

EN EL CENTENARIO DE LA CUEVA DE EL CASTILLO:

El ocaso de los Neandertales

VICTORIA CABRERA VALDÉS FEDERICO BERNALDO DE QUIRÓS GUIDOTTI JOSÉ MANUEL MAÍLLO FERNÁNDEZ Editores Científicos

B. SANCHIZ J. M. LOBO

RESTOS HERPETOLÓGICOS DE NIVELES AURIÑACIENSES DE LA CUEVA DE EL CASTILLO (PUENTE VIESGO, CANTABRIA)

INTRODUCCIÓN

Las excavaciones dirigidas por la Dra. M. V. Cabrera en diversos niveles aurinacienses de la cueva El Castillo (Puente Viesgo, Cantabria), han proporcionado pequeñas muestras de anfibios y reptiles cuyo análisis zooarqueológico es el objetivo de este trabajo. Se pretende así aportar datos desde esta especialidad que contribuyan a una interpretación global del yacimiento y de las condiciones imperantes durante su formación. Detalles sobre la situación y estructura del yacimiento, así como información sobre los aspectos arqueológicos y cronológicos del mismo, pueden consultarse en otros capítulos de este volumen, donde también se presentan los resultados del estudio de otros grupos zoológicos.

MÉTODOS

Identificación taxonómica

La nomenclatura taxonómica sigue a Salvador (1998) y Sanchiz (1998). Los restos han sido identificados basándose en los criterios de Bailon (1999) y Böhme (1977), así como por comparación directa con material osteológico de la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C., Madrid). Cada resto óseo recolectado, en función del tipo de hueso de que se trate y de su grado de fragmentación, tiene distinto potencial informativo a efectos de poder ser identificado taxonómicamente. En el caso que nos ocupa, el deficiente estado de conservación de parte del material ha provocado que algunas piezas no puedan por sí mismas asignarse inequívocamente a especies concretas, pero sí al nivel de género. Es muy probable en estos casos que todo el material de un género pertenezca de hecho a la especie detectada fehacientemente en el yacimiento. Este criterio de asignación se ha aplicado a varios restos de las dos especies de anfibios recolectadas.

Criterios arqueozoológicos

Criterios arqueozoologicos

El cálculo del número mínimo de individuos (NMI) se estima a partir de la pieza singular más numerosa en cada muestra, por niveles estratigráficos, teniendo en cuenta el lado y el sexo del elemento cuando proceda. Este criterio es de difícil aplicación a serpientes y otros reptiles serpentiformes como el Lución, por conservarse mayoritariamente restos vertebrales, y proceder de columnas vertebrales que en vivo integran centenares de elementos. Por ello, como complemento se proporciona también directamente el número de restos.

Información biológica

Las notas ecológicas acerca de las especies presentes en el yacimiento, tales como periodos de actividad, depredadores etc., proceden de las recientes síntesis de Barbadillo et al. (1999), Salvador (1998), Salvador & García-París (2001) y Salvador & Pleguezuelos (2002). Estos trabajos proporcionan además información detallada sobre diversos otros aspectos biológicos de las especies ibéricas.

Criterios biogeográficos

La información corológica de las especies presentes procede del reciente atlas nacional (Pleguezuelos et al., 2002) en reticulación UTM de 10x10 km. Para nuestro análisis se han seleccionado como área global de estudio (Figura 1) los sectores de 100 x 100 km. en los que hubiera alguna zona perteneciente al ámbito climático de la Iberia atlántica (no pirenaica), con la exclusión de pequeñas porciones del norte de Portugal, donde se carece aún de información corológica actualizada a esta escala.

El análisis geográfico se ha realizado utilizando el SIG IDRISI 32 (Clark Labs, 2000a). Mediante este programa se ha tratado la información climática digital proporcionada por el Instituto Nacional de Meteorología (temperatura media anual, precipitación total anual e insolación anual), la información topográfica (altitud media) proporcionada por un modelo digital del terreno a una resolución espacial de 1 km (Clark Labs, 2000b), los datos sobre usos del suelo del proyecto CORINE (European Environment Agency, 1996) y la información litológica obtenida mediante la digitalización de un atlas nacional (ITGE, 1988). Al contrario que los datos climáticos y altitudinales, que son variables continuas, los datos litológicos y de uso del suelo se transformaron en variables cualitativas que representan la presencia o la ausencia de altos porcentajes (más del 75% de la superficie) de cuatro categorías de uso del suelo (superficie cubierta por bosques, matorrales, cultivos y pastizales) y dos categorías litológicas (suelos silíceos y calizos). Toda la información sobre estas variables fue determinada para cada una de las cuadrículas UTM de 100 km² comprendidas dentro de la región de estudio.

Con toda la información ambiental mencionada y los mapas digitales de presencia de cada una de las especies se construyó un modelo potencial de distribución utilizando el programa *Biomapper 2.1* (Hirzel et al, 2002; ver http://www.unil.ch/biomapper). En esencia se trata de estimar una serie de factores ambientales no correlacionados entre sí que, como en el clásico análisis de componentes principales, resumen los principales gradientes ambientales existentes en la región estudiada. Dichos factores son utilizados para generar un mapa de idoneidad ambiental para una especie virtual resultante de la presencia conjunta de *Bufo bufo y Rana temporaria*, comparando la distribución de sus valores en la región con los de las cuadrículas en las que están presentes ambas especies a la vez. Ello permite estimar la probabilidad de que una cuadrícula determinada pertenezca al dominio ambiental de aquellas en las que se ha constatado la presencia conjunta de ambas especies.

Utilizando tanto los resultados del modelo predictivo de distribución conjunta de *B. bufo* y *R. temporaria* como los datos de presencia conjunta constatada de estas especies, se estimaron para cada cuadrícula UTM de 10 x 10 km. los valores de tres variables potencialmente cambiantes en cada fase temporal pleistocena: temperatura media anual (en °C), precipitación anual (en mm) e insolación anual (en número de horas de sol), junto a otra (altitud, en metros) que aunque es invariable a efectos geográficos (la altitud del yacimiento es la misma), si se comporta habitualmente en los análisis corológicos como factor resultante de un conjunto de variables ocultas de índole biológica poblacional (longevidad, tasa de crecimiento etc.; ver ejemplo en Esteban & Sanchiz, 2000). Los valores de las cuadrículas con presencia conjunta se compararon con los correspondientes a las cuadrículas en las que no se menciona la presencia de ninguna de las especies. Del mismo modo, estos valores ambientales se compararon entre las cuadrículas con altas y bajas probabilidades de presencia conjunta, según los resultados del modelo predictivo de distribución. Estos cálculos se han realizado mediante el paquete estadístico *Statistica 6.0*.

RESULTADOS

Análisis paleontológico y notas ecológicas

El material analizado se conserva en el Museo de Prehistoria y Arqueología de Cantabria, Santander. El total de restos herpetológicos estudiados ha sido de 638, de los que han podido identificarse 491 al nivel de especie, y cuya distribución por niveles se resume en la Tabla 1.

		ufo ufo		ana oraria	Anura indet.		guis gilis	Colubridae indet
NIVEL	FF	NMI	FF	NMI	FF	FF	NMI	FF
16			2	1.				
17 B	3	2	12	4				
17C	8	1	3	2	3			
18 B	12	4	4	1	2			
18 B1	90	18	50	7	31			
18 B2	51	11	64	9	47			
18 C	65	14	84	14	53	1	1	3
19 sup	26	8	16	2	8			
TOTAL	255	58	235	40	144	1	1	3

Tabla 1. Fragmentos (FF) y número mínimo de individuos (NMI) por nivel de cada taxón encontrado.

Todos los restos pertenecen a individuos adultos. Las especies encontradas forman parte de la fauna europea actual, pudiéndose consultar detalles sobre su distribución a escala continental en Gasc et al. (1997), y sobre su presencia en otros yacimientos cuaternarios en la reciente recopilación de Holman (1998). En la actualidad, el atlas herpetológico nacional (Pleguezuelos et al., 2002) sólo cita la presencia de *Vipera seoanei* en la cuadrícula UTM 10 x 10 km. donde se sitúa el yacimiento, y ninguna de las especies encontradas en niveles pleistocenos, aunque naturalmente pueda tratarse de falsa ausencias por deficiencias de muestreo ya que esa cuadrícula tiene un nivel de prospección bajo (1-5 citas, Pérez-Mellado & Cortázar, 2002). En el yacimiento taxonómicamente se han detectado las siguientes especies:

Familia Bufonidae
Bufo Laurenti, 1768
Bufo bufo (Linnaeus, 1758)

El Sapo común es una especie muy frecuente, tanto en yacimientos cuaternarios como en la actualidad en Europa. En el caso de El Castillo, la fragmentación de los restos y la carencia de estudios osteométricos sobre poblacionales actuales impide cualquier análisis que permitiera inferir la subespecie presente.

Esta especie está activa en la región cantábrica principalmente entre marzo y octubre, pero se puede encontrar esporádicamente en otras fechas, dependiendo de las circunstancias locales y estacionales, y manteniendo siempre un periodo de hibernación. Aunque de manera más o menos ocasional, el Sapo común es depredado por multitud de especies, que incluyen algunas serpientes (*Natrix natrix*), aves diurnas (ej. *Accipiter gentilis, Buteo buteo, Circaetus gallicus, Hieraetus fasciatus*),

rapaces nocturnas (Bubo bubo, Strix alauco) y mamíferos (ej. Lutra lutra, Meles meles, Mustela putorius, Sus scrofa o Vulpes vulpes), pero es de resaltar que según nuestros datos prácticamente nunca resulta presa de Tyto alba.

Familia Ranidae Rana Linnaeus, 1758

Rana temporaria (Linnaeus, 1758)

La Rana bermeja es el anfibio más frecuente en casi todos los yacimientos cuaternarios de la Europa atlántica, tanto en fases cálidas como frías. También se distribuye ampliamente en la actualidad por toda la Europa no mediterránea, y es el único anfibio que alcanza el norte de Escandinavia (Gasc et al. 1997). En la Península Ibérica existe una subespecie occidental relativamente bien diferenciada morfológicamente (R. t. parvipalmata), pero no se han desarrollado aún criterios osteológicos fiables para su distinción frente a la subespecie nominal, presente en los Pirineos y sector cantábrico oriental.

La época de actividad de esta especie es muy variable, incluso en la región cantábrica. Requiere un periodo de hibernación, y se ha demostrado experimentalmente que la maduración de los gametos necesita una temperatura continua menor de +6-7 °C, y de hecho su distribución según Balcells (1975) se ajusta aproximadamente a una isoterma máxima de +5 °C en la temperatura media de enero. Para ello estas ranas pasan alguna fase del invierno inactivas y sin alimentarse en el fondo de charcas y arroyos o enterradas en lugares húmedos. Como otros anfibios, son activas generalmente de noche, pero también pueden encontrarse ocasionalmente durante el día. Su máximo anual de actividad observable es durante la época de reproducción, que en el cantábrico, aunque variable localmente, puede incluso darse en días de diciembre o enero como caso extremo. Sin embargo, esta actividad se realiza en las zonas acuáticas aptas para la reproducción, poco frecuentadas por los depredadores habituales de interés arqueozoológico. De hecho, como evidencia al respecto, la colección J. M. Rey de egagrópilas de Tyto alba en la Universidad de Santiago tiene 14 lugares en Cantabria en que se ha detectado la presencia de R. temporaria como presa, y corresponden a fases de caza de las lechuzas comprendidas entre abril y septiembre (máximo en julio), una indicación indirecta de la disponibilidad de la Rana bermeja en la zona.

Depredadores conocidos de *Rana temporaria* son varias serpientes (*Natrix natrix, Vipera aspis*), ocasionalmente rapaces diurnas (ej. *Buteo buteo*), mamíferos (*Lutra lutra, Meles meles, Mustela putorius*), y particularmente rapaces nocturnas como *Tyto alba*, que en el caso que nos ocupa parece el depredador más probable como se comentará más adelante.

Anura indet.

Este material probablemente corresponda en su totalidad a fragmentos muy deteriorados de *Bufo bufo* y *Rana temporaria*, no encontrándose indicios de la presencia de otras especies de anuros en el yacimiento.

Familia Anguidae Anguis Linnaeus, 1758 Anguis fragilis (Linnaeus, 1758)

Ha aparecido una única vértebra en el nivel 18C. El Lución es el único ánguido que habita Europa occidental, y su identificación a través de la morfología vertebral es relativamente segura. Esta especie suele enterrarse en la hojarasca, e incluso puede excavar superficialmente en suelos poco compactos, pero no llega a ser una especie potencialmente intrusa que alcance y pueda morir en niveles profundos de los yacimientos.

Especie activa generalmente de marzo a octubre. El Lución tiene hábitos crepusculares y nocturnos, aunque también se le puede observar ocasionalmente activo en las primeras horas del día o al atardecer. Depredadores conocidos son esporádicamente serpientes (*Vipera seoanei*), rapaces (ej. *Buteo buteo, Milvus milvus, Strix alauco*) y mamíferos (*Lutra lutra, Martes martes, Meles meles, Sus scrofa o Vulpes vulpes*).

Colubridae indet.

Tres únicos fragmentos vertebrales en el nivel 18C permiten detectar la presencia de colúbridos en el yacimiento, no pudiendo identificarse con confianza a niveles taxonómicos menores.

Análisis tafonómico

Los criterios establecidos por Pinto & Andrews (1999) para discriminar entre depredadores, basados en el grado de fragmentación y señales de digestión en los restos óseos de anfibios, en congruencia con los depredadores conocidos, apunta claramente a egagrópilas de *Tyto alba* como origen más probable para explicar la presencia de los restos de *Rana temporaria* en el yacimiento. Al contrario, *Bufo bufo* no es depredado por lechuzas en la cornisa cantábrica, y el grado de conservación (en términos de alteración de bordes) de sus restos apunta a una procedencia posiblemente diversa que puede incluir tanto presas de rapaces (diurnas y nocturnas) como quizás también de mamíferos. Aunque no conocemos criterios tafocenóticos para serpientes, los escasos restos de ofidios posiblemente procedan de depredación por mamíferos a juzgar por su fragmentación. El único resto de Lución queda tafocenóticamente indeterminado. No hay ningún indicio directo detectable de actividad humana en relación con los restos herpetológicos.

Todos los periodos de actividad anual que se han mencionado para las especies presentes apuntan a que la muerte y sedimentación de estos restos sucedió preponderantemente entre los meses de marzo y octubre.

Trabajos en curso sobre los niveles musterienses del yacimiento indican que los niveles auriñacienses son notoriamente más pobres en herpetofauna, tanto en cantidad de restos como en diversidad taxonómica. En los niveles musterienses aparecen no menos de cuatro especies de ofidios y una de lacértido, además de todas las detectadas en el Auriñaciense.

Análisis zoogeográfico y paleoclimático

Anfibios y reptiles son animales fisiológicamente ectotérmicos y poiquilotérmicos, y sus distribuciones están por ello más directamente condicionadas por los factores ambientales que las propias de aves o mamíferos. Resulta por ello de interés arqueozoológico el tratar de analizar biogeográficamente las faunas fósiles a través de la información disponible sobre las condiciones climáticas de los lugares en los que viven actualmente las mismas especies. Aunque este acercamiento pueda parecer obvio, la escasez de datos corológicos actuales ha restringido hasta el momento su aplicación, reduciéndola a niveles meramente descriptivos que quedan sin cuantificar. Sin embargo, una adecuada cuantificación a través de modelos tiene dos ventajas potenciales innegables: por una parte su precisión supera a las conjeturas descriptivas que puedan hacerse, o al menos nunca es inferior a ellas, y por otra es prácticamente la única manera de someter a test las afirmaciones que se realicen, validando científicamente (por el momento) algunas de las interpretaciones.

En nuestro caso hemos encontrado varias limitaciones de orden práctico que deben tenerse en cuenta, y que se han tratado de contrarrestar al menos en parte:

- a) La escala más pequeña a la que hemos tenido acceso para analizar las distribuciones geográficas de las especies presentes en el yacimiento (Pleguezuelos et al., 2002) está a resolución 10 x 10 km. en reticulación UTM, un tamaño de cuadrícula relativamente pequeño en contextos geográficos peninsulares o continentales. Sin embargo, áreas de esta magnitud, especialmente en zonas montañosas como la cornisa cantábrica, suelen agrupar zonas ambientales y climáticas muy diversas, de las que se toma el valor medio de cada variable. La precisión corológica queda por su parte determinada como "presencia" o "ausencia" de la especie, sin poderse ponderar la "abundancia" entre estos extremos.
- b) El esfuerzo de prospección efectuado por la Asociación Herpetológica Española para la confección del atlas nacional es necesariamente limitado. Es por tanto cierto que existirán cuadrículas en las que la "ausencia" de alguna especie se

deba a falta de prospección, y no sea verdadera. Esta limitación no puede ser corregida probabilísticamente mediante curvas que relacionen directamente la cantidad de observaciones de cada especie con el esfuerzo prospector, ya que este último es desigual entre zonas ecológicas (incluso en una misma cuadrícula) y tampoco se han cuantificado y estandarizado sus niveles.

Las especies seleccionadas para el análisis minimizan en parte los problemas mencionados, ya que *Bufo bufo* y *Rana temporaria* son especies cuya prospección de campo es sencilla y se observan con relativa facilidad. Además, el posible sesgo derivado de las limitaciones señaladas se ha afrontado mediante la realización de dos tipos de análisis. Por una parte, se han comparado los valores ambientales de las cuadrículas con presencia conjunta y ausencia de ambas especies seleccionadas, y por otra se ha estimado la probabilidad de que una zona concreta sea susceptible de ser habitada por ambas mediante la realización de modelos predictivos de distribución. De este modo, los mapas de idoneidad ambiental así generados son los que fundamentan la inferencia arqueozoológica. Un ejemplo en el caso de *Rana temporaria* se presenta en la Figura 1.

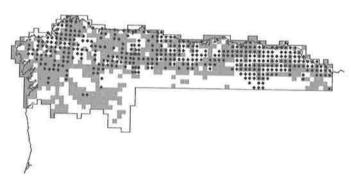


Fig. 1: Presencia de Rana temporaria (puntos negros) en la zona de estudio (polígono) y cuadrículas en las que el modelo de distribución potencial realizado para esta especie predice probabilidades de presencia mayores de 0.6 (en gris).

c) Las especies encontradas se distribuyen también por zonas europeas extrapeninsulares, de las que no se tiene información corológica a la escala adecuada. La zona de estudio seleccionada para este trabajo (Figura 1) comprende toda la cornisa cantábrica y también la frontera de la Iberia atlántica con la mediterránea. Por tanto, los resultados obtenidos no proporcionan información para los extremos más severos del rango climático en estas especies que habitan también la Europa septentrional, pero si lo hacen cuando éstas presentan en la Península su límite de distribución meridional, como es el caso de *Rana temporaria*. La información derivada de las distribuciones de cada especie se ha combinado de dos maneras diferentes:

1) Se han analizado los siguientes conjuntos: a) lugares en los que se conoce la presencia de estas dos especies de anfibios; b) lugares donde no se ha observado ninguna de esas especies. En este caso los valores encontrados para las cuatro variables seleccionadas se presentan en la Tabla 2.

Conjuntos	N	Media	Mínimo	Máximo	SD	T p
PC+: presencia conjunta						
precipitación (mm)	348	1259.41	462.94	2336.73	312.47	
temperatura (°C)	348	10.82	5.00	13.80	1.99	
altitud (m)	348	690.87	6.00	1924.00	451.72	
insolación (horas de sol)	348	1992.55	1583.92	2381.17	109.50	
AC: ausencia conjunta						
precipitación (mm)	228	1033.33	399.88	1800.12	366.38	≤ 0.001
temperatura (°C)	228	10.96	6.50	14.80	1.56	>0.05
altitud (m)	228	716.49	7.00	1620.00	348.88	>0.05
insolación (horas de sol)	228	2001.85	1671.42	2258.33	79.05	>0.05

Tabla 2. Valores de las cuatro variables ambientales consideradas para los conjuntos de cuadrículas con presencia de *Bufo bufo y Rana temporaria* (PC+) y sin presencia constatada de ninguna de ellas (AC). SD: desviación estándar. Tp: probabilidad de que las medias de ambos grupos difieran estadísticamente (test *T* de Student).

La variable que mejor discrimina entre ambos conjuntos (PC+ y AC), y la única estadísticamente significativa, es la precipitación, de modo que existe una mayor precipitación en las cuadrículas con presencia conjunta de ambas especies.

2) Por otra parte, el análisis del modelo de distribución potencial conjunto de ambas especies ($B.\ bufo + R.\ temporaria$, Figura 2) indica que la precipitación y la altitud son significativamente superiores en las cuadrículas más idóneas para la presencia conjunta de estas especies, pero que la temperatura es menor (Tabla 3).

cuadrículas	N	Media	Mínimo	Máximo	SD	T p
Modelo potencial (p>50)						
precipitación (mm)	640	1164.42	419.44	2090.30	349.67	
temperatura (°C)	640	10.68	5.00	14.50	1.86	
altitud (en m)	640	757.65	5.00	1994.00	416.39	
Insolación (horas de sol)	640	2001.13	1583.92	2313.58	98.16	

cuadrículas	N	Media	Mínimo	Máximo	SD	
Modelo potencial (p<50)						
precipitación (mm)	355	1071.20	399.88	2336.73	400.72	
temperatura (°C)	355	11.54	5.80	14.80	1.49	
altitud (m)	355	590.23	4.00	1730.00	344.23	
insolación (horas de sol)	355	1998.08	1606.25	2381.17	82.61	

Tabla 3. Valores de las variables ambientales consideradas para las cuadrículas con altas probabilidades de presencia conjunta de *Bufo bufo* y *Rana temporaria* (p>50) y para las cuadrículas con bajas probabilidades de presencia conjunta (p<50) según el modelo de idoneidad potencial, SD: Desviación estándar. *T* p: probabilidad de que los valores medios de ambos grupos difieran estadísticamente (test *T* de Student).

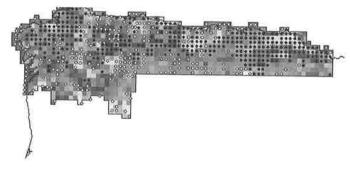


Fig. 2: Probabilidad de presencia conjunta de *Bufo bufo y Rana temporaria* (escala entre 0 en blanco y 100 en negro) según el modelo predictivo realizado para un taxon virtual (*Bufo bufo + Rana temporaria*). Puntos negros: presencia conjunta de ambas especies. Puntos blancos: cuadrículas en las que no existe presencia constatada de ninguna de ellas, El cuadrado gris es la cuadrícula correspondiente a El Castillo.

El intervalo de confianza (95 %) de la precipitación anual en las cuadrículas con alta probabilidad de presencia conjunta de *Bufo bufo* y *Rana temporaria* oscila entre 1135 y 1192 mm, y el intervalo de confianza de la temperatura media anual entre los 10.53 y 10.83 °C. La temperatura media anual de la cuadrícula UTM VN29 en la que se encuentra el yacimiento de El Castillo es de 13.1 °C y la precipitación media de 1539 mm. Por ello, si la situación cantábrica actual es extrapolable al pasado, nuestra mejor estimación de las condiciones climáticas para las fases en que se produjo la deposición de estas especies apuntaría a un clima notablemente más frío y seco que el actual. Podemos al menos cuantificar un extremo de estos parámetros paleoambientales al indicar que en esta localidad cántabra de Puente Viesgo en época auriñaciense la precipitación debió ser inferior a los 1192 mm anuales, y la temperatura media no superior a 10.8 °C.

BIBLIOGRAFÍA

- BAILON, S. 1999. Diférenciation ostéologique des anoures (Amphibia, Anura) de France. Fiches Osteologie Animale Archeologie (C: Varia). 1: 41 pp.
- BALCELLS, E. 1975. Observaciones en el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la deteccción del inicio de la estación vegetativa. Publicaciones Centro Pirenaico de Biología Experimental. 7 (2): 55-153.
- BARBADILLO, L. J.; LACOMBA, J. I.; PÉREZ-MELLADO, V.; SANCHO, V. & LÓPEZ-JURADO, L. F. 1999.

 Antibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. Planeta, Barcelona. 419 pp.
- BÖHME, G. 1977. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. Wissenschaftliche Zeitschrift Humbold-Universität Berlin (Math.-Nat., Rehie). 36 (3): 283-300.
- CLARK LABS, 2002a. Idrisi 32.02. GIS Software Package, Clark University.
- CLARK LABS, 2000b. Global Change Data Archive Vol. 3. 1 km. Global Elevation Model. CD-Rom, Clark University.
- ESTEBAN, M. L. & SANCHIZ, B. 2000. Differential growth and longevity in low and high altitude Rana iberica (Anura, Ranidae). *Herpetological Journal*. 10: 19-26.
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY, 1996. Natural Resources. CD-Rom. European Environment Agency.
- GASC, J. P.; CABELA, A.; CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J.; DOLMEN, D.; GROSSENBACHER, K.; HAFFNER, P.; LESCURE, J.; MARTENS, H. MARTÍNEZ RICA, J. P.; MAURIN, H.; OLIVEIRA, M. E.; SOFIANIDOU, T. S.; VEITH, M. & ZUIDERWIJK, A. 1997. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN), Paris. 496 pp.
- HIRZEL, A. H., HAUSSER, J., CHESSEL, D & PERRIN, N. 2002. Ecological-Niche Factor Analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036.
- HOLMAN, J. A. 1998. Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe. Oxford University Press, Oxford. 254 pp.
- ITGE. 1988 Atlas Geocientífico y del Medio Natural de la Comunidad de Madrid. Serie: Medio Ambiente. Instituto Tecnológico GeoMinero de España, Madrid.
- 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.
- PÉREZ-MELLADO, V. & CORTÁZAR, G. 2002. Bases metodológicas del Atlas de los anfibios y reptiles de España. En: J. M. PLEGUEZUELOS, R. MÁRQUEZ & M. LIZANA (eds.), Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & Asociación Herpetológica Española, Madrid. (2ª reimpresión): 21-32.
- PLEGUEZUELOS, J. M.; MÁRQUEZ, R. & LIZANA, M. (eds.). 2002. Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza & Asociación Herpetológica Española, Madrid. (2º reimpresión). 587 pp.
- SALVADOR, A. (coordinador), 1998. Reptiles. En: Fauna Ibérica, vol. 10. M.A. Ramos et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Madrid, 705 pp.
- SALVADOR, A. & PLEGUEZUELOS, J. M. 2002. Reptiles españoles. Identificación, Historia Natural y Distribución. Canseco Editores, Talavera de la Reina. 493 pp.
- SALVADOR, A. & GARCÍA-PARÍS, M. 2001. Anfibios españoles. Identificación, Historia Natural y Distribución. Canseco Editores, Talavera de la Reina. 271 pp.
- SANCHIZ, B. 1998. Salientia. Handbuch der Paläoherpetologie Pars 4. Dr. Friedrich Pfeil, Munich. 275 pp.