica hacia las costas gallegas y habría sido utilizada tanto por especies de origen mediterráneo (por ejemplo: *D. galganoi*, *T. lepidus* y *M. monspessulanus*) como por especies típicamente occidentales (*C. lusitanica* y posiblemente *Lacerta schreiberi*), generalistas y/o tolerantes a condiciones eurosiberianas (por ejemplo: *N. maura* o *C. striatus*) para colonizar el noroeste ibérico y la franja cantábrica.

2) La vía oriental, marcada por Las Orcillas-1, estaría configurada por el Valle del Ebro y, aparentemente según el registro fósil, habría sido utilizada por especies mediterráneas (*T. lepidus*, *M. monspessulanus* y posiblemente *Z. scalaris*). Ya en la región nororiental, en pleno valle del Ebro, la concurrencia holocénica termófila de *P. cultripes*, *T. lepidus* y *M. monspessulanus* proveniente de Balsa la Tamariz (ca. 3600 - 3400 a.B.P.) (Laplana y Cuenca-Bescós 1995), junto con la presencia del gecko *Tarentola mauritanica* en el nivel superior de Cova Colomera (3490 ±50 a.B.P.) (López-García et al. 2010a), situada sobre uno de los afluentes del Ebro, pueden correlacionarse con la existencia del corredor natural del Valle del Ebro, a partir del cual las especies termófilas propias del ámbito mediterráneo penetrarían hacia el interior.

3) Paralelamente, se produciría la entrada a través de los extremos de los Pirineos de nuevas especies provenientes de Italia a través de los extremos pirenaicos, que posiblemente vieron su expansión frenada en el norte de la península por la colonización contemporánea de las especies mediterráneas propias del ámbito ibérico. Es el caso de *Z. longissimus*, cuyo primer registro corresponde con los niveles II y I de Santa Catalina (Bailon y García-Ibaibarriaga 2014), seguido por la secuencia Aziliense-Edad del Bronce de Aizkoltzo (Murelaga et al. 2008) y el nivel calcolítico de El Mirón (Sanchiz et al. 2012) y cuyas dataciones concuerdan con el escenario de expansión holocénica propuesto a partir de los estudios filogenéticos (Musilová et al. 2010). Otras especies de origen oriental con biogeografías parecidas y susceptibles de haber efectuado una expansión paralela reciente son *H. viridiflavus* y *Lacerta bilineata* (Böhme et al. 2007; Joger et al. 2007).

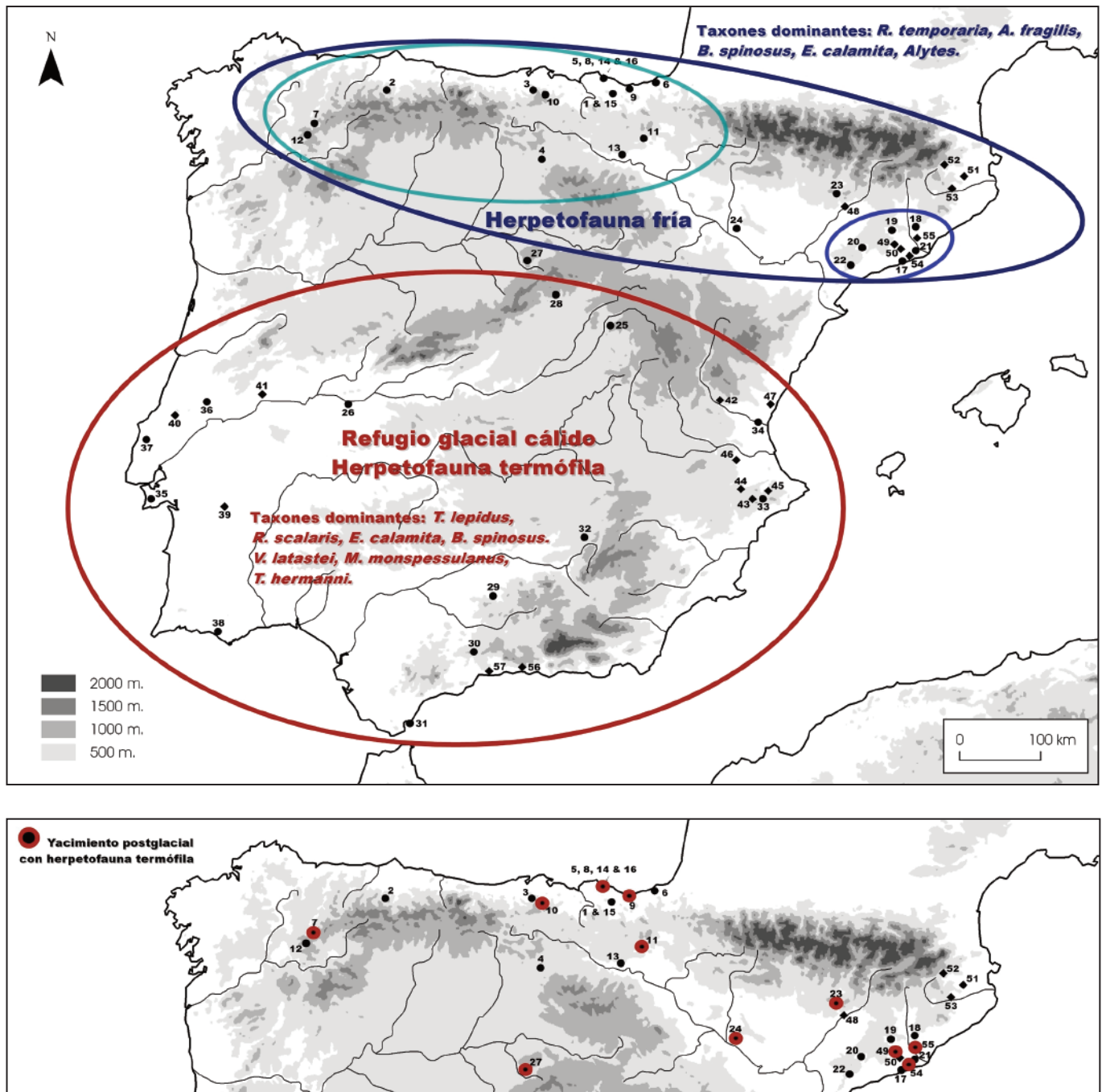


Figura 1. A. Yacimientos paleo-arqueológicos de la península ibérica del Cuaternario final (60 000 – 3000 a.B.P.) con presencia de herpetofauna: 1) Askondo, 2) Cueva del Conde, 3) Cueva de Cobrante, 4) El Portalón, 5) Santimamiñe, 6) Erralla, 7) Valdavara-1, 8) Laminak II, 9) Aizkoltzo, 10) El Mirón, 11) Las Orcillas-1, 12) Cova Eirós, 13) Peña Larga, 14) Antoliñako Koba, 15) Dolmen of Errekatzuetako Atxa, 16) Santa Catalina, 17) Cova del Gegant, 18) Cova Teixoneres, 19) Abric Romani, 20) Cova dels Xaragalls, 21) Riera de Canyars, 22) Cova dels Galls Carboners, 23) Cova Colomera, 24) Balsa la Tamariz, 25) Cueva de los Torrejones, 26) Sala de las Chimeneas of Maltravieso, 27) Peña de Estebanvela, 28) Ventana, 29) Sima de Abraham, 30) Boquete de Zafarraya, 31) Gorham's Cave, 32) Castillejo del Bonete, 33) Abric del Salt, 34) Lloma de Betxí, 35) Gruta da Figueira Brava, 36) Gruta do Caldeirão, 37) Gruta Nova da Columbeira, 38) Guia of Albufeira, 39) Gruta do Escoural, 40) Gruta da Oliveira, 41) Foz do Enxarrique, 42) Abrigo de la Quebrada, 43) Abric del Pastor, 44) Cova Canet, 45) Cova de l'Or, 46) Ereta de Pedregal, 47) Pic dels Corbs, 48) Roca dels Bous, 49) Cova del Toixò, 50) Can Sadurní, 51) La Draga, 52) Pont de Sadernes, 53) El Pasteral, 54) Cal Tintorer, 55) Bòbila Madurell, 56) Cueva de Nerja, 57) Cueva de Rincón de la Victoria. **A.** Biogeografía de los taxones de herpetofauna durante el Pleistoceno superior glacial (60 000-14 900 a.B.P.). **B.** Yacimientos del norte de la península ibérica con presencia de herpetofauna termófila a partir del final del Último Máximo Glacial (14 900 a.B.P.) hasta finales de la Edad del Bronce (3000 a.B.P.)

Figure 1. A. Late Quaternary (60 000-3000 yrs. B.P.) archaeo-paleontological sites of the Iberian Peninsula with herpetofaunal presence: 1) Askondo, 2) Cueva del Conde, 3) Cueva de Cobrante, 4) El Portalón, 5) Santimamiñe, 6) Erralla, 7) Valdavara-1, 8) Laminak II, 9) Aizkoltzo, 10) El Mirón, 11) Las Orcillas-1, 12) Cova Eirós, 13) Peña Larga, 14) Antoliñako Koba, 15) Dolmen of Errekatzuetako Atxa, 16) Santa Catalina, 17) Cova del Gegant, 18) Cova Teixoneres, 19) Abric Romani, 20) Cova dels Xaragalls, 21) Riera de Canyars, 22) Cova dels Galls Carboners, 23) Cova Colomera, 24) Balsa la Tamariz, 25) Cueva de los Torrejones, 26) Sala de las Chimeneas of Maltravieso, 27) Peña de Estebanvela, 28) Ventana, 29) Sima de Abraham, 30) Boquete de Zafarraya, 31) Gorham's Cave, 32) Castillejo del Bonete, 33) Abric del Salt, 34) Lloma de Betxí, 35) Gruta da Figueira Brava, 36) Gruta do Caldeirão, 37) Gruta Nova da Columbeira, 38) Guia of Albufeira, 39) Gruta do Escoural, 40) Gruta da Oliveira, 41) Foz do Enxarrique, 42) Abrigo de la Quebrada, 43) Abric del Pastor, 44) Cova Canet, 45) Cova de l'Or, 46) Ereta de Pedregal, 47) Pic dels Corbs, 48) Roca dels Bous, 49) Cova del Toixò, 50) Can Sadurní, 51) La Draga, 52) Pont de Sadernes, 53) El Pasteral, 54) Cal Tintorer, 55) Bòbila Madurell, 56) Cueva de Nerja, 57) Cueva de Rincón de la Victoria. **A.** Herpetofaunal biogeography during the glacial Late Pleistocene (60 000-14 900 yrs.B.P.). **B.** North Iberian sites with presence of thermophilous herpetofauna from Last Glacial Maximum (14 000 yrs.B.P.) to latest Bronze Age (3000 yrs.B.P.)

Los cambios climáticos y ambientales ligados a las últimas fases glacial e interglacial del Cuaternario no han tenido aparentemente grandes efectos sobre la composición del registro fósil herpetológico del centro y sur de la península ibérica. Así pues, se ha constatado la presencia continuada de especies termófilas durante el Pleistoceno superior y su pervivencia también en el Último Máximo Glacial, como se muestra gracias a la asociación típicamente mediterránea de *B. spinosus*, *E. calamita*, *Pelophylax perezi*, *T. lepidus*, (cf.) *N. maura*, *C. girondica* y *V. latastei* del nivel A de la Sala de las Chimeneas de la cueva de Maltravieso (19 500-18 700 cal. a.B.P. y 19 700-18 750 cal. a.B.P.) (Bañuls-Cardona et al. 2012). Los escasos movimientos detectados son la contracción hacia el norte del límite meridional de la distribución del género *Alytes* y *Lissotriton boscai* en la región de Cádiz (Blain et al. 2013), la extinción de *Testudo hermanni* (Morales y Sanchis 2009) y la posible extirpación regional y posterior recolonización de *Mauremys leprosa* desde el Magreb (Velo-Antón y Pinya 2015). Asimismo, la aparición de nuevas especies, como *Hyla meridionalis* y *Chamaeleo chamaeleon*, también desde el norte de África y datadas en tiempos relativamente recientes por los estudios genéticos, de las cuales también se sospecha la intervención humana (Paulo et al. 2002; Recuero et al. 2007), protagonizarán los últimos procesos de distribución expansiva entre la herpetofauna en territorio ibérico.

Extinción o extirpación

Cuando los organismos no consiguen adaptarse a los nuevos entornos generados por las variaciones climáticas mediante cambios en su distribución hacia ambientes térmicos más favorables, primeramente, tiene lugar una reducción de su rango de distribución geográfica, seguida por un colapso demográfico que puede llevar a una extinción global o local (extirpación). Por su situación geográfica y sus condiciones climáticas más templadas que en el resto de Europa, la península ibérica presenta todas las características para ser una zona de refugio donde las especies termófilas sobreviven durante los periodos más fríos, especialmente en su parte meridional. En el registro pleistoceno ibérico se documentan la última aparición de ciertas familias de reptiles escamosos y de un grupo de anuros que no cuentan con representantes actuales en la península ibérica, e incluso en algunos casos ni siquiera están representados en todo el subcontinente europeo por lo que hablaremos de extirpación, a falta de poder profundizar más en la determinación a nivel de especie de ciertos de estos fósiles.

En el continente europeo, el registro fósil documenta un retroceso progresivo hacia la zona Mediterránea para muchas familias y géneros de anfibios y reptiles durante el Plioceno conduciendo a sus consiguientes extirpaciones durante el Plioceno y el Pleistoceno inferior en la península ibérica (y otras penínsulas como la itálica o la balcánica), probablemente asociadas con la intensificación de las pulsaciones frías en el hemisferio norte (Bailon y Blain 2007; Rage 2013; Blain et al. 2016). A finales del Plioceno inferior (hace aproximadamente 3.2 Ma), las familias con afinidades tropicales como los varanos (Varanidae), las serpientes falsa coral (Aniliidae s.l.) y las cobras (Elapidae) desaparecen de Europa occidental, con sus últimos representantes descritos en España o el Sur de Francia. En torno a hace 2.6 Ma (el límite actual entre el Plioceno y Pleistoceno), las boas de la arena (Erycinae, Boidae) desaparecen de la península, mientras que durante este periodo otros grupos de reptiles termófilos como los agámidos (Agamidae), las culebrillas ciegas (Blanidae), algunos ánguinos (Anguidae), algunas culebras (Colubridae) y el grupo de las víboras orientales de gran tamaño, sufren un retroceso en su distribución hacia la vertiente mediterránea de la zona sur. Los últimos escamosos "exóticos" (según criterios modernos) que se refugian (o sobreviven) en el sur de la península ibérica donde acaban por extinguirse a finales del Pleistoceno inferior (en torno a 1.3 Ma) son los agámidos y los ánguinos del género *Dopasia* (o *Hyalosaurus*). En cuanto a los anfibios, de momento se ha descrito un único grupo "exótico" en el Pleistoceno ibérico: el grupo de los sapos verdes (*Bufo viridis* s.l.) recientemente separados en varias especies. Aunque posiblemente ligados

al registro fósil Mio-Plioceno franco-ibérico, no es descartable una dispersión de los sapos verdes desde Europa central o el Norte de África a finales del Pleistoceno inferior (1.4 Ma), al mismo tiempo que la llegada de los primeros homínidos a Europa occidental. La última cita de este grupo se da en el yacimiento murciano de Cueva Victoria en niveles datados recientemente en torno a 900 000 años (Blain et al. 2010; Blain 2015), la cual resulta más o menos contemporánea del primer pico frío importante (el MIS 22).

Para ilustrar estos eventos de retroceso hacia el sur de familias muy termófilas y las consiguientes extinciones, el registro fósil de un grupo como el de los lagartos agámidos resulta de gran interés, tanto a nivel europeo como ibérico (Fig. 2). Los agámidos son una familia de lagartos de tamaño mediano que viven actualmente en África, Asia, Australia, y en algunas zonas restringidas del sur-este de Europa (Pough et al. 2001; Zug et al. 2001). Los únicos géneros presentes actualmente en Europa son *Stellagama* (Baig et al. 2012) o *Laudakia* (Gasc et al. 1997; Sillero et al. 2014), *Trapelus*, y *Phrynocephalus*, los cuales solo se encuentran en la periferia suroeste de este continente, en una pequeña zona de la Grecia continental (región de Thessaloniki) y en unas pocas islas (Corfu, archipiélago de las Cícladas y algunas islas griegas enfrente de las costas turcas) (Gasc et al. 1997; Sillero et al. 2014) (ver Fig. 2). Del otro lado del Mediterráneo, los géneros *Agama* y *Trapelus* (Bons y Geniez 1996; Trape et al. 2012) habitan el noroeste de África. Tanto los representantes europeos como africanos frecuentan las sabanas, estepas y desiertos, y poseen un modo de vida ligado a ambientes cálidos y áridos en zonas rocosas o arenosas. Sus representantes mediterráneos se encuentran principalmente en los pisos bioclimáticos termo- y meso-Mediterráneos, con unas temperaturas medias anuales entre 15 y 18°C, una temperatura del mes más calido superior a los 24 o 26°C y del mes más frío entre 5 y 11°C, y unas precipitaciones anuales bajas (menos de 300 mm) (Óñol y Semazzi 2009). Las reconstrucciones paleoclimáticas cuantitativas para los yacimientos ibéricos de principios del Pleistoceno con presencia de agámidos han revelado unas condiciones climáticas similares (Agustí et al. 2009).

Ahora bien, al tomar en cuenta el registro fósil europeo de la familia entera (Fig. 2), los primeros fósiles atribuidos a agámidos se han descrito en el Eoceno inferior del Oeste y Norte del continente europeo y después en el Oligoceno de Francia (Augé y Smith 1997; Augé 2005). Durante el Mioceno, los agámidos tenían una distribución europea bastante amplia; desde Francia hasta Ucrania (Delfino et al. 2008; Rage 2013). Más tarde, en el Plioceno, la distribución de esta familia queda restringida a yacimientos localizados en la zona mediterránea, principalmente el sur de Francia, Italia y España (Bailon 1987; Bailon y Blain 2007; Delfino et al. 2008). En la península ibérica, los fósiles de agámidos han sido escasamente documentados y, con la excepción del yacimiento plioceno de Sarrión 1 en la provincia de Teruel (Delfino et al. 2008), muchas de sus citas corresponden ahora al Pleistoceno inferior. Han sido descritos agámidos en el Pleistoceno inferior inicial de las Islas Medas (Girona: Bailon 1991), de Almenara-Casablanca-4 en la provincia de Castellón, y de Estepa-1 (Sevilla: Blain 2009; Blain et al. 2016), y posteriormente en el Pleistoceno inferior de Vallirana (Barcelona) y Almenara-Casablanca-1 (Castellón) (Blain y Bailon 2006; Blain 2009; Rage 2013; Blain et al. 2016). Más recientemente, se han descrito unos 50 dentarios de especies pertenecientes a este mismo grupo en el yacimiento de Canal Negre 1 en la provincia de Barcelona, con un contexto cronológico poco preciso y comprendido entre el Mioceno superior final y el Pleistoceno medio (Guillén Castejón 2010). Finalmente, su última aparición en el registro fósil ibérico tiene lugar en el Pleistoceno inferior final (en torno a 1.3 Ma) en el yacimiento de Quibas, localizado en la provincia de Murcia, hoy en día una de las áreas más áridas del suroeste peninsular (Blain et al. 2014). Las nuevas campañas de excavación emprendidas desde 2015 bajo la dirección conjunta del IPHES (Tarragona) y del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid en este yacimiento permitirán seguramente en un futuro cercano afinar la cronología y las causas probables de esta extirpación en la península ibérica.

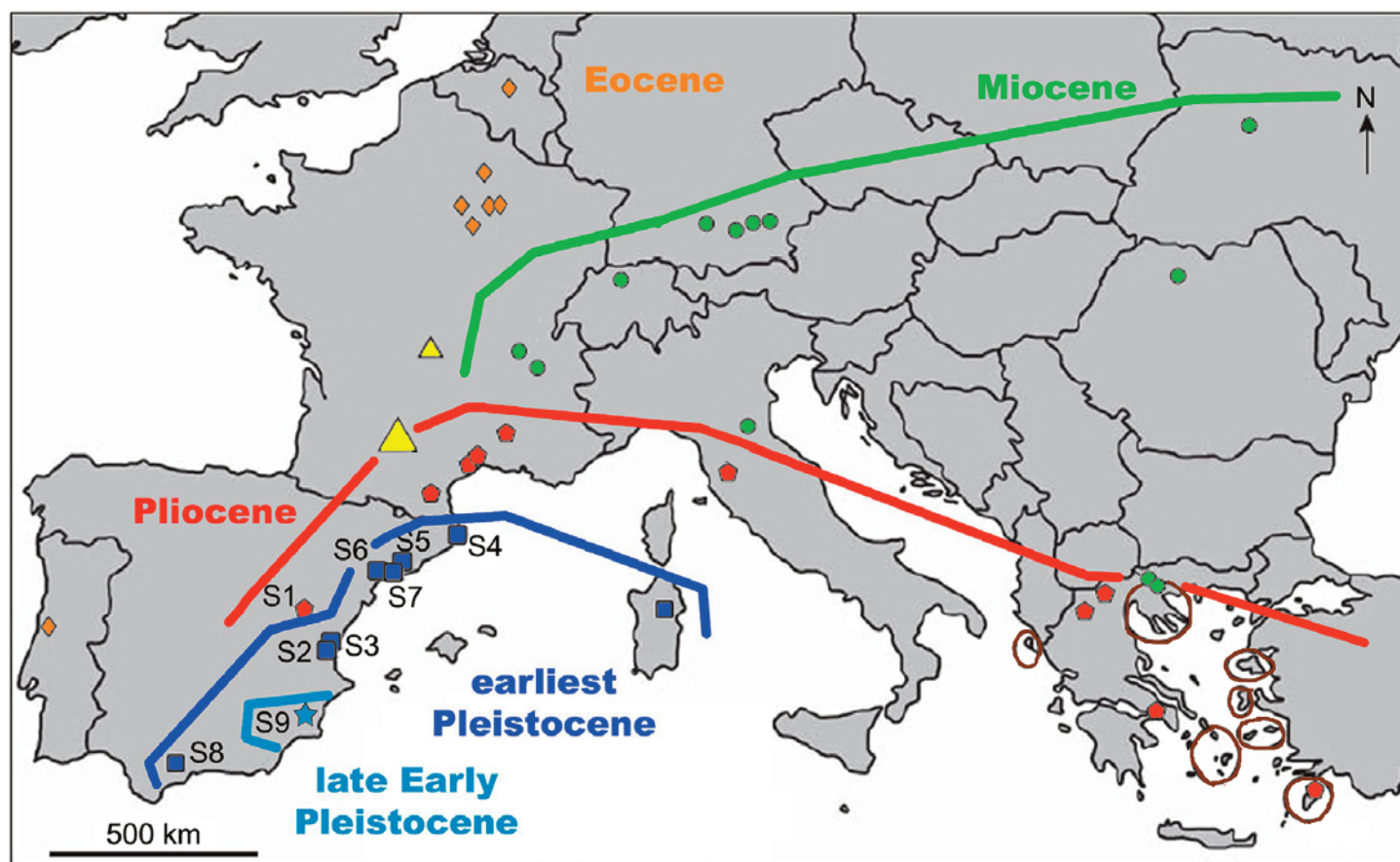


Figura 2. Regresión climática seguida por una extirpación en la península ibérica en base al registro fósil europeo de los lagartos agámidos (familia Agamidae), modificado de [Blain et al. \(2016\)](#). Símbolos: rombo naranja, Eoceno; triángulo amarillo, Oligoceno; círculo verde, Mioceno; pentágono rojo, Plioceno; cuadrado azul oscuro, Pleistoceno inferior inicial; estrella azul claro, Pleistoceno inferior-final. La distribución geográfica actual europea de *Laudakia stellio* está representada por elipses vacías de color marrón. España: S1, Sarrion 1 (*Agama* sp.; Plioceno); S2, Almenara-Casablanca-4 (*Agamidae* indet.; Pleistoceno inferior); S3, Almenara-Casablanca-1 (*Agamidae* indet.; Pleistoceno inferior); S4, Islas Medas (*Agama* sp.; Pleistoceno inferior); S5, Cova Bonica (*Agamidae* indet.; Pleistoceno inferior); S6, Vallirana (*Agamidae* indet.; Pleistoceno inferior); S7, Canal Negre 1 (*Agama* sp.; Pleistoceno inferior?; [Guillén Castejón 2010](#)); S8, Estepa-1 (*Agamidae* indet., Pleistoceno inferior, [Blain et al. 2016](#)); S9, Quibas (*Agamidae* indet., Pleistoceno inferior final, [Blain et al. 2014](#)).

Figure 2. Climate-related regression followed by an Iberian extirpation based on the European fossil record of agamid lizards (family Agamidae), modified from [Blain et al. \(2016\)](#). Symbols: orange diamond, Eocene; yellow triangle, Oligocene; green circle, Miocene; red pentagon, Pliocene; dark blue square, Earliest Pleistocene (formerly Late Pliocene, MN17); light blue star, late Early Pleistocene. The approximate European modern range of *Laudakia stellio* is represented by the brown empty ellipses. Spain: S1, Sarrion 1 (Cerro de los Espejos) (*Agama* sp.; Pliocene); S2, Casablanca-Almenara 4 (*Agamidae* indet.; from Earliest Pleistocene); S3, Casablanca-Almenara 1 (*Agamidae* indet.; from Earliest Pleistocene); S4, Medas Islands (*Agama* sp.; Early Pleistocene); S5, Cova Bonica (*Agamidae* indet.; Earliest Pleistocene); S6, Vallirana (*Agamidae* indet.; Earliest Pleistocene); S7, Canal Negre 1 (*Agama* sp.; Earliest Pleistocene?; [Guillén Castejón 2010](#)); S8, Estepa-1 (*Agamidae* indet., Earliest Pleistocene, [Blain et al. 2016](#)); S9, Quibas (*Agamidae* indet., late Early Pleistocene, [Blain et al. 2014](#)).

Macroecología

La dificultad para establecer con certeza una relación causa-efecto supone uno de los principales problemas para los estudios en macroecología enfocados a entender los efectos del cambio climático sobre la fauna ([Olalla-Tárraga 2014](#)). Esta clase de trabajos normalmente se centran en el estudio de patrones dentro de una escala espacial, pues tal y como señalan [Kerr et al. \(2007\)](#), la mayoría de procesos de cambio climático suceden a lo largo de una amplia área geográfica. A su vez, los cambios climáticos también suceden en un amplio espacio de tiempo y, a pesar de que normalmente las dinámicas climáticas se estudian a largo plazo, las respuestas de los organismos ante dichos cambios no. Las relaciones causales entre fluctuaciones en las variables climáticas y variaciones en caracteres biológicos, como puede ser el tamaño o la diversidad de especies, deberían acontecer del mismo modo independientemente de la dimensión (espacial o temporal) en la que sean estudiados. Por lo tanto, el análisis de patrones y reglas ecogeográficas a largo plazo en la escala temporal durante el periodo Cuaternario, cobra importancia como una nueva fuente de datos que, al ser integrados con los resultados de estudios procedentes de otras ramas de la eco-

logía y biología en general, ayudarán a establecer con mayor seguridad y precisión las relaciones causa-efecto, los mecanismos y los procesos que generan la distribución actual y futura de las especies y la influencia del clima sobre las mismas. En concreto, uno de los factores más determinantes en la biología de las especies y más estudiados en macroecología es su tamaño. Este puede verse influido directa o indirectamente por factores abióticos como la temperatura o la humedad (p. ej. [Atkinson 1994](#); [Gillooly et al. 2002](#); [Indermaur et al. 2010](#)) y repercute directamente en aspectos de su fisiología y ecología ([LaBarbera 1989](#)). En concreto, la relación entre la temperatura y el tamaño de los organismos constituye el eje central de dos reglas ampliamente estudiadas en ecología: regla de Bergmann ([Bergmann 1847](#)) y la TSR ("Temperature-Size-Rule") ([Atkinson 1994](#)). Ambas proponen la presencia de individuos de mayor tamaño en climas más fríos, es decir el mismo patrón, mientras que el mecanismo subyacente varía en cada caso siendo, a grandes rasgos, una mejor conservación del calor en el caso de la regla de Bergmann y el retraso de la maduración junto con un aumento de la fecundidad de las hembras y una mayor supervivencia de juveniles en el caso de la TSR ([Atkinson 1994](#); [Atkinson et al. 2003](#); [Angilletta et al. 2004](#)).

Ante la falta de consenso en cuanto a la relación del tamaño de los anfibios (y de animales ectotermos en general) con las variables climáticas (ver revisión en Ashton 2002) y la importancia de resolver esta cuestión tanto desde el punto de vista teórico como por sus posibles aplicaciones, el registro fósil puede aportar nuevos datos desde una perspectiva diferente. Un ejemplo lo constituye el caso del sapo corredor (*Epidalea calamita*) cuyo tamaño fue estudiado a partir de muestras fósiles procedentes de dos de los yacimientos pleistocénicos de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) donde la acumulación de restos de *E. calamita* se debe en su mayor parte a mortalidad natural durante la hibernación junto con la acumulación ocasional por la acción de predadores oportunistas (Blain et al. 2008, 2009a); estos son la Gran Dolina y el Portalón de Cueva Mayor. El conjunto de ambas secuencias comprende más de un millón de años en la misma localización geográfica (Fig. 3) evitando así posibles sesgos espaciales en el estudio de la influencia de la temperatura y la humedad sobre el tamaño (longitud hocico-cloaca o SVL: Snout to Vent Length) de dicho anuro, constituyendo así la localización ideal para llevar a cabo este trabajo.

Los datos de tamaño se obtuvieron a partir de medidas tomadas sobre el húmero, considerado un elemento identificable a nivel de especie (Sanchiz 1977; Bailon 1999) además de un excelente indicador de tamaño y sexo del individuo vivo (Martínez-Monzón 2017). La integración de estos datos de tamaño junto con los valores de temperatura y humedad procedentes de las reconstrucciones paleoclimáticas de ambos yacimientos basadas en la microfauna (López-García 2008; López-García et al. 2010b; Blain et al. 2009a, 2012), reveló una elevada influencia de dichas variables climáticas sobre el tamaño de *E. calamita* alcanzándose mayores tamaños en periodos más fríos y húmedos en invierno (Fig. 3). Al igual que sucede actualmente en diferentes especies de anfibios, la respuesta observada en las poblaciones de *E. calamita* ante las variaciones climáticas sucedidas a lo largo de ambas secuencias no fue equivalente en ambos sexos habiéndose registrado una mayor influencia del clima sobre las hembras lo cual, respalda los datos obtenidos en poblaciones actuales de diversos anuros (Hemeelaar 1988; Schauble 2004; Leskovar et al. 2006).

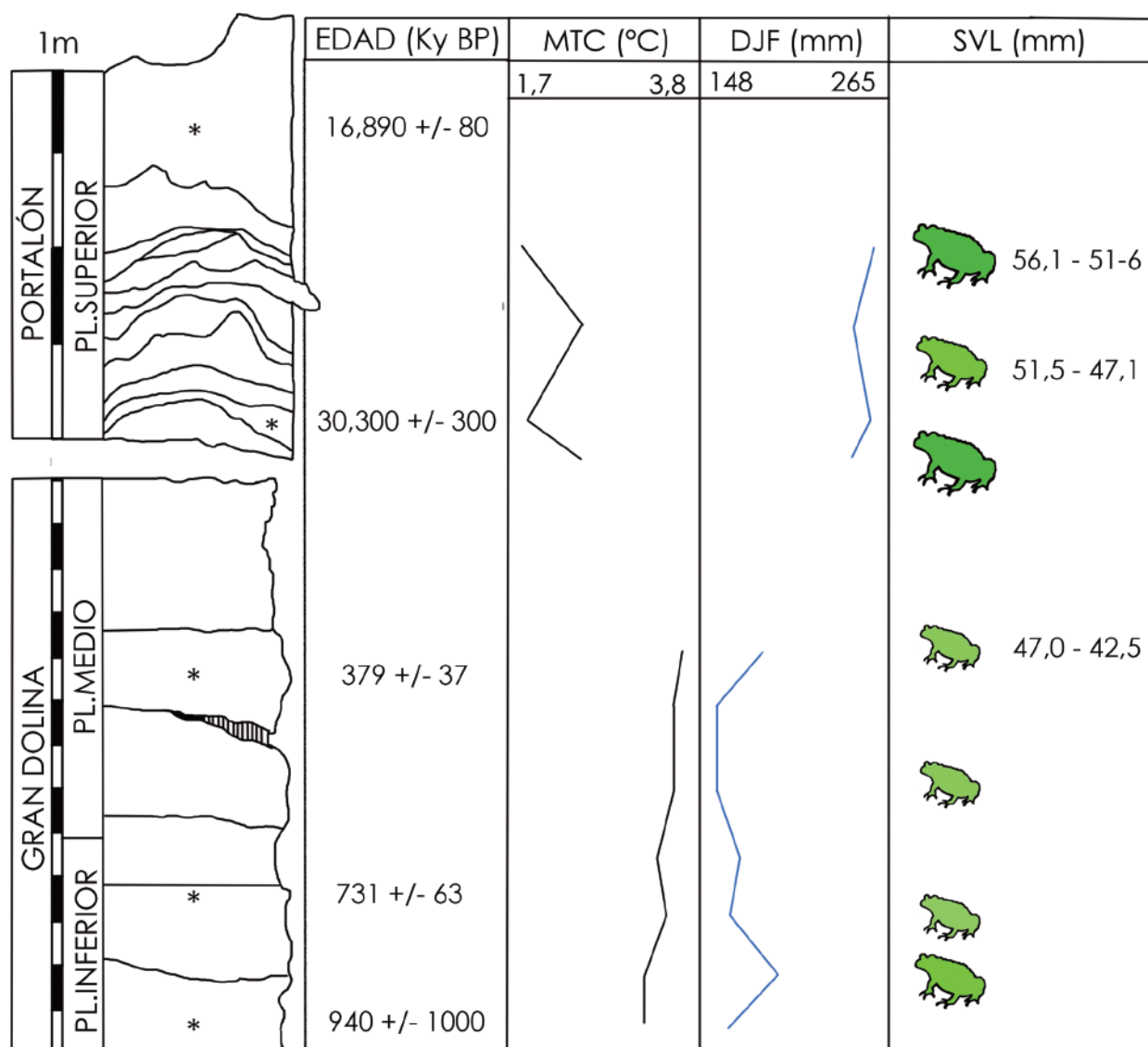


Figura 3. De izquierda a derecha: Yacimiento, periodo geológico, secuencia estratigráfica de ambos yacimientos modificadas de López-García et al. (2010b) y de Parès y Pérez-González (1999) y cronología absoluta basada en dataciones de diferentes puntos de la secuencia (ver síntesis en Blain et al. 2012). Se presentan los valores de la temperatura media del mes más frío; MTC (Mean Temperature of the Coldest Month) y de la precipitación de invierno; DJF (December-January-February precipitation) a lo largo de ambas secuencias junto con la SVL (Snout to Vent Length) dividida en tres rangos de tamaño.

Figure 3. From left to right: Site, geologic period, stratigraphic sequence of both sites modified from López-García et al. (2010b) and Parès y Pérez-González (1999) and absolute chronology based on datings from different points of the sequence (cf. synthesis in Blain et al. 2012). Values for Mean Temperature of the Coldest Month (MTC) and winter precipitation (December-January-February precipitation; DJF) are shown along both sequences together with SVL (Snout to Vent Length) divided in three body size ranges.

En este caso, la relación entre el tamaño de *E. calamita* y la temperatura se ajusta al patrón derivado tanto de la regla de Bergmann como de la TSR. Este hecho constituye un nuevo dato a favor del cumplimiento de dichas reglas en ectotermos y concretamente en anfibios, además de reforzar la validez de esta nueva metodología basada en el registro fósil para el estudio de reglas y patrones en macroecología. Por otro lado, dado que ninguna de dichas reglas contempla la humedad como factor determinante a la hora de explicar las variaciones de tamaño, en este caso concreto, el mecanismo propuesto consiste en la combinación de una maduración retrasada en climas fríos unido a una mayor disponibilidad de recursos en climas húmedos, lo cual se traduce en un aumento de tamaño en climas fríos y húmedos (principalmente en invierno) permitiendo así un mayor acumulo de grasa y un aumento de la fertilidad de las hembras con las ventajas adaptativas que esto supone (Martínez-Monzón 2017).

Dado que los datos de tamaño resultan relativamente fáciles de inferir a partir de muestras fósiles gracias a la alta correlación entre ciertas medidas de algunos huesos (como el húmero) y el tamaño del individuo vivo, esta metodología resulta aplicable a una gran variedad de muestras de diferentes especies de anfibios y reptiles donde la mayoría de elementos del esqueleto postcranial se consideran identificables a nivel de especie. Extender dicha metodología a reptiles contribuiría a su vez al establecimiento de generalidades dentro de los vertebrados ectotérmicos. En el caso concreto de anfibios, contar con datos de otras especies y aplicar dicha metodología a muestras procedentes de otros yacimientos permitirá la comparación de la respuesta a los cambios ambientales entre diferentes especies y localizaciones geográficas dentro del mismo periodo temporal, haciendo posible corroborar el seguimiento de unas normas de reacción generales en anfibios o, por el contrario, desmintiendo la existencia de dichas generalidades promoviendo así el estudio de cada caso de manera individual.

Discusión

Los casos de estudio anteriormente presentados ponen de manifiesto que los trabajos científicos basados en material fósil de herpetofauna, darán lugar a una nueva fuente de conocimiento con una gran cantidad de implicaciones, especialmente en el campo de la paleoecología. El estudio de las poblaciones de anfibios y reptiles del Cuaternario nos ayudará a conocer de qué manera se ha generado la distribución y diversidad de las especies actuales, así como a identificar, caracterizar y entender procesos tales como la aparición o la extinción de especies, la evolución de las mismas y los procesos de adaptación a variaciones ambientales mediante cambios en el fenotipo. Los resultados de esta línea de investigación ayudarán a comprender la evolución y la situación actual de las especies y a utilizar ese conocimiento para poder prever en la medida de lo posible las reacciones, tendencias y/o patrones de las poblaciones de las especies de anfibios y reptiles ante los actuales y futuros cambios en las condiciones ambientales, así como a la viabilidad y plasticidad fenotípica de sus poblaciones.

La paleoherpetología también resulta de gran utilidad a la hora de esclarecer o reafirmar las relaciones filogenéticas vigentes en anfibios y reptiles pues el registro fósil constituye la fuente principal de puntos de calibración a la hora de estimar tiempos de divergencia mediante la aplicación de relojes moleculares.

Para cerrar la discusión del artículo, cabe resaltar que el material fósil de herpetofauna, ha pasado prácticamente desapercibido en el contexto de la biología de la conservación y aún en la actualidad, su potencial está lejos de ser explotado completamente. La integración de los datos aportados por la paleoherpetología junto con los datos actuales procedentes de otras ramas de la biología podría dar lugar a estudios multidisciplinarios de gran envergadura cuyos resultados serán sin duda originales y enriquecedores para el conjunto de la biología y ecología animal.

Conclusiones

1. La península ibérica constituye actualmente una región de importancia capital para la diversidad de la herpetofauna europea y ha constituido en el pasado un refugio climático para la mayoría de especies de anfibios y reptiles. El registro paleontológico ibérico del Pleistoceno superior final permite observar una contracción de la distribución de las especies más termófilas y típicas de los ambientes mediterráneos en las regiones meridionales y centrales ibéricas, mientras que el tercio norte presentaba una herpetofauna menos rica, pero con una mayor adaptabilidad a climas y ambientes fríos, en congruencia con el fenómeno de glaciación que tuvo su mayor auge en el Último Máximo Glacial. Este escenario cambiará con el final del periodo glacial y especialmente con el inicio del Holoceno, con la colonización del tercio norte a partir de los refugios meridionales, si bien también se produce la llegada de nuevas especies mediterráneas a través de los Pirineos y desde el Magreb. Esto nos muestra la rápida capacidad que presentan las especies de herpetofauna para colonizar nuevos espacios y ampliar su distribución con escenarios climáticos favorables, así como la existencia de fenómenos de contracción espacial en su distribución en el caso contrario.

2. Los anfibios y reptiles en Europa occidental han sufrido una progresiva disminución de la diversidad de especies con la desaparición progresiva de varias familias durante el Plioceno y el principio del Pleistoceno. En la península ibérica, yacimientos del Pleistoceno inferior (2.6 a 0.8 Ma) siguen documentando la presencia de taxones “exóticos”, los cuales habrían desaparecidos en el resto de Europa, como las víboras orientales, los agámidos, los ánguidos (una especie fósil del género *Pseudopus* y *Dopasia*), y un representante del grupo de los sapos verdes (*Bufo viridis* sensu lato). Como se ha demostrado en el caso bien ilustrado de los agámidos, el patrón geográfico (retirada progresiva norte-sur) y temporal (correspondiéndose con los primeros picos de clima frío) de estas extinciones (o extirpaciones) en el territorio ibérico sugiere una influencia importante de los factores climáticos, afectando a cada taxón de manera diferente según sus requerimientos climáticos.

3. El registro fósil se presenta como una nueva herramienta para el estudio de la influencia del clima sobre el tamaño de las poblaciones de anfibios y por tanto de las reglas o patrones ecogeográficos que relacionen dichas variables. Los resultados del caso de estudio expuesto centrado en el sapo corredor (*Bufo calamita*), apoyan la validez de la regla de Bergmann y la TSR en anuros habiéndose registrado la presencia de individuos de mayor tamaño durante los periodos con inviernos más fríos. Por otro lado, se registró dimorfismo sexual en la respuesta a un descenso de las temperaturas siendo las hembras el sexo más susceptible y el que presentó mayor variación de tamaño.

Agradecimientos

Agradecemos a Sara Varela y a Susana Rodríguez por su amable invitación a participar en este volumen especial sobre paleoecología y a Sara Varela y los tres revisores por sus comentarios enriquecedores que sin duda mejoraron el artículo original. Los autores agradecen a los directores de yacimientos citados por permitirles el estudio de los restos sobre los cuales están fundados los ejemplos mencionados aquí, en particular Gloria Cuenca-Bescós (Universidad de Zaragoza) y Jordi Agustí (IPHES, Tarragona). A. M.-M. agradece especialmente a Miguel Ángel Rodríguez (Universidad de Alcalá) por su colaboración indispensable en el caso presentado en el apartado de Macroecología y a Ignacio Martínez Mendizábal (Universidad de Alcalá) por su apoyo y disposición. J.F. B.-C. es beneficiario de una beca predoctoral (2016FI_B 00286) concedida por la Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca (AGAUR) y del Departament d'Empresa i Coneixement de la Generalitat de Catalunya.

Este artículo es parte de los proyectos de investigación CGL2016-80000-P (Ministerio de Economía y Competitividad) y 2017SGR-859 (Generalitat de Catalunya).

Referencias

- Agustí, J., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Bailon, S. 2009. Climate forcing of first hominid dispersal in western Europe. *Journal of Human Evolution* 57: 815–821.
- Angilletta, M.J., Steury, T.D., Sears, M.W. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44(6): 498–509.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdés, P.J., Rahbek, C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8–15.
- Ashton, K.G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708–716.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1–1.
- Atkinson, D., Ciotti, B.J., Montagnes, D.J. 2003. Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% C⁻¹. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1533): 2605–2611.
- Augé, M. 2005. Évolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 192:1–369.
- Augé, M., Smith, R. 1997. Les Agamidae (Reptilia Squamata) du Paléogène d'Europe occidentale. *Belgian Journal of Zoology* 127(2):123–138.
- Baig, K.J., Wagner, P., Ananjeva, N.B., Böhme, W. 2012. A morphology-based taxonomic revision of *Laudakia* Gray, 1845 (Squamata: Agamidae). *Vertebrate Zoology* 62: 213–260.
- Bailon, S. 1987. Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). *Bulletin de la Société herpétologique de France* 42: 1–4.
- Bailon, S. 1991. *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Tesis de Doctorado, Universidad de Paris VII, Paris, Francia.
- Bailon, S. 1999. Différenciation ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France. En: Desse, J., Desse-Berset, N. Valbonne (eds.) *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, Série C: varia*. Centre de Recherches Archéologiques-CNRS, Francia.
- 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-Ibaibarriaga, N. 2014. Herpetofauna tardiglaciaria y holocena de Santa Catalina (Lekeitio, Vizcaya). *Kobie* 4: 103–118.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Blain, H.-A., Canals, A. 2012. Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: The small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol* 11(1): 31–40.
- Barbadillo, L.J., García-París, M., Sanchiz, B. 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. En: Pleguezuelos, J.M., Martínez-Rica, J.P. (eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología, vol. 3. pp. 47–100. Universidad de Granada, Granada, España.
- Bergmann, C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3: 595–708.
- 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.
- Blain, H.-A. 2009. Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia and 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., 2015. Anfibios y escamosos de Cueva Victoria. En: Gibert, L., Ferrández-Cañadell, C. (eds.), *Paleontología y Geología de Cueva Victoria, Cartagena, España*. Mástia 11-13: 175–197.
- Blain, H.-A., Bailon, S. 2006. Catalogue of Spanish Plio-Pleistocene amphibians and squamate reptiles in the Museu de Geologia de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 14: 61–80.
- Blain, H.-A., Bailon, S. y Cuenca-Bescós, G. 2008. The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxy at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261(1): 177–192.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. 2009a. Long-term climate record inferred from Early-Middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 56(1): 55–65.
- Blain, H.-A., López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Vaquero, M., Alonso, S. 2009b. Première mise en évidence fossile du chiloglosse portugais *Chiloglossa lusitanica* (Amphibia, Caudata) et son implication pour l'histoire biogéographique de l'espèce. *Comptes Rendus Palevol* 8(8): 693–703.
- Blain, H.-A., Gibert, L., Ferrández-Cañadell, C. 2010. First report of a green toad (*Bufo viridis* sensu lato) in the Early Pleistocene of Spain: paleobiogeographical and paleoecological implications. *Comptes Rendus Palevol* 9(8): 487–497.
- Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Ollé, A., Rosell, J., Rodríguez, J. 2012. Investigating the Mid-Brunhes Event in the Spanish terrestrial sequence. *Geology* 40(11): 1051–1054.
- Blain, H.-A., Gleed-Owen, C.P., López-García, J.M., Carrión, J.S., Jennings, R., Finlayson, G., Finlayson, C., Giles Pacheco, F. 2013. Climatic conditions for the last Neanderthals: Herpetofaunal record of Gorham's Cave, Gibraltar. *Journal of Human Evolution* 64(4): 289–299.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Agustí, J., Piñero-García, P., Lozano-Fernández, I., Sevilla, P., López-García, J.M., Romero, G., Mancheño, M.Á. 2014. Youngest agamid lizards from western Europe (Sierra de Quibas, Spain, Early Pleistocene). *Acta Palaeontologica Polonica* 59(4): 873–878.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Agustí, J. 2016. The geographical and chronological pattern of herpetofaunal Pleistocene extinctions on the Iberian Peninsula. *Comptes Rendus Palevol* 15(6): 731–744.
- Böhme, M.U., Fritz, U., Kotsakis, T., Dzik, G., Ljubicavljovic, K., Tzankov, N., Berendson, T.U. 2007. Phylogeography and cryptic variation within the *Lacerta viridis* complex (Lacertidae, Reptilia). *Zoologica Scripta* 36: 119–131.
- Bons, J., Geniez, P. 1996. *Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris)*. Atlas biogéographique. Asociación Herpetológica Española, Barcelona, España.
- Delfino, M., Kotsakis, T., Arca, M., Tuveri, C., Pitruzzella, G., Rook, L. 2008. Agamid lizards from the Plio-Pleistocene of Sardinia (Italy) and an overview of the European fossil record of the family. *Geodiversitas* 30(3): 641–656.
- Fernández, J., García Rojas, M., Fernández, T., Castaños, P., Bailon, S., Murelaga, X., Tarrío, A. 2010. La cueva de Las Orcillas 1: una estación de los últimos cazadores-recolectores en La Berrueza (Mendaza-Acedo, Navarra). *Trabajos de Arqueología Navarra* 22: 13–91.
- Fletcher, W.J., Sánchez-Goñi, M.F., Allen, J.R.M., Cheddadi, R., Combouret-Nebout, N., Huntley, B., et al. 2010. Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29(21): 2839–2864.
- Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., et al. 1997. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europea Herpetologica et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia.
- Guillén Casteljón, J. 2010. Canal Negre 1, un jaciment càrstic de vertebrats del Miocè, Pliocè i Pleistocè de Catalunya. *Exploracions* 19: 7–87.
- Gillooly, J.F., Charnov, E.L., West, G.B., Savage, V.M., Brown, J.H. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417(6884): 70–73.
- Harrison, S.P., Sánchez-Goñi, M.F. 2010. Global patterns of vegetation response to millennial-scale variability and rapid climate change during the last glacial period. *Quaternary Science Reviews* 29(21): 2957–2980.
- Hemelaar, A. 1988. Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology* 22(4): 369–388.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58(3): 247–276.
- Hewitt, G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405(6789): 907–913.
- Indermaur, L., Schmidt, B.R., Tockner, K., Schaub, M. 2010. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis. *Oecologia* 163(3): 637–649.
- Jansson, R. 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1515):583–590.
- Joger, U., Fritz, U., Guicking, D., Kalyabina, S., Nagy, Z.T., Wink, M. 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles - Spatial and temporal speciation patterns. *Zoologischer Anzeiger* 246: 293–313.
- Kerr, J.T., Kharouba, H.M., Currie, D.J. 2007. The macroecological contribution to global change solutions. *Science* 316(5831): 1581–1584.

- LaBarbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual review of ecology and systematics* 20: 97-117.
- Laplana, C., Cuenca-Bescós, G. 1995. Los microvertebrados (anfibios, reptiles y mamíferos) asociados al yacimiento de la Edad del Bronce de La Balsa la Tamariz (Tauste, Zaragoza). *Coloquios de Paleontología* 47: 55-69.
- Leskovar, C., Oromi, N., Sanuy, D., Sinsch, U. 2006. Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*) vary between northern and southern latitudes. *Amphibia-Reptilia* 27(3): 365-375.
- 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.
- López-García, J.M. 2008. *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior*. Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, España.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls-Cardona, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X. 2010a. First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97(8): 753-761.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M.B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M.J., Valdeolmillos, A., Ortega, A.I., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. 2010b. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292(3): 453-464.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., Vaquero, M. 2011. Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44(2): 253-269.
- Martínez-Monzón, A., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Rodríguez, M.A. 2017. Climate and amphibian body size: a new perspective gained from the fossil record. *Ecography* 40, 001–011.
- Morales, J.V., Sanchis, 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(5): 1152-1162.
- Murelaga, X., Mujika Alustiza, J.A., Bailon, S., Castaños, S., Castaños, P., Sáez de la Fuente, X., 2008. La fauna de vertebrados del yacimiento Holoceno (Aziliense) de Aizkoltxo (Mendaro, Gipuzkoa). *Geogaceta* 45: 71-74.
- Musilová, R., Zavadil, V., Marková, S., Kotlík, P. 2010. Relics of the Europe's warm past: phylogeography of the Aesculapian snake. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(3): 1245-1252.
- Olalla-Tárraga, M.A. 2014. Macroecología: una disciplina de investigación en auge. *Ecosistemas* 23(1):1-3.
- Önol, B., Semazzi, F.H.M. 2009. Regionalization of climate change simulations over the eastern mediterranean. *Journal of Climate* 22(8):1944-1961.
- Parès, J.M. y Pérez-González, A. 1999. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37(3-4): 325–342.
- 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): 1-7.
- Pough, F.H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist* 115(1): 92-112.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D. 2001. *Herpetology, (2ª edición)*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, Estados Unidos.
- Rage, J.-C. 2013. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93(4):517-534.
- Recuero, E., Iraola, A., Rubio, X., Marchodom, A., García-París, M. 2007. Mitochondrial differentiation and biogeography of *Hyla meridionalis* (Anura: Hylidae): an unusual phylogeographical pattern. *Journal of Biogeography* 34(7): 1207-1219.
- Sanchiz, B. 1977. *Nuevos anfibios del Neógeno y Cuaternario de Europa. Origen, desarrollo y relaciones de la batracofauna española*. Tesis de Doctorado. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
- Sanchiz, B., Lobo, J.M., Bailon, S. 2012. The Holocene Herpetofauna of El Mirón Cave. En: Straus, L.G., González, M.R. (eds.), *El Mirón Cave, Cantabrian Spain. The Site and its Holocene Archaeological Record*, pp. 250-261. University of New Mexico Press, Albuquerque, Estados Unidos.
- Schäuble, C.S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society* 82(1): 39-56.
- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P.-A., et al. 2014. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia* 35(1): 1–31
- Trape, J.-F., Trape, S., Chirio, L. 2012. Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara. Institut de recherche pour le développement. Marsella, Francia.
- Velo-Antón, G., Pinya, S. 2015. El galápagos leproso (*Mauremys leprosa*) en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 26(2): 39-42.
- Zug, G.R., Vitt, L.J., Caldwell, J.P. 2001. *Herpetology, An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles (2ª edición)*. Academic Press, Salt Lake City, Estados Unidos.