

LOS MICROVERTEBRADOS EN EL REGISTRO ARQUEO-
PALEONTOLÓGICO DEL PAÍS VASCO: CAMBIOS
CLIMÁTICOS Y EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL
DURANTE EL PLEISTOCENO SUPERIOR



Naroa Garcia Ibaibarriaga, 2015



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

Portada:

<http://insilchoi.com/>

<http://www.shutterstock.com>

UNIVERSIDAD DEL PAÍS VASCO
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ESTRATIGRAFÍA Y PALEONTOLOGÍA



Universidad Euskal Herriko
del País Vasco Unibertsitatea

**Los microvertebrados en el registro arqueo-
paleontológico del País Vasco: cambios climáticos y
evolución paleoambiental durante el Pleistoceno Superior**

TESIS DOCTORAL

Naroa Garcia Ibaibarriaga

Directores:

Alvaro Arrizabalaga Valbuena
Departamento de Geografía,
Arqueología y Prehistoria
Facultad de Letras
Universidad del País Vasco

Xabier Murelaga Bereicua
Departamento de Estratigrafía y
Paleontología
Facultad de Ciencia y Tecnología
Universidad del País Vasco

Leioa, Julio de 2015

Nire guraso eta nebari

Izan zirenei, gaur garenari, izango direnei

Ken 7 (2005)
"Zapalduen olerkia"

Índice general

Abstract- Resumen-Laburpena	xxiii
Agradecimientos	xxvi
1. INTRODUCTION	29
1.1. Research Background	32
1.1.1. First Works	32
1.1.2. The late 1970s	33
1.1.3. The rise of studies: The 1980s	34
1.1.4. From the 1990s to the present	34
1.2. The Late Pleistocene in the Northern Third of the Iberian Peninsula	35
1.3. Organization of Thesis	41
1.4. Aims	42
2. MARCO GENERAL DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS	43
2.1 Localización	45
2.2 Contexto geológico	46
2.3 El clima	49
El clima actual de la vertiente atlántica del País Vasco	49
2.4 El Paisaje actual	51
El Paisaje actual en la zona de estudio	55
3. MÉTODOS Y TÉCNICAS	65
3.1 Recuperación y preparación del material	67
3.2 Estudio de material	69
3.3 Análisis Tafonómico	70
3.3.1 Alteraciones producidas por depredación	72
A. Representación por pérdida de los elementos óseos	74
B. Digestión	75
C. Cuadro general	76
3.3.2 Alteraciones postdeposicionales	77
3.4 Nomenclatura y Biometría	78
3.5 Análisis cuantitativos y cualitativos	91
3.5.1 Cálculo del Número de Especímenes Identificados Presentes	91
3.5.2 Calculo del Número Mínimo de Individuos	91

3.5.3	Análisis paleoecológico	92
A.	Análisis de diversidad	92
•	Índice de Shannon	93
B.	Asociaciones por hábitat	93
•	<i>Taxonomic Habitat Index</i>	94
•	Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)	95
3.6	Abreviaturas	98
4.	SYSTEMATICS	101
4.1	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	104
4.2	<i>Marmota marmota</i>	106
4.3	<i>Eliomys quercinus</i>	107
4.4	<i>Muscardinus avellanarius</i>	110
4.5	<i>Glis glis</i>	112
4.6	<i>Castor fiber</i>	114
4.7	<i>Sicista betulina</i>	115
4.8	<i>Arvicola amphibius</i>	118
4.9	<i>Arvicola sapidus</i>	120
4.10	<i>Chionomys nivalis</i>	121
4.11	<i>Clethrionomys glareolus</i>	123
4.12	<i>Pliomys lenki</i>	125
4.13	<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	126
4.14	<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	128
4.15	<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	130
4.16	<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	132
4.17	<i>Allocricetus bursae</i>	133
4.18	<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	134
4.19	<i>Sorex (Sorex) araneus-coronatus</i>	136
4.20	<i>Sorex (Sorex) minutus</i>	138
4.21	<i>Neomys sp.</i>	139
4.22	<i>Crocidura russula</i>	140
4.23	<i>Talpa europaea</i>	142
4.24	<i>Erinaceus europaeus</i>	143
4.25	<i>Salamandra salamandra</i>	144
4.26	<i>Alytes obstetricans</i>	147
4.27	<i>Bufo bufo</i>	149
4.28	<i>Bufo calamita</i>	151
4.29	<i>Rana temporaria-iberica</i>	153
4.30	Lacertidae	155

4.31	<i>Anguis fragilis</i>	156
4.32	<i>Coronella austriaca</i>	158
4.33	<i>Coronella girondica</i>	160
4.34	<i>Natrix</i> sp.	162
4.35	<i>Vipera seoanei</i>	163
5.	YACIMIENTOS ESTUDIADOS	165
5.1	Arlanpe	169
5.1.1	Geographical setting and geological context	171
5.1.2	History of the investigations	172
5.1.3	Description of the cavity	174
A.	Stratigraphy	174
B.	Chronology	177
C.	Other studies	178
•	Sedimentology	178
•	Palinology	178
•	Marine and terrestrial molluscs	179
•	Large mammal and anthropological record	179
•	Archaeological remains	180
5.1.4	Taphonomy	181
5.1.5	Small vertebrates assemblage from Arlanpe	184
5.1.6	Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	200
A.	Taxonomic Habitat Index	201
B.	Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	205
5.1.7	Discussion	208
A.	Small vertebrates record: synthesis	208
B.	Sedimentology	208
C.	Palinology	209
D.	Marine and Terrestrial molluscs	209
E.	Large mammal and anthropological record	209
F.	Occupational dynamics of the cave	210
5.1.8	Conclusion	211
5.2	Lezetxiki II	213
5.2.1	Geographical setting and geological context	215
5.2.2	History of the investigations	216
5.2.3	Description of the cavity	218
A.	Stratigraphy	218
B.	Chronology	221

C. Other studies	222
• Sedimentology	222
• Palinology	222
• Large mammal record	223
• Archaeological remains	223
5.2.4 Taphonomy	224
5.2.5 Small vertebrates assemblage from Lezetxiki II	226
5.2.6 Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	234
A. Taxonomic Habitat Index	234
B. Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	236
5.2.7 Discussion	237
A. Sedimentology	237
B. Palinology	238
C. Large mammal record	238
D. Occupational dynamics of the cave	238
5.2.8 Conclusion	239
5.3 Askondo	241
5.3.1 Geographical setting and geological context	243
5.3.2 History of the investigations	244
5.3.3 Description of the cavity	246
A. Stratigraphy	246
B. Chronology	248
C. Other studies	249
• Sedimentology	249
• Large mammal and anthropological record	250
• Archaeological remains	251
5.3.4 Taphonomy	251
5.3.5 Small vertebrates assemblage from Askondo	253
5.3.6 Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	259
A. Taxonomic Habitat Index	259
B. Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	261
5.3.7 Discussion	262
A. Large mammal and anthropological record	263
B. Occupational dynamics of the cave	263
5.3.8 Conclusion	264

5.4 Kiputz IX	265
5.4.1 Localización y contexto geológico	267
5.4.2 Historia de las investigaciones	268
5.4.3 Descripción de la cavidad	270
A. Estratigrafía	270
B. Cronología	271
C. Otros estudios	272
• Sedimentología	272
• Palinología	272
• Macrofauna y Avifauna	272
5.4.4 Tafonomía	274
5.4.5 Los microvertebrados de Kiputz IX	275
5.4.6 Resultados paleoambientales y paleoclimáticos	280
A. Taxonomic Habitat Index	280
B. Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)	282
5.4.7 Discusión	283
A. Sedimentología	283
B. Palinología	283
C. Macrofauna	283
5.4.8 Conclusiones generales	283
6. DISCUSSION	285
6.1 The small vertebrates assemblage	287
6.2 Biogeography	291
6.3 Climatic changes and paleoenvironmental evolution	292
6.3.1 MIS 6	293
6.3.2 MIS 5	294
6.3.3 MIS 4	294
6.3.4 MIS 3	294
6.3.5 MIS 2	295
6.3.6 MIS 1	297
7. CONCLUSIONS-CONCLUSIONES-ONDORIOAK	299
8. BIBLIOGRAFÍA	309
ANEXOS	
Publicaciones derivadas de esta Tesis Doctoral	339

Índice de tablas

Tabla 2.1 Cuadro Taxonómico de los micromamíferos actuales en la Comunidad Autónoma del País Vasco	58
Tabla 2.2 Cuadro Taxonómico de los anfibios y reptiles actuales en la Comunidad Autónoma del País Vasco	61
Tabla 3.1 Distribución en categorías de las especies de predadores de micromamíferos en función del rango medio de abundancia relativa de los elementos esqueléticos	75
Tabla 3.2 Cuadro resumen con los grados de digestión de las alteraciones superficiales según el elemento esquelético	76
Tabla 3.3 Distribución ponderada de las especies de micromamíferos estudiados en este trabajo, en función de sus preferencias de hábitat	96
Tabla 3.4 Distribución ponderada de las especies de anfibios y reptiles estudiados en este trabajo, en función de sus preferencias de hábitat	97
Tabla 3.5 Especies de roedores consideradas para las variaciones ambientales según las especies estenoicas vs. boscosas	97
Tabla 3.6 Nombre Binomial de las especies y sus correspondientes abreviaturas empleadas en esta Tesis Doctoral	99
Table 5.1 U/Th dates from Lezetxiki II	177
Table 5.2 Large mammal faunal remains from Lezetxiki II	179
Table 5.3 NISP and MNI of small vertebrate species from Lezetxiki II	180
Table 5.4 List of radiocarbon dates from Arlanpe	189
Table 5.5 Marine and terrestrial molluscs identified in Arlanpe	194
Table 5.6 Large mammal faunal remains from Arlanpe	197
Table 5.7 NISP and MNI of small vertebrate species of Entrance sector from Arlanpe	221
Table 5.8 NISP and MNI of small vertebrate species of Central sector from Arlanpe	223
Table 5.9 NISP and MNI of small vertebrate species of Back sector from Arlanpe	230

Table 5.10 List of radiocarbon dates from Askondo	248
Table 5.11 List of Aspartic Acid Racemization dates from Askondo	248
Table 5.12 Large mammal faunal remains from Askondo	250
Table 5.13 NISP and MNI of small vertebrate species from Askondo	256
Tabla 5.14 Lista de dataciones radiocarbónicas de Kiputz IX	271
Tabla 5.15 Lista de los macromamíferos y avifauna del nivel F de Kiputz IX	273
Tabla 5.16 NISP y NMI de los microvertebrados de Kiputz IX	278
Tabla 6.1 Taxonomy graph of microvertebrates identified in the studied sites	289
Tabla 6.2 Shannon index of some of the chrono-cultural periods of the sites of Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo, and Kiputz IX	290

Índice de figuras

Figure 1.1 Ancient beach 2/2.5 m above the current beach in Area Longa	36
Figure 1.2 Landscape reconstruction of Urdaibai (Biscay) during the initial Würm phases, based on data from Atxagakoa	37
Figure 1.3 Neandertal group in their natural setting	39
Figura 2.1 Localización de los diferentes yacimientos estudiados	45
Figura 2.2 Situación de la Cuenca Vasco-Cantábrica	46
Figura 2.3 Cartografía litoestratigráfica de la Comunidad Autónoma del País Vasco	47
Figura 2.4 Mapa con la distribución de las diversas formaciones carbonatadas en la Cornisa Cantábrica	48
Figura 2.5 Zonas climáticas y Mapa de Precipitación de la Comunidad Autónoma del País Vasco	50
Figura 2.6 Mapa de sectorización de los paisajes de la Comunidad Autónoma del País Vasco	53
Figura 2.7 Distribución de la vegetación en la Comunidad Autónoma del País Vasco	57
Figura 3.1 Sedimento en remojo previo su lavado	68
Figura 3.2 Proceso de lavado del sedimento	68
Figura 3.3 Foto de detalle del concentrado	68
Figura 3.4 Acumulación de restos tras el triado	69
Figura 3.5 Microscopio binocular	70
Figura 3.6 Microscopio electrónico de barrido	70
Figura 3.7 Resumen de los diversos procesos tafonómicos	72
Figura 3.8 Mochuelo común (<i>Athene noctua</i>) expulsando egagrópila	74
Figura 3.9 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares de lagomorfos	80

Figura 3.10 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores e inferiores de Sciuridae	80
Figura 3.11 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares	81
Figura 3.12. Nomenclatura de la superficie oclusal de M1-2 izq. de Castor	81
Figura 3.13 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores de Dipodidae	82
Figura 3.14 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores de Arvicolidae y Método de medición para los dientes aislados del género <i>Arvicola</i>	83
Figura 3.15 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores de Cricetidae	84
Figura 3.16 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores y superiores de <i>Apodemus</i>	84
Figura 3.17 Nomenclatura anatómica de los elementos dentarios de los Soricidae	85
Figura 3.18 Nomenclatura anatómica de las piezas dentarias de Talpa	85
Figura 3.19 Nomenclatura anatómica del húmero de Talpa	86
Figura 3.20 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores de Erinaceidae	86
Figura 3.21 Nomenclatura anatómica de la mandíbula de los quirópteros	87
Figura 3.22 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares de los quirópteros	87
Figura 3.23 Nomenclatura de las vértebras dorsales de los salamánderos	88
Figura 3.24 Nomenclatura del ilion de los anuros	89
Figura 3.25 Nomenclatura del húmero de los anuros	89
Figura 3.26 Nomenclatura de las vértebras troncales de los saurios	90
Figura 3.27 Nomenclatura de las vértebras troncales de las serpientes	90
Figure 4.1 Current distribution of <i>Oryctolagus cuniculus</i> in Europe and an actual specimen	104
Figure 4.2 Current distribution of <i>Marmota marmota</i> in Europe and an actual specimen	107

Figure 4.3 Current distribution of <i>Eliomys quercinus</i> in Europe and an actual specimen	109
Figure 4.4 Current distribution of <i>Muscardinus avellanarius</i> in Europe and an actual specimen	111
Figure 4.5 Current distribution of <i>Glis glis</i> in Europe and an actual specimen	113
Figure 4.6 Current distribution of <i>Castor fiber</i> in Europe and an actual specimen	115
Figure 4.7 Current distribution of <i>Sicista betulina</i> in Europe and an actual specimen	117
Figure 4.8 Current distribution of <i>Aroicola amphibius</i> in Europe and an actual specimen	119
Figure 4.9 Current distribution of <i>Aroicola sapidus</i> in Europe and an actual specimen	120
Figure 4.10 Current distribution of <i>Chionomys nivalis</i> in Europe and an actual specimen	122
Figure 4.11 Current distribution of <i>Clethrionomys glareolus</i> in Europe and an actual specimen	124
Figure 4.12 Current distribution of <i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i> in Europe and an actual specimen	127
Figure 4.13 Current distribution of <i>Microtus (Microtus) agrestis</i> in Europe and an actual specimen	129
Figure 4.14 Current distribution of <i>Microtus (Microtus) arvalis</i> in Europe and an actual specimen	131
Figure 4.15 Current distribution of <i>Sorex (Sorex) minutus</i> in Europe and an actual specimen	138
Figure 4.16 Current distribution of <i>Crocidura russula</i> in Europe and an actual specimen	141
Figure 4.17 Current distribution of <i>Talpa europaea</i> in Europe and an actual specimen	143
Figure 4.18 Current distribution of <i>Erinaceus europaeus</i> in Europe and an actual specimen	144

Figure 4.19 Current distribution of <i>Salamandra salamandra</i> in Europe and an actual specimen	146
Figure 4.20 Current distribution of <i>Alytes obstetricans</i> in Europe and an actual specimen	148
Figure 4.21 Current distribution of <i>Bufo bufo</i> in Europe and an actual specimen	150
Figure 4.22 Current distribution of <i>Bufo calamita</i> in Europe and an actual specimen	152
Figure 4.23 Current distribution of <i>Anguis fragilis</i> Europe and an actual specimen	157
Figure 4.24 Current distribution of <i>Coronella austriaca</i> Europe and an actual specimen	159
Figure 4.25 Current distribution of <i>Coronella girondica</i> Europe and an actual specimen	161
Figure 4.26 Current distribution of <i>Vipera seoanei</i> Europe and an actual specimen	164
Figura 5.1 Localización de los yacimientos estudiados	167
Figure 5.2 Geological and geographical location of Arlanpe cave	172
Figure 5.3 Some pictures of Arlanpe cave	173
Figure 5.4 Planimetry and Schematic stratigraphy of Arlanpe	175
Figure 5.5 Some fossil remains from Arlanpe (Taphonomy)	182
Figure 5.6 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Entrance sector from Arlanpe	183
Figure 5.7 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Central sector from Arlanpe	184
Figure 5.8 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Back sector from Arlanpe	184
Figure 5.9 Some small vertebrates remains from Arlanpe	185
Figure 5.10 Some small vertebrates from	186
Figure 5.11 Some small vertebrates remains from Arlanpe	187
Figure 5.12 Biodiversity Index of the Entrance sector from Arlanpe	188

Figure 5.13 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Entrance sector from Arlanpe	192
Figure 5.14 Biodiversity Index of the Central sector from Arlanpe	193
Figure 5.15 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Central sector from Arlanpe	195
Figure 5.16 Biodiversity Index of the Back sector from Arlanpe	196
Figure 5.17 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Back sector from Arlanpe	199
Figure 5.18 Paleoenvironmental reconstruction of the Entrance sector from Arlanpe	201
Figure 5.19 Paleoenvironmental reconstruction of the Central sector from Arlanpe	203
Figure 5.20 Paleoenvironmental reconstruction of the Back sector from Arlanpe	204
Figure 5.21 Paleoenvironmental reconstruction of the Entrance sector from Arlanpe	205
Figure 5.22 Paleoenvironmental reconstruction of the Central sector from Arlanpe	206
Figure 5.23 Paleoenvironmental reconstruction of the Back sector from Arlanpe	207
Figure 5.24 Geological location of Lezetxiki cave	216
Figure 5.25 Some photographs of Lezetxiki II	218
Figure 5.26 Topography of Leibar cave and Stratigraphy of Lezetxiki II	220
Figure 5.27 Some fossil remains from Lezetxiki II (Taphonomy)	224
Figure 5.28 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Lezetxiki II	225
Figure 5.29 Some small vertebrates from Lezetxiki II	227
Figure 5.30 Some small vertebrates from Lezetxiki II	228
Figure 5.31 Biodiversity Index from Lezetxiki II	229
Figure 5.32 Relative variations in the abundance of small vertebrates from Lezetxiki II	233

Figure 5.33 Paleoenvironmental reconstruction from Lezetxiki II	235
Figure 5.34 Palaeoenvironmental reconstruction from Lezetxiki II	237
Figure 5.35 Geological location of Askondo Cave	243
Figure 5.36 Some pictures from Askondo	245
Figure 5.37 The stratigraphic sequence and picture of the square O13 from Askondo	247
Figure 5.38 Some fossil remains from Askondo (Taphonomy)	252
Figure 5.39 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Askondo	253
Figure 5.40 Some small vertebrate fossil remains from Askondo	254
Figure 5.41 Biodiversity Index from Askondo	255
Figure 5.42 Relative variations in the abundance of small vertebrates from Askondo	258
Figure 5.43 Paleoenvironmental reconstruction of Askondo	260
Figure 5.44 Paleoenvironmental reconstruction of Askondo	262
Figure 5.45 Localización geológica de Kiputz IX	267
Figura 5.46 Fotos del yacimiento de Kiputz IX	269
Figura 5.47 Columna estratigráfica del yacimiento de Kiputz IX	270
Figura 5.48 Incisivo inferior derecho de <i>S. araneus-coronatus</i> sin pigmento rojo-amarillento	274
Figura 5.49 Abundancia relativa de los elementos anatómicos de pequeños mamíferos de Kiputz IX	275
Figura 5.50 Micromamíferos de las Tallas 35-39 del yacimiento de Kiputz IX	276
Figura 5.51 Herpetofauna de las Tallas 35-39 del yacimiento de Kiputz IX	277
Figura 5.52 Índice de diversidad de Kiputz IX	278
Figura 5.53 Variación cuantitativa de los taxones (según el NMI) de las tallas 35 a la 39 del yacimiento de Kiputz IX	279
Figure 5.54 Reconstrucción paleoambiental de Kiputz IX	281

Figure 5.55 Reconstrucción paleoambiental de Kiputz IX	282
Figure 6.1 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo and Kiputz IX sites	288
Figure 6.2 Geographic location of sites referred to in text	292

Abstract-Resumen-Laburpena

Abstract

This doctoral thesis examines the microfaunal record of four Late Pleistocene sites in the Basque Country in order to reconstruct the paleoenvironment and paleoclimate in which diverse communities lived during the Middle and Late Paleolithic.

The main goal of this work is to increase available paleoenvironmental and paleoclimatic information for this time period, comparing the microfaunal data with other multi-proxy data. In addition, we compare these results with the information available for the same periods at other sites in the Cantabrian region.

The fossil remains of micromammals, amphibians, and reptiles analysed derive from three archaeological sites (Arlanpe, Lezetxiki II, and Askondo) and one paleontological site (Kiputz IX).

- Arlanpe (Lemoa, Bizkaia): This archeological site was excavated from 2007 to 2011. The chrono-cultural sequence identified ranges from the first phases of the Middle Paleolithic (MIS 7 to 6) to the Bronze Age (MIS 1).
- Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa): This gallery of great micropaleontological relevance for the peninsula lies next to the “classic site” of Lezetxiki. The stratigraphic sequence of this small cavity (which begins at the end of MIS 6) is considered the true context of the *Homo heidelbergensis* fossils located in the adjacent Leibar gallery.
- Askondo (Mañaria, Bizkaia): Archeological excavations in the cave started in 2011 after the discovery of Paleolithic rock art and have provided an archeological sequence covering the Middle Paleolithic to the Bronze Age.
- Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa): The archeological site in this cave has provided a natural, continuous accumulation of remains of both macromammals and microvertebrates of great importance.

The main conclusions are related to the assignation of a significant number of taxa (some the first references in the Iberian Peninsula) that provide considerable paleoenvironmental information. We have started using this data to tentatively compile a regional biostratigraphic sequence and its corresponding paleoclimatic interpretation.

Resumen

En la presente tesis doctoral hemos estudiado el registro microfaunístico de cuatro yacimientos del Pleistoceno Superior del País Vasco, a fin de reconstruir el paleoambiente y el paleoclima en el que vivieron diversas comunidades durante el Paleolítico Medio y Superior.

El objetivo principal de esta tesis es incrementar la información paleoambiental y paleoclimática disponible para esta cronología, cotejando la información microfaunística con otros datos multiproxies. Asimismo, comparamos estos resultados con los datos disponibles para las mismas cronologías de otros yacimientos de la Cornisa Cantábrica.

Los restos fósiles de micromamíferos, anfibios y reptiles analizados proceden de tres yacimientos arqueológicos (Arlanpe, Lezetxiki II y Askondo) y un depósito paleontológico (Kiputz IX):

- Arlanpe (Lemoa, Bizkaia): es un yacimiento arqueológico excavado entre 2007 y 2011, en el que se ha identificado una secuencia cronocultural que abarca desde las primeras fases del Paleolítico Medio (MIS 7 al 6) a la Edad de Bronce (MIS 1).
- Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa): es una galería colindante al clásico yacimiento de Lezetxiki, de gran relevancia micropaleontológica a nivel peninsular. La secuencia estratigráfica de esta pequeña cavidad, que se inicia a finales del MIS 6, es considerada el auténtico contexto de los fósiles de *Homo heidelbergensis* localizados en la adyacente galería de Leibar.
- Askondo (Mañaria, Bizkaia): las excavaciones arqueológicas en la cavidad, que arrancan en 2011, a raíz del descubrimiento de arte rupestre paleolítico, han proporcionado una secuencia arqueológica que engloba desde el Paleolítico Medio, a la Edad de Bronce.
- Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa): el yacimiento paleontológico de esta sima ha aportado una acumulación natural y continua de restos, tanto de macromamíferos, como de microvertebrados, de primer orden de importancia.

Las principales conclusiones se refieren a la asignación de una importante cantidad de taxones (algunos de ellos, primeras citas en la Península Ibérica), que aportan una sustancial cantidad de información paleoambiental. Con la misma, de modo tentativo, hemos iniciado la articulación de una secuencia bioestratigráfica regional y su correspondiente interpretación en clave paleoclimática.

Laburpena

Doktorego Tesi honetan Euskal Herriko Goi Pleistozenoko lau aztarnategi desberdinetako material mikrofaunistikoa ikertzen da, Erdi eta Goi Paleolitoko giza talde desberdinak bizi izan ziren paleopaisaia eta paleoklima berreraiki ahal izateko.

Tesi honen helburu nagusia kronologia hontarako dagoen paleoingurunearen eta paleoklimaren informazioa areagotzea da, beste proxy batzuekin lortutako datuekin alderatuz informazioa mikrofaunistikoa

Ikertu diren mikrougaztun, anfibio eta narrastien aztarna fosilak hiru aztarnategi arkeologiko (Arlanpe, Lezetxiki II eta Askondo) eta metaketa paleontologiko (Kiputz IX) batekoak dira:

- Arlanpe (Lemoa, Bizkaia): 2007 eta 2011 bitartean industutako aztarnategi arkeologikoa da, zeinetan Erdi Paleolitiko hasieratik (MIS 7-6) Brontze Aroa (MIS 1) arte doan sekuentzia kronokulturala antzeman den.
- Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa): penintsula mailan garrantzia mikropaleontologiko handia duen metaketa hau, Lezetxikiko aztarnategi klasikoaren aldamenean dagoen gaeria bat da. MIS 6aren bukaeran hasten den haitzulo txiki honetako sekuentzia estratigrafikoa Leibarreko galeria mugakidean aurkitu ziren *Homo heidelbergensis* fosilen benetako testuingurua dela uste da.
- Askondo (Mañaria, Bizkaia): haitzulo honetako indusketa arkeologikoak 2011 urtean gauzatu ziren, Paleolito garaiko labarretako artearen aurkikuntzaren ondoren. Erdi Paleolitotik Brontze Aroraino luzatzen den sekuentzia arkeologikoa antzeman da bertan.
- Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa): osin honetan antzemandako aztarnategi paleontologikoan metaketa natural eta jarraitu esanguratzua antzeman da. Identifikatutako bai makrougaztun, bai mikoornodunek, berebiziko garrantzia dute.

Ondorio nagusia taxonei deberdin ugariren identifikazioa (horietako batzuk Iberiar Penintsulako lehen aipua) izan da, paleoinguruneari buruzko funtsezko informazioa gehitzen dutenak. Material honekin, eskualdeko sekuentzia bioestratigrafikoa eratzeko saiakera egin dugu, ondorioztatu daitekeen interpretazio paleoklimatikoarekin.

Agradecimientos

¡Quién me iba a decir a mí hace unos cuantos años que iba terminar haciendo una tesis sobre microvertebrados! Ha sido un viaje largo en el que la ayuda y apoyo de tantas personas ha resultado imprescindible para llegar a buen puerto. A todas ellas, muchas gracias.

Quisiera comenzar estas líneas con mi más sincero agradecimiento a las dos personas artifices de esta realidad, que a lo largo de todos estos años se han convertido en mis “aitatxos científicos”. Al Dr. Alvaro Arrizabalaga, que chinchando acerca de esos pequeños huesos que salían en la criba de Lezetxiki consiguió que al final me enamorara de ellos. Muchas gracias por la confianza y, el apoyo que me has brindado a lo largo de todos estos años. Al Dr. Xabier Murelaga, debo agradecerle el haberme transmitido sus conocimientos y haberlo hecho con tanta paciencia. Gracias por responder a cada “socorrito” y por cada palabra de ánimo. Eskerrik asko bioi, bihotz-bihotzez.

Asimismo, agradezco al Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología y al Departamento de Estratigrafía y Paleontología, así como al profesorado de ambos centros, el haberme acogido y apoyado durante todos estos años. Para la realización de la presente tesis he contado con una Beca Predoctoral FPI del Gobierno Vasco, así como el apoyo económico de los proyectos GIU12/35 e IT-622-13 de la Universidad del País Vasco y HAR2014-53536-P del Ministerio de Educación y Ciencia. De igual forma, agradecer al Gobierno Vasco la ayuda concedida para una de las dos estancias cortas. También, agradecer a las correspondientes Diputaciones la financiación para este estudio. Así como a la Cantera de Kobate por su apoyo económico e implicación en el proyecto de investigación de Lezetxiki.

Llegados a este punto he de agradecer la confianza y amabilidad prestada por los directores de los yacimientos presentados en esta tesis. A Álvaro Arrizabalaga, Joseba Rios, Diego Garate, Asier Gómez, Pedro Castaños y Xabier Murelaga, gracias por vuestra disponibilidad y por haberme proporcionado toda la documentación necesaria. Igualmente, quisiera agradecer a los distintos especialistas que han participado en los proyectos de cada yacimiento y cuya aportación ha resultado ser esencial para el desarrollo de esta tesis. Por último, y no por ello menos importante, mi más sincero agradecimiento a todas las personas que han participado en las excavaciones y el lavado del material.

Mi más sincera gratitud al Dr. Salvador Bailon por acogerme en el *Muséum national d'Histoire naturelle* de Paris en las dos estancias que realice en dicho centro, así como todas las veces que he ido a tocar a su puerta. Su paciencia y dedicación me han permitido aprender todo lo que se sabe sobre los anfibios y reptiles. Agradecer también a Violaine Nicolas-Colin por permitirme acceder a la colección del *Muséum national d'Histoire naturelle* y a Georges Lenglet por permitirme acceder a la colección del *Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, así como al personal técnico de ambos centros.

En la misma línea, debo agradecer a la Dra. María José Iriarte el representar el contrapunto necesario en esta tesis. Gracias por haber respondido pacientemente a todas mis preguntas (¡y han sido muchas!) sobre paisaje, sin las cuales este trabajo hubiera quedado cojo.

Dicen que cuando estas atado a dos sitios nunca llegas a sentirte realmente parte de ninguno. En mi caso he tenido la suerte de contar con “dos casas”, en las que además de poder desarrollar mi labor investigadora he encontrado gente con la que compartir risas, bomberadas y cañas. Mi más sincero agradecimiento a los compañer@s del laboratorio 1.18a, a las “palinolocas” colindantes que han estado y están, así como a los compañer@s de otros departamentos: Adriana, Aitor C., Aitor S., Alejandro, Amaya, Antonio, Arantzazu, Aritza, Blanca, Begoña, Cristina, Eder, Erik, Irene, Izaskun, Judit, Maite Iris, Marta, Martin, María Ángeles, Miren y Unai. Especialmente a mis chicas, que me han animado y aguantado estos últimos meses. No podía faltar en estas líneas “mi pequeña familia” de Leioa: Aitziber, Amaia, Blanca, Juan y Oier; agradeceros no solo vuestra colaboración, sino sobre todo el haber traspasado el concepto de “compañer@s”.

Gracias también a David y María por vuestro apoyo y cariño incansables. Eskerrik asko baita ere nire bizi osoko lagunei, oraindik zer egiten dudan ulertu ez arren, aurrera jarraitzeko indarrak emateagatik. Zentzu honetan, niri eskerrik beroena ere denbora guzti honetan “teléfono gorriaren” bestaldean egon zaren horri.

Azkenik, nire familiaren laguntza eta maitasuna eskertu nahiko nuke. Nire izeba eta aiton-amonei, eskerrik asko zuen une oroko babesagatik. Eskerrak, baita ere, bere adibidearekin pertsona hobea izaten erakutsi zidan amonari. Nire neba Enaitzi, itzaletik emandako babesba baita askotan garrantzitsuena. Eta azkenik nire gurasoei, lan hau gehien sufritu dutenei. Zuek gabe ez nintzateke naizena izango, eskerrik asko nire bizitzaren euskarria izateagatik.

CHAPTER 1

INTRODUCTION

INDEX

1.1. Research Background	32
1.1.1 First Works	32
1.1.2 The late 1970s	33
1.1.3 The rise of studies: The 1980s	34
1.1.4 From the 1990s to the present	34
1.2. The Late Pleistocene in the Northern Third of the Peninsula	35
1.3. Organization of Thesis	44
1.4. Aims	42

Microvertebrates are now a key element in multidisciplinary site studies, both archaeological and paleontological, of the Late Pleistocene and Holocene. But, what do we mean by microvertebrate? The term "microvertebrate", and particularly the term "micromammal", although lacking a taxonomic value, has been used in the scientific literature, albeit with different definitions. Thus, we find such discrepancies as an upper limit of 120 g assigned by Delany (1974) and one of 20 kg proposed by Heusner (1991). However, most authors adhere to the definition proposed by Bourlière (1975), who established that micromammals included all species whose weight in adult life ranged from 2 g to 5 kg. Andrews and Evans (1983) carried this concept even further, dividing micromammals into groups by weight: (a) 0–100 g includes very small rodents and soricids, (b) 100–1,000 g comprises medium-sized rodents and large insectivores, and (c) 1–5 kg is large rodents and lagomorpha. In this doctoral thesis, the term "microvertebrate" refers to the orders, families, or genera of lagomorpha, rodents, insectivores, amphibians, and reptiles. It excludes, therefore, chiroptera, small birds and fish as well as infants of other vertebrate groups.

Microvertebrates comprise a significant percentage of fossil bone remains found in Pleistocene sites. These animals are closely tied to very specific environmental characteristics and conditions (humidity, temperature, soil type, vegetation cover, food resources, etc.). Therefore, abiotic climate changes can influence their distribution and their relative abundance, whether directly (e.g. metabolic changes) or indirectly (e.g. changes in the surrounding vegetation). Consequently, they are accurate indicators of local climate and environmental changes.

Another factor of special interest is their limited biogeographic range. Due to their specific ecological needs, they inhabit a scant number of biotopes, so their ecological assignation is very clear. In addition, the fact that most of the microvertebrate fauna from the Late Pleistocene comprises currently extant taxa makes it possible to establish their ecological affinities from the modern standpoint.

The biostratigraphic potential of these groups should also be noted. Their temporal and spatial distribution is known (first and/or last appearances in the fossil record). In addition, relative abundance and changes through the stratigraphy can also provide paleo-ethnographic data (such as the period of site occupation by birds of prey vs humans; Alcalde, 1988).

However, it must be recalled that most fossil remains come from cave sites where deposition is due to the activity of birds of prey so they are non-endemic. It is therefore crucial to identify and characterize the accumulation factors of the fossil bed. It is also vital to contrast our studies with contributions from other paleoenvironmental disciplines (e.g. palynology, sedimentology, other micropaleontological studies, etc.).

Finally, as Pokines (1998: 1) notes, “Paleoenvironmental research is relevant to more than the natural history and evolution of the small mammals themselves. Its relevance to archaeological study is in the establishment of an arena for human ecological interaction”.

1.1. Research Background

The paragraphs below contain a brief, chronological summary of the main studies on fossil microvertebrates published in recent years. To keep it brief, only the most relevant peninsular works in this discipline are addressed, with particular attention to studies on the Late Pleistocene sites in the northern third of the peninsula.

Even though microvertebrate studies currently hold a strong position in any archaeological and/or paleontological project, they have always been relegated to second place behind larger archaeozoological materials. Thus, the main contributions on vertebrate richness in sites did not usually include the smallest species or, if they did, they comprised brief references in the faunal lists (as in the Balmori cave; Obermaier, 1925). Certainly, the start of microvertebrate research was in the disciplines of paleontology and taphonomy, with works far removed from humans such as the Tertiary, and centring on their biostratigraphic usefulness (Almera, 1896; Bataller, 1918; Crusafont Pairó, 1930).

Studies on the Quaternary began to come into their own in paleoenvironmental and paleoecological reconstructions in the second half of the 19th century. However, within the group of microvertebrates, studies on micromammals, especially rodents, have always been a majority, far surpassing those on amphibians and reptiles.

1.1.1 First works

Due to their huge contributions to the field of fossil micromammals, the names of Jean Chaline and Jesús Altuna stand out. Jean Chaline deserves special recognition for being one of the first researchers to analyse microvertebrates from the Iberian Peninsula. In 1965, he published the first works on fauna from the Santander caves of Cubias Negras and Sima del Mortero (Chaline, 1965), supplying a list of taxa and the minimum number of individuals. In addition, his work was a milestone in indicating the type of climate inferred from those remains. At Sima del Mortero, he was the first to document *Microtus oeconomus* (cited as *Microtus ratticeps*), currently not found in the Iberian Peninsula. It was also Chaline who, five years later, found the first recorded instance of *Pliomys lenki* in the Iberian Peninsula in the Late Pleistocene, located at the Lezetxiki site in Gipuzkoa (Chaline, 1970). This study is one of the first on the peninsula dealing exclusively with small vertebrates.

Jesús Altuna carried out a thorough description, taxon by taxon, of the micromammals at the site of Aitzbitarte IV in Gipuzkoa (Altuna, 1970), noting the bone measurements and justifying their taxonomic assignation on that basis. Taking it even further, he indicated climate changes with inferred temperatures and rainfall based on variations in frequency of mammal remains, including small ones. In addition, in his doctoral thesis of 1972, Altuna catalogued Quaternary mammals of the Cantabrian and Western Pyrenees, including the micromammals in the fauna list of some sites and with in-depth studies in the case of Lezetxiki, Aitzbitarte IV, Marizulo, Urtiaga, and Ermittia (Altuna, 1972).

Several works have also been published outside the Basque context, such as the works of Altuna and Villalta on the fauna of the Cueva Morín in Santander (Altuna, 1971), Los Casares in Guadalajara (Altuna, 1973), and Olopte B in Girona (De Villalta, 1972). Again, there are first mentions of taxa currently not represented in the Iberian Peninsula, such as *Castor fiber* in the Casares and *Citellus* and *Hystrix* in Olopte B.

1.1.2 The late 1970s

Works from this second stage derive from a new interest in the study of small vertebrates, particularly in Late Pleistocene sites. This is also when paleoecological and paleoclimatic reconstructions become more important.

In this stage, the geographic range of works expands to include other zones of the Iberian Peninsula (e.g. the articles of García, 1979, and Ruiz Bustos and García Sánchez, 1977 on the Granada caves of Cueva Horá and Cueva de la Carigüela, respectively) at the same time as studies in the aforementioned zones proliferate (Altuna, 1976; Viñas and Villalta, 1975).

In the 1970s, the first syntheses appear on the morphology and biometry of certain taxa, including extinct species such as *Pliomys lenki* (Bartolomei et al., 1975). At the same time, phylogenetic studies came out such as that of Ayarzagüena and López-Martínez (1976) on *Iberomys brecciensis* and *Iberomys cabreræ*.

A special mention should be made of Borja Sanchiz, whose first works appear in this decade. Throughout his career, he has analysed and described the herpetofauna of many sites, both Quaternary and older (Sanchiz and Adrover, 1977; Sanchiz, 1984a, 1980; etc.). Furthermore, he established the bases and criteria for the study of various families and tribes, such as Bufonidae (Sanchiz, 1977a) and Alytini (Sanchiz, 1984b).

1.1.3 The rise of studies: The 1980s

From the 1980s onwards, studies on microvertebrates with archaeological applications abound. As a direct result of this rise, numerous works on current populations arise, especially in Catalonia. These works clearly established the type of habitat of the taxa now inhabiting the Iberian Peninsula, which is crucial data for a paleoecological and paleoclimatic reconstruction of the peninsula. Worth noting are the works of Antoni Arrizabalaga i Blanch et al. (1986) and of Joaquim Gosálbez and Noguera (1987). In addition, following the path marked out in previous decades, works specializing on specific groups began to appear, such as that of Paloma Sevilla on chiroptera (Sevilla, 1988).

This decade marks an important milestone as regards work methodology. The Dutch paleontologists Remmert Daams and Matthijs Freudenthal, who worked on the Miocene sedimentary sequences of the Calatayud-Daroca and Teruel basins, imported and spread the use of specific methods for fossil recovery and cleaning that had been standard in other parts of Europe since the 1950s.

Since the end of the 1970s and throughout the 1980s, some of the greatest microvertebrate researchers in the peninsula were publishing their work, such as Gloria Cuenca Bescós, Nieves López, Elvira Martín Suárez, Eduardo Pemán, Antonio Ruiz Bustos, Carmen Sesé, and Javier Zabala.

1.1.4 From the 1990s to the present

Intense activity continues in the study of microvertebrates from karst cavities in the Quaternary, in the north (Cuenca-Bescós et al., 2008; Lopez Antonanzas and Cuenca-Bescós, 2002; López-García et al., 2011a; Murelaga et al., 2007b; Pemán, 1994; Sanchiz and Barbadillo, 2007; Sesé and Ruiz-Bustos, 1992), in the north-east (Blain and Bailon, 2006; López-García and Morales Hidalgo, 2007; López-García et al., 2008, etc.), and in the south of the peninsula (Gleed-Owen and Price, 2011; Guillem Calatayud, 1999; Tormo Cuñat, 2010, etc.). At the same time, studies appear on Quaternary records in open-air sites (Agustí et al., 1990; Daura et al., 2013; Sesé et al., 2011, etc.) and several reviews (Blain et al., 2008a; Laplana et al., 2006; Rofes et al., 2014; etc.).

In addition, several works were published summarizing the microvertebrates of the Late Pleistocene. Although some articles are general or specific biostratigraphic reviews (Cuenca-Bescós, 2003; Cuenca-Bescós et al., 2010a; Gil, 1996a; Sesé and Sevilla, 1996; Sesé, 1994), other works are a compilation of the species identified at various sites (Pemán, 1990a; Pokines, 1998; Sanchiz, 1991; Sesé, 2005a).

Nevertheless, most of the aforementioned works are studies centring on micromammals, lacking a joint analysis of the diverse groups of small vertebrates. This type of mustiproxy analysis has evolved in recent years, with most current studies attempting to correlate the record of diverse microvertebrates present at a site (Cuenca-Bescós et al., 2011; López-García et al., 2011b, 2010; Murelaga et al., 2008, 2007a; etc.).

Finally, we should mention the importance of the growing number of interdisciplinary studies that correlate diverse paleoenvironmental and paleoclimatic proxies, such as microvertebrates, large mammals, pollen and carbon, ice cores from northern Greenland, and/or the marine record of ostracods and foraminifera (Blain et al., 2014; López-García et al., 2012a; Rodríguez et al., 2011; Rofes et al., 2014; etc.).

1.2. The Late Pleistocene in the Northern Third of the Peninsula

The Pleistocene and the Holocene are the two epochs comprising the Quaternary, which is the most recent and shortest chronostratigraphic period of the Earth's history (2.588 million years (Ma) to the present). In accordance with the International Stratigraphy Commission, the Pleistocene is in turn divided into four stages: the Gelasian (2.588–1.8 Ma), Calabrian (1.8–0.781 Ma), Middle Pleistocene (0.781–0.126 Ma), and Upper Pleistocene (0.126 Ma–11784 cal BP). The latter period is the subject of this work. The boundary between the Early to Middle Pleistocene is marked by the paleomagnetic limit between the Brunhes and Matuyama chrons, and the onset of the Upper Pleistocene coincides with the start of Isotope Stage 5 (the Riss-Würm or Eemian interglacial).

Climatically, the Pleistocene is characterized by numerous climate changes, with cold, dry periods (glacials) alternating with warm, wet periods (interglacials). This succession of periods is a response to changes in various types of phenomena (Lowe and Walker, 1997), both terrestrial (atmospheric and ocean circulation) and orbital (Milankovitch cycles). Considerable evidence is now available of the different morphogenetic processes (glaciation, slope movements, fluvial, aeolic, karst, littoral, etc.) that took place in the Iberian Peninsula due to these climate changes (Menéndez et al., 2012).

The Late Pleistocene, covering the second-to-last interglacial period (Marine Isotope Stage (MIS) 5e) and the last glaciation (MIS 5d–MIS 2 or Würm), is characterized by being in constant evolution. Although the record is still sparse, there are more references and records are better preserved than in the earlier phases of the Pleistocene. The protagonists of the Late Pleistocene were the Neandertals and anatomically modern humans, and the Mousterian culture and the transitional cultures (Châtelperronian and Aurignacian), besides the Gravettian, Solutrean, and Magdalenian periods.

The MIS 5e interglacial period (123–109 ka BP), also known as the Eemian or Riss-Würm, was even warmer and wetter than our current period (Holocene). Changes in temperature must have been quite fast and noteworthy (from 10°C to 12°C in just 5 to 10 years; Arribas, 2004), as reflected in the change in the marine sequence towards lighter isotopes (Lowe and Walker, 1997). As a result of the climate improvement, a remarkable rise in sea level took place, as evidenced by the hanging beaches 2/2.5 m above the current Cantabrian coastline (Figure 1.1; Menéndez et al., 2012).



Figure 1.1 Ancient beach 2/2.5 m above the current beach in Area Longa, Lugo (Menéndez et al., 2012).

This phase coincides with the start of the classic Middle Paleolithic, a period when the Neandertals reached their peak. As concerns plant remains, there are no organic levels that can be correlated with the Eemian (Gómez-Orellana, 2002). However, if we consider the Biscayan pollen deposits of Arlanpe and Mendieta, the features to highlight would be the importance of herbaceous vegetation associated with wet and/or swampy substrates (*Juncaceae* and *Alisma*) and the continual presence of *Carpinus*, a characteristic taxon of Eemian records that disappears in the Cantabrian region in the first third of the Late Pleistocene (Iriarte-Chiapusso, 2013).

Cantabrian macrofauna seem to be typical of an interglacial period, with the predominance of forest fauna and fauna characteristic of mosaic habitats (e.g. deer, roe deer, Bovinae, horses, boar, etc.; Altuna, 1992). Certain animals characteristic of this period and of the Late Pleistocene make their appearance now, such as *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, and *Bison priscus* (Menéndez et al., 2012). No microvertebrate site assignable to MIS 5e has been identified in northern third of the peninsula, with the exception of the sites mentioned in this thesis (Lezetxiki II and Arlanpe). The information available is thus insufficient to draw general conclusions.

The Eemian is followed by a period with (probably) the coldest and driest levels of the entire Quaternary, although the change was not as abrupt and catastrophic as once thought (Gómez-Orellana, 2002). Thus, in the phase from 109 Ka to 71 Ka BP, two periods of glacial advance (5d and 5b) alternate with two periods of warming climate (5c and 5a). The Neandertals are still protagonists, apparently concentrating in the northern part of the peninsula (based on the number of sites). Even so, there are not many settlements with reliable dating that can be assigned to this phase (Covalejos, Atxagakoa, Lezetxiki, Los Moros de Gabasa, etc.).

Paleobotanical data for the MIS 5 phases in the Cantabrian region derive from limnetic deposits on the western coast (Gómez-Orellana, 2002). Furthermore, that data is incomplete, as we only have results from certain moments in periods 5c and 5a. In these improved stages, the deposits at Area Longa (Galicia) and La Franca (Asturias) evidence a wetlands system on the coastline of the NW Iberian peninsula. Vegetation is predominantly deciduous woodlands, with *Betula* as the majority taxon and high percentages of *Quercus robur* sp., *Fagus*, and *Carpinus* (Iriarte-Chiapusso et al., 2005).



Figure 1.2 Landscape reconstruction of Urdaibai (Biscay) during the initial Würm phases, based on data from Atxagakoa (López-Quintana et al., 2001).

The Iberian fauna record for MIS 5 is sparse and imprecise (Figure 1.2), especially as concerns large, cold-adapted mammals (Álvarez-Lao and García, 2010). In this period, the Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) appears even in low-elevation Cantabrian sites, which could be taken as an indication of cooling (Villaluenga, 2013). The only site with dating coinciding to this period is Covalejos, whose base level is assigned to MIS 5c. From the data available (Sesé, 2005a), it is worth noting the presence of *Pliomys lenki* and the absence of *Microtus oeconomus*, a species associated with more rigorous climates.

The cold began to intensify 71 Ka BP, marking the start of the MIS 4 period (Pleniglacial or Würm II). Polar ice is considered to have reached its maximum extension in the mountains of SW Europe, although there were also more temperate periods. Human residents in this period of intense cold were *H. neanderthalensis*. The lack of dating and the scarcity of anthropic remains make it difficult to accurately assign numerous Mousterian remains to a specific Würm phase (see the case of Atxagakoa in López-Quintana et al., 2001).

Due to the prevailing conditions (cold and very wet), cryoxeric and halophilic assemblages could not establish themselves, leaving the landscape dominated by dense assemblages of heathland (Gómez-Orellana, 2002). Although the landscape is more open than during the Pre-Würm, there is still a great variety of tree types (Iriarte-Chiapusso et al., 2005).

The extensive coastal platform that opened up allowed the penetration of groups of animals seeking a southern refuge, such as mammoths, aurochs, horses, and so on. Unfortunately, there is again a great scarcity in conservation and the number of references (Álvarez-Lao and García, 2010). As regards microvertebrates, the only site dated that could be related to this period is Cova Gegant in Barcelona. Overall, woodland species predominate, although there are numerous findings of open-habitat species. The presence of *Iberomys cabreræ*, *Microtus agrestis*, *Sorex ananeus-coronatus*, and *Talpa europaea* indicate higher rainfall than currently (López-García et al., 2008).

In MIS 3 (57–29 Ka BP), characterized by small glacial advances and retreats, the general trend is a slight rise in average temperatures and a decrease in the volume of ice. This interpleniglacial stage was a period of great changes. Around 40 Ka BP, the first anatomically modern humans (AMH) appeared in Western Europe, bringing a new culture. Thus, as the Aurignacian progressed and the Mousterian was reaching its end, in the north of the peninsula a new culture was being established, the Châtelperronian. Finally, coinciding with the OIS 3, the start of the Gravettian occurs. Numerous sites have been assigned to the end period of the classic Mousterian and the latest Mousterian in the northern third of the peninsula, being particularly noteworthy El Sidrón, Morín, Esquilleu, Axlór, Peña Musteriense, and Abríc Romaní. There are also numerous sites with the so-called

transitional cultures: Cueva del Conde, Covalejos, Castillo, and Polvorín for the Aurignacian and Cueva Morín, Aranbaltza, Ekain, and Labeko Koba for the Châtelperronian.

According to the pollen record for the NW peninsula (Galician deposits of Area Longa, Moucide, Caamaó, San Xián, and Santa María de Oia), at least three pulses of expanding deciduous woodlands can be confirmed, although high environmental instability prevented the formation of extensive woodlands (Gómez-Orellana, 2002). On the eastern coast of Biscay, the site of Kurtzia (dated at $41,400 \pm 2,500$ BP; Muñoz et al., 1989) shows prevailing *Alnus*, followed by *Pinus*, *Betula*, and *Abies* (Iriarte-Chiapusso et al., 2005).

Starting with Heinrich Event 5, there is a larger and better-dated fauna record (radiocarbon dating). Now is when the large, cold-adapted mammals extend their range in the Iberian Peninsula. The oldest datings of *Rangifer tarandus* are to the latest Mousterian (Gómez-Olivencia et al., 2014), and the mammoth reaches its greatest expansion (Álvarez-Lao and García, 2010). The woolly rhinoceros, wolverine, and the Arctic fox are also found. Throughout this stage, the presence of horses and Bovinae gradually decreases (Altuna, 1992).

Although the number of sites with microvertebrates begins to be significant, the methodology used to recover them impacts the results. At Covalejos, the stratigraphic sequence shows the greatest abundance of *Microtus oeconomus* in Level J ($32,840 \pm 280$ BP), although it does not exceed 1.32% of the total fauna (Sesé, 2005a). In the Gravettian level at Mirón (Level 128), the open-habitat species decrease while aquatic species increase significantly, likely betokening increased humidity (Cuenca-Bescós et al., 2008).

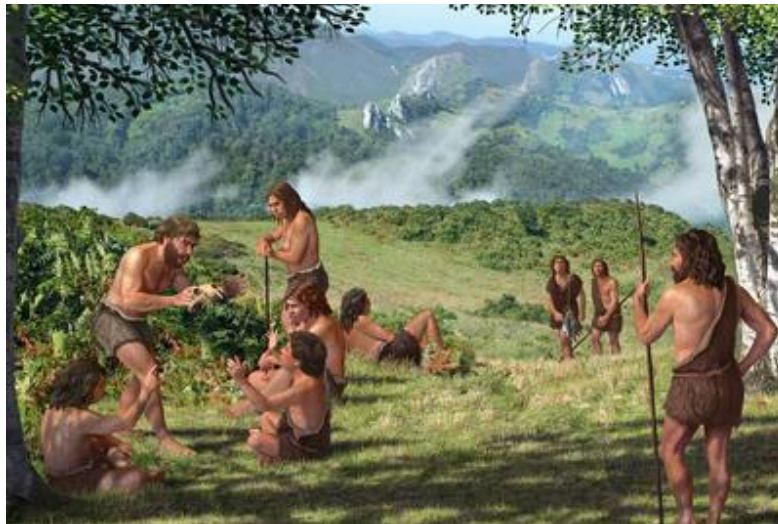


Figure 1.3 Neandertal group in their natural setting. Reconstruction based on data from the Abríc Romaní site (Barcelona), dated as the latest Classic Middle Paleolithic. Drawing by Mauricio Antón for El País Semanal (13-02-2011).

The final part of the glacial cycle corresponds to MIS 2 (end Würm), from 29 Ka to 14 Ka BP. This stage is dominated by intense cold, with the maximum glacial advance around 20 Ka–18 Ka BP. This stage includes the late most Gravettian and the cultures of the greatest splendour of the hunting-gatherer societies, with the Solutrean (Las Caldas, Altamira, Bolinkoba, Ermitia, Abauntz, etc.) and the Magdalenian (La Viña, Tito Bustillo, Llonín, Altamira, El Juyo, Atxeta, Santimamiñe, Erralla, Zatoya, Forcas, etc.).

The Gravettian micropaleontological record (microfauna and paleobotany) for the Cantabrian region indicates the continual presence of open habitats associated with a cold climate from 30–25 Ka BP (Iriarte-Chiapusso and Murelaga, 2012). The woodland mass decreases, with *Pinus* the most noteworthy tree type in the arboreal cover. However, the presence of certain taxa (*Corylus*, *Quercus robur*, and *Apodemus sylvaticus-flavicollis*) suggests less rigorous conditions at some sites (Amalda and Ametzagaina, with reservations).

The paleoenvironmental dynamics of the Solutrean in the Cantabrian region (roughly 22 Ka–16 Ka BP) continued to be dominated by open landscapes, with true grasses and heathers dominating the plant landscape (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2012a). The noteworthy presence of *Microtus oeconomus* impacts this type of landscape, in addition to the scarcity of taxa from warmer periods in the Cantabrian region, such as *Apodemus*, *Eliomys*, and *Glis*.

At the onset of the tardiglacial period, the landscape in the eastern Cantabrian region continued to be open habitats (Iriarte-Chiapusso, 2011), with woodlands once again retreating and Asteraceae advancing (especially *Compositae liguliflora*). However, environmental dryness must not have been intense given the presence of *Ericaceae*, *Poaceae*, and other taxa associated with wet environments. Sites with a micropaleontological record are scarce, but they coincide in reflecting a landscape dominated by open habitats with a certain degree of environmental humidity (Rofes et al., 2014)

Large mammals are also characteristic of the steppes, with a broad representation of cold-adapted species, especially from 25 Ka to 18 Ka (Álvarez-Lao and García, 2010). Towards the end of this period, this type of fauna starts to disappear, as indicated, for instance, by the last record of *Mammuthus primigenius* at Las Caldas and La Lloseta in the Early Magdalenian and of *Coelodonta antiquitatis* at Legintxiki at 20.2 cal Ka BP (Álvarez-Lao and García, 2010).

1.3. Organization of Thesis

Although this thesis follows the structure of a "classic" thesis, it can also be considered as a compendium of publications. However, a significant part of it has not yet been published and/or has not been written with that end in mind. In addition, the publications on which some of the chapters are based, entirely or in part, have been altered to add data that was left out of the articles at the time.

This thesis is organized into three large blocks, in turn divided into various chapters. This introduction, the second chapter (General Framework), and the third chapter (Methods and Techniques) comprise the first, introductory, block. Thus, the first chapter briefly examines research on microvertebrates in the northern third of the peninsula. We also refer to climate evolution during the Late Pleistocene in the northern third of the peninsula, as well as its direct consequences on both vegetation and fauna. The chapter General Framework synthetically presents the geology, climate, and current landscape of the study zone. Finally, chapter three provides information on the methodology followed in the field and in the laboratory.

The second block contains chapters 4 and 5 (Systematics and Sites Studied, respectively) and presents the bulk of the data compiled in this work. The fourth chapter provides a list of fauna from all the sites analysed, together with a morphological description of the most diagnostic elements and a summary of the habitat and geographic distribution in the Iberian Peninsula of each taxon. The following chapter 5 is the central body of this thesis and is subdivided into five subsections. Each subsection corresponds to one of the sites studied and includes both the history of the research and a description of the cave and a summary of other studies. A taphonomic study of the microfauna set is presented, and the microvertebrate taxa identified are inventoried, using these data to obtain the paleoenvironmental and paleoclimate results. Each of these subsections ends with a comparison of our data with those obtained by other proxies.

Finally, the third block (the Discussion and Conclusions) summarizes the main contributions and presents the general conclusions in the thesis as well as future research lines.

1.4. Aims

The main objectives of this thesis are two. On the one hand, to identify the microvertebrates associations and their variations along the Upper Pleistocene. And, on the other hand, from the inferred paleoecological information determine the climatic changes and the paleoenvironmental evolution of this period. This double objective implies, in turn, other more specific purposes:

- We hope to determine the environmental conditions that occurred in four different deposits, extending the existing knowledge.
- We aspire to obtain data on how these deposits were formed and to identify and describe the processes that interacted in the configuration of the fossil record before, during and after their deposit.
- We aim to compare the two paleoenvironmental reconstruction methodologies commonly used in the Iberian Peninsula, in order to establish the differences and similarities between them, and thus to lay down guidelines for future studies.
- Studying sites of different characteristics (from a natural trap to a anthropised deposit, passing through a cave in which human and Ursidae occupations were alternated) hope to get a holistic view of the environment.
- We want to integrate paleoenvironmental and paleoclimatic estimations of our study with data from other environmental proxies.
- Comparing environmental assessments, we aspire to increase the regional and peninsular knowledge about the habitats in which different communities lived during the Middle and Upper Paleolithic.

Capítulo 2

MARCO GENERAL DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS

ÍNDICE

2.1 Localización	44
2.2 Contexto geológico	45
2.3 El clima	48
El clima actual de la vertiente atlántica del País Vasco	48
2.4 El Paisaje actual	50
El Paisaje actual en la zona de estudio	54

En este capítulo se recoge la información del marco geográfico y geológico general en el que se enmarcan los yacimientos arqueo-paleontológicos estudiados en esta tesis doctoral. También se hace un resumen de los diversos factores que condicionan el clima de la Comunidad Autónoma del País Vasco, para posteriormente incidir en el clima actual presente en la vertiente atlántica. Por último, se presentan las diversas comarcas naturales en las que se divide la comunidad y su conjunto vegetal y faunístico, dedicándole un apartado específico al paisaje ambiental actual en la zona de estudio. En relación a la fauna presente en la actualidad en la Comunidad Autónoma del País Vasco, incluimos unas tablas con la distribución geográfica e intensidad de presencia de las especies (Tablas 2.1-2.2 al final del capítulo).

2.1 Localización

Los cinco yacimientos estudiados en este trabajo se localizan en la Región Cantábrica, que abarca la práctica totalidad de las Comunidades Autónomas de Asturias, Cantabria y el País Vasco. Desde la estrecha franja costera hasta las alineaciones montañosas que la delimitan por el sur (Cordillera Cantábrica), esta región comprende diversos ámbitos biogeográficos (ver más adelante).

Concretamente los depósitos analizados se sitúan en su extremo oriental, en los territorios de Bizkaia (Arlanpe y Askondo) y Gipuzkoa (Lezetxiki II y Kiputz IX) de la Comunidad Autónoma del País Vasco; evidentemente quedan excluidos los territorios ubicados al sur de la divisoria de aguas (vertiente mediterránea) que corresponden con territorio histórico de Araba (Figura 2.1).

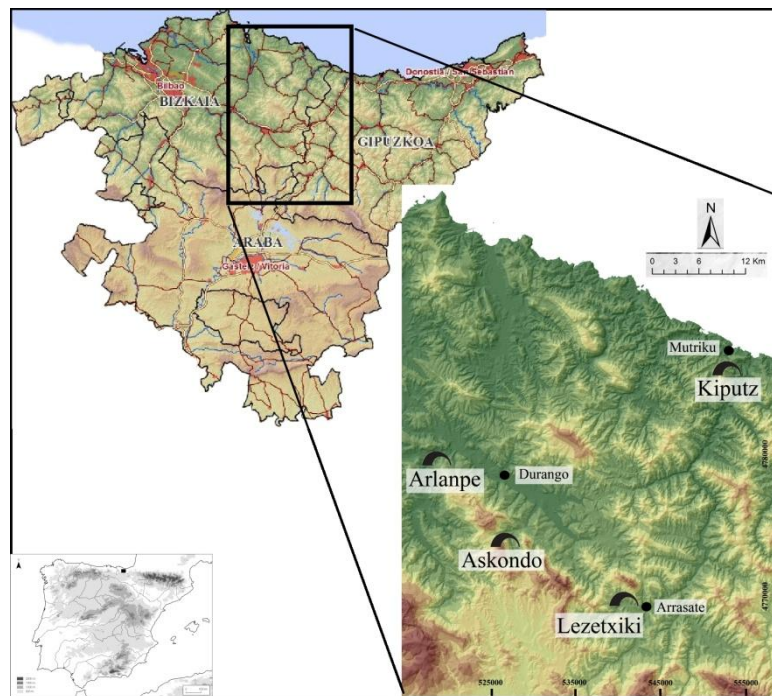


Figura 2.1 Localización de los yacimientos estudiados: Lezetxiki (Arrasate), Arlanpe (Lemoa), Askondo (Mañaria) y Kiputz (Mutriku).

Los yacimientos estudiados en esta tesis doctoral se localizan en el límite oriental de Bizkaia y la zona colindante del occidente de Gipuzkoa. Están próximos entre sí, siendo la distancia máxima *ca.* 32 km entre los yacimientos de Kiputz (Mutriku, Gipuzkoa) y Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). Cuatro de ellos se sitúan en la cabecera o zona media-alta de los ríos Aramaio, Arratia y Mañaria (Lezetxiki, Arlanpe, y Askondo, respectivamente), siendo Kiputz IX la única excepción, al ubicarse en la zona baja del valle del río Deba. Pese a estas diferencias de emplazamiento, la altitud es relativamente similar, con un rango que abarca, desde los 119 metros sobre el nivel del mar (msnm) de Kiputz, a los 380 m de Lezetxiki.

2.2 Contexto geológico

Geológicamente, el territorio de la Comunidad Autónoma del País Vasco forma parte, casi íntegramente, de la Cuenca Vasco-Cantábrica. Esta Cuenca, prolongación occidental de la Cadena Alpina Pirenaica, comprende actualmente el oeste de Navarra, el País Vasco, el norte de las provincias de Burgos y Palencia y gran parte de Cantabria (Figura 2.2). El proceso evolutivo de esta cuenca ha sido complejo y prolongado en el tiempo, siendo los cambios sedimentarios, paleogeográficos, paleoclimáticos y, sobre todo, las condiciones tectónicas dominantes, las que han marcado su configuración desde sus inicios en el Pérmico Superior (Barnolas and Pujalte, 2004). Los últimos procesos evolutivos tuvieron lugar en el Mioceno, estableciéndose definitivamente como una cuenca deformada o cordillera de plegamiento (Bodego et al., 2014).

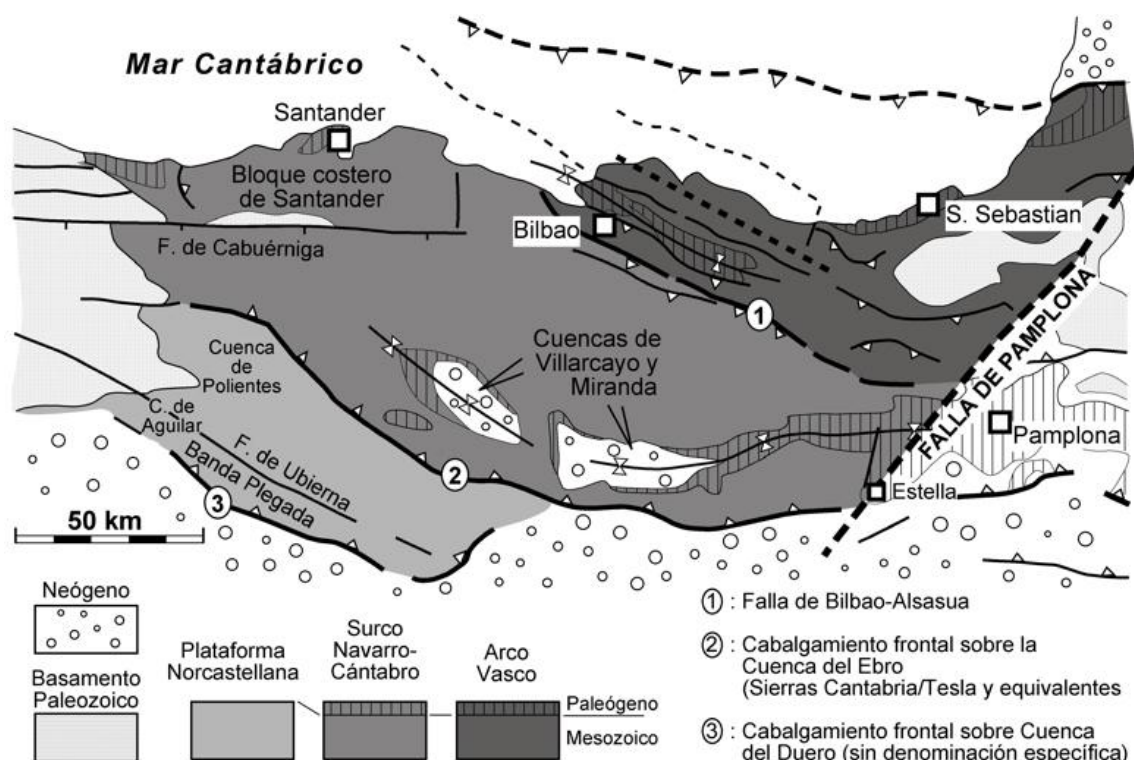


Figura 2.2 Situación de la Cuenca Vasco-Cantábrica (Barnolas and Pujalte, 2004).

Dentro de la Cuenca Vasco Cantábrica, los yacimientos estudiados se sitúan en el Dominio del Arco Vasco, que a su vez se compone, desde la costa hacia el interior, del Monoclinal Costero, el Anticlinorio del Norte, el Siclinorio Axial y el Arco Anticlinorio externo. La orografía está dominada por un fuerte relieve marcado por cordilleras montañosas del Cretácico de orientación NW-SE. La altitud va en aumento hacia el interior, situándose las cumbres más elevadas en la misma divisoria de aguas (la cumbre más alta es el Aitxuri, en el macizo de Aizkorri, con 1551 msnm).

Las características que definen este relieve han sido modeladas por diversos factores, entre ellos la litología. Predominan en el sustrato rocoso de la CAPV las rocas de naturaleza carbonatada (Figura 2.3), más o menos arcillosas (más del 70%), lo que potencia el desarrollo de sistemas kársticos de relevancia (contamos con más de 5000 cavidades kársticas catalogadas, con un desarrollo total de 653 km y un desnivel acumulado de 86 Km; Dorado et al., 2013).

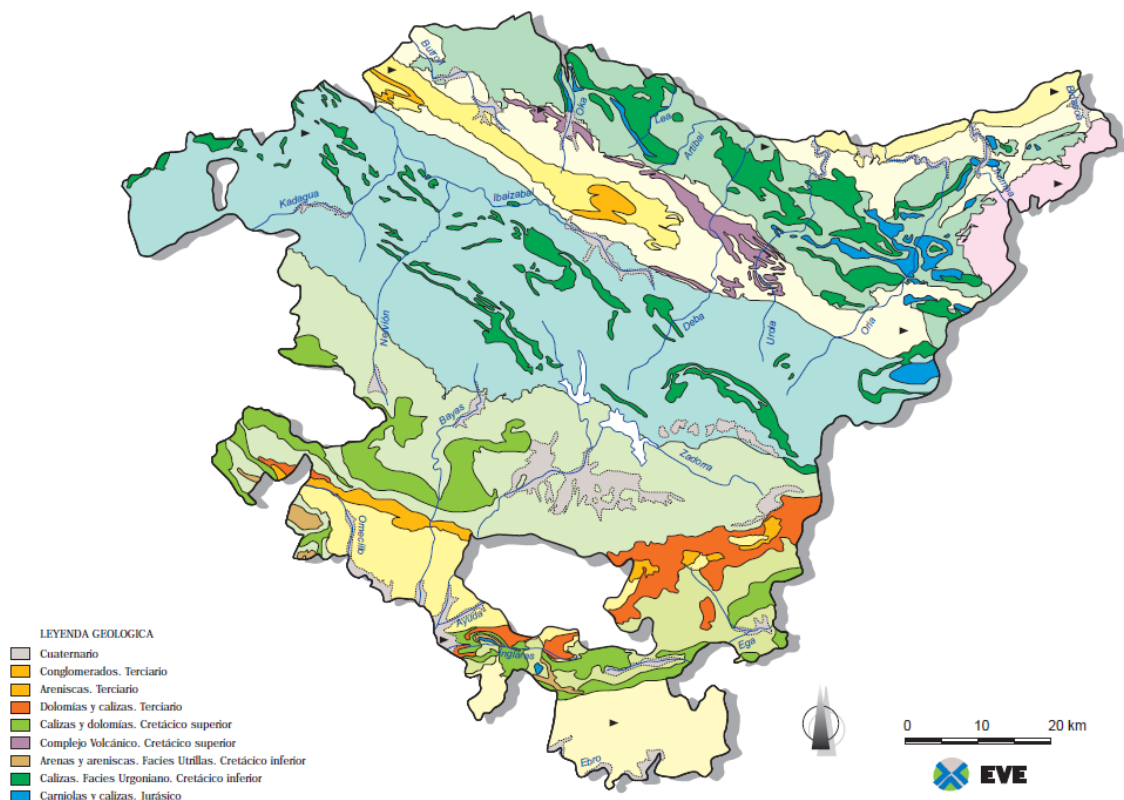


Figura 2.3 Cartografía litoestratigráfica de la CAPV (realizada por el Ente Vasco de Energía; <http://www.eve.es/Aula-didactica/Publicaciones/Geologia.aspx>).

En el caso del País Vasco, al igual que en Cantabria, las cavidades suelen desarrollarse en formaciones carbonatadas cretácicas, mientras que en Asturias o Navarra, hacen lo propio, principalmente, en formaciones paleozoicas o terciarias, respectivamente (Figura 2.4). Así, la gran mayoría de los yacimientos arqueológicos de época prehistórica de la Cornisa Cantábrica se encuentran asociados a cavidades kársticas, agrupadas en su mayoría en las formaciones calizas del denominado complejo Urgoniano de edad Albiense-Aptiense (Cretácico inferior-superior). Es el caso de los yacimientos presentados en esta Tesis Doctoral, ubicadas en calizas urgonianas pertenecientes a las formaciones de Erlo (Kiputz IX), de Aramotz (Arlanpe y Askondo) , y Udalaiz (Lezetxiki II) (Agirrezabala, 1996).

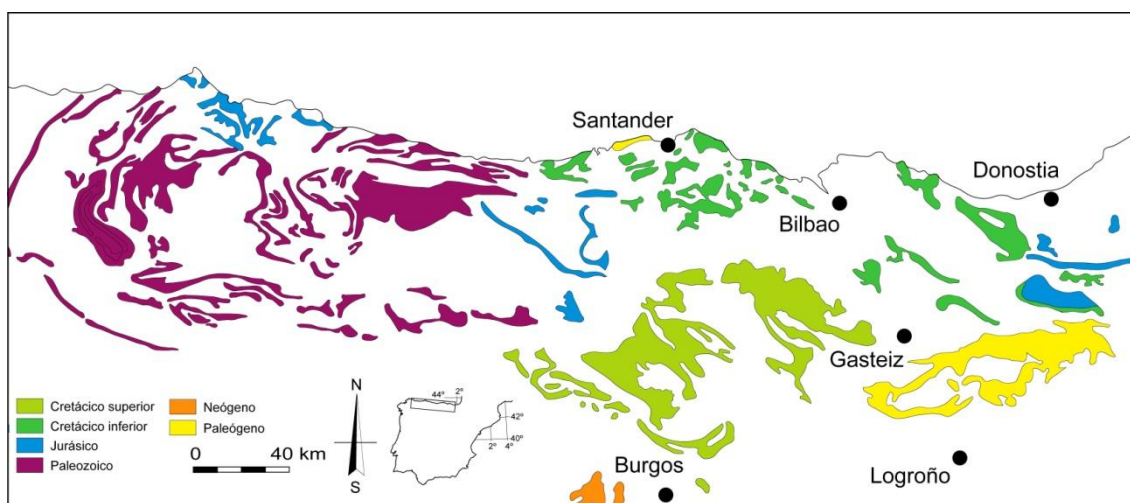


Figura 2.4 Mapa con la distribución de las diversas formaciones carbonatadas en la Cornisa Cantábrica. Mapa por X. Murelaga, modificado de Ayala et al. (1986).

La vertiente atlántica corresponde al 63 % del territorio total, y se caracteriza por la presencia de fuertes desniveles, una alta pluviosidad y una marcada erosión hídrica (Bodego et al., 2014). Los ríos se encuentran encajados en valles estrechos orientados perpendicularmente a la costa. Son de corto desarrollo, lo que unido a las fuertes pendientes (2-2.5 % aproximadamente) les proporciona un carácter torrencial (Ruiz and Galdos, 2008). La hidrodinámica de los ríos se caracteriza por su modesto caudal absoluto y su canalización precipitada, aunque a lo largo del año no suelen sufrir grandes variaciones en su caudal debido a la regularidad de las precipitaciones.

2.3 El clima actual

El clima está estrechamente relacionado con la edafología, la vegetación, la geomorfología y las actividades antrópicas de cada zona, siendo tres los componentes básicos del mismo: la presión, la temperatura y la precipitación. En el caso de la Comunidad Autónoma del País Vasco, el clima está condicionado por diversos elementos, destacando (VV.AA, 1999):

-la latitud (entre los 42° y los 43,5° al norte del Ecuador): la ubicación al sur de Europa pero cerca del área de Alta Presión Subtropical, nos sitúa en una zona en la que circulan masas de aire de diversas características (desde viento marino tropical hasta vientos árticos continentales).

-la topografía de las principales alineaciones montañosas: su distribución paralela a la costa amortigua progresivamente la influencia oceánica, sobre todo en la vertiente mediterránea.

-su ubicación: la localización al oeste del continente Europeo implica una gran influencia de las precipitaciones occidentales. La llegada de masas de aire Atlánticas también implica unas precipitaciones copiosas.

-la elevada temperatura de las aguas en el extremo norte del Golfo de Bizkaia. Ello conlleva que las masas de aire muy frías provenientes del norte de América se calienten al pasar por encima de estas aguas templadas, por lo que el aire que llega a la costa es relativamente templado. A su vez, la influencia atlántica implica un alto aporte hídrico.

Por consiguiente, el territorio vasco no forma una región climática homogénea, distinguiéndose, en un corte latitudinal, tres zonas principales con un contrastado gradiente climático (Figura 2.5 A): la vertiente atlántica de clima oceánico, la zona de clima mediterráneo continentalizado del valle del Ebro y una zona subcantábrica de clima intermedio.

El clima actual de la vertiente atlántica del País Vasco

La vertiente atlántica, que abarca la totalidad de las provincias de Bizkaia y Gipuzkoa y el norte de Araba, presenta un clima oceánico de matriz meridional, caracterizado por unas temperaturas moderadas y altas precipitaciones. A nivel planetario, según la clasificación climática de Köppen de 1923, el clima oceánico correspondería con el clima mesotérmico (Cfb), caracterizado por temperaturas moderadas, altas precipitaciones, ausencia de meses secos (i.e menos de 30 mm) y una época máxima de lluvias en otoño-invierno (Uriarte, 1996).

Según la Agencia Vasca de Meteorología (www.euskalmet.euskadi.eus) la vertiente atlántica presenta una gran cantidad de lluvias, entre 1.200 y más de 2.000 mm de precipitación media anual. Las lluvias suelen ser más abundantes al este del territorio, siendo Gipuzkoa la provincia con más precipitaciones (Figura 2.5 B; VV.AA, 1999). La lluvia está presente todo el año, con el índice más alto en otoño-invierno debido a los frentes del Atlántico. Destaca la presencia de un segundo índice considerable registrado en la segunda mitad del verano y comienzos del otoño (Uriarte, 1996). Por todo ello, el balance hídrico se traduce en la condición húmeda de toda la región, con exceso de agua superflua (Ruiz and Galdos, 2008).

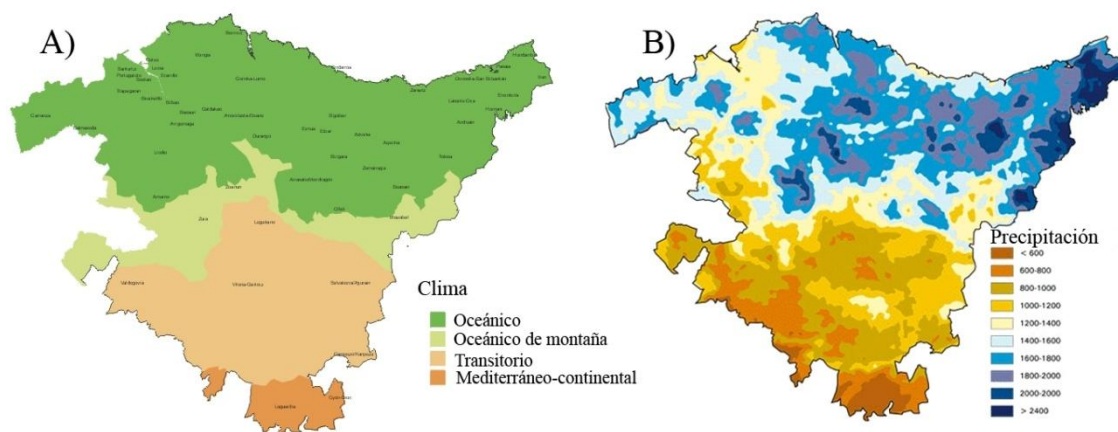


Figura 2.5 A) Zonas climáticas B) Mapa de Precipitación de la Comunidad Autónoma del País Vasco (Eustat <http://www.eustat.es>; www.zonu.com)

En cuanto a las temperaturas, el clima oceánico se caracteriza por temperaturas moderadas, con inviernos no muy fríos y veranos frescos. Y es que la presencia de la niebla hace que, en invierno, no se pierda calor por irradiación y que, en verano, la tierra no se caliente en exceso (VV.AA, 1999). La influencia del océano Atlántico vuelve a ser notoria en este aspecto. La oscilación térmica anual no es muy amplia, si bien aumenta hacia el interior para volver a mitigarse en las tierras altas de la divisoria (Ruiz and Galdos, 2008). Un rasgo de esta zona es que las temperaturas, tanto invernales, como veraniegas, son más elevadas que en otras regiones más septentrionales, siendo precisamente en la costa (sobre todo en el occidente vizcaíno) donde se registran las temperaturas medias más altas, unos 14°C (Uriarte, 1996). Las máximas en verano no suelen exceder los 19-20°C (aunque se pueden registrar episodios con más de 40°C debido a la llegada de aire tropical continental de África), mientras que las temperaturas absolutas más bajas (por debajo de los 0°C) se registran en noviembre, diciembre, febrero y marzo.

2.4 El Paisaje actual

En relación con su exigua extensión territorial (algo menos de 7500 Km²), la Comunidad Autónoma del País Vasco presenta una gran diversidad de paisajes. Cada comarca natural presenta un paisaje propio, condicionado por las características orográficas, litológicas y climáticas reinantes en la zona. De norte a sur, el territorio se configura en 6 espacios comarcales (Figura 2.6): el litoral, los Valles y Montañas Atlánticos, las Montañas Septentrionales, los Valles y Montañas Subatlánticos, los Valles y Montañas Submediterráneos y el Ámbito Mediterráneo.

Además de un paisaje propio, en cada una de estas comarcas encontraremos una comunidad faunística propia, i.e. “un conjunto de especies que vive en un hábitat y explota sus recursos” (VV.AA, 1989). Pese a ello, podemos encontrar especies que no son propias de esa comarca, debido a que, puntualmente, las condiciones ecológicas y microclimáticas resultan adecuadas para esos taxones.

- *El litoral*

La estrecha franja de terreno situada junto al mar de la comunidad del País Vasco, tiene una longitud de casi doscientos kilómetros, entre Hondarribia (Gipuzkoa) y la punta de Kobaron (Bizkaia) (Ruiz and Galdos, 2008). La costa presenta un perfil rectilíneo y poco sinuoso, con un razado de triple sinuosidad. Resulta abrupta y rocosa, estando dominada por acantilados de fuerte pendiente (acción erosiva del mar). Climáticamente, se caracteriza por su pluviosidad elevada y temperaturas suaves, con temperaturas benignas en invierno.

Desde un punto de vista ecológico, es posible diferenciar en esta delgada banda tres tipos de hábitats, cada uno con una comunidad ambiental característica. En los acantilados, la vegetación es exigua debido a la escasez del suelo, la elevada salinidad y la acción mecánica del viento (Ruiz and Galdos, 2008). Se aprecia una clara zonificación altitudinal en función del efecto directo del mar (Aseginolaza et al., 1989). Así, en la parte basal conviven especies como *Crithmum maritimum* o *Plantago maritima*. Por encima de esta banda, donde comienza el acumulo de suelo, se forma una cobertura vegetal bastante continua, con un césped muy denso, dominado por *Festuca rubra*. Por último, en la parte superior se extiende un tipo de matorral constituido por especies no halófilas, como la argoma, el brezo y los prebrezales atlánticos como *Erica vagans* y *Genista hispanica* (Ayerbe, 2009). Estos ambientes rocosos constituyen un medio difícil y selectivo también para los animales. Aun así, en las graveras encontramos reptiles como *Vipera seoanei* y las dos especies de *Podarcis*, además de algún pequeño mamífero como el Ratón de campo (Meaza, 1997).

Por su parte, las playas y arenales costeros presentan una extensión reducida, además de estar mal conservadas. Las comunidades vegetales de las playas aparecen muy fragmentadas, mientras que la vegetación de las dunas es más densa, siendo la *Ammophila arenaria* la planta más representativa de las mismas (Aseginolaza et al., 1989). Las lagartijas del género *Podarcis* son las únicas especies de microvertebrados a mencionar en estos medios arenosos (Meaza, 1997).

Por último, en la desembocadura al mar de los principales ríos nos encontramos con las marismas. La comunidad vegetal está constituida principalmente por herbáceas de porte alto o sufrútices de familias como *Juncáceas*, *Gramíneas*, *Ciperáceas* y *Chenopodiáceas* (Ayerbe, 2009). En las zonas internas de los estuarios, los pequeños canales de agua dulce que atraviesan estas zonas resultan de vital importancia para la cría de anfibios de *Alytes obstetricans*, *Hyla arborea* o *Pelophylax perezi*, entre otros (VV.AA, 1989). Entre los reptiles destacan los natricinos, diversas especies de lagartijas y el lución. En la zona interna de las marismas se localizan pequeños mamíferos como la Rata de agua, Ratón de campo o el Topillo agreste, entre otros (VV.AA, 1989).

- *Los Valles y Montañas Atlánticos*

Comprende la práctica totalidad de la vertiente cantábrica (las provincias de Bizkaia y Gipuzkoa) y algunos valles septentrionales de Araba. Los yacimientos estudiados en esta tesis doctoral se ubican en esta comarca, por lo que esta región será estudiada en mayor profundidad en el subsiguiente subapartado.

- *Las Montañas Septentrionales*

Esta comarca se ajusta a las sierras que constituyen la divisoria Cantábrico-Mediterránea, situadas a menos de 40 km en línea recta desde la costa y ocupando cerca de 100 km (Ruiz and Galdos, 2008). Los montes calizos presentan fuertes fenómenos kársticos, mientras que en pocas zonas de los montes silíceos afloran roquedos (Aseginolaza et al., 1989). El clima es frío y muy lluvioso.

Este dominio está caracterizado en la actualidad por ser zona de hayedos, dominando los acidófilos sobre los éutrofos debido a la abundante pluviosidad y el consiguiente lavado de los suelos (Ruiz and Galdos, 2008). Estos bosques suelen ser muy frondosos, sin apenas sustrato arbustivo (serbales, acebo y algún que otro tejo; Ayerbe, 2009). Entre los matorrales, domina el brezal-argomal-helechal, sobre todo en las montañas silíceas (Aseginolaza et al., 1989).

Los hayedos poseen una comunidad faunística propia compuesta principalmente por especies de tipo eurosiberiano y generalistas, incidiendo en la composición faunística, tanto el intervalo de altitud (lo que le confiere un cierto carácter montano), como el ambiente húmedo y sombrío (VV.AA, 1989). Si bien los reptiles no abundan (citar *Zootoca vivípara*, *Podarcis muralis* y *Anguis fragilis*),

algunos anfibios, especialmente la Salamandra común y la Rana bermeja, llegan a alcanzar densidades altas. En cuanto a los mamíferos, encontramos en los hayedos especies como Lirón gris, Ardilla roja, Topillo rojo o el Ratón de campo, además de otros taxones ribereños como *Galemys pyrenaicus* o *Neomys fodiens*, además de otros

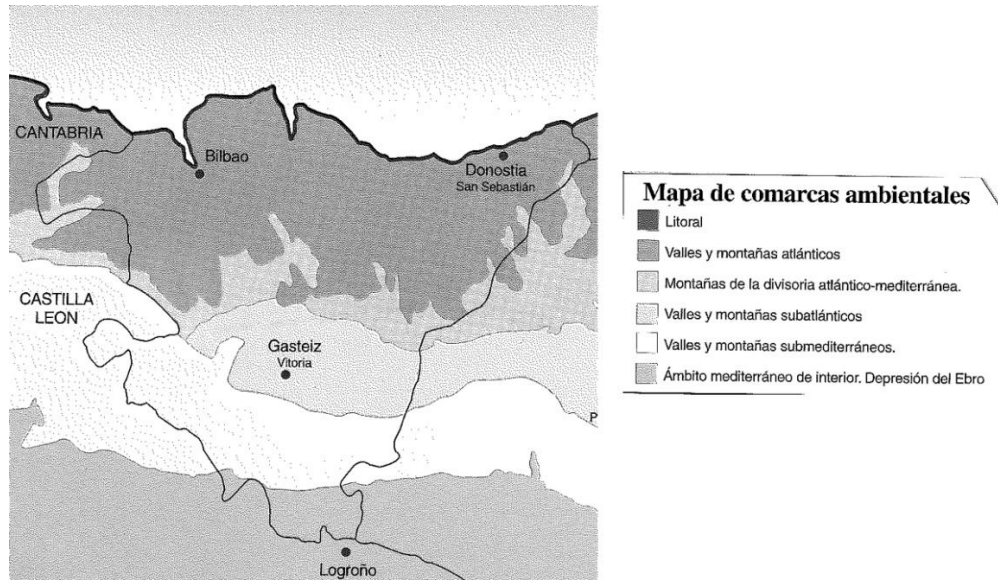


Figura 2.6 Mapa de sectorización de los paisajes de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Modificado de Meaza et al. (1994).

- *Los Valles y Montañas Subatlánticos*

Se sitúan ya en la vertiente mediterránea aunque todavía bajo el influjo del ambiente cantábrico, entre las montañas de la Divisoria y las Montañas Submediterráneas. El relieve es suave, con amplias zonas llanas y leves cerros, mientras que el clima es bastante más seco que el de la vertiente cantábrica (Aseginolaza et al., 1989).

Es una zona profundamente antropizada. La colonización ejercida por los cultivos ha derivado en la simplificación del paisaje, por lo que las agrupaciones vegetales más maduras ocupan pequeñas superficies (Aseginolaza et al., 1989). Los robledales se extienden en los fondos de valle, dividiéndose en eútrofos y acidófilos según las características del suelo (Ruiz and Galdos, 2008). El estrato arbóreo está dominado por el roble pedunculado (*Quercus robur*), acompañado del arce menor (*Acer campestre*) y el fresno (*Fraxinus excelsior*) (Aseginolaza et al., 1989). A diferencia de los robledales atlánticos, los grandes helechos se encuentran ausentes a causa de la sequía estival (Ruiz and Galdos, 2008). Por su parte, los cerros y faldas de los montes con sustrato margoso constituyen el dominio del quejigal, mientras que en los terrenos arenosos predomina el marojal (*Quercus pirenaica*).

Al constituir esta comarca una zona de contacto entre los ambientes cantábrico y mediterráneo, la comunidad faunística refleja el solapamiento de los grupos faunísticos de ambas zonas, además de la presencia de especies generalistas (Meaza, 1997). La comunidad del Marajo es más variada que la del Quejigo debido a las frecuentes zonas húmedas, sobre todo en lo que a los anfibios respecta. Así, habitan en esta zona el Tritón jaspeado, el Sapo partero o la Rana temporaria, entre otros (VV.AA, 1989). Por su parte, los reptiles más típicos resultan *Chalcides striatus* o *Vipera aspid*, con presencia puntual de especies de carácter netamente mediterráneo como *Psammodromus algirus* o *Malpolon monspessulanus* (Meaza, 1997). Los micromamíferos, por el contrario, presentan pocas especies, con claro dominio del Ratón de campo (VV.AA, 1989).

- *Los Valles y las Montañas Submediterráneos*

Entre los Valles Subatlánticos y los Submediterráneos nos encontramos con las Montañas y Altos Valles de Transición. Es una línea montañosa que de este a oeste recorre la provincia de Araba y está caracterizada por temperaturas medias más frescas que las comarcas circundantes y precipitaciones elevadas (Aseginolaza et al., 1989). Se conservan zonas con la vegetación potencial de área, representadas por hayedos, marojales, quejigales y carrascales.

Los Valles Submediterráneos constituyen una zona de clima subhúmedo tendente a seco, a la que no llegan la influencia atlántica, ni los rigores del clima mediterráneo. La vegetación natural de tipo boscoso estaría potencialmente representada por el quejigo, aunque hoy en día lo que domina es un agrupación vegetal mixta de quejigo, con setos y matas y herbáceas de prebezales (Aseginolaza et al., 1989). Ocupando una extensión mucho menor, encontramos la encina carrasca en terrazas y laderas empinadas de cerros pedregosos.

Antes de adentrarnos en la zona propiamente mediterránea, se sitúan las Montañas Meridionales, constituidas por las Sierra de Arcena, Cantabria y Kodes. El rasgo distintivo de esta zona son las vastas extensiones que ocupan, tanto el pino albar, como el boj (Aseginolaza et al., 1989).

Además de las especies mencionadas en el apartado anterior, en esta comarca encontramos, sobre todo en los pinares, una comunidad herpetológica variada: *Salamandra salamandra*, *Discoglossus pictus*, *Bufo calamita*, *Hyla arborea*, *Timon lepidus*, *Coronella girondica*, *Vipera aspis*, etc. (Meaza, 1997). Por su parte, las especies de pequeños mamíferos a mencionar serían la Musaraña tricolor, el Ratón de campo y la Ardilla roja (VV.AA, 1989).

- *El Ámbito Mediterráneo de la Depresión del Ebro*

La Rioja Alavesa se extiende desde la base de la sierra de Cantabria, hasta el mismo río Ebro. Es una zona de clima típicamente mediterráneo, con precipitaciones anuales inferiores a los 600 mm y un periodo estival seco muy marcado (Aseginolaza et al., 1989). La vegetación, muy esquilmada por la intensa explotación agrícola, está representada por el carrascal mediterráneo, con diminutos y exiguos quejigales y masas espontáneas de pino carrasco (Ruiz and Galdos, 2008). La sequedad de esta zona hace que resulte una comarca poco favorable para los anfibios, aunque en las inmediaciones de las balsas podemos encontrar el Sapillo pintojo, el Tritón jaspeado, la Rana verde o el Sapo corredor (Meaza, 1997). La Lagartija colilarga, la Culebra de Escalera, la Culebra bastarda, el Musgaño enano o la Musaraña común son algunas de las especies de pequeños vertebrados que habitan en esta zona (Meaza, 1997).

El contraste lo marcan los bosques de galería formados por las alisedas y choperas, alineadas en las riberas de los ríos (Ayerbe, 2009). Estas zonas favorecen la instalación de comunidades vertebrados dependientes del agua, ya mencionadas con anterioridad.

El Paisaje actual en la zona de estudio

Como ya indicábamos más arriba, los yacimientos incluidos en esta tesis se ubican en la comarca de los Valles y Montañas Atlánticos, aunque al pie de las Montañas Septentrionales por su cara norte. Esta región, caracterizada por un relieve muy pronunciado de colinas y montañas surcados por valles, presenta un clima húmedo y templado. Debido a la elevada pluviosidad, la red de arroyos y ríos es extensa.

El paisaje vegetal de esta zona es, en la actualidad, bien distinto del potencial, aunque en las áreas más montañosas, las especies ocupan amplias extensiones. Así, el paisaje estaría dominado en gran parte por los bosques mixtos de frondosas, los robledales acidófilos y las alisedas en los márgenes fluviales (Aseginolaza et al., 1989).

A grandes rasgos, la vegetación arbórea de esta zona está formada, en su mayoría, por árboles de hoja caduca, siendo característico, en altitudes bajas y medias (menos de 700 m) el bosque mixto de frondosas o robledal mixto (Figura 2.7). Este tipo de bosque, ocupa los estrechos valles y las laderas empinadas de suelos derivados de sustrato rico en bases. Aunque la presencia del roble pedunculado (*Q. robur*) es notoria, no suele dominar ninguna especie arbórea sobre las demás, acompañándose de proporciones distintas de fresno, arce, olmo (*Ulmus minor* y *Ulmus glabra*), tilo (*Tilia platyphyllos* y *Tilia cordata*), avellano (*Corylus avellana*), etc. (Aseginolaza et al., 1985). El rebollo (*Quercus pirenaica*) y el abedul (*Betula*) llegan a formar bosques o bosquetes. Sin embargo, y como consecuencia de

la gran deforestación histórica sufrida por esta zona media, el brezal-argomal-helechal presenta una amplia expansión, formando una comunidad vegetal típicamente cantábrica: la landa (López Borobia, 1985). Los robledales presentan una comunidad faunística típicamente eurosiberiana, albergando una gran diversidad de especies (Meaza, 1997). Los anfibios, favorecidos por la humedad, están representados por varias especies: e.g. *Lissotriton helveticus*, *Salamandra salamandra*, *Bufo bufo*, *Rana temporaria*. Por su parte, entre los reptiles cabe mencionar *Zootaca vivípara*, *Podarcis muralis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca* o *Vipera seoanei* entre otros. En cuanto a los mamíferos, las especies mejor representadas serían *Sorex coronatus*, *Neomys fodiens*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*, y *Apodemus sylvaticus*, además de otras especies forestales como *Glis glis* o *Sciurus vulgaris* (VV.AA, 1989).

A partir de la citada altitud, nos encontramos con bosques muy frondosos y de grandes árboles. Y es que los bosques de hayas alcanzan su máximo desarrollo, instalándose tanto en suelos básicos, como ácidos. La estructura del paisaje del dominio del haya no es muy compleja, puesto que no es una especie que comparta terreno. Aún así, pueden verse de forma aislada fresnos, avellanos, arces, tilos, olmos o acebos (*Ilex aquifolium*) (Ayerbe, 2009). El cortejo arbustivo suele estar compuesto por arándanos (*Vaccinium*), acebos, espinillas (*Crataegus*) y, en la zona meridional, el boj (*Buxus*). En lo que respecta a la fauna, en estas zonas nos encontramos con las especies citadas con anterioridad al referirnos a las Montañas Septentrionales.

Dentro de los Valles Atlánticos, en el piso colino, y salpicando la zona inferior del montano, aparece el encinar cantábrico (*Quercus ilex* subsp. *ilex*). Los encinares se desarrollan preferentemente en áreas edáficas secas y en terrenos calizos, aunque también contamos con encinares en terrenos silíceos (Aseginolaza et al., 1989). Junto a ella se suelen conservar plantas adaptadas a climas más cálidos como el acebo (*Ilex aquifolium*), el madroño (*Arbutus unedo*) o el brezo arbóreo (*Erica arborea*) (López Borobia, 1985). Los encinares cantábricos presentan un número reducido de especies en lo que a los anfibios se refiere, lo que se debe al sustrato calizo sobre el que se desarrollan estos bosques (i.e. retienen poco agua y no conservan zonas húmedas). Así, las especies a mencionar serían la Lagartija roquera y la Culebra de Esculapio (Meaza, 1997).

Por último, respecto a la vegetación ligada al agua hay que señalar que, junto a los cauces fluviales, se sitúan las alisedas, formaciones boscosas en galería dominadas, casi de forma generalizada, por el aliso (*Alnus glutinosa*) (Aseginolaza et al., 1989). En los cauces fluviales encajados acompañan a esta especie fresnos, arces, olmos, avellanos y sauces (*Salix* spp.) (Aseginolaza et al., 1985). El sustrato arbustivo, aunque dominado por los sauces, es muy rico, con presencia de saucos (*Sambucus*), avellanos, zarzamoras (*Rubus*), etc. (López Borobia, 1985).

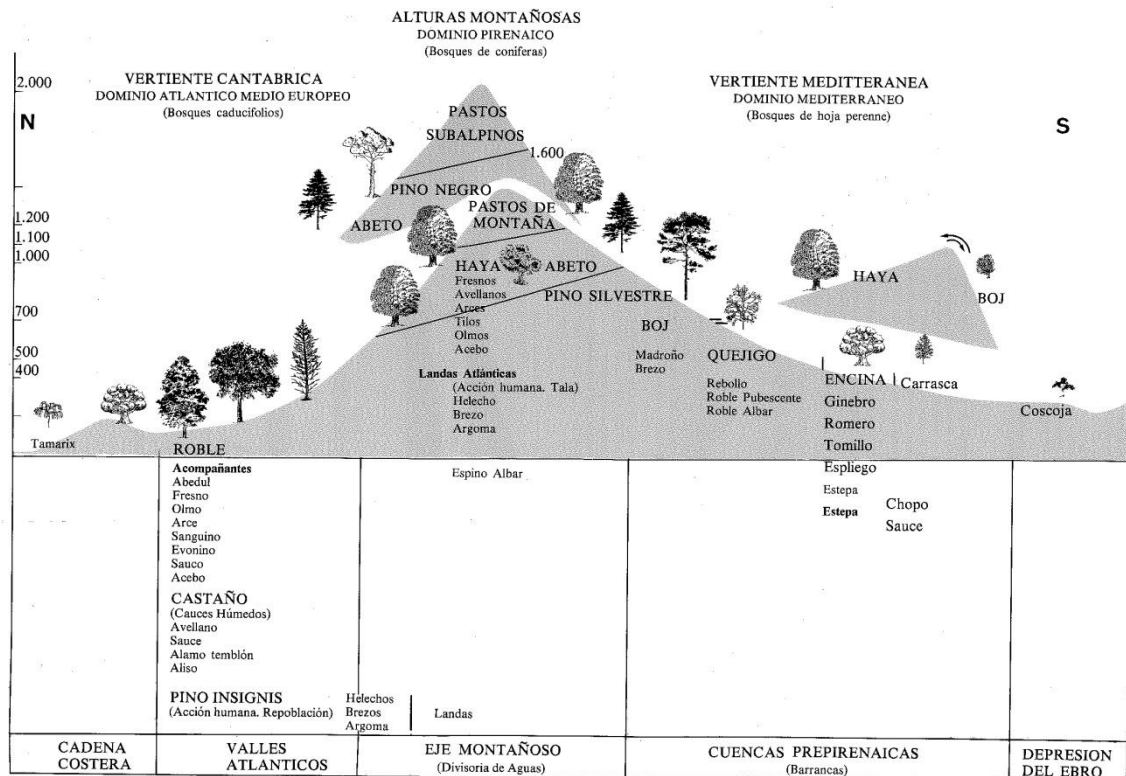


Figura 2.7 Distribución de la vegetación en la Comunidad Autónoma del País Vasco. Modificada de (Ayerbe, 2009)

Tabla 2.1 Cuadro Taxonómico de los micromamíferos actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de Ayerbe (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2	
MAMMALIA	LAGOMORPHA	Leporidae	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Conejo común	-	xx	
			<i>Lepus europaeus</i>	Liebre europea	x	xx	
			<i>Lepus granatensis</i>	Liebre ibérica	-	xx	
	RODENTIA	Sciuridae	Sciuridae	<i>Sciurus vulgaris</i>	Ardilla roja	xx	xx
				Gliridae	<i>Eliomys quercinus</i>	Lirón careto	x
		<i>Glis glis</i>	Lirón gris		xx	x	
		Cricetidae	Cricetidae	<i>Arvicola amphibius</i>	Rata topera	x	x
				<i>Arvicola sapidus</i>	Rata de agua	x	xx
				<i>Chionomys nivalis</i>	Topillo nival	x	-
				<i>Clethrionomys glareolus</i>	Topillo rojo	xxx	xxx
				<i>Microtus agrestis</i>	Topillo agreste	xxx	xx
				<i>Microtus arvalis</i>	Topillo campesino	-	xxx
				<i>Microtus lusitanicus</i>	Topillo lusitano	xx	xx
				<i>Microtus duodecimcostatus</i>	Topillo mediterráneo	-	xx
				<i>Microtus gerbei</i>	Topillo pirenaico	xx	x
				<i>Microtus cabrerai</i>	Topillo de Cabrera	-	x
		Muridae	Muridae	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Ratón de campo	xxx	xxx
				<i>Apodemus flavicollis</i>	Ratón leonado	x	-
				<i>Micromys minutus</i>	Ratón espiguero	xx	x
				<i>Mus musculus</i>	Ratón casero	xxx	xxx
				<i>Mus spretus</i>	Ratón moruno	-	xx
<i>Rattus rattus</i>	Rata negra			xx	xx		
<i>Rattus norvegicus</i>	Rata parda	xxx	xxx				

Tabla 2.1 (Continuación). Cuadro Taxonómico de los micromamíferos actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de Ayerbe (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2	
MAMMALIA	EULIPOTYPHLA	Soricidae	<i>Sorex coronatus</i>	Musaraña tricolor	xxx	xxx	
			<i>Sorex minutus</i>	Musaraña enana	xxx	xx	
			<i>Neomys fodiens</i>	Musgaño patiblanco	xx	x	
			<i>Neomys anomalus</i>	Musgaño de cabrera	x	x	
			<i>Crocidura russula</i>	Musaraña gris	xxx	xxx	
			<i>Crocidura suaveolens</i>	Musaraña de campo	xx	-	
			<i>Suncus etruscus</i>	Musgaño enano	-	xx	
		Talpidae	<i>Galemys pyrenaicus</i>	Desmán ibérico	x	-	
			<i>Talpa europaea</i>	Topo europeo	xxx	xxx	
			<i>Talpa occidentalis</i>	Topo ibérico	x	-	
		Erinaceidae	<i>Erinaceus europaeus</i>	Erizo europeo	xx	xx	
		CHIROPTERA	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Murciélago grande de herradura	x	x
				<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Murciélago pequeño de herradura	x	x
	<i>Rhinolophus euryale</i>			Murciélago mediterráneo de herradura	x	x	
	Vespertilionidae		<i>Myotis daubentonii</i>	Murciélago ratonero ribereño	x	x	
			<i>Myotis bechsteinii</i>	Murciélago ratonero forestal	-	-	
			<i>Myotis nattereri</i>	Murciélago ratonero gris	x	-	
			<i>Myotis emarginatus</i>	Murciélago ratonero pardo	x	-	
			<i>Myotis mystacinus</i>	Murciélago ratonero bigotudo	xx	-	
			<i>Myotis myotis</i>	Murciélago ratonero grande	xx	-	
<i>Myotis blythi</i>			Murciélago ratonero mediano	x	x		
<i>Barbastella barbastellus</i>	Basbastela	-	-				

Tabla 2.1 (Continuación). Cuadro Taxonómico de los micromamíferos actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de Ayerbe (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2
MAMMALIA	CHIROPTERA	Vespertilionidae	<i>Plecotus auritus</i>	Orejudo dorado	x	x
			<i>Plecotus austriacus</i>	Orejudo gris	x	x
			<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Murciélago enano	xx	xx
			<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	Murciélago de Cabrera	xxx	xxx
			<i>Pipistrellus nathusii</i>	Murciélago natlusius	x	-
			<i>Scotophilus kuhlii</i>	Murciélago de borde claro	xx	xx
			<i>Eptesicus seronitus</i>	Murciélago hortelano	x	-
			<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Nóctulo grande	-	-
			<i>Nyctalus leisleri</i>	Nóctulo pequeño	x	x
			<i>Nyctalus noctula</i>	Nóctulo mediano	-	-
			<i>Hypsugo savii</i>	Murciélago montañero	x	xx
		<i>Miniopterus schreibersii</i>	Murciélago de cueva	x	-	
	Molossidae	<i>Tadarida teniotis</i>	Murciélago rabudo	x	x	

Tabla 2.2 Cuadro Taxonómico de los anfibios y reptiles actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de VV.AA (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2
AMPHIBIA	CAUDATA	Salamandridae	<i>Salamandra salamandra</i>	Salamandra común	xxx	x
			<i>Calotriton asper</i>	Tritón pirenaico	x	-
			<i>Lissotriton helveticus</i>	Tritón palmeado	xxx	x
			<i>Triturus marmoratus</i>	Tritón jaspeado	xx	xx
			<i>Mesotriton alpestris</i>	Tritón alpino	x	-
	ANURA	Alytidae	<i>Alytes obstetricans</i>	Sapo partero común	xxx	xx
			<i>Discoglossus jeanneae</i>	Sapillo pintojo meridional	-	x
		Pelobatidae	<i>Pelobates cultripes</i>	Sapo de espuelas	-	x
		Pelodytidae	<i>Pelodytes punctatus</i>	Sapillo moteado común	-	xx
		Bufonidae	<i>Bufo bufo</i>	Sapo común	xxx	xx
			<i>Bufo calamita</i>	Sapo corredor	x	xx
		Hylidae	<i>Hyla arborea</i>	Ranita de San Antonio	x	xx
			<i>Hyla meridionalis</i>	Ranita meridional	x	-
		Ranidae	<i>Rana dalmatina</i>	Rana ágil		
			<i>Rana iberica</i>	Rana patilarga		
			<i>Rana pyrenaica</i>	Rana pirenaica		
			<i>Rana temporaria</i>	Rana bermeja		
<i>Pelophylax perezi</i>	Rana común					

Tabla 2.2 (Continuación). Cuadro Taxonómico de los anfibios y reptiles actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de VV.AA (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2
REPTILIA	SQUAMATA	Phyllodactylidae	<i>Tarentola mauritanica</i>	Salamanquesa común	-	x
		Scincidae	<i>Chalcides striatus</i>	Eslizón tridáctilo	-	x
			<i>Chalcides bedriagai</i>	Eslizón ibérico	x	xxx
		Lacertidae	<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	Lagartija colirroja	-	x
			<i>Lacerta bilineata</i>	Lagarto verde	xxx	xx
			<i>Lacerta schreiberi</i>	Lagarto verdinegro	xx	-
			<i>Podarcis hispanica</i>	Lagartija ibérica	x	xxx
			<i>Podarcis muralis</i>	Lagartija roquera	xxx	xxx
			<i>Psammmodromus algirus</i>	Lagartija colilarga	-	xx
			<i>Psammmodromus hispanicus</i>	Lagartija cenicienta	-	x
			<i>Timon lepidus</i>	Lagarto ocelado	-	xx
			<i>Zootoca vivipara</i>	Lagartija de turbera	xxx	-
			Anguidae	<i>Anguis fragilis</i>	Lución	xxx
		Colubridae	<i>Hierophis viridiflavus</i>	Culebra verdiamarilla	x	-
			<i>Coronella austriaca</i>	Culebra lisa europea	xx	x
			<i>Coronella girondica</i>	Culebra lisa meridional	xx	xx
			<i>Zamenis longissimus</i>	Culebra de Esculapio	xx	-
			<i>Rhinechis scalaris</i>	Culebra de escalera	-	xx
			<i>Natrix natrix</i>	Culebra de collar	xx	xxx
			<i>Natrix maura</i>	Culebra viperina	xx	xxx

Tabla 2.2 (Continuación). Cuadro Taxonómico de los anfibios y reptiles actuales en la CAPV (resaltamos las identificadas en todos o alguno de los sitios analizados). Modificada de VV.AA (2008). Distribución geográfica: (1) Área Atlántica (2) Área Mediterránea. Intensidad de presencia: (-) Ausente (x) Escasa (xx) Media (xxx) Abundante.

Clase	Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	1	2
REPTILIA	SQUAMATA	Lamprophiidae	<i>Malpolon monspessulanus</i>	Culebra bastarda	-	xx
		Viperidae	<i>Vipera aspis</i>	Víbora Áspid	-	xx
			<i>Vipera latastei</i>	Víbora de Seoane	xxx	-
			<i>Vipera seoanei</i>	Víbora hocicuda	-	x

Capítulo 3

MÉTODOS Y TÉCNICAS

ÍNDICE

3.1. Recuperación y preparación del material	66
3.2. Estudio del material	68
3.3. Análisis Tafonómico	69
3.3.1 Alteraciones producidas por depredación	71
A. Representación por pérdida de los elementos óseos	73
B. Digestión	74
C. Cuadro general	75
3.3.2 Alteraciones postdeposicionales	76
3.4. Nomenclatura y Biometría	77

3.5. Análisis cuantitativos y cualitativos	91
3.5.1 Cálculo del Número de Especímenes Identificados Presentes.....	91
3.5.2 Cálculo del Número Mínimo de Individuos	86
3.5.3 Análisis paleoecológico	87
A. Análisis de diversidad	87
• Índice de Shannon	87
B. Asociaciones por hábitat	88
• Taxonomic Habitat Index	89
• Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas	90
3.6. Abreviaturas	93

La presente tesis doctoral recoge el estudio de los microvertebrados de varios yacimientos del Pleistoceno Superior del País Vasco. Este tipo de restos requiere de una metodología muy específica, tanto para su recolección en el campo, como para su posterior tratamiento y estudio en el laboratorio. A continuación, detallamos los métodos y las técnicas seguidas en este trabajo.

3.1 Recuperación y preparación del material

A fin de evitar la pérdida de los restos de pequeño tamaño, existen diversos métodos a la hora de tratar la tierra extraída en las excavaciones arqueológicas y/o paleontológicas, desde el clásico tamizado en seco (habitualmente con mallas de 2 mm de luz), hasta el lavado con agua de todo el sedimento (con mallas de diferente luz). Todo ello hace que la recuperación del material resulte el apartado más variable de la metodología. Además, los especialistas en microfauna no suelen estar directamente involucrados en el proceso de excavación propiamente dicho, por lo que una constante relación con los mismos y la planificación de las estrategias de extracción, recogida y almacenamiento resultan imprescindibles.

En los casos considerados en este trabajo, los restos óseos y dentarios proceden de la recogida de cuadros seleccionados en el corte estratigráfico (véase el subapartado 5 del estudio de cada yacimiento analizado para una localización exacta). La mejor opción, sería el lavado de todo el contenido sedimentario, lo cual resulta prácticamente inviable. Por lo tanto, optamos por realizar una columna de muestreo en la zona donde mejor representada esté la estratigrafía, abarcando desde los niveles estratigráficamente más recientes, a los más antiguos. Conviene tener en cuenta la posible mezcla de material que puede darse en las interfaces entre unidades, así como en las zonas adyacentes a las paredes, en las que es posible que restos suprayacentes percolen hacia los niveles inferiores.

El muestreo se ha realizado en función de la metodología de excavación empleada en cada yacimiento. Así, en algunos casos se ha recogido el sedimento de un sector (33x33cm), mientras que en otras ocasiones guardamos la tierra de todo un cuadrante (50x50cm). La recogida del sedimento se ha llevado a cabo por semitallas o subcapas de unos 5 cm, siempre teniendo en cuenta la estratigrafía. Cada bolsa debe estar debidamente etiquetada con los datos necesarios para su identificación, es decir, sigla del yacimiento y nivel estratigráfico, el cuadro/cuadrante de excavación, profundidad (Z) y el año de campaña.

Previamente al lavado, consideramos imprescindible el pesado o cálculo de los litros totales de cada muestra, lo que permitirá calcular la densidad relativa de los restos fósiles en el sedimento. Otra acción recomendable es la de dejar secar previamente el sedimento para luego pasarlo a remojo (Figura 3.1), proceso que facilita que las arcillas se reblandezcan (los materiales arcillosos absorben el agua y las partículas más cohesionadas se disgregan).

La técnica del lavado-tamizado utilizada sigue la metodología que desarrollaron Daams y Freudenthal (1987), inspirados en la empleada en minería para separar la ganga de la mena, aunque con ciertas modificaciones. Ubicamos la mesa de lavado, constituida por dos tamices superpuestos, en un lugar cercano a la orilla de un río o embalse, debido a la cantidad de agua que necesitamos emplear. El tamiz superior tiene un diámetro de luz de malla de 4 mm, mientras que el inferior es de 0.5 mm (Figura 3.2). De esta manera, eliminamos todas aquellas partículas de tamaño inferior a los restos de microfauna que queremos recuperar, lo que facilitará su triado con la lupa y reducirá la cantidad de concentrado a triar.



Figura 3.1 Sedimento en remojo previo su lavado para conseguir que las arcillas defloquen.



Figura 3.2 Proceso de lavado del sedimento con tamices de aluminio de 2 mm de luz de malla (a la derecha) y de 0.5 mm (a la izquierda).

La presión del agua, constante y considerable, hace que el sedimento fino pase a través de la malla. Por ello, existe la posibilidad de que la acción mecánica del lavado llegue a fragmentar algunos de los restos más frágiles. Por otro lado, debemos evitar friccionar, ni con la mano, ni con ningún instrumento, el sedimento contra la malla, o que la presión de la manguera salpique los restos fuera del tamiz. No hay que olvidar lavar los cedazos entre cada muestra para evitar contaminaciones.

El concentrado resultante (Figura 3.3), libre de arcillas y limos y separado en fracciones granulométricas, se deja secar para su posterior recogida en bolsas herméticas debidamente etiquetadas.



Figura 3.3 Foto de detalle del concentrado.

3.2 Estudio del material

Una vez obtenido el concentrado, el siguiente paso es el triado o separación de los restos fósiles a estudiar del resto del material estéril. Para ello, y con el fin de facilitar el trabajo, tamizamos el sedimento en tres fracciones (0,5/1-2 mm, 2-4 mm, >4 mm). Tanto la fracción >4 mm, como la de 2-4 mm, han sido triados sin el uso de ningún dispositivo óptico, operándose *de visu*. Para ello, extendemos el levigado y extraemos los restos óseos con ayuda de unas pinzas. No es el caso de la fracción menor, triada, en nuestro caso, con una lupa estereoscópica modelo Nikon Smz-U 1500 10x. Se examinan pequeñas porciones de concentrado que son depositadas en una batea, mientras que los huesos son separados con la ayuda de un pincel de punta fina (Figura 3.4)



Figura 3.4 Acumulación de restos tras el triado.

El fotografiado y la medición de las piezas se ha llevado a cabo con un equipo de la marca Nikon, compuesto por una cámara microfotográfica (DS-5m) y una unidad de control y monitorización (DS-L1), acoplados a la lupa citada anteriormente (Figura 3.5). Todos los medios utilizados pertenecen, tanto al Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Facultad de Ciencia y Tecnología de la UPV/EHU, como al Departamento de Geografía, Arqueología y Prehistoria de la Facultad de Letras de la misma universidad. Por su parte, las fotografías de Microscopio Electrónico de Barrido (SEM) han sido tomadas usando el escáner JEOL JSM-5400 de SGIker de la UPV/EHU (Figura 3.6). Hemos empleado también un programa de tratamiento de imágenes (Adobe Photoshop CS2).



Figura 3.5 Microscopio binocular con cámara de video acoplada y equipo informático utilizado para el estudio y medición de los restos. Foto por O. Suárez.



Figura 3.6 Microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-5400 de la Universidad del País Vasco UPV/EHU.

3.3 Análisis Tafonómico

El estudio de cualquier acumulación ósea, en particular si su finalidad es la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática, implica su análisis tafonómico. Los hábitos de caza de los animales depredadores, la conservación diferencial, la exposición previa al enterramiento, el sedimento y el transporte son solo algunos de los factores que pueden generar la modificación de la acumulación original. Así, resulta imprescindible la identificación de los procesos tafonómicos para establecer las posibles variaciones sufridas por los pequeños microvertebrados entre la biocenosis original y la asociación fósil descubierta en el yacimiento.

La Tafonomía (del griego *taphos* “enterramiento” y *nomos* “ley”) es la disciplina de la Paleontología que estudia los procesos de fosilización. Aunque ya en el período de entreguerras la escuela alemana de “Aktuopalaeontologie” impulsó la observación sistemática de los eventos naturales para establecer analogías paleontológicas (Cadee, 1991), el término no fue acuñado hasta 1940 por el paleontólogo ruso Ivan A. Efremov, definiéndolo como “la ciencia de las leyes deposicionales”. Con el paso del tiempo, han surgido diversos puntos de vista respecto a su definición (Wilson, 1988). Mientras que para Dodson (1980) representa el estudio de los procesos que se dan entre la muerte y el enterramiento de un organismo, incluyendo la causa y forma de morir, la descomposición, el transporte y el enterramiento, para Valentine (1973) engloba todos los eventos entre la muerte del organismo y el hallazgo del fósil. Por su parte, Behrensmeyer y Kidwell (1985) lo definen como el estudio de los procesos de preservación y el modo en que estos afectan al registro fósil.

Entre los tafónomos, se han dado dos formas de percibir los cambios (Wilson, 1988). Tradicionalmente, los procesos tafonómicos han sido considerados como una pérdida de información, al argumentar que implican un cambio respecto a la acumulación primaria y por lo tanto, pérdida de información biológica no recuperable. A partir de los años 70 del siglo pasado, estos cambios comenzaron a valorarse como una ganancia, al considerar que aportaban información acerca de las características físicas y biológicas del pasado. Lo que está claro es que los procesos tafonómicos conllevan un gran sesgo en el registro fósil, y que este sesgo está influenciado por diversos factores biológicos, físicos y geoquímicos, que a su vez dependen del medioambiente. Otro factor importante a tener en cuenta es que este mismo sesgo ha sufrido cambios lo largo del tiempo.

Los estudios sobre la tafonomía de los micromamíferos, tanto fósiles, como actuales, y su importancia paleobiológica, se han multiplicado durante los últimos años: Andrews (1990), Andrews y Evans (1983), Denys et al. (1987), Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Fernández-Jalvo et al. (2011) entre otros. Ello ha permitido la articulación de una metodología rigurosa que ayuda a comprender los mecanismos de concentración de los elementos que conforman el registro fósil. Aún así, la Tafonomía, al igual que el resto de las disciplinas científicas, representa un campo en constante innovación, siendo imprescindible la incorporación de estudios actualistas sobre las características de los predadores, como los de Laudet et al. (2002) o Terry (2004), o los trabajos experimentales (Andrews, 1995; Behrensmeyer, 1978; Laudet y Selva, 2004 entre otros muchos), a fin de que la aproximación sea lo más exacta posible.

En este punto, resulta importante resaltar, como ya señaló Bailon (1996), que en comparación con los estudios sobre los micromamíferos, son escasos los trabajos tafonómicos de los restos de anfibios y reptiles presentes en los yacimientos arqueológicos, aún cuando este tipo de análisis resulta imprescindible antes de establecer cualquier tipo de interpretación paleoecológica. Cabe mencionar los trabajos de Pinto-Llona y Andrews (1999), Rey y Sanchiz (2005), o los estudios parciales de Blain (2009), Barroso-Ruiz y Bailon (2003) o Sanchiz y Barbadillo (2007).

El origen de las acumulaciones de restos de microvertebrados puede responder a diversos mecanismos de concentración (Figura 3.7), cada uno de ellos con sus propios procesos tafonómicos, que conllevan cambios respecto a la acumulación original (Hanquet, 2011). De esta forma, la tanatocenosis (i.e. el conjunto de los restos acumulados aún sin enterrar) puede deberse a catastrocenosis (enterramientos catastróficos, por ejemplo, en madrigueras o lugares de hibernación), coprocenosis (debido a la depredación) o necrocenosis (muerte natural del animal).

A su vez, los restos acumulados en la tanatocenosís pueden sufrir una acumulación secundaria debido al transporte y sedimentación de los restos. Por último, los restos acumulados, bien por tanatocenosís, o bien por sedimentocenosís, pueden padecer, a su vez, procesos físicos, químicos y/o biológicos previos a su enterramiento.

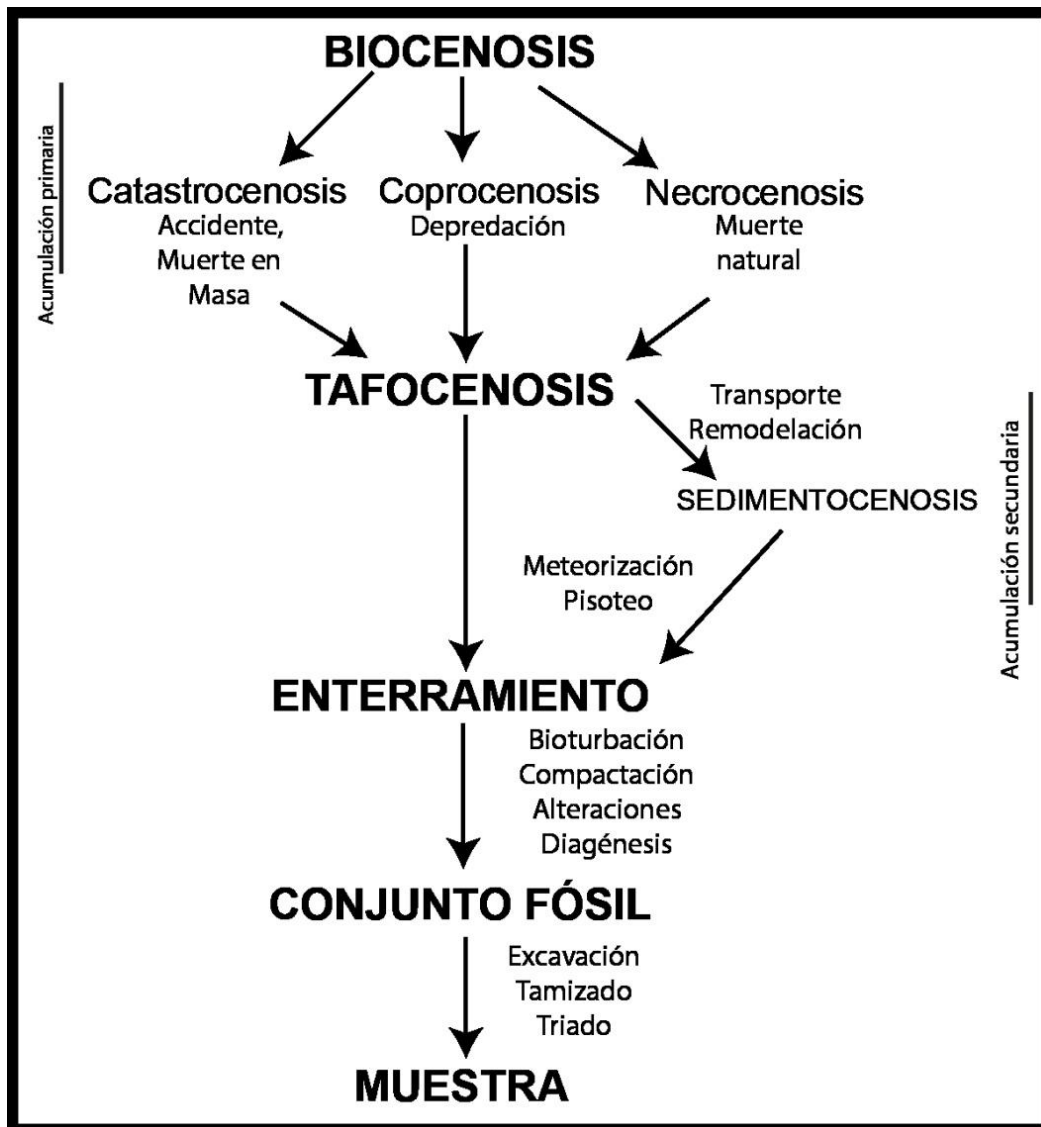


Figura 3.7 Resumen de los diversos procesos tafonómicos que pueden intervenir en la formación de un conjunto fósil. Modificada de Hanquet (2011).

3.3.1 Alteraciones producidas por depredación

Diversos estudios tafonómicos han demostrado que la depredación es el mecanismo predominante a la hora de generar las acumulaciones de microvertebrados, sobre todo en el caso de las cuevas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Kowalski, 1990). Comparando los restos de heces de pequeños carnívoros actuales con las acumulaciones de vertebrados fósiles del Mesozoico y Terciario, Mellet (1974: pag.349) definió este proceso como

“coprocenosis”: “(...) Most or all microvertebrate fossil accumulations first passed into or through the digestive tracts of carnivores (...) and were deposited as fecal droppings (scat) in or near a stream lake, or other basin, where they were subsequently covered by sediment (...)”. Fue Mayhew (1977) quien unos años más tarde propuso que los restos óseos de las pequeñas presas suelen estar presentes en las egagrópilas ¹ de aves rapaces, tanto nocturnas, como diurnas (Figura 3.8).

Dependiendo del modo de ingestión, digestión y deposición del predador, la representación y fragmentación de los huesos, así como el nivel de digestión de los mismos, serán diferentes, resultando posible identificar, en la mayoría de los casos y gracias a estudios actualistas, al autor de la tafocenosis primaria.



Figura 3.8 Mochuelo común (*Athene noctua*) expulsando egagrópila. Foto tomada de <http://www.mariocobler.com/search/label/Merops%20Apiaster>

Los depredadores que consumen microvertebrados se dividen en tres grandes grupos, según sus características biológicas: rapaces nocturnas o estrigiformes, aves diurnas o falconiformes y pequeños mamíferos carnívoros. La identificación del predador causante de la acumulación a estudiar resulta de vital importancia, teniendo en cuenta que ya en la misma fase de depredación se produce el primer sesgo natural de la muestra. Los hábitos de caza, el tamaño (tanto del depredador como de la presa), los patrones de actividad (diurno, crepuscular, nocturno) implicarán cambios en la composición, y, por lo tanto, en la reconstrucción paleoambiental a partir de los mismos (Fernández-Jalvo et al., 1998). No hay que olvidar que es posible que la depredación y la deposición se hayan producido dado en diferentes lugares.

¹Las egagrópilas son bolas regurgitadas compuestas por las partes no digeribles por los jugos gástricos y que se han ido acumulando en el tracto gastro-intestinal superior (Grimm y Whitehouse, 1963). En su paso a través del esófago, la egagrópila adquiere su forma, longitud y grosor dependiendo de tres factores: la posición y el tamaño del píloro en el estómago, la movilidad gástrica y la energía de la actividad péptica (Reed y Reed, 1928).

Para el análisis de los efectos tafonómicos causados por la depredación, seguimos el método descriptivo-sistemático descrito por Denys et al. (1987) y Andrews (1990), con el estudio de egagrópilas modernas, y posteriormente completado por Fernández-Jalvo (1992) y Fernández-Jalvo y Andrews (1992). A partir de la representación anatómica y el tipo e intensidad de la fracturación y de la digestión de los restos fósiles, se han definido cinco categorías de depredadores: ligero, intermedio, moderado, fuerte y extremo.

Cabe señalar que descartamos el uso de la composición faunística como método para predeterminar el agente originario de la concentración de los restos, al ser tantas las variables que pueden incidir en el resultado (Andrews, 1990; Chaline et al., 1974; Kowalski, 1990; Laudet et al., 2002; Trejo y Guthmann, 2003).

A) Representación de los elementos anatómicos preservados

Todos los depredadores producen algún tipo de pérdida de material óseo, por lo que la conservación de los huesos dependerá de la composición orgánica o mineral de los mismos, de la porosidad de los restos o del grosor de las paredes óseas (Bennàsar Serra, 2010).

Teniendo presente la abundancia o la pérdida de elementos esqueléticos, que puede estar condicionada por el volumen de la muestra recuperada, la forma de ingesta (razonamiento señalado por Andrews en 1990 para explicar la pérdida de las piezas óseas de los pies) o la acción de agentes postdeposicionales, resulta posible evaluar a cuánto asciende esta pérdida, gracias a la fórmula PR (*Proportional Representation*) o IAR (Índice de Abundancia Relativa) propuesta por Dodson y Wexlar (1979):

Donde: **FO** es la frecuencia de cada elemento anatómico en el conjunto; **FT**, la frecuencia teórica del elemento considerado y **NMI**, el Número Mínimo de Individuos, calculado a partir de la pieza anatómica más representada.

Bennàsar-Serra recoge en su Tesis Doctoral la siguiente tabla-resumen (Tabla 3.1) con la distribución de las especies de predadores de micromamíferos en las diferentes categorías, según el rango medio de abundancia relativa de maxilares, mandíbulas, molares, incisivos, escápulas, húmeros, radios, ulnas, fémures y tibias.

Tabla 3.1 Distribución en categorías de las especies de predadores de micromamíferos en función del rango medio de abundancia relativa de los elementos esqueléticos, según Bennàsar Serra (2010).

Distribución de depredadores en categorías		
Rango	Especies	Categoría
60-70%	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i> y <i>Bubo lacteus</i>	1
40-60%	<i>Bubo bubo</i> y <i>Bubo africanus</i>	2
50-60%	<i>Strix aluco</i> y <i>Athene noctua</i>	3
40-50%	<i>Falco tinnunculus</i> y <i>Falco peregrinus</i>	4
20-40%	Carnívoros	5

Como se ha señalado anteriormente, consideramos necesario tener en cuenta otros criterios de referencia cuantitativa y cualitativa, como la digestión, a fin de conseguir una visión completa de los procesos tafonómicos que han influido sobre el conjunto a estudiar. Sin embargo, no hemos tenido en cuenta la fracturación al no poder establecer a ciencia cierta el origen de dichas roturas (ingesta, pisoteo, transporte, etc.).

En nuestro caso, no hemos tenido en cuenta la fracturación de los cráneos, ni de los maxilares en ninguno de los casos estudiados, debido al escaso número de piezas conservadas.

B) Digestión

A diferencia de los dos parámetros anteriores, los efectos corrosivos de la digestión, es decir del ataque químico producido por los fluidos gástricos, producen unas alteraciones distintivas y exclusivas respecto a otros procesos de alteración. Además, los efectos de la digestión son diferentes según el tipo de depredador y presa (por ejemplo los molares de insectívoros presentan mayor resistencia a los jugos gástricos, en comparación al resto de micromamíferos) y el elemento óseo a estudiar, incluso si éste está *in situ* o no, en el caso de los incisivos.

En función de la intensidad de la digestión, tanto para los molares y los incisivos, como para los elementos postcraneales, Andrews (1990) y Fernández-Jalvo y Andrews (1992) han establecido cinco Categorías, abarcando desde la ausencia de digestión, o digestión mínima, hasta una digestión extrema (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Cuadro resumen con los grados de digestión de las alteraciones superficiales según el elemento esquelético (incisivo, molar y postcraneal). Modificada de Bennásar Serra (2010).

Resumen de las alteraciones superficiales por digestión				
Grado de digestión	Elemento alterado			
	Incisivos	Molares		Postcraneal
		Arvicólidos	Múridos y cricétidos	
Ligero	Ligera corrosión	Vértices apicales con extremos redondeados y ligeramente desgastados; posible eliminación de esmalte.	Esmalte y cúspides oclusales levemente truncadas.	Corrosión en las epífisis
Moderado	Superficie oclusal sin esmalte; Dentina afectada	Vértices apicales sin esmalte y dentina al descubierto. Incisivos	Cúspides sin esmalte	Diáfisis abrasionada o pulida, y bordes de fractura redondeados.
Fuerte	Esmalte casi ausente y dentina ondulada.	Ángulos sin esmalte y con la dentina totalmente expuesta.	Sin esmalte; dentina no afectada	Diáfisis ondulada y bordes de fractura fuertemente redondeados (reborde fino)
Extremo	Sin esmalte; dentina sin su forma original.	Dentina ondulante y reductos de esmalte.	Dentina irregular	Diáfisis irregular y bordes de fractura muy redondeados (reborde grueso)

C) Cuadro general

Teniendo en cuenta todas las variables anteriores, Andrews (1990) estableció un cuadro general según el grado de alteración global de las piezas óseas:

Categoría 1 o modificación ligera: *Tyto alba*, *Nyctea scandiaca*, *Asio otus*, *Bubo lacteus*, *Strix nebulosa*, *Asio flammeus*; también probablemente *Falco rusticolus*, *Stercorarius parasiticus* y varias especies de córvidos.

Categoría 2 o modificación intermedia: *Bubo africanus*, *Bubo bubo*, *Strix aluco*.

Categoría 3 o modificación moderada: *Athene noctua*, *Falco tinnunculus*; también, probablemente, *Falco peregrinus* y varias especies de águilas.

Categoría 4 o modificación fuerte: *Circus cyaneus*, *Ichneumia albicauda*, *Genetta genetta*, *Otocyon megalotis*; también probablemente *Milvus milvus*, *Buteo buteo* y los buitres.

Categoría 5 o modificación extrema: *Canis latrans*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*, *Martes martes*; también, probablemente, turones y hurones, armiños y felinos.

3.3.2 Alteraciones postdeposicionales

Existe una extensa bibliografía en la que se recogen estudios actuales sobre las diversas alteraciones *post mortem* a las que pueden ser expuestos, tanto los huesos, como la dentición antes, durante y/o después de su enterramiento (Andrews, 1990; Behrensmeyer A. K. et al., 1986; Denys, 1997; Fernández-Jalvo et al., 2002; Lyman, 1994a; Terry, 2004). A continuación, expondremos algunas de las alteraciones más relevantes.

Meteorización: Behrensmeyer (1978) estudió la meteorización o exposición subaérea a la que estaban expuestas diversas carcasas actuales de macromamíferos en Amboseli Park (Amboseli, Kenia) y estableció seis grados o estadios en los que operan, tanto los agentes físicos, como químicos, antes y después del enterramiento de los huesos. Por su parte, la definición de Andrews (1990) únicamente incluye aquellos agentes meteorológicos físicos (el sol, el viento, la lluvia y los cambios de temperatura) que inciden sobre los huesos previamente a su enterramiento, además de los efectos producidos por los rayos ultravioletas (Andrews y Whybrow, 2005). Cuanto mayor sea el tiempo de exposición (considerándose “mucho” a partir de cinco años), mayores serán las alteraciones físicas, tales como el agrietamiento y la aparición de astillas, además de la exfoliación cortical de la superficie ósea y dental.

Pisoteo: el pisoteo por parte de animales y/o humanos del sedimento en el que están depositados y/o enterrados los fósiles conlleva alteraciones físicas de los mismos. Éstas incluyen la aparición de marcas superficiales, similares a las marcas de corte realizadas con artefactos líticos, además del pulimiento y redondeamiento (Andrews y Cook, 1985; Andrews, 1995, 1990; Behrensmeyer A. K. et al., 1986)

Transporte: estamos ante uno de los procesos de alteración que más cambios provoca respecto a la acumulación original. Por un lado, puede generar conjuntos en los que se mezclan restos consumidos por diversos depredadores, pero al mismo tiempo, puede incidir en la ausencia o escasa presencia de algunos elementos como las mandíbulas, costillas o vértebras (Coard, 1999; Dodson, 1973; Voorhies, 1969). Además del desplazamiento en sí, el transporte conlleva otro tipo de alteraciones, como la abrasión o incluso la propia fracturación de los elementos óseos (Fernández-Jalvo y Andrews, 2003; Korth, 1979; Shipman, 1981). Dodson, en 1973, estableció que corrientes muy pequeñas pueden resultar suficientes para transportar los huesos de los micromamíferos.

Alteraciones posteriores al enterramiento: aunque tras su incorporación a la litosfera, los fósiles quedan protegidos de las acciones de algunos mecanismos de alteración, se exponen a otros, como los producidos por las raíces de las plantas (Denys et al., 1996; Fernández-Jalvo et al., 2002), la corrosión (producida por las raíces de las plantas, por ácidos orgánicos y la corrosión asociada a suelos húmedos; Andrews 1990; Fernández-Jalvo et al., 2002) o la acción de óxidos de manganeso y concreciones calcáreas (Bennàsar Serra, 2010).

3.4 Nomenclatura y Biometría

Una vez separados todos los restos fósiles del restante material estéril, el siguiente paso es agruparlos según criterios anatómicos y determinar su taxonomía. Las técnicas de estudio utilizadas en este caso han sido la observación microscópica, el uso de la abundante bibliografía especializada y la comparación con atlas anatómicos (Bailon, 1999, 1991; Blain, 2009; Caublot y Melbeck, 2011; Chaline et al., 1974; Couzi, 2011; Dueñas Santero y Peris Alvarez, 1985; Gosálbez i Noguera, 1987; Szyndlar, 1984). En algunos casos, hemos recurrido a material actual de la Colección osteológica de Anatomía Comparada del Muséum national d'Histoire naturelle de Paris y a nuestra propia colección actual, que todavía se encuentra en fase de gestación.

No han sido identificados todos los restos recuperados en las diversas excavaciones. La determinación de las diversas especies de micromamíferos se sustenta en el estudio del primer molar inferior, en el caso de la familia Arvicolinae (a excepción de los molares rizodontos de *Clethrionomys glareolus* y *Pliomys lenki*), y en la utilización, de tanto las piezas dentarias, como otros elementos óseos representativos, para los múridos, quirópteros e insectívoros. Por su parte, hemos utilizado diversos elementos diagnósticos para la atribución específica de la herpetofauna: vértebra troncal para el caudado, el lacértido y las serpientes; vértebras, elementos dentarios y osteodermos en el lución, y húmero, ilion y escápula, entre otros, en el caso de los anuros.

La nomenclatura sistemática de los micromamíferos analizados en este estudio se basa en los trabajos de Tesakov et al. (2010), Waddel et al. (1999) y Wilson y Reeder (2005). Por su parte, descripción de las diversas piezas dentarias se sustenta en la nomenclatura empleada por López Martínez (1989) y Palacio Arribas y López Martínez (1980) para los lagomorfos, Cuenca-Bescós (1988) para los esciúridos, Daams (1981) para los glíridos, Barisone et al. (2006) para el castor, Pucek (1982) para el dipodido, Van der Meulen (1973) para los dientes de arvicolidos, Pasquier (1974) para el género *Apodemus*, Reumer (1984) para los insectívoros, Rümke (1985) y Niethammer y Krapp (1982) para los tálpidos (dentición y húmero respectivamente), Furió (2007) para los erinaceidos y Sevilla (1988) para los quirópteros.

En el caso de la herpetofauna, la clasificación taxonómica se ha realizado siguiendo “La Lista Patrón de Anfibios y Reptiles de España” de Carretero et al. (2014, 2011). La designación de los principales elementos diagnósticos se ha basado en la descripción de Bailon (1991) para las vértebras de los salamandridos, saurios y serpientes y el número de los anuros, mientras que para el número de los anuros nos hemos basado en el trabajo de Felix y Montori (1986).

El estudio métrico de algunos elementos ha resultado imprescindible para la separación de las especies de un mismo género, en base a los correspondientes trabajos de referencia. Para ello, los dientes siempre han sido colocados con la misma orientación (la superficie oclusal en horizontal).

Clase MAMMALIA LINNAEUS, 1758
Orden LAGOMORPHA BRANDT, 1855
Familia Leporidae FISCHER, 1817

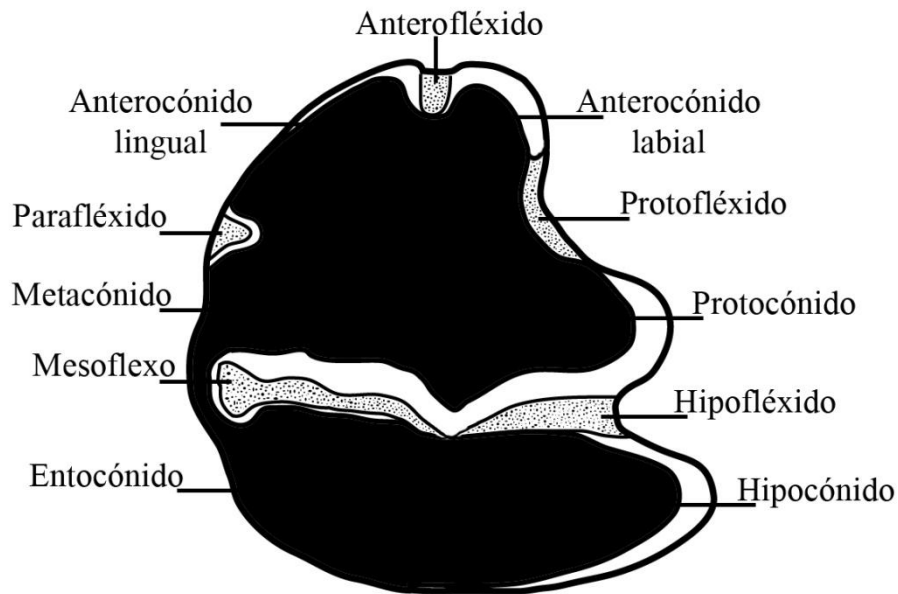


Figura 3.9 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares de lagomorfos, modificada de Palacio Arribas y López Martínez (1980).

Orden RODENTIA BOWDICH, 1821
Familia Sciuridae Fischer de Waldheim, 1817

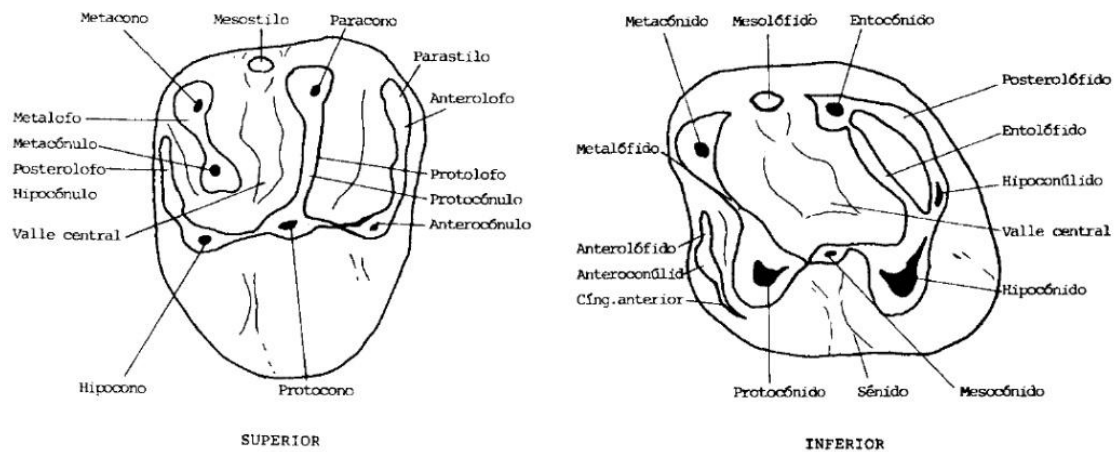


Figura 3.10 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores e inferiores de Sciuridae, según Cuenca-Bescós (1988).

Familia Gliridae MUIRHEAD, 1819

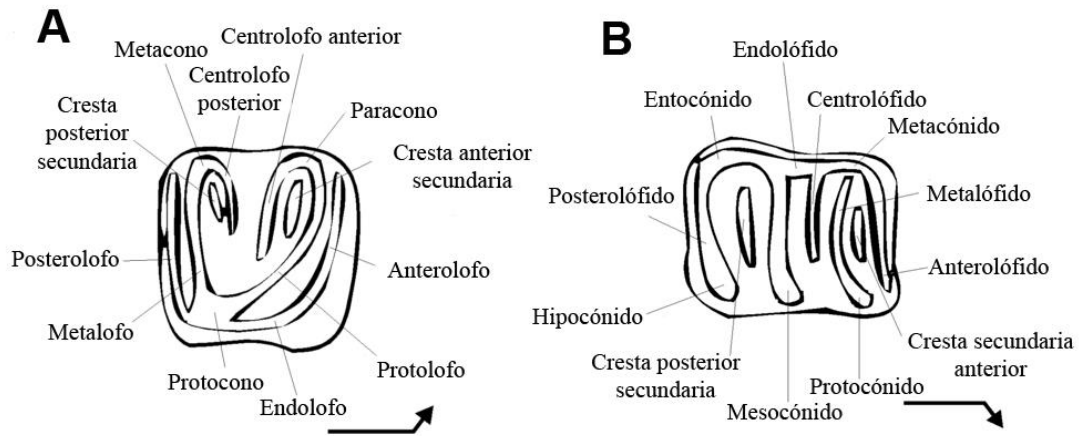


Figura 3.11 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares a) superiores e b) inferiores de Gliridae, modificada de Casanovas-Vilar (2007).

Familia Castoridae HEMPRICH, 1820

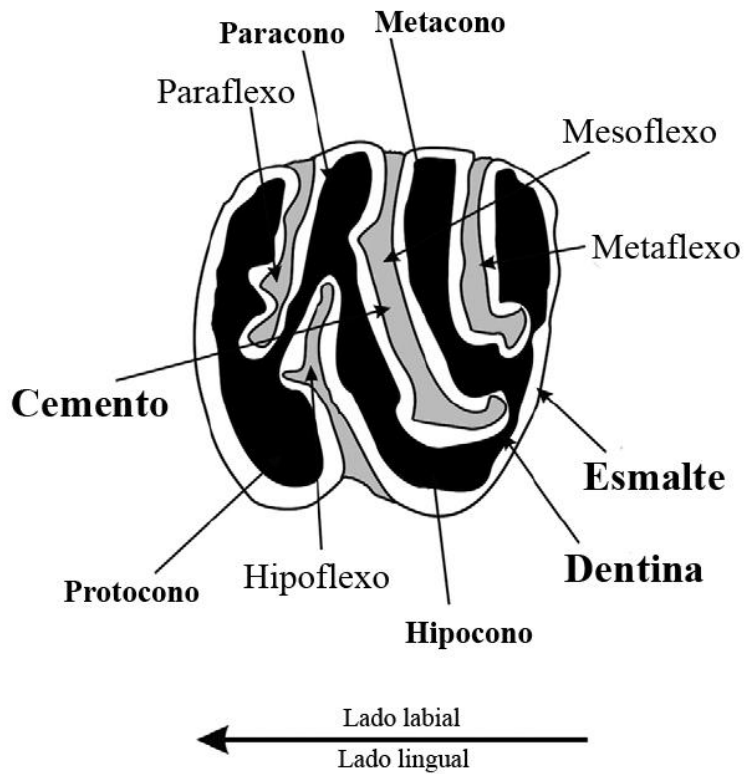


Figura 3.12 Nomenclatura de la superficie oclusal de M1-2 izq. de Castor, modificada de Barisone et al. (2006).

Familia Dipodidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

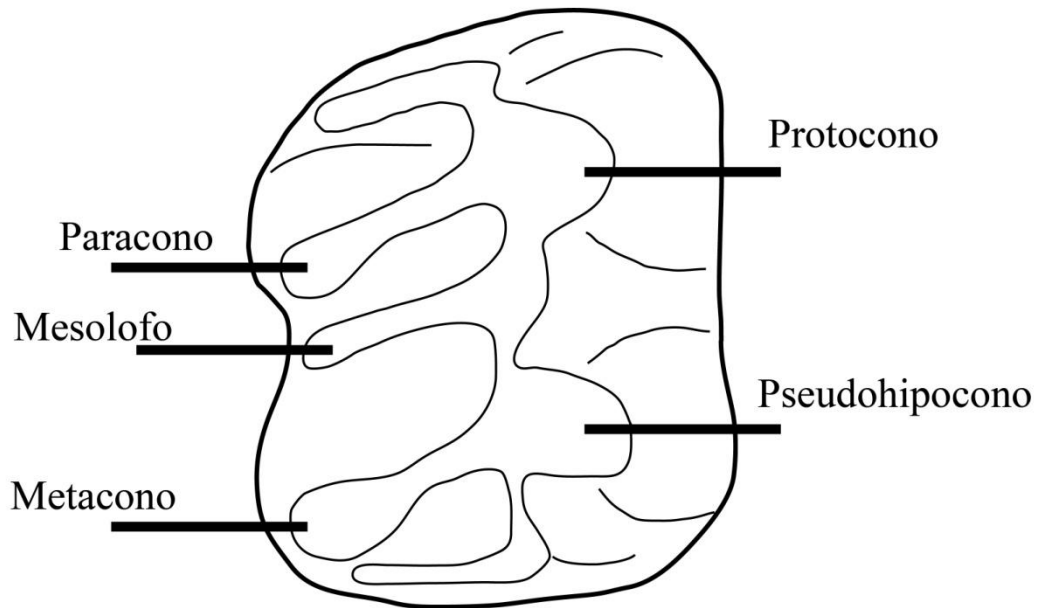


Figura 3.13 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores de Dipodidae. Modificada de Kimura (2011).

Familia Cricetidae MURRAY, 1866
Subfamilia Arvicolinae GRAY, 1821

La toma de medidas es imprescindible a la hora de diferenciar las especies del género *Arvicola*. Para ello se ha calculado el Índice SDQ (Schmelzband-Differenzierungs-Quotient) según la fórmula propuesta por Heinrich (1978):

$$\text{SDQ} = (\Sigma P / \Sigma A) * 100$$

Donde: ΣP es el grosor del esmalte en el lado distal de los triángulos y ΣA es el grosor del esmalte en el lado mesial.

De esta forma, cuando el resultado es mayor de 100, el diente pertenece a la especie *A. sapidus*, ya que en este caso el grosor es mayor en la cara distal. Si, por el contrario, es menor de 100, el fósil pertenece a *A. amphibius*, en el que el esmalte de los triángulos presentan mayor grosor en la cara mesial.

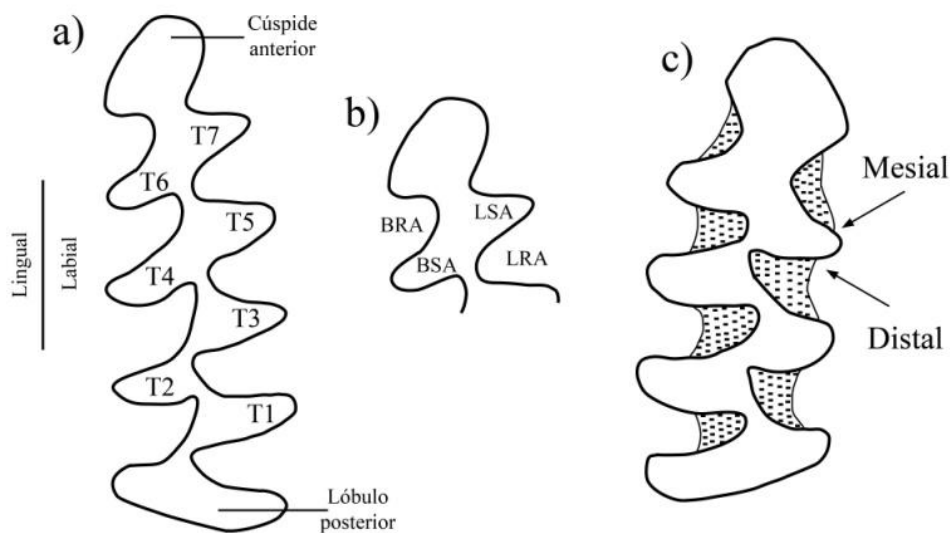


Figura 3.14 a) y b) Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores de Arvicolidae, modificada de Van der Meulen (1973). c) Método de medición para los dientes aislados del género *Arvicola* para su diferenciación, modificado de Heinrich (1978).

Subfamilia Cricetinae FISCHER 1817

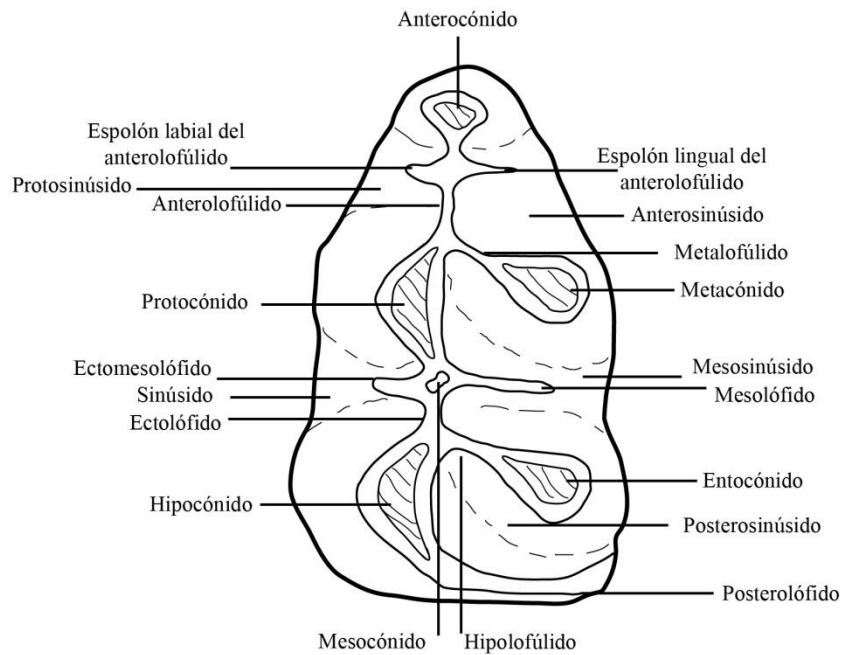


Figura 3.15 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores de Cricetidae. Modificada de Daams y Freudenthal (1988).

Familia Muridae ILLIGER 1811

Género Apodemus KAUP, 1829

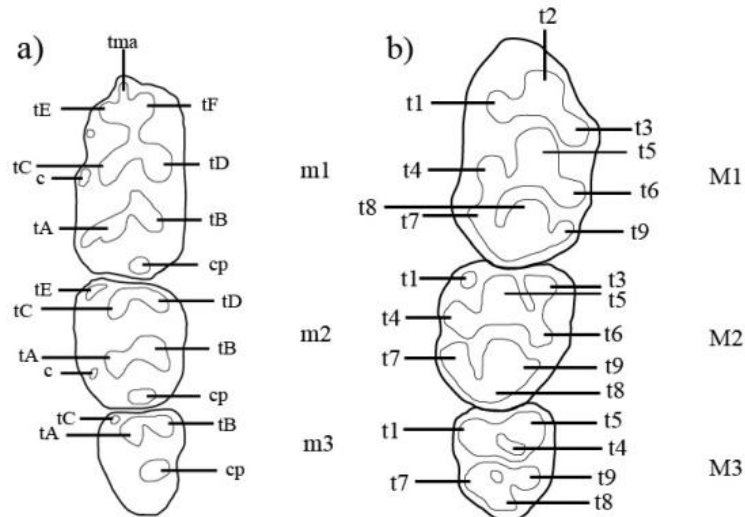


Figura 3.16 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares inferiores y superiores de *Apodemus* respectivamente, modificad López-García (2008). a) Nomenclatura de la morfología dental inferior: c: tubérculos accesorios labiales, cp: tubérculo accesorio posterior, tma: tubérculo medio anterior, tF: tubérculo principal antero-interno, tE: tubérculo principal antero-externo, tD: metacónido, tC: protocónido, tB: entocónido, tA: hipocónido. b) Nomenclatura de la morfología dental superior t1-t4 tubérculos, t5 protocono, t6 paracono, t8 pseudohipocono o hipocono y t9 metacono.

Orden EULIPOTYPHLA WADDEL, OKADA Y HASEGAWA, 1999
Familia Soricidae FISCHER, 1814

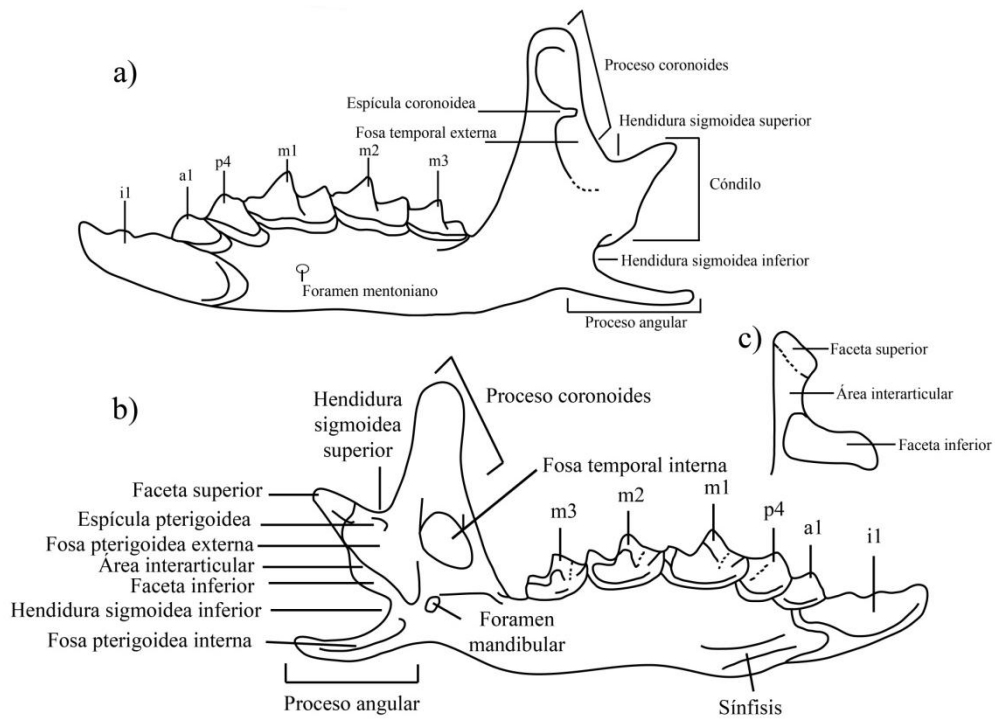


Figura 3.17 Nomenclatura anatómica de los elementos dentarios de los Soricidae. a) Mandíbula en vista lateral; b) Mandíbula en vista medial; c) Cóndilo mandibular. Modificada de Rofes (2009).

Familia Talpidae FISCHER, 1814

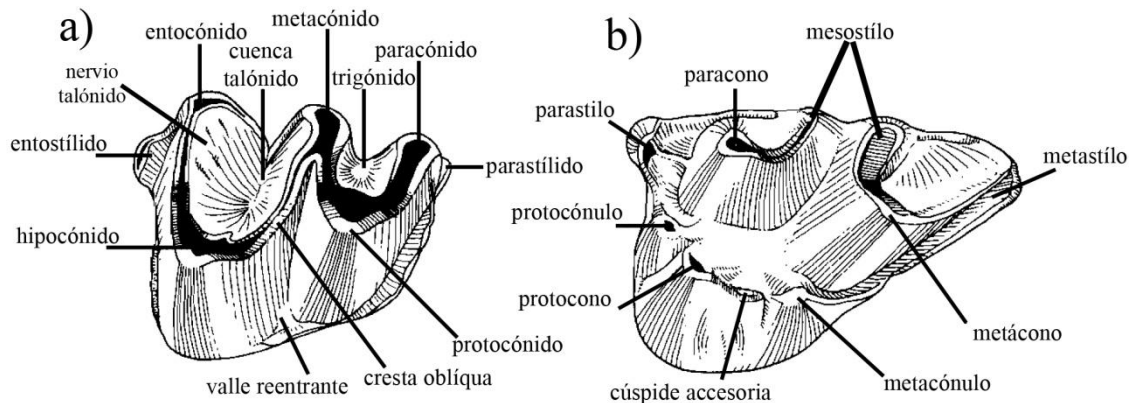


Figura 3.18 Nomenclatura anatómica de las piezas dentarias de Talpa. a) m1 derecho; b) M1 derecho. Modificado de Rümke (1985).

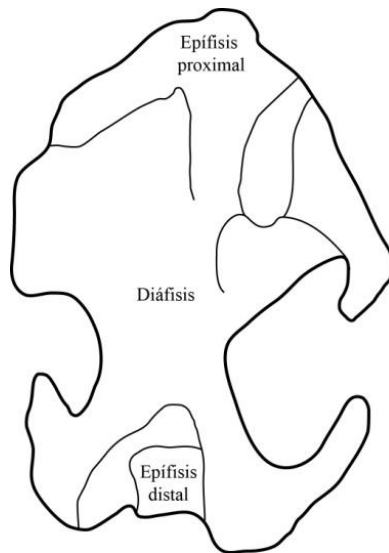


Figura 3.19 Nomenclatura anatómica del húmero de Talpa.

Familia Erinaceidae FISCHER, 1814

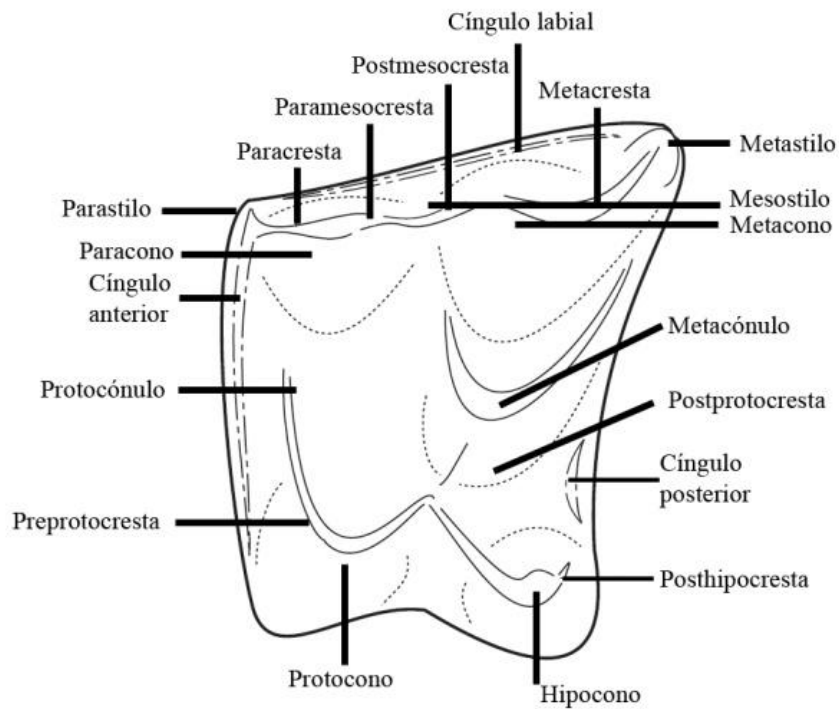


Figura 3.20 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares superiores de Erinaceidae, modificada de Furió (2007).

Orden CHIROPTERA BLUMENBACH, 1779

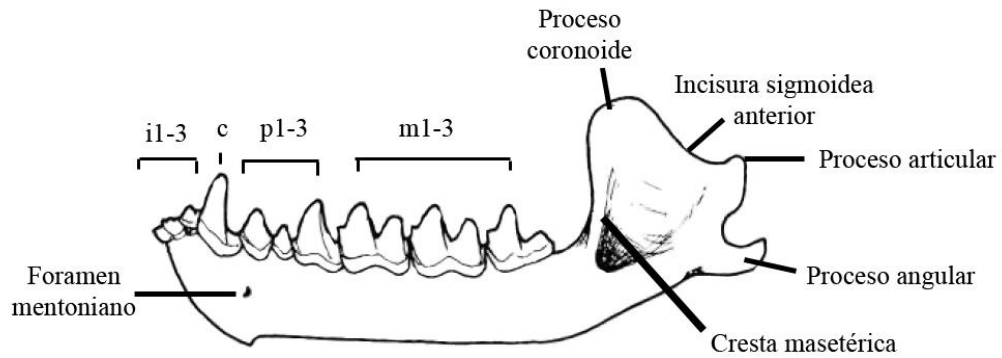


Figura 3.21 Nomenclatura anatómica de la mandíbula de los quirópteros. Modificada de Sevilla (1988).

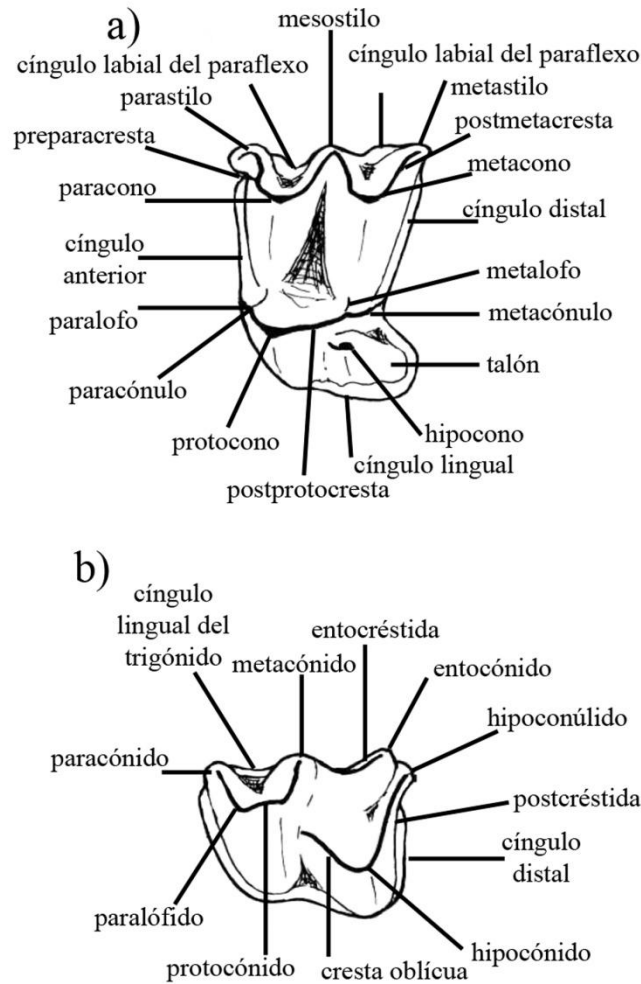


Figura 3.22 Nomenclatura de la superficie oclusal de los molares de los quirópteros. a) Molares superiores. b) Molares inferiores. Modificada de Sevilla (1988).

Clase AMPHIBIA GRAY, 1825
Orden CAUDATA FISCHER VON WALDHEIM, 1813
Familia Salamandridae GOLDFUSS, 1820

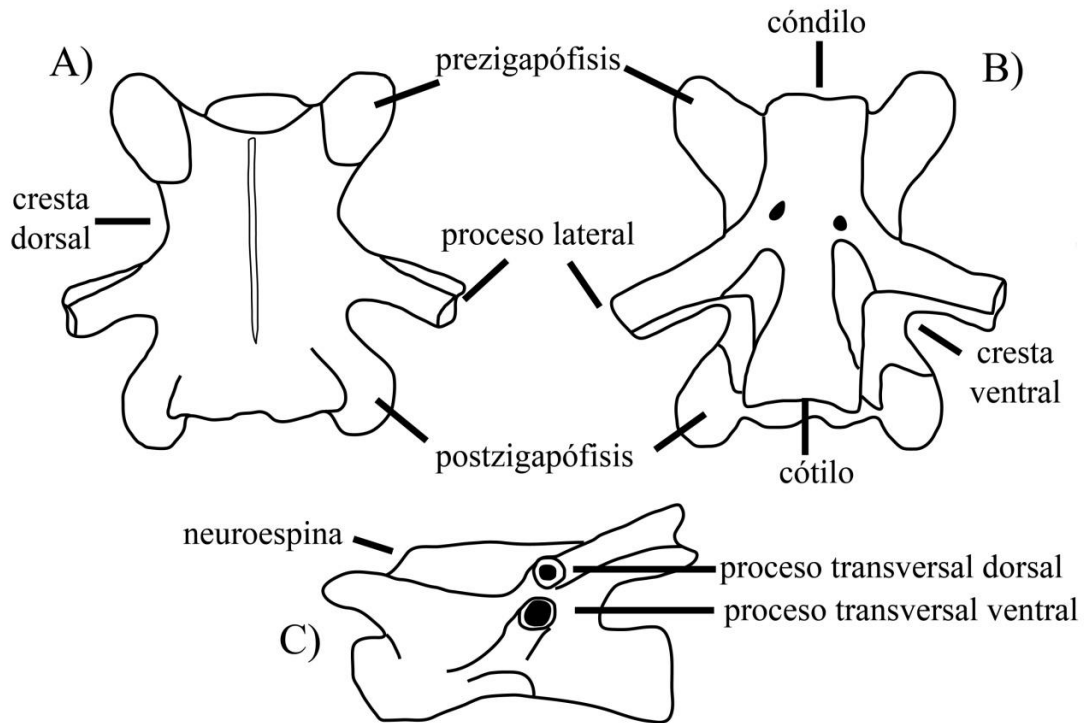


Figura 3.23 Nomenclatura de las vértebras dorsales de los salamándridos. A) Vista dorsal. B) Vista ventral y C) Vista lateral. Modificada de Bailon (1991).

Orden ANURA FISCHER VON WALDHEIM, 1813

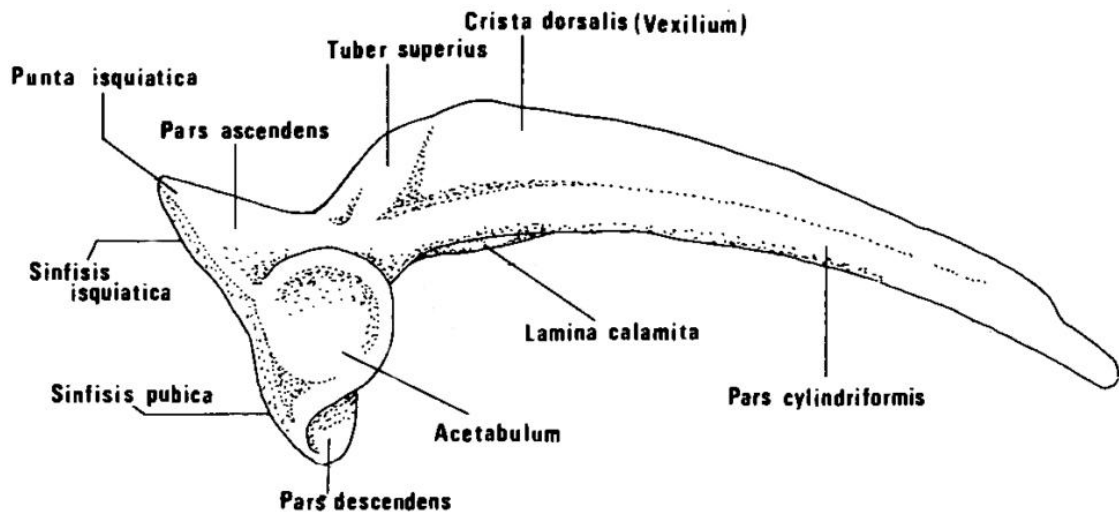


Figura 3.24 Nomenclatura del ilion de los anuros. Modificada de Felix y Montori (1986).

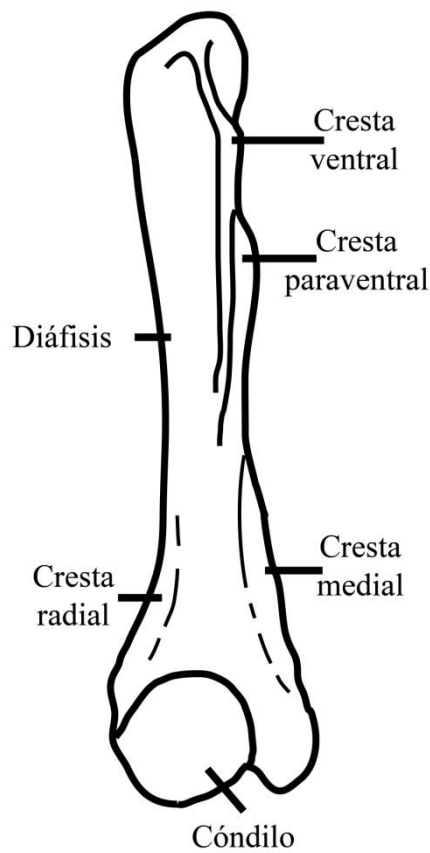


Figura 3.25 Nomenclatura del húmero de los anuros. Modificada de de Bailon (1991).

Clase REPTILIA LAURENTI, 1798
Orden SQUAMATA OPPEL, 1811
Suborden Sauria MACCARTHNEY, 1802

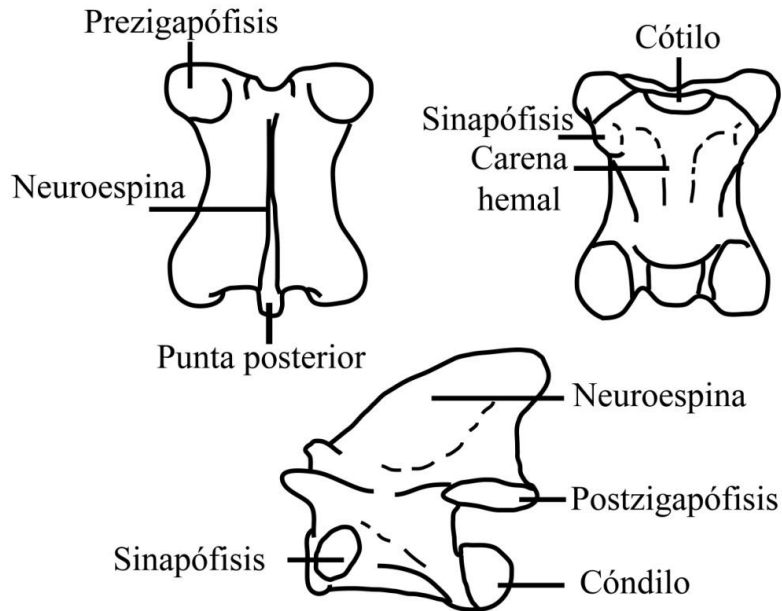


Figura 3.26 Nomenclatura de las vértebras troncales de los saurios. A) Vista dorsal. B) Vista ventral y C) Vista latera. Modificada de Bailon (1991).

Suborden Serpentes LINNAEUS, 1758

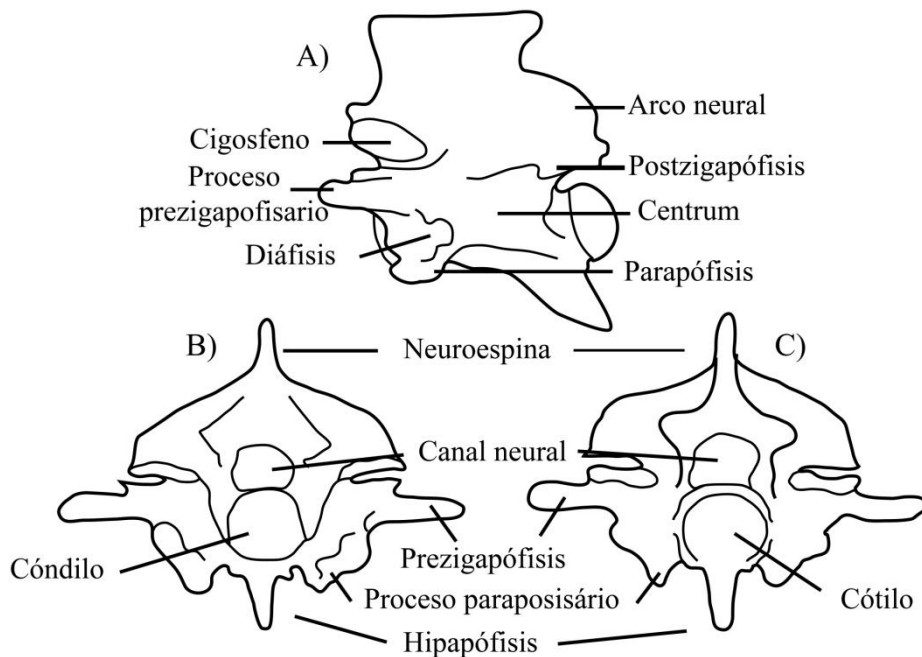


Figura 3.27 Nomenclatura de las vértebras troncales de las serpientes. A) Vista lateral. B) Vista posterior y C) Vista anterior. Modificada de Szyndlar (1984).

3.5 Análisis cuantitativos y cualitativos

Existe un largo debate en Paleontología y Arqueozoología acerca del mejor procedimiento de recuento de los restos y cuantificación de los individuos. Diversos métodos han sido propuestos, con argumentos, tanto a favor, como en contra de los mismos (Grayson, 1984; Marshall y Pilgram, 1993; Perkins, 1973). Los métodos más comunes son el Número de Restos (NR), Número de Especímenes Identificados Presentes (con los acrónimos NISP en inglés), el Número Mínimo de Individuos (NMI) o el Número Mínimo de Elementos (NME), aunque existen otras metodologías adicionales (Gilbert y Singer, 1982; Lyman, 2008; White, 1953). El consenso general es que no hay una metodología perfecta y que es necesario considerar conjuntamente diversos criterios, a fin de conseguir una aproximación más completa.

3.5.1 Cálculo del Número de Especímenes Identificados Presentes (NISP)

El Número de Especímenes Identificados Presentes (NISP) hace referencia al número de elementos esqueléticos (huesos y dientes en nuestro caso), de todos los especímenes identificados a nivel de género y/o especie, incluyendo los individuos completos, parciales y fragmentados.

Aun siendo un método intrínsecamente sesgado por el número de huesos que se encuentran en las diferentes especies o por el nivel de fragmentación, este parámetro es considerado como la unidad básica de información. Estas unidades primarias fueron definidas por Lyman (1994b) como manifestaciones empíricas en las que resulta fácil observar las propiedades generales de los fenómenos.

3.5.2 Cálculo del Número Mínimo de Individuos

La abundancia relativa de las especies representadas en el conjunto arqueológico se ha calculado en base al Número Mínimo de Individuos (NMI), que resulta ser una aproximación conservadora al número original de individuos. Existen diversas definiciones publicadas para esta unidad cuantitativa, largo tiempo empleada por paleontólogos y arqueólogos rusos antes de su extensión de la mano del paleontólogo Theodore White. Precisamente, en este trabajo hemos seguido el procedimiento propuesto por White, que lo definió como “(...) *the most abundant element of the species found*” once “*right and left [elements are distinguished] and use the greater number as the unit of calculation (...)*” (White, 1953: 397).

La determinación se ha realizado contabilizando el elemento diagnóstico más abundante de cada taxón. En el caso de los micromamíferos, esta cuantificación suele realizarse sobre la dentición (según el primer molar inferior, por ejemplo en el caso de los arvicólidos), mientras que en el caso de la herpetofauna pueden ser diversos elementos poscraneales dependiendo del género. Si el elemento es par

(izquierda y derecha), se utiliza el que mayor efectivos tenga. Además, en los casos en los que resulta posible, se procede al recuento teniendo en cuenta el sexo.

3.5.3 Análisis paleoecológico

La reconstrucción paleoecológica y paleoclimática a partir de los restos de microvertebrados fósiles se basa en el conocimiento de las preferencias ecológicas y la adaptación a los cambios climáticos de estos taxones de pequeño tamaño. La mayoría de las especies mencionadas en estas líneas perviven en la actualidad, o tienen formas existentes estrechamente relacionadas, aunque no siempre están presentes en el entorno de la cavidad estudiada. Así, el Principio del Actualismo emitido por James Hutton en el s. XVIII y desarrollado por Charles Lyell en su *Principles of Geology*, permite extrapolar los requerimientos ecológicos de las especies actuales a sus análogos fósiles, siempre y cuando exista una similitud morfológica y sistemática entre las especies. En el caso de las especies sin representantes actuales, resulta preciso realizar un análisis de su distribución paleogeográfica y buscar semejantes actuales relacionados filogenéticamente, determinando su afinidad ecológica en función de la asociación en la que suelen encontrarse habitualmente.

A la hora de este tipo de análisis, resulta imprescindible considerar las variaciones en la composición cuantitativa y cualitativa del conjunto faunístico en general.

A) Análisis de diversidad

La diversidad o riqueza hace referencia al número de taxones presentes en una comunidad o región (en nuestro caso en un conjunto fósil), siendo una forma de estimar el desarrollo de un ecosistema. Aun cuando la latitud, la heterogeneidad del hábitat y su complejidad, o la influencia del ser humano (Andrews et al., 1979; Fleming, 1973; Kerr y Packer, 1997) son algunas de las variables que inciden sobre la diversidad ecológica, está constatado que guarda una relación directa con el clima y sus diversos componentes, por lo que es posible utilizarlo como indicador de los cambios climáticos (Andrews y O'Brien, 2000; Blois et al., 2010; Montuire, 1995).

En general, se acepta que unas condiciones ecológicas favorables implican un aumento de la biomasa, lo que se traduce en una mayor diversidad y, por lo tanto, en la existencia de un ecosistema complejo y organizado (Barbault, 1994; Margalef, 1974). Ello indicaría la existencia de diversos biotopos, con elevada productividad, lo cual reduciría la competición interespecífica. Al contrario, la diversidad resulta ser baja en comunidades transitorias o de condiciones climáticas fluctuantes.

Existen diversos métodos para valorar la diversidad, siendo el Índice Shannon (también denominado Shannon-Weaver o Shannon-Wiener en la literatura) el más empleado en micropaleontología. En este caso el resultado final es independiente al tamaño de la muestra, y resulta más apto a la hora de resaltar las especies minoritarias. Los índices han sido calculados con el programa para estadística paleontológica PAST (Hammer et al. 2001).

- *Índice de Shannon*

El Índice de Shannon se designa con la H' y se calcula a partir de la siguiente fórmula matemática (Shannon y Weaver, 1949):

Donde: n_i corresponde al NMI de la especie i de cada muestra; N , el NMI del total de las especies y S , el número total de las especies.

Teóricamente, el índice es \emptyset si todos los individuos pertenecen a una sola especie o cada especie está representada por un único individuo. Si por el contrario las especies están representadas de forma equitativa y no predomina ninguna, el resultado alcanzara valores más altos.

B) Asociaciones por hábitat

La mayoría de los microvertebrados están relacionados con un modelo de hábitat específico, estando ligados a cualquier tipo de cambio que pueda surgir en los mismos. Así, el análisis de la abundancia relativa de especies y su diversidad, nos permite una aproximación a las variaciones de los diferentes hábitats, y por ende, a la evolución paleoclimática y paleoambiental de los conjuntos fósiles.

No obstante, debemos ser conscientes de los límites que tiene este tipo de aproximación. Es posible que el conjunto fósil haya sufrido un importante sesgo debido a diversos procesos tafonómicos señalados anteriormente, además de ser factible que la ecología de especies actuales no coincida con la de las especies fósiles. Por ello, el conjunto fósil no constituiría más que un reflejo parcial de la comunidad real (Chaline, 1977).

Para interpretar en clave ecológica las asociaciones de micromamíferos, la información corológica y los datos ecológicos de las especies presentes en los yacimientos (hábitat, biología, depredadores, etc.), nos hemos basado principalmente en el atlas de hábitat, distribuciones geográficas actuales y estudios precedentes de diversos autores (Blanco, 1998; Cuenca-Bescós et al., 2009, 2008; García-París et al., 2004; Palomo y Gisbert, 2005; Pemán, 1985; Pleguezuelos et al., 2002; Pokines, 1998; Salvador, 1998; Sesé, 2005a; Wilson y Reeder, 2005). Las familias o grupos con especies que tienen apetencias ecológicas opuestas (como los

lacértidos), no se han tenido en cuenta a la hora de las reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas.

Existen diversos procedimientos orientados a establecer el tipo de hábitat que representa la asociación fósil de un yacimiento: climatogramas, análisis multivariantes, *Mutual Climatic Range*, proporciones relativas de las especies, índices de aridez, etc. Asimismo, son numerosas las formas de representar los resultados de estos estudios. En nuestro caso, hemos optado por incluir una tabla resumen con el Número de especímenes identificados y el Número mínimo de individuos de microvertebrados para cada yacimiento, organizados en función de los periodos culturales y las unidades estratigráficas. El orden de mención de las especies es la seguida en el apartado de la Sistemática. Esta estructura es la misma utilizada para la representación de las gráficas, generadas con el programa *Tilia graph*.

- *Taxonomic Habitat Index*

El método de *Taxonomic Habitat Index* es un método de reconstrucción paleoecológica desarrollado por Nesbit Evans et al. (1981) y Andrews (2006, 1990) basado en el *Habitat weighting* o la ponderación de los hábitats. Se diferencia del Índice de restricción climática (CRI) en que los valores de una especie dependen de las proporciones de cada medio habitado, por lo que no son valores fijos para todas las zonas climáticas ocupadas por la especie (Hernández Fernández, 2000). Se establecen los diferentes tipos de hábitats en los que es susceptible de encontrarse cada taxón, asignando un valor ponderado en función de la frecuencia relativa y cuya suma asciende a un valor máximo de 1. Precisamente, la ponderación representa la parte más controvertida de este método, al existir poca información acerca de los rangos de hábitat de algunas especies (Andrews, 2006).

Las preferencias de hábitat de las especies actuales (Tabla 3.3) son establecidas siguiendo los trabajos de Álvarez et al. (1985), Gosá y Bergeramendi (1994), Pokines (1998) y la *International Union for Conservation of Nature* (IUCN; 2014). En el caso de taxones fósiles los valores se aplican dependiendo de las afinidades ecológicas con otras especies actuales establecidos por Bartolomei et al. (1975) y Sesé (2005a). Las especies han sido agrupadas en cinco tipos de hábitats (modificado de Cuenca-Bescós et al., 2009 y Rofes et al., 2014):

-Roquedo: especies que viven en zonas abiertas de sustrato rocoso o pedregoso, por lo general, en el piso superior al forestal. A pesar de su denominación, este tipo de hábitat no implica necesariamente una ubicación en zonas de alta montaña.

-Pradera húmeda: prados con densos pastos, cubierta vegetal y sustrato adecuado para cavar.

-**Pradera:** pastizal seco o praderas abiertas con cambios climáticos estacionales asociados con unas condiciones relativamente rigurosas.

-**Masas de agua:** áreas a lo largo de los arroyos, lagos, lagunas o pantanos. Indican la presencia de abundante agua superficial, tanto de corriente como estancadas.

-**Bosque:** desde bosque frondoso, hasta márgenes de bosque. Bosque maduro, incluyendo bosque irregular con moderada cobertura del suelo.

Es conveniente precisar que este método cuenta con diversas limitaciones, empezando por el intento de extrapolar las asignaciones ecológicas de especies actuales a especies fósiles. Por otra parte, consideramos que el uso de especies eurioicas en las reconstrucciones paleoambientales puede inducir a error al no poder asegurar que proporción real representa esa especie en los diferentes hábitats. Es decir, cabe la posibilidad de que durante el intervalo temporal registrado ese individuo ocupase exclusivamente un único medio, por lo que estaríamos incidiendo en una caracterización ecológica errónea. Por ejemplo, *Microtus agrestis*, al que se le asigna 0.5 de pradera y 0.5 de bosque según en el *Habitat Taxonomic Index*, en un momento frío podría representar, en la realidad, 1 de pradera

- *Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)*

En nuestro caso, en la Cornisa Cantábrica la presencia de masas boscosas suele ser indicativa de ambientes más cálidos y húmedos, y las especies estenoicas de este tipo de hábitat son *Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius*, *Glis glis*, *Sicista betulina*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki* y *Apodemus sylvaticus-flavicollis*. Por lo tanto, proponemos utilizar el análisis de las variaciones ambientales según la proporción relativa de especies exclusivamente de ámbitos boscosos o estenoicas respecto a las eurioicas o que pueden vivir en más de un hábitat (Tabla 3.4)

Vienen a reforzar la viabilidad de este análisis estudios previos (Peman (1990a, 1985; Rofes et al., 2014; Zubeldia et al., 2007a) en los que se especifica que la situación geográfica de algunas de las áreas del País Vasco hace que los aumentos de masa boscosa detectados en los registros fósiles puedan relacionarse con momentos más cálidos (Iriarte-Chiapusso y Murelaga, 2012).

Tabla 3.3 Distribución ponderada de las especies de micromamíferos estudiados en este trabajo, en función de sus preferencias de hábitat actuales.

Especie	Hábitat				
	Roquedo	Pradera húmeda	Pradera	Masas de agua	Bosque
<i>Oryctolagus cuniculus</i>			1		
<i>Marmota marmota</i>	1				
<i>Eliomys quercinus</i>			0.2		0.8
<i>Muscardinus avellanarius</i>					1
<i>Glis glis</i>					1
<i>Castor fiber</i>				1	
<i>Sicista betulina</i>		0.2			0.8
<i>Arvicola amphibius</i>		0.5		0.5	
<i>Arvicola sapidus</i>				1	
<i>Chionomys nivalis</i>	1				
<i>Clethrionomys glareolus</i>					1
<i>Pliomys lenki</i>					1
<i>Microtus (Alexandromys) oeconomicus</i>		0.5			0.5
<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>		0.8			0.2
<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>			0.5		0.5
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>		0.5			0.5
<i>Allocricetus bursae</i>	0.2		0.8		
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>					1
<i>Sorex (Sorex) araneus-coronatus</i>		0.5			0.5
<i>Sorex (Sorex) minutus</i>		0.5			0.5
<i>Neomys sp.</i>				1	
<i>Crocidura russula</i>			0.5		0.5
<i>Talpa europaea</i>		0.5			0.5
<i>Erinaceus europaeus</i>		0.5			0.5

Tabla 3.4 Distribución ponderada de las especies de anfibios y reptiles estudiados en este trabajo, en función de sus preferencias de hábitat actuales.

Especie	Hábitat				
	Roquedo	Pradera húmeda	Pradera	Masas de agua	Bosque
<i>Salamandra salamandra</i>	0.1	0.2			0.7
<i>Alytes obstetricans</i>		0.3		0.2	0.5
<i>Bufo bufo</i>		0.6		0.2	0.2
<i>Bufo calamita</i>			0.8	0.2	
<i>Anguis fragilis</i>		0.3			0.7
<i>Coronella austriaca</i>	0.4				0.6
<i>Coronella girondica</i>	0.2		0.6		0.2
<i>Natrix</i> sp.					
<i>Vipera seoanei</i>	0.3	0.2			0.5

Tabla 3.5 Especies de roedores consideradas para las variaciones ambientales según las especies estenoicas vs. boscosas.

Especie	Hábitat
<i>Eliomys quercinus</i>	Bosque
<i>Muscardinus avellanarius</i>	
<i>Glis glis</i>	
<i>Sicista betulina</i>	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	
<i>Pliomys lenki</i>	
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	

Vs.

Especie	Hábitat
<i>Chionomys nivalis</i>	Espacios abiertos
<i>Microtus oeconomus</i>	
<i>Microtus agrestis</i>	
<i>Microtus arvalis</i>	
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	

3.6 Abreviaturas

A lo largo del trabajo hemos utilizado diversas abreviaturas para hacer referencia a instituciones, técnicas y terminología de campo, así como a elementos anatómicos y los taxones, tal y como se detalla a continuación.

6.1 Instituciones

UPV/EHU = Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea

SGIker = Servicios Generales de Investigación

MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle

RBINS = Royal Belgian Institute of Natural Sciences

CAV = Comunidad Autónoma del País Vasco

6.2 Técnicas y Terminología de campo

SEM = Microscopio electrónico de barrido

Z = Profundidad

6.3 Elementos anatómicos

I = Incisivo superior

i = Incisivo inferior

A = Antemolar superior

a = Antemolar inferior

P = Premolar superior

p = Premolar inferior

M = Molar superior

m = Molar inferior

6.4 Taxonomía

Conscientes de que el uso del Sistema Binomial de Nomenclatura dificulta, en muchos casos, la lectura de textos científicos, optamos por utilizar abreviaturas cuando el nombre ya ha sido referenciado y no cabe duda del género al que nos referimos. Los especímenes se citan siguiendo el orden referenciado en el *Mammal Species of the World* de Wilson and Reeder (2005) y en Lista patrón de los anfibios y reptiles de España de Carretero et al. (2014, 2011). La tabla 3.6 recoge el nombre completo de la especie y la abreviatura correspondiente.

Tabla 3.6 Nombre Binomial de las especies y sus correspondientes abreviaturas empleadas en esta Tesis Doctoral.

Especie	Abreviatura
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	<i>O. cuniculus</i>
<i>Marmota marmota</i>	<i>M. marmota</i>
<i>Eliomys quercinus</i>	<i>E. quercinus</i>
<i>Muscardinus avellanarius</i>	<i>M. avellanarius</i>
<i>Glis glis</i>	<i>G. glis</i>
<i>Castor fiber</i>	<i>C. fiber</i>
<i>Sicista betulina</i>	<i>S. betulina</i>
<i>Arvicola amphibius</i>	<i>A. amphibius</i>
<i>Arvicola sapidus</i>	<i>A. sapidus</i>
<i>Chionomys nivalis</i>	<i>Ch. nivalis</i>
<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Cl. glareolus</i>
<i>Pliomys lenki</i>	<i>P. lenki</i>
<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	<i>Mi. oeconomus</i>
<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	<i>Mi. agrestis</i>
<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	<i>Mi. arvalis</i>
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	<i>Mi. (Terricola) sp.</i>
<i>Allocricetus bursae</i>	<i>Al. bursae</i>
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	<i>Ap. sylvaticus-flavicollis</i>
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	<i>So. araneus-coronatus</i>
<i>Sorex minutus</i>	<i>So. minutus</i>
<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>
<i>Crocidura russula</i>	<i>Cr. russula</i>
<i>Talpa europaea</i>	<i>T. europaea</i>
<i>Erinaceus europaeus</i>	<i>Er. europaeus</i>
<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Sa. salamandra</i>
<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Aly. obstetricans</i>
<i>Bufo bufo</i>	<i>B. bufo</i>
<i>Bufo calamita</i>	<i>B. calamita</i>
<i>Rana temporaria-iberica</i>	<i>R. temporaria-iberica</i>
<i>Anguis fragilis</i>	<i>An. fragilis</i>
<i>Coronella austriaca</i>	<i>Co. austriaca</i>
<i>Coronella girondica</i>	<i>Co. girondica</i>
<i>Natrix sp.</i>	<i>Natrix sp.</i>
<i>Vipera seoanei</i>	<i>V. seoanei</i>

Chapter 4

SYSTEMATICS

INDEX

4.1 <i>Oryctolagus cuniculus</i>	103
4.2 <i>Marmota marmota</i>	105
4.3 <i>Eliomys quercinus</i>	107
4.4 <i>Muscardinus avellanarius</i>	109
4.5 <i>Glis glis</i>	111
4.6 <i>Castor fiber</i>	113
4.7 <i>Sicista betulina</i>	115
4.8 <i>Arvicola amphibius</i>	117
4.9 <i>Arvicola sapidus</i>	119
4.10 <i>Chionomys nivalis</i>	120

4.11 <i>Clethrionomys glareolus</i>	122
4.12 <i>Pliomys lenki</i>	1124
4.13 <i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	128
4.14 <i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	127
4.15 <i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	129
4.16 <i>Microtus (Terricola) sp.</i>	131
4.17 <i>Allocricetus bursae</i>	132
4.18 <i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	133
4.19 <i>Sorex (Sorex) araneus-coronatus</i>	135
4.20 <i>Sorex (Sorex) minutus</i>	137
4.21 <i>Neomys sp.</i>	138
4.22 <i>Crocidura russula</i>	139
4.23 <i>Talpa europaea</i>	141
4.24 <i>Erinaceus europaeus</i>	143
4.25 <i>Salamandra salamandra</i>	144
4.26 <i>Alytes obstetricans</i>	146
4.27 <i>Bufo bufo</i>	148
4.28 <i>Bufo calamita</i>	150
4.29 <i>Rana temporaria-iberica</i>	152
4.30 <i>Lacertidae</i>	154
4.31 <i>Anguis fragilis</i>	155
4.32 <i>Coronella austriaca</i>	157
4.33 <i>Coronella girondica</i>	159
4.34 <i>Natrix sp.</i>	161
4.35 <i>Vipera seoanei</i>	162

Below is detailed the systematic review of all the small vertebrates species from the overall set of the studied sites. As we have already mentioned in the Introduction, the term “small vertebrate” is not an expression with taxonomic value, i.e., within the Biological Taxonomy there is not a category named as such. However, when the bones of small size belonging to different orders from both archaeological, and paleontological deposits, started to be studied together, this definition began to be used in the scientific literature in a generalized way. Even though there are different conceptions, in this Doctoral thesis, we consider as microvertebrates orders, families and genera of lagomorphs, rodents, insectivores, amphibians, and reptiles. The bats, as well as birds and fish fauna, are excluded, along with the immature specimens of other vertebrates groups.

Systematics and taxonomy are branches of biology in constant development, especially with the advent of molecular methods. These developments lead to the discovery of new species, entangling the already complex classification. The order Rodentia is precisely one of the largest of the class Mammalia (2,277 species grouped in 32 families, i.e., approximately 42 of the biodiversity of mammals in the world), while within the class Amphibia around 5700 species have been reported and the systematic position of the class Reptilia is still in review. Therefore, in this thesis the taxonomic classification follows the work of Wilson y Reeder (2005) and Tesakov et al., (2010) for small mammals and Carretero et al. (2014, 2011) for amphibians and reptiles. The organizational hierarchy maintains the followed in these works.

The faunal list includes all the small vertebrates remains identified at each site, even those that subsequently have not been taken into account for the paleoenvironmental reconstruction due to the inconsistency of the levels in which they have were found. In addition, this section includes a brief description of the morphology of the most characteristic elements, the fossil record of the Cantabrian region, the habitat type and the current geographical distribution of species throughout the Iberian Peninsula. A map with the distribution of each species in Europe and a current picture are also included.

Since the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN) does not legislate in its regulations the use of subgenera, we include them, only, the first time that the species is mentioned, in order to facilitate the reading of scientific names.

Class MAMMALIA LINNAEUS, 1758

Order LAGOMORPHA BRANDT, 1855

Family Leporidae FISCHER, 1817

Genus *Oryctolagus* LILLJEBORG, 1873

cf. *Oryctolagus cuniculus* LINNAEUS, 1758 European rabbit

Material

-Lezetxiki II: one right M2; one fragmented indet. jaw.

-Arlanpe: 10 i indet.; one left p2; two right M1; one left M2; two right P4.

Description y Discussion

The distinction between hare (*Lepus timidus*) and European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) material is hard based on isolated dental elements, as in our case. The **p2** has an ellipsoidal morphology. The paraflexus is very pronounced, penetrating obliquely up to the middle of the tooth. The hypoflexus is more developed than the mesoflexus (scarcely distinguish), though without being as deep as the paraflexus. The upper dentition (**M1**, **M2** and **P4** in our case) is characterized by the presence of a curled penetrating hypoflexus that reaches slightly more than the half of the tooth width.

Although we do not have any p3, the most characteristic element to differentiate between *Lepus* and *Oryctolagus* genera, the Lezetxiki II, and Arlanpe populations are tentatively assigned to the latter species due to their size.

Habitat and geographical distribution

The rabbit, autochthonous species of the Iberian Peninsula and southern France, is recorded from the Middle Pleistocene (Sesé, 1994). Abundant in the Mediterranean basin deposits, this is not the case for Pleistocene and Holocene deposits of the Cantabrian region, where it is documented in Covalejos (Sesé, 2005b) and Amutxate (Sesé, 2014). At present, the common (non-domestic) rabbit is found throughout the Iberian Peninsula, being less frequent in the northern area (Galicia, Cantabrian and Pyrenees region) and cold high mountainous areas (Sesé, 2005b). Within the CAPV, this species is mainly located in the south of the watershed, possibly favoured by the existence of a milder climate (Álvarez et al., 1985).

It is a sedentary species that can be found in a variety of environments, although its ideal habitat has been defined as a Mediterranean climate, with annual rainfall around 500 mm and wavy terrain of soft soils with tree cover (Blanco, 1998). In general terms, they prefer sandy soils and relatively open areas, reaching a maximum altitude of 900 m (López Martínez, 1989).

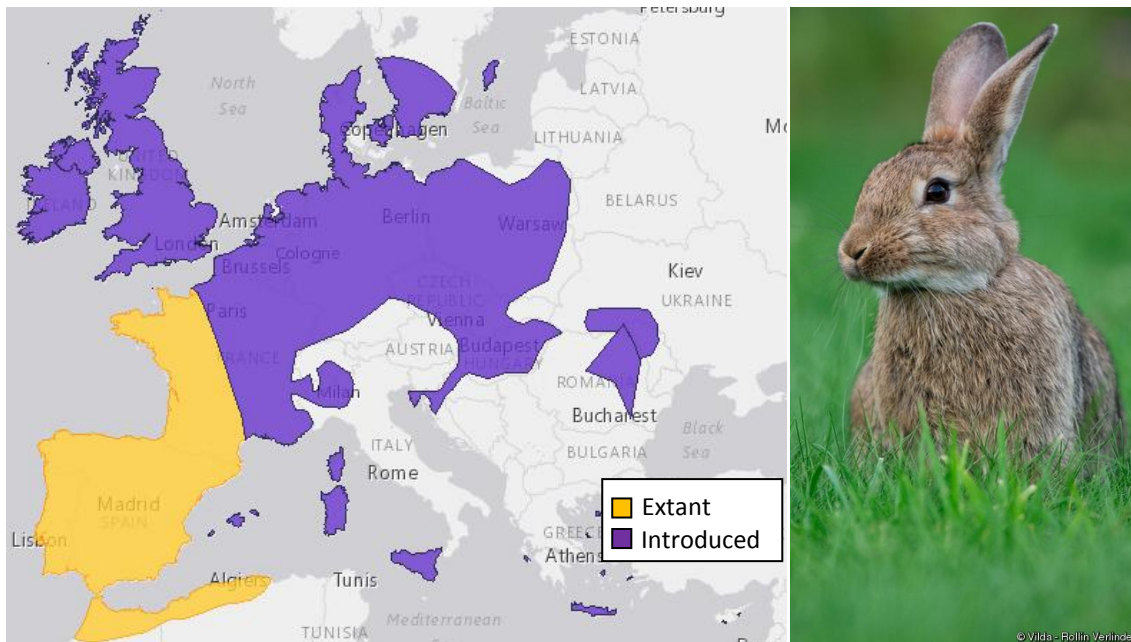


Figure 4.1 Current distribution of *Oryctolagus cuniculus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/41291/0>)

Family Sciuridae Fischer de Waldheim, 1817

Genus *Marmota* Blumenbach, 1779

Marmota marmota (Linnaeus, 1758) Alpine marmot

Material

-Lezetxiki II: one right M1.

-Arlanpe: one left P4; two right M3; one left m1-2; one left m3; one lower i.

Description y Discussion

The molars of marmots have low and short crowns with well-developed roots, like the other members of the family Sciuridae. They are also bunodont, with three to four principal cusps semi-closed lingual-labially (Cuenca-Bescós, 1988). The teeth of the marmots are morphologically comparable to those of squirrels (*Sciurus vulgaris*), although they are easy to differentiate based on size.

The upper molars (**M1** of Lezetxiki and two right **M3** of Arlanpe) have a markedly triangular morphology, and due to their excellent preservation, they keep all the elements described in Fig. 3.12 of the Methodology section. The lower molars (left **m1-2** and a left **m3** of Arlanpe), with more rhomboid shape and without intermediate tubercle, are also well preserved. Among the elements to highlight, mention the worn **P4** of Arlanpe, with a deep central valley surrounded by the three main cusps (protocone, paracone, and metacone). Finally, note that the **lower incisor** is fractured in its central part.

Habitat and geographical distribution

Species native to Western Alps and the Tatra Mountains, in the Cantabrian region it is mentioned since the Upper Pleistocene in Lezetxiki (Altuna, 1965), San Roman de Candamo (Hernández Pacheco, 1919) or Olopte (De Villalta, 1972) sites. Nowadays the Alpine marmot has been reintroduced on both sides of the Pyrenees (since 1948 on the French side and since 1968 in the Spanish), where, according to some authors, it had disappeared between the end of the Late Pleistocene and the beginning of the Holocene.

The marmot inhabits open spaces with alpine or subalpine pastures of tundra type located above the forest level and with good visibility (preferably between 1800 m and 2400 m of altitude), provided that the soil is deep enough for the construction of burrows. It also lives in rocky areas of stabilized blocks (Blanco, 1998). Generally the presence of this taxon is associated with cold climatic moments, even though the type of soil may determine its appearance, the availability of food and the existence of a few thermal suitable conditions than by the temperature or the altitude (Herrero et al., 1992).

Thus, and in spite of some Quaternary records belong to low to moderate elevations, some authors consider that the marmot has never lived in the high Pyrenees, not even during the interglacial periods similar to the current one. Therefore, according to this theory, the fossil remains indicate a steppe or grassland habitat, more in line with other not strictly mountains marmot species requirements (Arribas, 2004).

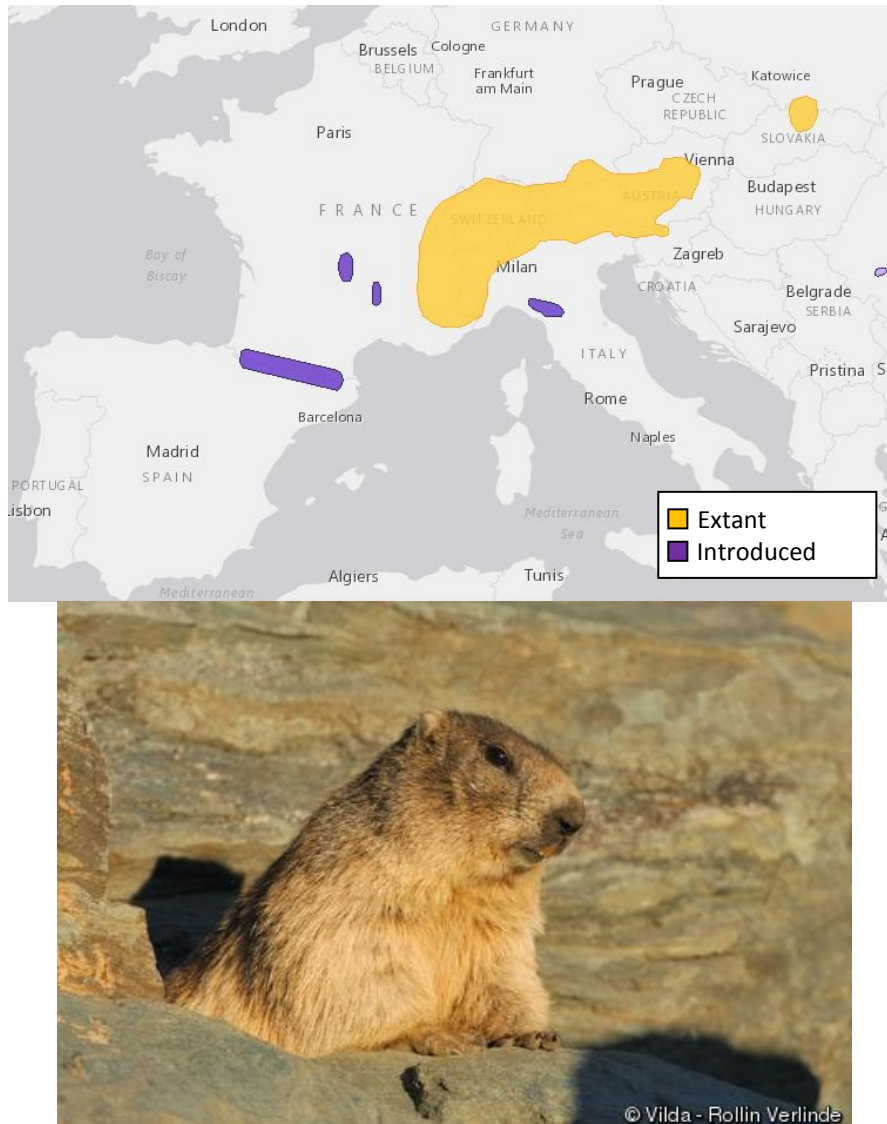


Figure 4.2 Current distribution of *Marmota marmota* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/12835/0>)

Family Gliridae MUIRHEAD, 1819

Subfamily Leithiinae LYDEKKER, 1895

The dormice are characterized by having four molariform teeth (one premolar and three molars) with roots in both, the maxilla, and the mandible. These teeth present an occlusal surface divided by transverse valleys and a diverse number of ridges depending on the genera (Dueñas Santero y Peris Álvarez, 1985).

Genus *Eliomys* WAGNER, 1840

Eliomys quercinus (LINNAEUS, 1766) Garden dormouse

Material

-Lezetxiki II: two left P4; one left p4; one right p4; two right m1; three right M2; one left m2; one right m2; two right M3.

-Arlanpe: one left P4; three right P4; three left p4; one right M1; two left m1; five right m1; three left M2; four right M2; three left m2; three right m2; four left M3; two left M3.

Description y Discussion

The dental morphology is simpler and more irregular than in other species of the family. Thus, although the main cusps stand out for their great development, the molars show fewer accessory ridges (two on the upper molars and three on the lower molars). The molars crown is markedly concave (Gosàlbez i Noguera, 1987). The **p4** has a triangular shape and a very rounded front ridge.

Habitat and geographical distribution

In the Iberian Peninsula, this species was widely represented during the Pleistocene, although references in the Cantabrian region, excluding the Basque Country, are scarce: Esquilleu (Baena et al., 2005), Las Caldas (Laplana et al., 2006), El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008), Ventalaperra (Murelaga et al., 2007c), Santimamiñe (Rofes et al., 2014) or Antoliñako Koba (Zubeldia et al., 2007a). Very common in the south of the Sierra de Cantabria and some specific enclaves of the far northwest, today occupies almost the entire iberian area, coexisting four distinct subspecies (Palomo and Gisbert, 2005). In the Basque Country it has a restricted distribution, being present only in the western area and in the south (Álvarez et al., 1985).

The Garden dormouse, albeit ubiquitous species, it prefers different types of deciduous and coniferous forests up to 1500 m altitude (Palomo and Gisbert, 2005). In Europe its frequency decreases towards the north, so probably in the Pleistocene it would be associated with the development of forests during temperate climate (Sesé, 2005a).



Figure 4.3 Current distribution of *Eliomys quercinus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/7618/0>)

Genus *Muscardinus* KAUP, 1829

Muscardinus avellanarius LINNAEUS, 1758 Hazel dormouse

Material

-Lezetxiki II: one right M1; one left M2; one right M2.

Description y Discussion

The **M1**, with a flat occlusal surface, is longer than wide. There are five transverse enamel crests, separated by broad valleys. It is not possible to confirm if an endoloph lingually connects the ridges or not. No accessory ridges have been identified. The anteroloph and protoloph (first and second ridges respectively) are straight, oblique, lingually more backward than labially. The valley between the protoloph and mesoloph is wide, but it narrows towards the labial side. The metaloph and posteroloph are approximately parallel to the axis of the tooth.

The dental pattern of both **M2** is hard to observe due to their fragmentation. The outline of the occlusal surface is sub-square, with seven narrow transverse low ridges. The ridges, longitudinally lingually connected by an endoloph, are approximately straight. The third ridge is interrupted in both specimens.

Habitat and geographical distribution

Although the earliest record of the genus *Muscardinus* dates from the Middle Miocene of Spain, no mention has been reported from the Lower Pliocene in the Iberian Peninsula. Therefore the remains of Lezetxiki II are the first Quaternary fossil remains of a hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) described in the Iberian Peninsula, being also the south-westernmost record of the genus in the Eurasian continent during the Late Pleistocene. Nowadays, *M. avellanarius* is a widespread species, with a range that extends from Europe to northern Asia Minor, although in continental Europe it is absent from Iberia, south-west France, and northern parts of Fennoscandia and Russia (Amori et al., 2008).

The hazel dormouse, mainly associated with the occurrence of hazelnut bushes or trees, occurs in a broad range of wooded habitats, even conifers. Even if it can be regarded as a "woodland edge" animal, it prefers to live in shrub layers full of undergrowth. A continuous shrub layer is ideal, especially where there are a few larger canopy trees. Its presence is indicative of temperate climate and humid forested environments (Bright et al., 1996).



Figure 4.4 Current distribution of *Muscardinus avellanarius* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/13992/0>)

Subfamily Glirinae MUIRHEAD, 1819

Genus *Glis* BRISSON, 1762

Glis glis (LINNAEUS, 1766) Edible dormouse

Material

-Lezetxiki II: one left P4; one left m2; one right m2.

-Arlanpe: two left P4; two right P4; 10 left p4; six right p4; one left M1; one right M1; two left m1; four left m1; six left M2; nine left M2; six left m2; seven right m2; four left M3; five right M3; three left m3; one right m3.

-Askondo: two left p4; one right p4; three left M1-2; three right M1-2; three left m1; four right m1; one left m2; one right m2.

Description y Discussion

The teeth of the Edible dormouse are characterized by having an outline between rectangular and square, with the front area narrower than the posterior one (Cuenca-Bescós et al., 2008). In the occlusal surface, there are four main transverse ridges of continuous development (labial-lingual), separated by broad valleys. In the lower molars, these ridges tend to connect on the external side, whereas such union does not happen in the upper molars (Chaline et al., 1974). The three secondary ridges, present in both lower and superior teeth, tend to be shorter than the mains ridges.

Habitat and geographical distribution

During the Upper Pleistocene *G. glis* inhabit only in the Cantabrian and Pyrenean regions (Arribas, 2004), being found, among others, in Cobrante (Sesé, 2009), Labeko Koba (Pemán, 2000), La Riera (Altuna, 1986) and Erralla (Pemán, 1985). Nowadays in the Iberian Peninsula is only present in the northern area, and in the Basque Country exclusively in deciduous forests (Álvarez et al., 1985).

It is a thermophilic and typically forest species, not recorded in fossiliferous levels with cold climatic environment. Consequently, its presence is associated with the existence of forest and temperate or benign episodes (Chaline, 1972).

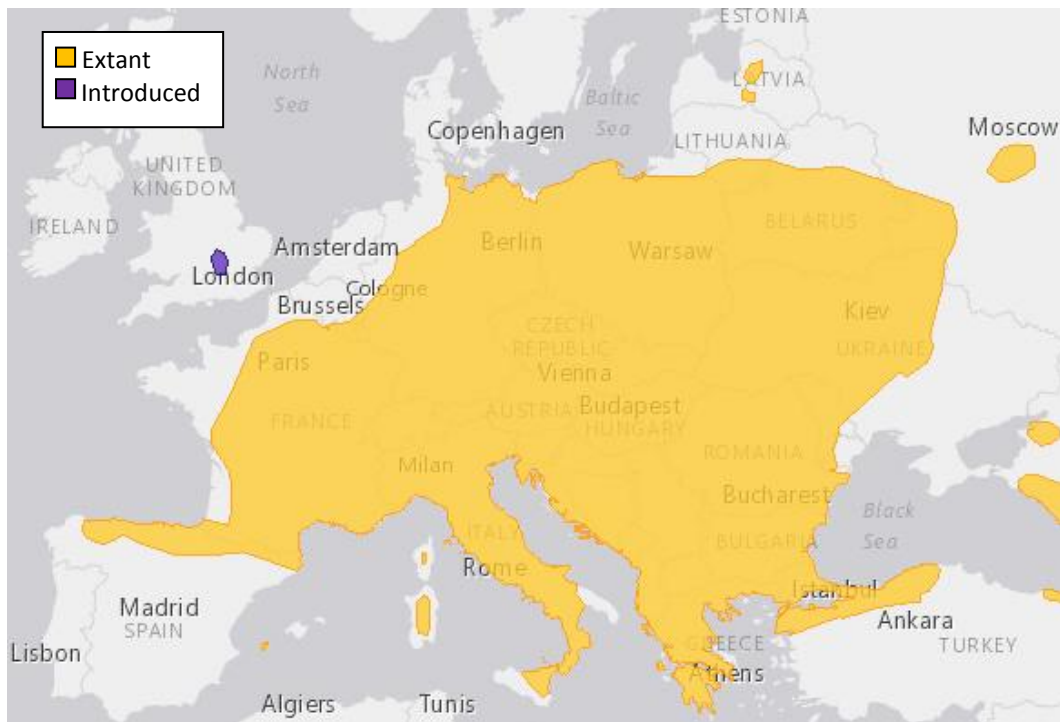


Figure 4.5 Current distribution of *Glis glis* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/39316/0>)

Order RODENTIA BOWDICH, 1821

Family Castoridae HEMPRICH, 1820

Genus *Castor* LINNAEUS, 1758

Castor fiber LINNAEUS, 1758 Eurasian beaver

Material

-Arlanpe: one left M1 or M2.

Description y Discussion

The beaver molars, besides by being of great size and hypsodont, are characterized by being lophodont, forming a series of re-entrant transverse or oblique valleys. The only molar found at the site of Arlanpe, a **M1-2**, is sub-squared in the occlusal surface and is fractured on the lingual side. The hypoflexus, which exceed over half of the width, penetrate perpendicularly to the anteroposterior axis, narrowing in the anterolabial direction. The mesoflexus, deepens toward the labial side without reaching the dimensions of the hypoflexus, but not in parallel to the paraflexus.

Habitat and geographical distribution

The European beaver has a wide presence in the fossil record of the Iberian Peninsula from the Pleistocene levels of the Sima del Elefante and Gran Dolina in the Sierra de Atapuerca (Cuenca-Bescós y García, 2007) up to the late Roman levels of Sant Perede Gavà (Barcelona), dated between the s. IV-VI (Arribas, 2004). It has been widely mentioned in various sites of the Cantabrian region, as in Cueva de Las Hienas (Sesé and Soto, 1981), A Valiña (Fernández Rodríguez, 2007) or Zatoya (Altuna, 1972), among others. Abundant during the Pleistocene and Holocene, is currently absent in the Iberian Peninsula, and lives mainly in Eastern Europe, from where it has been reintroduced in several European countries.

The beavers are riparian species adapted to a semi-aquatic life in a wide variety of freshwater systems. In general, they prefer habitats with woody vegetation around, in which there is water all year (Batbold et al., 2008).



Figure 4.6 Current distribution of *Castor fiber* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/4007/0>)

Family Dipodidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Genus *Sicista* GRAY, 1827

Sicista betulina PALLAS, 1779 Northern birch mouse

Material

-Lezetxiki II: one right P4; one right M1.

Description y Discussion

This genus is characterized by the presence of rounded shape tooth with roots and low crowns. Both the premolar and molar found in Lezetxiki II, exhibit a high degree of wear, so the presence of accessory crests in the occlusal face is hardly noticeable.

The **M1** is fractured on the posterior side. The anteroconid, separated from the rest of the cusps, is located in the medial axis of the tooth while the paracone has a significant development. Meanwhile, the **P4** is further eroded, although there is a connection between the anteromedial cusp and the posterior crest.

Habitat and geographical distribution

There are two valid species of the genus that inhabited Europe since the Middle Pleistocene: *S. subtilis* and *S. betulina*. They could be discriminated based on the morphology of the occlusal surface of molars (more complex in *S. betulina*) and the size of teeth (smaller in the latter). So far, Lezetxiki II is the only peninsular site that has yielded remains of *S. betulina*, being, at the same time, the southwesternmost remains of the species in Eurasia (Rofes et al., 2012b).

The current distribution of the Northern birch mouse in Europe ranges from Denmark up to the Lake Baikal (Russia), and from the Carpathians to the Arctic Circle. It covers a wide variety of habitats, boreal and montane forests to subalpine meadows and tundra (Meinig et al., 2008). It is considered indicative of relatively wet and open landscapes, comparables to the shrub-steppe with woody areas. Chaline classifies it as a boreal forest species (Chaline, 1983).



Figure 4.7 Current distribution of *Sicista betulina* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/20184/0>)

Family Cricetidae MURRAY, 1866

Subfamily Arvicolinae GRAY, 1821

Their high crown distinguishes the teeth of arvicolids, linked to a continued growth. Some species are rhizodont, while other genera do not preserve the roots. The molars have a flat surface composed of dentine, which is bordered by the enamel that can close them completely, or almost when are confluent (Cuenca-Bescós et al., 2008). The pattern of enamel on the occlusal surface shows a series of more or less pointed triangles, also known as re-entrant angles (RA) and salient angles (SA).

The morphometric analysis and discrimination between species are primarily based on the m1 so that we will focus on this molar. The posterior zone directed transversely is called “posterior lobe”, and is similar in all species. For its part, the anterior cusp has undergone large variations throughout the phylogenetic history of the subfamily, so there are large differences between species (Van der Meulen, 1973). The size, the occlusal morphology, presence/absence of roots and cement, the crown height, the thickness of the enamel and the number of triangles, are the elements that are used to differentiate between the species.

Genus *Arvicola* LACÉPÈDE, 1799

Arvicola amphibius (LINNAEUS, 1758) European water vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (seven without m3; one with only m1); right Mandible (12 without m3); six left m1; 11 right m1.

-Arlanpe: left Mandible (five without m3); right Mandible (three without m3; two with only m1); 162 left m1; 123 right m1.

-Askondo: left Mandible (one without m3); 20 left m1; eight right m1; one molar indet. (not m1).

-Kiputz IX: one left m1; two right m1; one m1 indet.; 20 molars indet. (not m1).

Description y Discussion

They have an ancestral and not so complex molar structure, related to their way of life linked to wetlands (Román, 2010). The **m1** is composed of a posterior lobe, four lingual triangles and three labial triangles and an anterior cusp. The trigonid-talonid complex of this tooth is made up of three triangles not communicated, or weakly connected, among them. Meanwhile, the anterior side comprises two interconnected open triangles (t4-t5), which, in turn, are attached to the anterior lobe. This one is rounded and has a relatively wide neck. The enamel is continuum around the perimeter of the molar, although it is thicker on the mesial

side of the triangles than in the distal (SDQ values <100; see "Methodology. Nomenclature and Biometry").

Habitat and geographical distribution

The earliest record of *A. amphibius* in the Iberian Peninsula dates from the Mindel of Arago (Arribas, 2004). It became a very common species in the northern area during the Upper Pleistocene: Labeko Koba (Pemán, 2000), Amalda (Pemán, 1990b) or El Juyo (Pokines, 1998), among others. The current distribution of this species includes the Northern Strip, from Lleida to Lugo (Palomo and Gisbert, 2005).

Species of burrowing behaviour, it needs profound and moist soils to survive, which limits its distribution. It lives in high mountains and meadows, at different altitudes. It prefers open spaces such as damp meadows or areas near rivers and streams but never inhabit in dense forests (Pokines, 1998; Sesé, 2005a). In sympatry with *A. sapidus*, it moves away from rivers and streams (Cuenca-Bescós et al., 2008).



Figure 4.8 Current distribution of *Arvicola amphibius* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/2149/0>)

Arvicola sapidus MILLER, 1908 Southern water vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (one without m3); two left m1; one right m1.

-Arlanpe: five left m1; five right m1.

Description y Discussion

This vole is the largest rodent present in the Iberian Peninsula. In the **m1** the enamel is thicker on the distal part (SDQ values > 100; see "Methodology. Nomenclature and Biometrics"), which serve to distinguish them from the m1 of *A. amphibius*.

Habitat and geographical distribution

The Southern water vole is an ibero-occitan species recorded in the Iberian Peninsula since the Middle Pleistocene (Sesé, 1994). In the Cantabrian region fossil references are more scarce than its congener: Las Caldas (Laplana et al., 2006) o El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008). At present, it spreads evenly throughout, missing only in certain northern and eastern areas (Palomo and Gisbert, 2005).

It is usually found in wet environments. Its presence is linked to the existence of stable water masses with abundant vegetation, herbaceous or shrub, in its margins (Pokines, 1998).

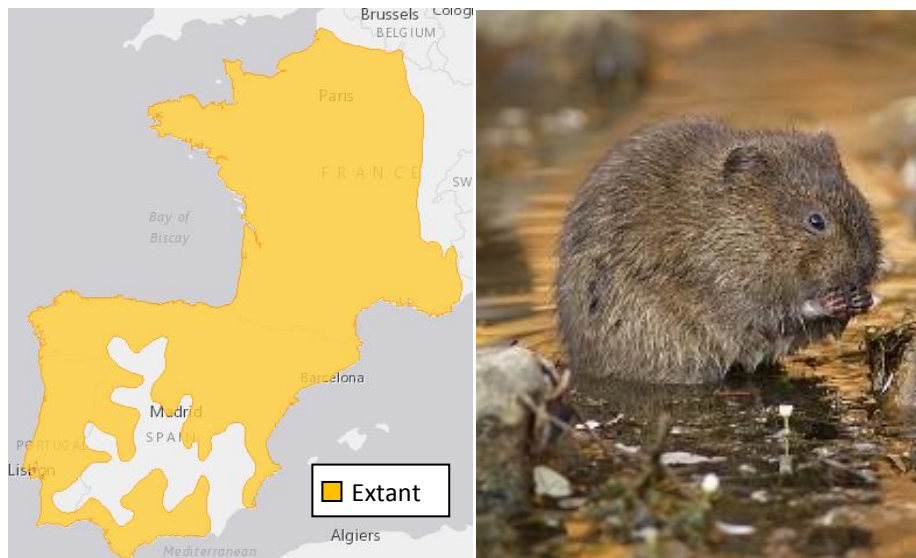


Figure 4.9 Current distribution of *Arvicola sapidus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/2149/0>; <http://www.madridejos.net/florayfauna/rataagua.htm>)

Genus *Chionomys* MILLER, 1908

Chionomys nivalis (MARTINS, 1842) European snow vole

Material

- Lezetxiki II: left Mandible (one complete).
- Arlanpe: left Mandible (one without m3); 21 left m1; 11 right m1.
- Askondo: two right m1.
- Kiputz IX: one left m1; one right m1.

Description y Discussion

The rootless molars of *C. nivalis* are hypsodont, with the angles silted with cement. The **m1** is formed by four triangles on the lingual side and three on the labial side. The t5 is connected to the anterior side by a more or less broad neck. Precisely the m1 of this species are characterized by having an anterior lobe like a mushroom shape inclined toward the labial side ("nivaloid" morphotype described by Chaline in 1972). The enamel is thicker on the mesial side of the triangles, and it is interrupted both in the posterior lobe and on the anterior cusp.

Habitat and geographical distribution

In the Iberian Peninsula it appears in the Upper Pleistocene, being recorded at numerous sites in mountainous areas (Sesé, 1994), similarly to nowadays: Esquilleu (Baena et al., 2005), Erralla (Pemán, 1985), Ekain (Zabala, 1984), etc. Currently, the species has been reduced to isolated populations in mountainous regions of Europe and Asia (Sesé, 2005a), and in the Iberian Peninsula only inhabits in the Sierra Nevada and in the mountains of the North.

Despite the actual mentions at sea level (Sesé, 2005a) and the Upper Pleistocene and Holocene records of deposits at lower elevations of 250 meters above sea level (m.a.s.l) as Amalda (Pemán, 1990b) o Ekain (Zabala, 1984) among others, this species is more abundant at higher heights. Although some authors (Pokines, 1998), consider that its habitat seems to be more conditioned by the availability of sunny, rocky terrain without vegetation, than by the height.

It is a rupicolous and heliophilous mammal that lives in open, stony and with little vegetation south-facing slopes, although Kowalski (1992) relates the presence of this taxon most with the existence of open areas than with high mountain regions.

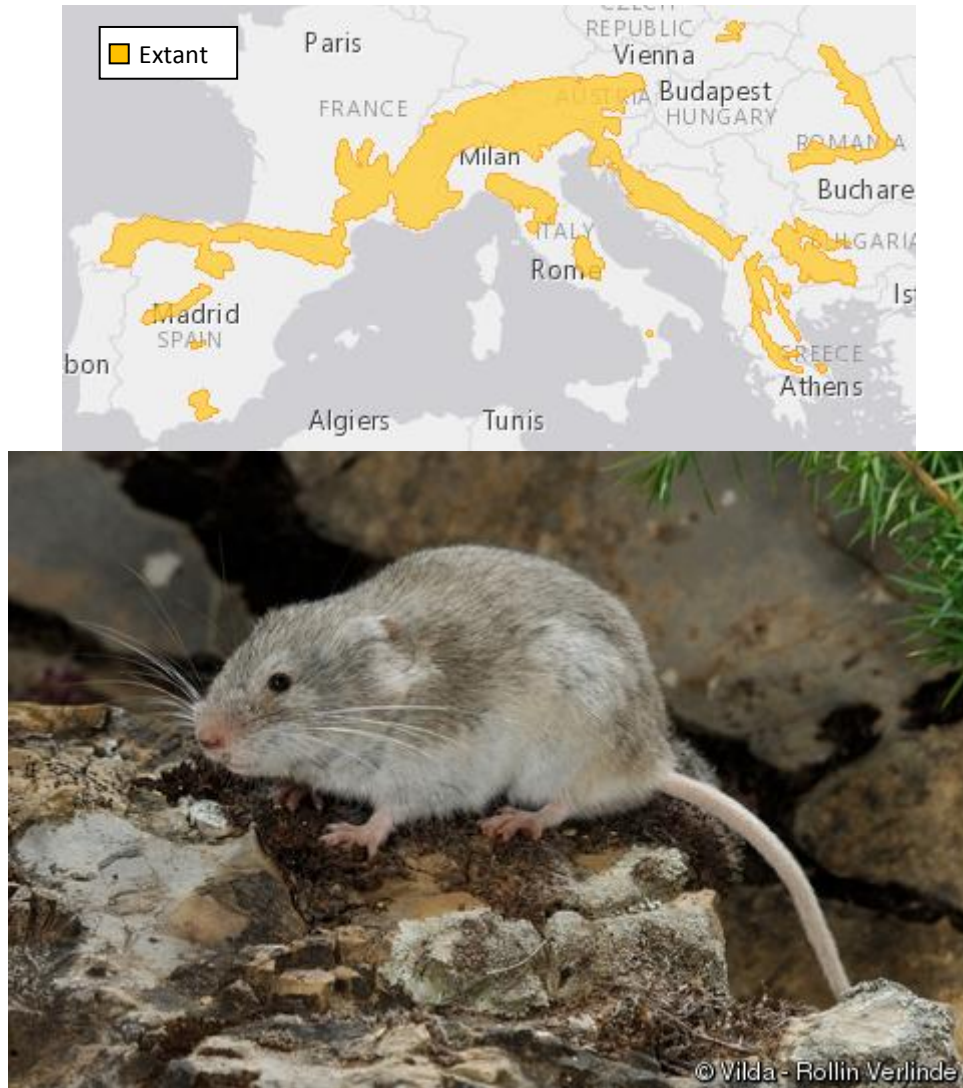


Figure 4.10 Current distribution of *Chionomys nivalis* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/4659/0>)

Genus *Clethrionomys* TILESIIUS, 1850

Clethrionomys glareolus SCHREBER, 1780 Bank vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (one without m3); one left m1; two right m1; two left molars (not m1); 10 molars indet. (not m1).

-Arlanpe: right Mandible (one without m3); seven left m1; three right m1; four molars indet. (not m1)

-Askondo: left Mandible (one without m3); four left m1; three right m1.

Description y Discussion

This species is the only current arvicolid rodent of the Iberian Peninsula which has a molar with roots (progressive formation of two roots) and cement in the re-entrant angles (Cuenca-Bescós et al., 2008). Another characteristic feature is that the enamel is continuous (except in the labial side of the posterior lobe) and has the same thickness in the entire occlusal perimeter. The **m1** is divided into five triangles with more or less confluent and rounded outline, with the t5 opened to the anterior side. In some specimens, the t6 could be sketched (Sesé, 2009).

Habitat and geographical distribution

C. glareolus, known in the Cantabrian region since the Upper Pleistocene (Covalejos, Sesé, 2005a; Erralla, Pemán, 1985 or Laminak II, Pemán, 1994), is essentially northern, being its southernmost finding of the site of Pinilla del Valle (Toni and Molero, 1990). Its current distribution represents a northern narrow uninterrupted strip between the Montseny (Catalonia) and Lugo (Blanco, 1998), with some isolated populations in some areas of Burgos, Soria and La Rioja (Palomo and Gisbert, 2005).

The ecological requirements of the Bank vole include dense, but somewhat open woody areas. It is considered indicative of landscapes with abundant vegetation cover of temperate humid climates, although it can be found in a cooler climate, but always in a lower proportion (Pemán, 1990a, 1985).



Figure 4.11 Current distribution of *Clethrionomys glareolus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/4973/0>)

Genus *Pliomys* MÉHELY, 1914

Pliomys lenki HELLER, 1930

Material

-Lezetxiki II: one left m1; six right m1; 53 molars indet. (not m1).

-Arlanpe: six left m1; 15 right m1; 86 molars indet. (not m1).

-Kiputz IX: one molar indet. (not m1)

Description y Discussion

The molars of this species are rhizodont, although unlike *C. glareolus* they have not cement in the re-entrant angles. Compared to other arvicolid rodents, the molars are relatively bigger. The **m1** is divided into five closed and alternate triangles, in which the enamel is thicker on the mesial side (Chaline, 1970). The anterior side has an arvaloid shape, i.e. more or less ovoid (Pemán, 1990b).

Habitat and geographical distribution

P. lenki has been recorded in the Iberian Peninsula since the first part of the Upper Pleistocene: Lezetxiki (Chaline, 1970), Esquilleu (Baena et al., 2005) or Ekain (Zabala, 1984) among others. In Europe the last mentions of the species correspond to the end of the Middle Pleistocene or the beginning of the Upper Pleistocene, while in the Iberian Peninsula it survived throughout the Upper Pleistocene (Sesé, 2005a), with its latest record in the Upper Magdalenian levels from El Miron Cave (Cantabria) (Cuenca-Bescós et al., 2010b).

It is thought that it would be related to current species *Dinaromys bogdanovi* (Martino, 1922) and *Chionomys nivalis* (Martins, 1842), so it is possible that its ecological preferences resembled those of them, i.e. high mountain. Although the latest reviews (Cuenca-Bescós et al., 2010b) has defined it as a species more linked to the existence of sterile limestone substrate than to some particular climatic conditions, usually in the Iberian Peninsula has been found associated with temperate or Mediterranean species (Sesé, 2005a).

Genus *Microtus* SCHRANK, 1798

Subgenus *Alexandromys* OGNEV, 1914

Microtus (Alexandromys) oeconomus (PALLAS, 1776) Tundra vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (one without m3); right Mandible (one with only m1); five left m1; two right m1.

-Arlanpe: right Mandible (two without m3; one with only m1); 61 left m1; 79 right m1.

-Askondo: right Mandible (one without m3); five left m1; seven right m1.

-Kiputz IX: left Mandible (one without m3); right Mandible (two without m3); 28 left m1; 22 right m1.

Description y Discussion

The molars are characterized by the absence of roots and the presence of cementum in the re-entrant folds. The diagnostic character of the **m1** is the pronounced asymmetry of the anterior lobe due to the underdevelopment of the t6. It also has three closed triangles on the labial side and five on the lingual. The triangles t5-t7 (the latter much smaller than the rest of lingual triangles; Sesé, 2014) are joined, while the t5 triangle is opened to the anterior lobe (the “ratticep” morphotype mentioned by Chaline in 1972).

Habitat and geographical distribution

This species has been occasionally cited in the Middle Pleistocene of the Iberian Peninsula as *M. oeconomus-ratticeps* (López Antoñanzas and Cuenca-Bescós, 2002). *M. oeconomus* was well represented in the Upper Pleistocene of peninsular northern half: El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008), Las Caldas (Laplana et al., 2006), Erralla (Pemán, 1985) or Rascaño (Altuna, 1981), among others. Currently, is absent from this territory, and inhabits the northern areas of Eurasia, from the north-eastern Europe in the west to Alaska in the east (Linzey et al., 2008).

Nowadays, the Tundra vole is very common in Holarctic Taiga and Tundra zones, where is usually found in wetlands such as meadows, reed beds, and marshes. Due to its periarctic distribution, some authors (Chaline, 1972; Pemán, 1985) relate the increases in populations during the Pleistocene with the coldest climatic stages. In any case, it is also recorded in more temperate climatic stages as in the Holocene of Amalda (Pemán, 1990b) or El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008), though always in smaller proportions. It is considered as indicative of aquatic and semi-aquatic habitats.



Figure 4.12 Current distribution of *Microtus (Alexandromys) oeconomus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/13451/0>)

Subgenus *Microtus* SCHRANK, 179

Microtus (Microtus) agrestis (LINNAEUS, 1761) Field vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (16 without m3; 12 with only m1); right Mandible (two complete; 20 without m3; five with only m1); 39 left m1; 44 right m1.

-Arlanpe: left Mandible (two without m3; one with only m1); right Mandible (four without m3; two with only m1); 137 left m1; 136 right m1.

-Askondo: right Mandible (one without m3); 19 left m1; 23 right m1.

-Kiputz IX: left Mandible (three without m3); right Mandible (three without m3); 21 left m1; 19 right m1.

Description y Discussion

This arvicolid has a rootless dentition and cementum in the re-entrants. The **m1** has an anterior side with four triangles, more or less closed, and an anterior lobe with variable morphology. Both t4-t5 and t6-t7 triangles are asymmetrical and alternating.

Habitat and geographical distribution

The distinction between *M. agrestis* and *M. arvalis* is not always possible. Consequently, it is common to find them cited together (as *M. agrestis-arvalis*), being the most abundant voles in the Pyrenean sites throughout the Upper Pleistocene (Arribas, 2004): Covalejos (Sesé, 2005b), Labeko Koba (Pemán, 2000), Amalda (Pemán, 1990b), etc. In the Iberian Peninsula, at present, it inhabits in a narrow strip in the north, between the Pyrenees to Galicia. It is considered as an indicator of the Atlantic climate (Arrizabalaga i Blanch et al., 1986).

The Field vole occupy a wide diversity of forests, including holm-oak and beech forests (Sesé, 2005a). Additionally, it inhabits rocky banks of streams and wet areas with dense vegetation like meadows or reed beds (Palomo and Gisbert, 2005).



Figure 4.13 Current distribution of *Microtus (Microtus) agrestis* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/13426/0>)

Microtus (Microtus) arvalis (PALLAS 1778) Common vole

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (two without m3; four with only m1); right Mandible (one complete; two with only m1); 14 left m1; 11 right m1.

-Arlanpe: left Mandible (four without m3; two with only m1); right Mandible (two without m3); 83 left m1; 76 right m1.

-Askondo: 11 left m1; nine right m1.

-Kiputz IX: left Mandible (three without m3; one with only m1); right Mandible (one without m3; one with only m1); 21 left m1; 12 right m1.

Description y Discussion

The **m1** of this species is discriminated from that of its congener due to the nearly symmetrical and in parallel orientation of t4-t5 and t6-t7 triangles. Other of its characteristic element is the similar placement of the re-entrant and salient angles, which derivate in the more rounded shape of the anterior lobe (the “agrestis” morphotype described by Chaline, 1972).

Habitat and geographical distribution

It is an opportunistic taxon without specific ecological preferences. It occupies almost all of the Northern Meseta (Palomo and Gisbert, 2005), without ever reaching the Mediterranean area.

The preferred habitats of this species are the subalpine and alpine meadows, matching with the supramediterranean bioclimatic region (long and cold winters, and annual rainfall between 350 and 12600 mm) (Blanco, 1998). It can be found in open areas with abundant herbaceous or bushy vegetation, as long as there is some environmental humidity.



Figure 4.14 Current distribution of *Microtus (Microtus) aroalis* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/13488/0>)

Subgenus *Terricola* FATIO, 1867

Microtus (Terricola) sp. FATIO, 1867

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (six without m3; two with only m1); right Mandible (four without m3; one with only m1); 16 left m1; 22 right m1.

-Arlanpe: 31 left m1; 32 right m1.

-Askondo: left Mandible (one without m3); five left m1; three right m1.

-Kiputz IX: left Mandible (one without m3); right Mandible (one without m3; two with only m1); 15 left m1; 15 right m1.

Description y Discussion

The molars of this genus do not have roots, but they have cement in the re-entrant angles. The tooth structure of the **m1** consists of four triangles on the lingual side and five on the labial side, fairly symmetrical and with rounded edges. The triangles t4-t5, communicated between them, draw the called "first Pytymian rhombus", while triangles t6-t7, interrelated, set up the "second Pytymian triangle". Due to the difficulty in distinguishing between the two species that currently coexist in the Cantabrian region, (*M. T. pyrenaicus*, *M. T. lusitanicus*, *M. T. duodecimcostatus*) we decided to assign the remains down to the genus level.

Habitat and geographical distribution

There are numerous mentions of the genus *Terricola* during the Upper Pleistocene of the Cantabria Region, both of the various species that comprise the genus, and non-specifically (sp.): Amalda (as *Terricola sp.*, *T. lusitanicus* and *T. duodecimcostatus*; Peman, 1990a); El Juyo (*Terricola sp.*, *T. lusitanicus* and *T. pyrenaicus*; Pokines, 1998) or Esquilleu (as *Terricola sp.*; Baena et al., 2005). Currently, we can find three species of this genus in the Cantabrian area: *M. (T.) lusitanicus*, *M. (T.) gerbei* and *M. (T.) duodecimcostatus*.

These are digger species that needs profound and moist soils, so they live in humid meadows, although they can also inhabit in mountainous areas close to rivers and streams located at certain mountainous altitude (Palomo and Gisbert, 2005).

Family Cricetidae MURRAY, 1866

Subfamily Cricetinae FISCHER 1817

Genus *Cricetulus* MILNE-EDWARDS, 1867

Allocricetus bursae (SCHAUB, 1930)

Material

-Lezetxiki II: left Mandible (one without m3); one left m1; one right m1; one left M2; one right M2; one left M3; one right M3.

-Arlanpe: one left M1; one left m1; one left M2; one right M2; one left m3.

Description y Discussion

This cricetid fossil of great biochronological value is characterized by having molars with couple cusps (six in the m1 and four in the rest of the molars) arranged in pairs on the lower molars and alternating in the upper ones (Gil, 1996b). The **M1** has two anterolophids, being more elongated the lingual one than the labial (Cuenca-Bescós, 2003), although both are slightly smaller in comparison with the rest of cusps. In contrast, in the **m1** the anteroconids are in parallel, with a short valley between them (Gil, 1996b).

Habitat and geographical distribution

This hamster is reported in the Iberian Peninsula since the end of the Lower Pleistocene (Gran Dolina de Atapuerca, Cuenca-Bescós et al., 2010), although during the Upper Pleistocene the mentions are exclusive of the peninsular southern half. There is no evidence of this species in the Pyrenees Region (Arribas, 2004), while in the Cantabrian region, the only mentions come from Lezetxiki (Rofes et al., 2012b) and Arlanpe (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2013). The last record of the Iberian Peninsula comes from the cave of Ambrosio, ca. 17,000 BP (Sesé and Soto, 1988).

According to Kowalski (2001) *Allocricetus bursae* would be synonymous of the current migratory Hamster (*Cricetulus migratorius*), so it would not have become extinct in the Upper Pleistocene. In the absence of a more detailed study, there are authors who propose to keep these two taxa differentiated (Sesé et al., 2011). In the present work, we followed that last idea.

In terms of its ecological requirements, it is included in the category of species of arid continental steppe (Marquet, 1989).

Family Muridae ILLIGER 1811

Subfamily Murinae ILLIGER, 1811

Genus *Apodemus* KAUP, 1829

Apodemus sylvaticus (LINNAEUS, 1758) – *flavicollis* (MELCHIOR, 1834) Wood mouse, Yellow-necked mouse

Material

-Lezetxiki II: right Maxilla (one with only M1); left Mandible (one complete; two without m1; two without m3); right Mandible (two complete; one without m3); 16 left M1; 19 right M1; 24 left m1; 21 right m1; 18 left M2; 18 right M2; 20 left m2; 23 right m2; two left M3; 10 right M3; 15 left m3; 14 right m3.

-Arlanpe: left Maxilla (one complete; three without M3); right Maxilla (one without M3; one with only M2); left Mandible (three without m3; one with only m2); right Mandible (one without m2; one without m3; one with only m1); 32 left M1; 37 right M1; 34 left m1; 40 right m1; 12 left M2; seven right M2; 14 left m2; 15 right m2; two left M3; two right M3; two M3 indet.; one left m3; three right m3; 10 m3 indet.

-Askondo: right Maxilla (one complete; one without M3); left Mandible (one without m3); right Mandible (three without m3); 16 left M1; seven right M1; 18 left m1; 13 right m1; two right M2; six left m2; five right m2; one m3 indet.

-Kiputz IX: one left m1; one left m2; two right m2.

Description y Discussion

The great morphological and dental similarity of the mean size members of this genus makes it difficult to discriminate between species, although different characters for the distinction have been described: the existence of isolated or joint tubercles on the m1, or the development of the t7 on the M1 or the t9 on the M2 (Arrizabalaga Blanch et al., 1987; Nores, 1988; Rolland, 2008). A preliminary study (in preparation) of approximately 70 current samples stored at the MNHN and RBINS leads us to think that these criteria are not fulfill in all cases, so we opted to group and describe them within *A. sylvaticus-flavicollis*.

They are characterized by having teeth with roots and low crowns, with an occlusal surface made up of several main cusps. Of the six main cusps of the **m1**, the two previous (both internal and external), the metaconid and the protoconid, converge forming an X. Additionally, there are other accessory cusps, up to a maximum of five (Pasquier, 1974).

Habitat and geographical distribution

The yellow-necked mouse appears on the Iberian Peninsula since the Pliocene, while *A. flavicollis* makes it for the first time during the Upper Pleistocene. They are common in deposits of the Upper Pleistocene of the Cantabrian region: Aitzbitarte IV (as *Apodemus* sp.; Altuna, 1970), Tito Bustillo (as *Apodemus* sp.; Altuna, 1976) or Erralla (as *Apodemus* sp.; Pemán, 1985). The specimens drop in periods of forest regression (Arribas, 2004), being instead more abundant when the environmental conditions dominating are mild temperatures, high humidity and significant development of forests. Thus, they are considered as an indicator of warm climates (Pemán, 1990a).

They are species of wide distribution, more typical of different vegetation zones, both cleared as forest. In the Iberian Peninsula currently *A. flavicollis* is only recorded in the north, from the Pyrenees to Asturias, while its congener occupies the whole of the territory, being most abundant in the Mediterranean area.

Order EULIPOTYPHILA WADDEL, OKADA Y Hasegawa, 1999

Family Soricidae FISCHER, 1814

Subfamily Soricinae FISCHER, 1814

Genus *Sorex* LINNAEUS, 1758

Sorex (Sorex) araneus LINNAEUS, 1758 - *Sorex coronatus* MILLET, 1882 Common shrew, Crowned shrew

Material

-Lezetxiki II: left Maxilla (one with A1-A5; one with A1-A2; two with P4-M2; two with M1-M2), right Maxilla (one with I-A2; one with A1-A3; one with A3-M1; one with P4-M2), left Mandible (one with p4-m1; two with p4-m2; two with m1-m3; two with m2-m3; one with m1-m2; one with m1; one with m2; one with m3); right Mandible (one with a1-m2; one with a1-m1; one with p4-m2; one with m1-m3; one with m1-m2; one with only m1); 13 left I; 15 right I; six left i; 10 right i; 46 indet. premolars; five left M1; nine right M1; six left m1; 10 right m1; eight left M2; four right M2; seven left m2; five right m2; three left M3; one right M3; seven left m3; seven right m3; three left P4; four right P4.

-Arlanpe: left Maxilla (with P4-M2); left Mandible (one with i-a1; one with m1-m2; two with m2-m3; one with only i; one with only a1; one with only m1; two without teeth); right Mandible (one with m1+m3; two with m2-m3; three without teeth); five left I; six right I; four left i; four right i; three premolars indet.; four right P4; one left M1/M2; three left m1/m2; four right m1/m2; four right M1; two right m1; one left M2; one left m2/m3; one left M3; two left m3; one right m3; three molars indet.

-Askondo: right Maxilla (one with a2-a4; one with P4-M2); left Mandible (one with i-m1; one with only m1; one with only m3; three without teeth); right Mandible (one with m1-m2; one with only m1; three without teeth); one left I; one right I; two right i; one left m1; one right m1; one left M2; one left m2; one right m2; one right M3.

-Kiputz IX: left Maxilla (one with A1-A5; two with A1-A3; one with A2-P4; one with only A3; one with P4-M1; two with M1-M2); right Maxilla (one with A1-A4; one with A1-A3; two with A1-A2; four with P4-M1; one with M1-M2); left Mandible (four with i-p4; two with a1-m2; two with p4-m2; two with p4-m1; two with m1-m3; two with m1-m2; seven with only m1; two with m2-m3; one with only m3; 22 without teeth); right Mandible (one with i-m3; two with i-m1; one with i-a1; one with a1-m1; one with p4-m1; two with p4-m2; two with m1-m3; six with m1-m2; three with m2-m3; four with only m1; three with only m2; 12 without teeth); 25 left I; 16 right I; 23 left i; 13 right i.

Description y Discussion

The species from genus *Sorex* are difficult to distinguish especially based on isolated teeth or jaws without teeth and fragmented. Also, *S. araneus* and *S. coronatus* have very similar metric and morphological characteristics, so we opted to group the material studied as *S. araneus-coronatus*.

The main features of the genus are a robust jaw, the red colour on the teeth cusps, the existence of three lobes on the occlusal surface of the lower incisors and the presence of five upper premolars (Chaline et al., 1974). For its part, the condyle has two distinct facets, with the *pars interarticularis* relatively broad, besides being longer than the width (Reumer, 1984).

Habitat and geographical distribution

Specimens of the genus *Sorex* are mentioned in various sites of the Cantabrian region from the Upper Pleistocene onward: Ekain (as *Sorex* sp.; Zabala, 1984), El Mirón (as *S. gr. araneus-coronatus*; Cuenca-Bescós et al., 2008) or Las Caldas (as *S. gr. araneus-coronatus*; Laplana et al., 2006). Today three shrew species cohabit on the north of the Iberian Peninsula: *S. araneus*, *S. coronatus*, and *S. granarius*, with an intersection area in the Pyrenees from the first two. *S. araneus* lives in the north of Catalonia, from the Pyrenees to the Catalan pre-Pyrenees, while *S. coronatus* is present from the Pyrenees to Galicia and in the south until the Sistema Ibérico (Palomo and Gisbert, 2005).

These species require habitat with abundant and moisture herbaceous, shrub, or tree type vegetation (Pokines, 1998).

Sorex (Sorex) minutus LINNAEUS, 1766 Eurasian pygmy shrew

Material

-Lezetxiki II: three right I; one left m3.

-Arlanpe: left Mandible (one with p4-m1); right Mandible (one with m1-m2); one left M2; one left m2/m3; one molar indet.

-Kiputz IX: right Mandible (one with 1-a1); one right I.

Description y Discussion

The presence of red coloured teeth (although the jaw assigned to this species in Kiputz IX has completely lost the pigmentation), and mainly, the small size of the pieces, lead us to assigned the material within the range of variation of *S. minutus*.

Habitat and geographical distribution

The Eurasian pygmy shrew is both the oldest current shrew (Reumer, 1984) and the smaller red teeth shrew of the genus *Sorex*. It is frequent in the European Pleistocene sites, although never very abundant (Reumer, 1985). In the Cantabrian region it is identified in Ekain (Zabala, 1984), Valdavara-1 (López-García et al., 2011a) or Santimamiñe (Rofes et al., 2014) among others. Nowadays its distribution ranges from northern Portugal and Galicia to the Montseny (Catalonia), getting up to the north end of the Iberian System (Palomo and Gisbert, 2005).

This species is adapted to live in areas with cold climates, and can be found at 2000 m of altitude. It lives in wet areas with annual rainfall higher than 600-700 mm, and need dense plant cover, inhabiting in grasslands and forests (Blanco, 1998).



Figure 4.15 Current distribution of *Sorex (Sorex) minutus* in Europe and an actual specimen (www.iucnredlist.org/details/29667/0; <http://www.canaryzoo.com/Spectacular%20The%20Best.htm>)

Genus *Neomys* (KAUP, 1829)

Neomys sp.

Material

-Lezetxiki II: one right P4.

-Arlanpe: left Mandible (two without dentition).

Description y Discussion

The dentition of this genus has the cusps with red colour, like in other Soricinae species. The characteristics of the genus used to differentiate it from other genus members are the morphology of the **mandibular condyle** (elongated and narrow intra-articular facet, with two very separate facets, so it has concave shape on the lingual side, giving a general "L" shaped profile) and the presence of a single lobe at the occlusal sidetop margin of the lower incisor (Chaline et al., 1974). Due to the small number of individuals, and in the absence of a detailed study, it is not possible to determine the species. In addition, in Arlanpe the existence of two sizes specimens it might be due to the presence of adults and juveniles of the same species, or to the presence of two species of this genus.

Habitat and geographical distribution

The genus *Neomys* is identified in the Iberian Peninsula from the Middle Pleistocene onward (Sesé, 1994). In the Cantabrian region, there are mentions in the Upper Pleistocene sites of Antolinako Koba (as *N. fodiens-anomalus*; Zubeldia et al., 2007b), Laminak II (as *Neomys* sp.; Pemán, 1994) or Cobrante (as *N. fodiens*; Sesé, 2009). Currently, two species of water shrews coexist in the Iberian Peninsula: *N. fodiens* and *N. anomalus*. While the first one is exclusive of a Northern Strip from the Catalan Pyrenees until the province of A Coruña, the Mediterranean water shrew is widely distributed in the northern half (Palomo and Gisbert, 2005).

Neomys is a semi-aquatic genus associated with the existence of permanent water masses and with fast flow. Outside of these areas, it is possible to find it inhabiting moisture environments in forests and grasslands (Blanco, 1998). The presence of this genus is, therefore, indicative of the existence of any watercourse in the vicinity of the site (Pemán, 1985; Pokines, 1998).

Subfamily Crocidurinae MILNE-EDWARDS, 1872

Genus *Crocidura* WAGLER, 1832

Crocidura russula HERMANN, 1870 White-toothed Shrew

Material

-Lezetxiki II: left Maxilla (one complete); two indet. I; one left P4; one left M1; one right M1; two left m1; two right m1; three right M2; two left m2; one right m2; one left m3.

-Arlanpe (cf.): right Mandible (two with m1-m3); two left i; one left P4; one left M1; one left m1/m2.

Description y Discussion

The shrews of this genus do not have red coloured. The **jaw** has a more robust ramus than in the *Sorex* genus. The articular condyle, with subtriangular morphology, is well marked and presents a unique facet (Chaline et al., 1974). Regarding the dentition, the cingulum surrounds all the outline of the teeth. The **incisor** has one lobe, and the **p4** has tetrahedron shape and lack of the postero-lateral crest identified in other shrews (Arrizabalaga i Blanch et al., 1986).

There have been established different discrimination criteria to differentiate species, such as the shape of the cingulum in m2, the morphology of the P4 or the height of the mandibular ramus (Poitevin, 1984; Saint Girons et al., 1979). In any cases abundant and well-preserved material is required, which is not usual of the assemblages recovered in caves.

Habitat and geographical distribution

The genus *Crocidura* is mentioned in various sites of the Cantabrian region from the Upper Pleistocene onward: in El Mirón or Erralla as *C. russula* (Cuenca-Bescós et al., 2008; Pemán, 1985) or Amalda and Antoliñako Koba as *Crocidura* sp. (Pemán, 1990b; Zubeldia et al., 2007a). Today two species inhabit in the Iberian Peninsula: *C. suaveolens*, which has northern and Atlantic distribution, and *C. russula*, which occupies the entire Spanish territory except for high altitude areas.

C. russula is a Mediterranean species that inhabit in the margins of forests or open spaces (Blanco, 1998; Palomo and Gisbert, 2005). It seems that white teeth shrews are adapted to more arid conditions than the Soricidae (Rzebik-Kowalska, 1995).



Figure 4.16 Current distribution of *Crocidura russula* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/29652/0>)

Family Talpidae FISCHER, 1814

Genus *Talpa* LINNAEUS, 1758

Talpa europaea LINNAEUS, 1758 European mole

Material

-Lezetxiki II (cf.): left Mandible (two without teeth); right Mandible (one without teeth); one right premolar indet.; two right m1; one left m2; one right m2; one left Humerus; one right Humerus; seven phalanges indet.

-Arlanpe (cf.): left Mandible (one with p1-p3; one with only m3; one without teeth); right Mandible (one with p1-p4; one with p1-p3; one with only m3; one without teeth); one canine tooth indet.; one P4 indet.; one p4 indet.; one right M1; one left M2; one left m1/m2; eight right m1/m2; seven left Humeri; one right Humerus; two right Radii; two left Ulnae; one right Ulna; two left Tibia-Fibulae; four right Tibia-Fibulae; 35 left Astragali; 24 right Astragali; nine left Calcanei; three right Calcanei; 61 phalanges indet.; 21 3^o phalanges. Indet.

-Askondo (cf.): right Maxilla (one with C-P4); right Mandible (one without teeth); 10 phalanges indet.; 13 3^o phalanges indet.

-Kiputz IX (cf.): three indet. premolar indet.; two left Calcanei; two right Calcanei; two phalanges indet.; one 3^o phalange indet.

Description y Discussion

Talpa is one of the few small mammal genus in which almost the entire skeleton is determinable, although the most commonly used elements are the dentition and the humerus (Arrizabalaga i Blanch et al., 1986; Chaline et al., 1974). The **mandible** is characterized by being elongated and thin, curved on the underside. The coronoid is robust while the condyle is simple and cylindrical. The first incisor is small-sized and the canine, with elongated conical shape, is slightly larger than the incisors. Regarding the **humerus**, it is robust and flattened in an anteroposterior sense, and presents characteristic "X" shaped morphology.

Cleef-Röders and Hoek Ostende (2001) attempted to establish differences in the dentition of *T. occidentalis* and *T. europaea*, concluding that the variations were more visible in the humerus than in the dentition. The adscription of the remains studied in this thesis has been made based on the size and morphology of the dentition and the humerus.

Habitat and geographical distribution

The genus *Talpa* has a wide presence in most Pleistocene deposits of the Cantabrian region, although as noted by Pemán (1990a), its actual presence would be around 5% of total identified remains (once taken into account the relatively large size of the moles and the fact that practically all the entire skeleton is determinable). It is identified in Covalejos (as *T. europaea*; Sesé, 2005a), Labeko Koba (as *Talpa* sp.; Pemán, 2000) or El Mirón (as *T. europaea*; Cuenca-Bescós et al., 2008). Currently, we can find two species in the Cantabrian range: *T. europea* and *T. occidentalis*. The European Mole occupies the northeast Strip, from the Mediterranean coast to Santander, while the Iberian mole (endemic to the Iberian Peninsula) presents a more or less continuous distribution in the peninsular northwest third (Palomo and Gisbert, 2005). In the CAPV *T. occidentalis* is quoted in some localities on the northwest (Álvarez et al., 1985).

Moles are eurytherm species associated with humid areas with deep and easy to dig soil (Blanco, 1998). Currently they occupy mainly grasslands, although it seems that this species originally lived in forests (Sesé, 2005a).



Figure 4.17 Current distribution of *Talpa europaea* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/41481/0>)

Family Erinaceidae FISCHER, 1814

Genus *Erinaceus* LINNAEUS, 1758

Erinaceus europaeus LINNAEUS, 1758 Western European Hedgehog

Material

-Lezetxiki II (cf.): one left m1.

-Arlanpe (cf.): one right M2.

Description y Discussion

We only have two molars of this species among the studied material. Both have sub-rectangular shape, with the basal cingulum characteristic of the genus that surrounds the tooth, thicker on the labial side than in the lingual. On the **m1**, the metacone, and the protocone are not parallel, being the first displaced forward while the paraconid is well marked. The **M2** has the hypocone and the protocone well developed and connected to each other. The metastyle is well marked while the metacrest is quite short.

Habitat and geographical distribution

E. europaeus, widely distributed by the Iberian Peninsula, is identified at various sites in the Upper Pleistocene of the Cantabrian range: Tito Bustillo (Altuna, 1976), Amutxate (Sesé, 2014) or El Juyo (Pokines, 1998). Currently the western European hedgehog has a wide distribution throughout the Iberian Peninsula, although it is scarce in the Mediterranean environments (Palomo and Gisbert, 2005).

In the North of Spain is found, in both forested and open areas, whenever there is a shrub-like vegetation (Blanco, 1998; Sesé, 2005a).



Figure 4.18 Current distribution of *Erinaceus europaeus* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/29650/0>)

Class AMPHIBIA LINNAEUS, 1758

Order CAUDATA SCOPOLI, 1777

Family Salamandridae GOLDFUSS, 1820

Genus *Salamandra* LAURENTI, 1768

Salamandra salamandra (LINNAEUS, 1758) Common Fire Salamander

Material

-Lezetxiki II: three Trunk vertebrae.

-Arlanpe: three Trunk vertebrae.

-Kiputz IX: three Trunk vertebrae.

Description y Discussion

The **trunk vertebrae** of the salamanders are opisthocoelous, with the neural arch flattened postero-ventrally. The neurospinous, which is well defined in the front, is low and elongated, without reaching the posterior end of the neural arch (Francis, 1934). The parapophyse and the diapophyse are robust and cylindrical, being joined by a bone plate along all or almost all its extension (Hodrová, 1984). The spinous processes are not as developed as in the *Triturus* genus.

Habitat and geographical distribution

Throughout all the Upper Pleistocene of the Cantabrian region there are this species mentions at various sites: Cueva de las Hienas and Cueva Oscura (Sanchiz, 1977b), Valdavara-1 (López-García et al., 2011a) or Cueva del Conde (López-García et al., 2011b) among others. It is likely that during the coldest periods salamanders isolated in the valleys of foothills rivers, being their dynamics linked to the forest refuge (Arribas, 2004). Currently it has a bi-spatial distribution, one northern and other western, with a wide variety of subspecies in the Iberian Peninsula.

It is a strictly terrestrial species mainly linked to shady and humid zones of deciduous forests, while may also inhabit another type of plant communities such as wet meadows, whenever the humidity is high (García-París et al., 2004). It is a mountain species that mainly inhabit in medium or high mountain massifs, from the sea level up to 2500 m in the Central System Central (Pleguezuelos et al., 2002).

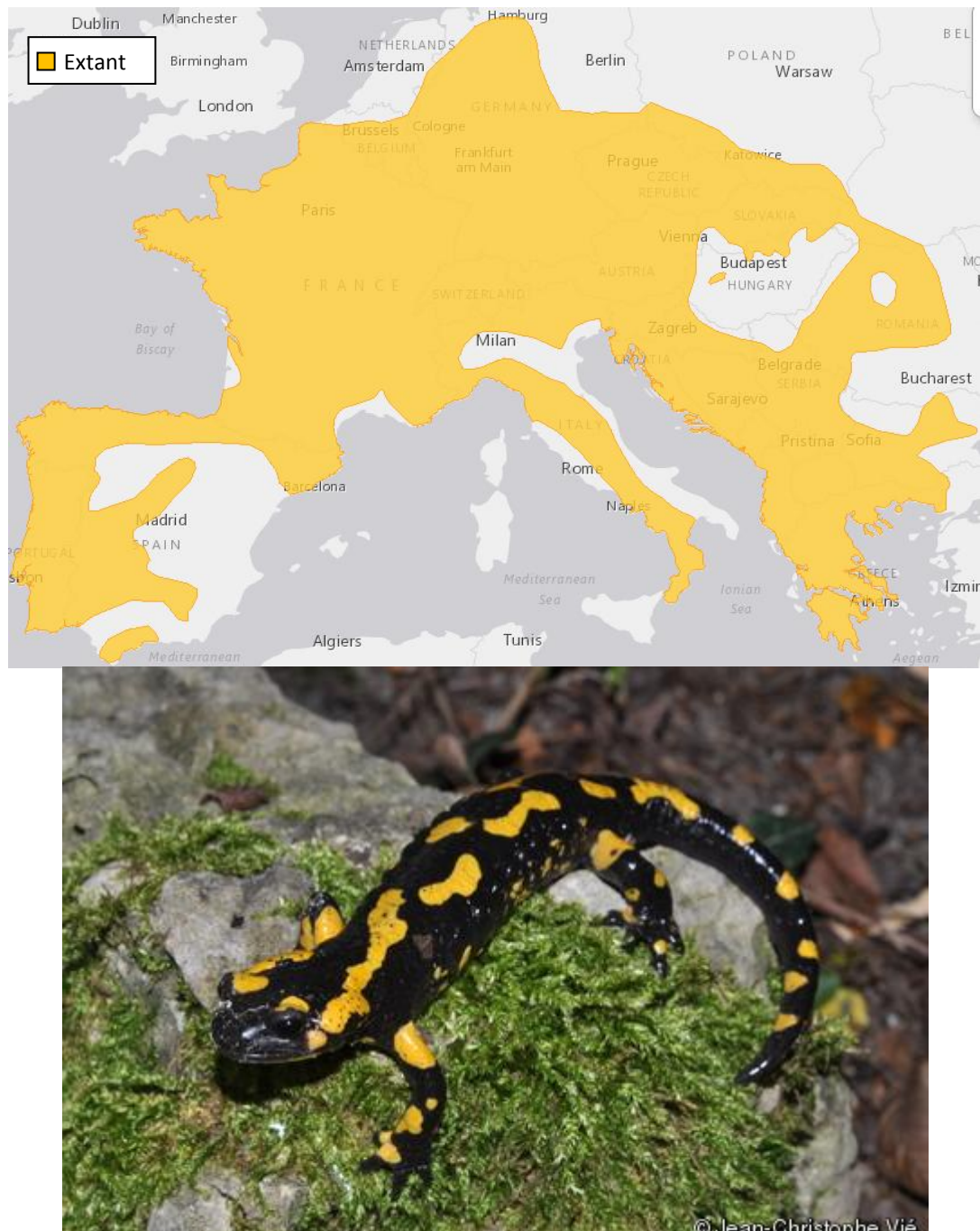


Figure 4.19 Current distribution of *Salamandra salamandra* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/59467/0>)

Order ANURA RAFINESQUE, 1815

Family Alytidae FITZINGER, 1843

Genus *Alytes* WAGLER, 1829

Alytes obstetricans (LAURENTI, 1768) Common midwife toad

Material

-Arlanpe: one right ilium.

Description y Discussion

Along all the sites studied, in this thesis we have a unique ilium assignable to this species. It presents the characteristics of this species, even if it is partially fragmented. Thus, it has a straight and long *pars ascendens*. The ischial process is well developed, as well as the upper tuberosity, that sits over large part of the *acetabularia cavity*, although without standing out laterally (Felix and Montori, 1986). As indicated by Bailon (1991), the angle formed by the ventral border of the frontal branch and the front limit of the *pars descendens* exceeds 90 °.

Habitat and geographical distribution

The common midwife toad is identified in the Iberian Peninsula from the Lower Pleistocene onward (Atapuerca, Burgos; Blain et al., 2010), with Upper Pleistocene references in Erralla (although it may be a current contamination; Esteban y Sanchiz 1985), Laminak II (Sanchiz and Esteban, 1994) or Cova Rosa (Sanchiz, 1977b). The four subspecies that currently inhabit in the Iberian Peninsula have a differential distribution, but without clear geographical boundaries (Pleguezuelos et al., 2002). In general, this species is absent from the southern third, with the exception of the eastern part. In the Basque Country its widespread distributed (Álvarez et al., 1985).

It is present mainly in areas of high rainfall, by requiring due to its prolonged larval stage, constant water points. Although it occupies many habitats, from the sea level up to 2400 m in the Pyrenees, it is usually related to moist meadows (Pleguezuelos et al., 2002). It can buried pretty deep, so its presence in some archaeological sites could be due to *in-situ* deaths.



Figure 4.20 Current distribution of *Alytes obstetricans* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/55268/0>)

Family Bufonidae LAURENTI, 1768

Genus *Bufo* LAURENTI, 1768

The identification of numerous fossils does not reach beyond the family level because of the fragmentation and the digestion. Therefore, this material is excluded from the paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction.

Material

-Lezetxiki II: one Premaxilla

-Askondo: one right Humerus; one left Radius-Ulna.

Bufo bufo (LINNAEUS, 1758) Common toad

Material

-Arlanpe: one Angular indet.; one Parasphenoid indet.; two Sphenethmoids; one Coracoid indet.; two left Scapulae; two right Scapulae; three left Humeri; five right Humeri; seven Trunk vertebrae; two Sacral vertebrae; seven Urostyle; 10 left Iliia; seven right Iliia.

-Askondo: one right Scapula; one left Humerus.

-Kiputz IX: one right Parietal; two Coracoids; one Sphenethmoid; one right Humerus; two right Iliia; one Trunk vertebra.

Description y Discussion

The morphology of several postcranial elements such as the humerus, the ilium, and scapula allow a clear assignment at the genus level. We have identified **humerus** (crest and epicondyle moderately developed and condyle distally displaced; Bailon, 1999), of both females and males, differentiable in the development degree of the distal crest. The **ilium**, without *crista dorsalis*, presents the elements characteristics of this species: one lobule tuberosity upper and well developed but not prominent and rounded dorsal edge (Felix and Montori, 1986). Finally, the **scapula** is elongated and has a sinuous edge, with the glenoid apophysis well-marked. The absence of supraglenoid fossa allows its distinction from *B. calamita*.

Habitat and geographical distribution

The common toad is known in the Iberian Peninsula from the Lower Pliocene, being an abundant element in the Cantabrian fossil record of the Upper Pleistocene: Cueva de la Paloma (Sanchiz, 1980), Chufin (Sanchiz, 1977b), Ekain (Sanchiz, 1984a), etc. The different forms that inhabit nowadays in the Iberian

Peninsula are spread throughout the territory, being most numerous in mountain areas (Pleguezuelos et al., 2002).

It inhabits all kind of environments, and although usually it is terrestrial, its presence could be conditioned by the existence of constant and deep waters, preferably with vegetation. In the Basque Country presents a marked preference for deciduous forests with rivers and streams (Pleguezuelos et al., 2002).



Figure 4.21 Current distribution of *Bufo bufo* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/54596/0>)

Bufo calamita (LAURENTI, 1768) Natterjack Toad**Material**

-Arlanpe: two left Humeri; one left Ilium.

-Askondo (cf.): one right Ilium.

Description y Discussion

The **humeri** of *B. calamita* are characterized as being clearly more curved and robust and moderately shorter than the rest of Bufonidae (Bailon, 1999). In addition, the relative size of the condyle and the epicondyle is greater, and they present the start of a paraventral crest absent in the other true toads (Sanchiz, 1977a). The **ilium** has a prominent upper tuberosity, pointed and with one lobe. In the anterior branch, it has a posteroventral lamina characteristic of this species, called "Lamina calamita" (Sanchiz, 1977a).

Habitat and geographical distribution

Species knew from the Pliocene, its presence is mentioned in the Upper Pleistocene sites of Cova Rosa (Sanchiz, 1977b), Cueva de la Paloma (Sanchiz, 1980) or Santimamiñe (Rofes et al., 2014). Its current area of distribution would be slightly more reduced, since although it is widely distributed in the interior and southern parts of the Iberian Peninsula, its presence in large areas of the Cantabrian range is scarce (Pleguezuelos et al., 2002). The current mentions of the CAPV correspond to settlements of the southern half (Álvarez et al., 1985).

The natterjack toad is a species with a high ecological plasticity that inhabits all kind of environments, although in the Basque Country has an obvious preference for deciduous forests (Álvarez et al., 1985). It requires temporary and shallow water points for the lay. In sympatry with *B. bufo*, it is considered a worst competitor.



Figure 4.22 Current distribution of *Bufo calamita* in Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/54598/0>)

Family Ranidae RAFINESQUE, 1814

Genus *Rana* LINNAEUS, 1758

Rana temporaria LINNAEUS, 1758 - *iberica* BOULENGER, 1879 European common frog, Iberian frog

Material

-Lezetxiki II: two Premaxilla indet.; six Maxilla indet.; two left Parietal bones; four right Parietal bones; two Parietal bones indet.; one left Squamosal; one right Scapula; four left Humeri; two right Humeri; two left Radius-Ulnae; one right Radius-Ulna; one Trunk vertebra; one 8^o Vertebra; one left Ilium; one right Ilium; one Femur indet., eight Tibia-Fibulae indet.

-Arlanpe: two left Premaxilla; three right Premaxilla; 15 Maxillae indet.; two Angular indet.; one Parietal bone indet.; four Sphenethmoids indet.; one Prootic indet.; 10 Coracoids indet; four left Scapulae; seven right Scapulae; 14 left Humeri; 16 right Humeri; four Humeri indet.; two Atlas; 14 Trunk vertebrae; five 8^o vertebrae; eight Sacral vertebrae; 19 Urostyle; 22 left Iliia; 22 right Iliia; 11 Tibia-Fibulae indet.

-Askondo: one left Premaxilla; one Premaxilla indet; five fragments of Maxilla indet.; one fragment of Pterygoid; one right Squamosal; two left Humeri; two right Humeri; one left Radius-Ulna; three right Radius-Ulnae; one right Scapula; two Sterna; four Urostyle; three left Iliia; three right Iliia; one Sacral vertebra; eight Trunk vertebrae; seven Tibia-Fibulae; 41 phalanges.

-Kiputz IX: seven Maxilla indet.; two Mandible indet.; one Parietal bone indet.; one Coracoid indet.; two left Scapulae; two right Scapulae; one right Humerus; one right Ilium, one Urostyle; two Trunk vertebrae; one 8^o vertebra.

Description y Discussion

The general morphology of some postcranial elements such as ilium, humerus, urostyle or the scapula, allow the attribution of some remains of the genus *Rana*, a category that currently includes only the brown frogs (green frogs are included in the genus *Pelophylax*). In the studied area, we can find both *R. temporaria* and *R. iberica*. The specific assignment within the group is complicated, being the metric analysis of the Ilium proposed by Esteban y Sanchiz (1985) the most efficient method. Unfortunately, the conservation state of the remains does not allow us to carry out this analysis. Thus, we decided to study them as a group named "*R. temporaria-iberica*".

The **ilium** of the frogs is characterized by a high *crista dorsalis*, a relatively short ischial process and by the absence of the interiliac tuberosity (Bailon, 1999).

The **scapula** is longer than wide, with slender back edge of the acromial and glenoid apophyses (Rage, 1974). In ventral view, it is an internal crest located above the glenoid process that expands on the blade bone blade of the scapula (Bailon, 1999).

The **humerus** is composed by a relatively slender and straight diaphysis in ventral view and a condyle located in the extension of its axis (Bailon, 1999). The humeri of male individuals have, on the posteroventral surface, one mesial crest that climbs through the diaphysis with a curved shape.

Habitat and geographical distribution

Both *R. temporaria* and *R. iberica*, have numerous mentions from Upper Pleistocene sites of the Cantabrian range: Cova Rosa (as *R. temporaria* y *R. iberica*; Sanchiz, 1977a); Ekain (as *R. temporaria* and *Rana* sp.; Sanchiz, 1984) or Erralla (as *R.* cf. *Rana dalmatina* and *R. temporaria*; Esteban y Sanchiz, 1985). The CAPV is one of the few areas of the Iberian Peninsula which is currently inhabited by both species. The Iberian frog is an endemic species whose presence extends discontinuously by the Cantabrian range, while the European common frog also occupies also all the Northern Strip, although its settlements are more numerous (Pleguezuelos et al., 2002).

The two species have a wide latitudinal distribution, from close to the sea level up to 2400 m. *R. iberica* has aquatic requirements, being associated with cold and rapids water streams with abundant vegetation on the banks. In contrast, the European common frog has fairly terrestrial habits, frequently migrating to scrubland and beech and oak forests, although it can be also observed in the shady banks of small streams (Pleguezuelos et al., 2002). They are considered species typical of wetlands.

Class REPTILIA LAURENTI, 1798

Order SQUAMATA OPPEL, 1811

Suborder Sauria MACCARTHNEY, 1802

Family Lacertidae OPPEL, 1811

Material

-Lezetxiki II: two Maxilla indet.; Two Dentaries indet.

-Arlanpe: two right Maxilla; one Maxilla indet; one Dentary indet.; one Trunk vertebra; one Caudal Vertebra with autonomy.

-Askondo: one Sacral vertebra; three Trunk vertebrae; one Caudal vertebra.

-Kiputz IX: two Dentary indet.; five Trunk vertebrae; one Caudal vertebra with autonomy.

Description y Discussion

The lacertas are represented by fragmented dental elements and vertebrae, with a similar size of the current representatives of the genus *Lacerta*. The **dental remains** have the characteristic features of the family: Meckel's fossa widely open in the dentary and pleurodont, cylindrical, mono or bicuspid teeth. The **vertebrae** are procoelous, with cylindrical and short vertebral body. The carenee is prominent and thin while the neural spine is relatively high (Bailon, 1991; Barahona and Barbadillo, 1997; Barahona et al., 1998).

Habitat and geographical distribution

L. bilineata, *L. lepida*, *L. schreiberi* and *L. vivipara* occupied all or some parts of the Basque Country (Álvarez et al., 1985). They have opposite ecological requirements (some have markedly Mediterranean character while other live in the northwestern area), so these remains are excluded from the paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction.

Family Anguidae OPPEL, 1811

Genus *Anguis* LINNAEUS, 1758

Anguis fragilis LINNAEUS, 1758 Slow worm

Material

-Lezetxiki II: one Dentary; 617 osteoderms; 19 Trunk vertebrae; four Caudal vertebrae; 14 Caudal vertebrae with autotomy,

-Arlanpe: three Parietal bones indet.; one Premaxilla indet.; 10 left Dentary; six right Dentario; one left Maxilla; two right Maxilla; 572 osteoderms; 22 Cervical vertebrae; 610 Trunk vertebrae; 308 Caudal vertebrae; 193 Caudal Vertebrae with autotomy; 17 Sacral vertebrae; one Axis.

-Askondo: 20 osteoderms; one Caudal vertebra.

-Kiputz IX: 18 osteoderms.

Description y Discussion

The diverse skeletal elements of *A. fragilis* represented at the studied sites leave no doubts in its attribution, being the most abundant pieces the osteoderms, followed by vertebrae and teeth. The **trunk vertebrae**, procoelous and postero-ventrally flattened, have a longer than wider vertebral body, with a flat ventral surface (Bailon, 1991). In lateral view, the neuro-spine is elongated and moderately high while the hypapophysis is absent. The lateral boundaries are well marked. Although most of the **dental remains** are fragmented, they have a reduced number of sub-pleurodont teeth well separated each other and in a hook shape.

Habitat and geographical distribution

The slow-worm, the unique Anguidae that lives in Western Europe, is known in the Iberian Peninsula from the Lower Pleistocene onward (Blain, 2009), being mentioned in numerous Upper Pleistocene sites of the Cantabrian range: Cueva de la Paloma (Sanchiz, 1980), Cueva del Conde (López-García et al., 2011b) or Santimamiñe (Rofes et al., 2014) among others. Nowadays in the Iberian Peninsula is focused on the northern half, with more or less isolated populations in mountain systems of the center (Pleguezuelos et al., 2002). Due to their hygrophilous nature, it is apparently absent in the Mediterranean area and more arid areas of the west of Araba (Álvarez et al., 1985).

It is present in different habitats of the Eurosiberian region, whenever they have more or less dense herbaceous stratum. It occupies mainly deciduous forests, shrublands, and grasslands, having semi-underground habits (Pleguezuelos et al., 2002).



Figure 4.23 Current distribution of *Anguis fragilis* Europe and an actual specimen (http://www.faunaeur.org/full_results.php?id=214587 y <http://www.fotonatura.org/galerias/fotos/399568/>)

Suborder Serpentes LINNAEUS, 1758

Family Colubridae OPPEL, 1811

Subfamily Colubrinae OPPEL, 1811

Material

-Lezetxiki II: one Cervical vertebra; one Caudal vertebra.

-Askondo: two Trunk vertebrae; six Caudal vertebrae.

Genus *Coronella* LAURENTI, 1768

Coronella austriaca LAURENTI, 1768 Smooth snake

Material

-Arlanpe: four Trunk vertebrae; one Caudal vertebra.

Description y Discussion

Trunk vertebrae of the genus *Coronella* are mainly characterized by their small size (not exceeding 5 mm the length of the vertebral body), and the absence of hypapophysis. The neural arch is postero-ventrally flattened while the vertebral body is cylindrical. Both the condyle and the cotyle are small and circular (Bailon, 1991). In the prezygapophysis of the trunk vertebrae, the proximal part is robust while the parapophysis is more developed than the diapophysis (Szyndlar, 1984).

Habitat and geographical distribution

There are few remains of this species in Cantabrian range sites with Upper Pleistocene chronology, being mentioned in Valdavara-1 (López-García et al., 2011a) and Antoliñako Koba (Zubeldia et al., 2007a). In contrast, today is widely and evenly distributed through the wet Eurosiberian region, both on the hillside and the mountain area (Pleguezuelos et al., 2002).

It occupies a variety of habitats, whenever they have a good shrub cover. It also inhabits rocky areas. Thus, it is possible to find it on edge and clearings of deciduous and mixed forests or grasslands (Pleguezuelos et al., 2002). In sympatry with *C. girondica*, occupied areas of lower temperature and higher humidity and vegetation cover (Salvador, 1998).



Figure 4.24 Current distribution of *Coronella austriaca* Europe and an actual specimen (http://www.faunaeur.org/full_results.php?id=214732 y http://www.hlasek.com/coronella_austriaca_a71.html)

Coronella girondica (DAUDIN, 1803) Southern smooth snake

Material

-Lezetxiki II: one Trunk vertebra.

-Arlanpe: six Trunk vertebrae; two Caudal vertebrae.

Description y Discussion

The differences with the trunk vertebrae of *C. austriaca* reside in the proximal part of the prezygapophysis (which, in this case, is thin) and that the parapophysis and the diapophysis have the same size (Szyndlar, 1984).

Habitat and geographical distribution

The oldest fossil record of the Iberian Peninsula dates from the Upper Pliocene, at the Medes Islands (Bailon, 1991). Although there are Pleistocene mentions (Atapuerca complex, Blain et al., 2010, 2008b); Solana del Zamborino, Bailon, 1991; Cueva Victoria, Blain et al., 2008a; etc.), until theses thesis, the only record from the Cantabrian range sites came from Santa Catalina site (Bailon and Garcia-Ibaibarriaga, 2014). This snake is currently spread throughout the Iberian Peninsula, although its distribution is patchy, at least as far as the number of observations is concerned (Pleguezuelos et al., 2002).

This thermophilous species is not abundant in any of the areas that it inhabits, being the absence of vegetation one of the main reasons for their low numbers (Pleguezuelos et al., 2002). Although it can occupy a broad range of habitats, its most characteristic environments are the sunny and stony areas with abundant scrub (Salvador, 1998).



Figure 4.25 Current distribution of *Coronella girondica* Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/61491/0>)

Subfamily Natricinae BONAPARTE, 1838

Genus *Natrix* LAURENTI, 1768

Natrix sp.

Material

-Arlanpe: 22 Trunk vertebrae.

Description y Discussion

The general morphology of *Natrix* trunk vertebrae is a more or less elongated centrum, a short and sigmoidal hypapophysis, a neural arch vaulted in posterior view, a high neural spine, short and forwardly targeted parapophysis and small size condyle and cotile (Bailon, 1991).

Depending on the morphology of the parapophysis and hypapophysis processes, Szyndlar established (1984) certain criteria to distinguish *N. natrix* from *N. maura* and *N. tessalata*, although it seems that the morphology of these structures is highly variable depending on the individual. Unfortunately, the state of conservation of our remains does not allow an accurate, specific assignment.

Habitat and geographical distribution

The number of citations of this genus in the fossil record of the Iberian Peninsula is reduced, specially during the Upper Pleistocene of the Cantabrian range, being the cave of Valdavara-1 (Galicia) the only reference (as *N. natrix* and *N. maura*; López-García et al., 2011a). These two medium size snakes have an extensive area of distribution, being present in all Spanish provinces, although *N. natrix* has more settlements in the northern half (Pleguezuelos et al., 2002).

They are related to water courses, from rivers to small size ponds. However, it is usual for them to develop its activity out of the water, specially in the case of *N. natrix*, being found in clear areas of forests, grasslands or scrubs (Pleguezuelos et al., 2002; Salvador, 1998).

Family Viperidae OPPEL, 1811

Genus *Vipera* LAURENTI, 1768

Vipera seoanei LATESTTE, 1879 Seoane's viper

Material

- Lezetxiki II: three Trunk vertebrae.
- Arlanpe: six Trunk vertebrae.
- Kiputz IX: one Trunk vertebra.

Description y Discussion

The vertebrae identified in Lezetxiki and Arlanpe present the typical characteristics of the European vipers (small size vipers found in Europe; Bailon, 1991; Szyndlar, 1984): convex vertebral body with vague lateral limits, straight hypapophysis, neural arch flattened in posterior view, well-developed neural spine (without standing above) and well-developed condyle and cotile. The specific differentiation is complex due to the morphological similarity of the vertebrae, especially in the case of trunk vertebrae. Even so, we consider possible to assign, although with reservations, our material to *V. cf. seoanei* due to biogeographic reasons.

Habitat and geographical distribution

Due to the difficulties to establish a specific assignation, it is common to find mentions as *Vipera* sp. in the Upper Pleistocene fossil record of the Cantabrian region: Valdavara-1 (López-García et al., 2011a), Cueva del Conde (López-García et al., 2011b) or Santimamiñe (Rofes et al., 2014), among others. Seoane's Viper is a peninsular endemic species, whose distribution area extends through the coastal regions of the Bay of Biscay and not Mediterranean mountain areas of the neighbouring regions (Pleguezuelos et al., 2002).

In general, it occupies areas with bramble patch and hedgerow of bushes vegetation of meadows and forests edges, whenever there is not extreme aridity, and they have enough sunshine (Salvador, 1998).



Figure 4.26 Current distribution of *Vipera seoanei* Europe and an actual specimen (<http://www.iucnredlist.org/details/61594/0>)

Capítulo 5

YACIMIENTOS ESTUDIADOS

ÍNDICE

5.1 Arlanpe	168
5.2 Lezetxiki II	212
5.3 Askondo	240
5.4 Kiputz IX	263

Este capítulo se centra en los cuatro yacimientos estudiados en esta Tesis Doctoral: las cavidades vizcaínas de Arlanpe y Askondo y las guipuzcoanas de Lezetxiki II y Kiputz IX. Presentamos la localización geográfica y geologic de cada uno de los yacimientos, junto con un breve recorrido por la historia de las excavaciones. En el apartado de descripción, presentamos las características de la secuencia estratigráfica identificada, así como los datos cronológicos disponibles y los diversos estudios realizados en cada oquedad. A continuación, nos referimos al estudio tafonómico preliminar de los microvertebrados, para pasar a la descripción de la asociación fósil y sus variaciones a lo largo de la secuencia. Estos datos nos permiten realizar un acercamiento al paleoambiente y al paleoclima del momento de la formación de estos depósitos, realizados en este trabajo mediante dos metodologías diferentes: “Habitat Taxonomic Index” y “Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)”. Por ultimo, comparamos los resultados de estos estudios con los obtenidos a partir de otros proxies paleoambientales, a fin de conseguir una aproximación lo más afin posible a la realidad.



Figura 5.1 Localización de los yacimientos estudiados: Arlanpe (Lemoa), Lezetxiki II (Arrasate), Askondo (Mañaria) y Kiputz IX (Mutriku).

Arlanpe

ÍNDICE

5.1.1 Geographical setting and geological context	170
5.1.2 History of the investigations	171
5.1.3 Description of the cavity	173
A. Stratigraphy	173
B. Chronology	176
C. Other studies	177
• Sedimentology	177
• Palinology	177
• Marine and terrestrial molluscs	178
• Large mammal and anthropological record	178
• Archaeological remains	179
5.1.4 Taphonomy	180
5.1.5 Small vertebrates assemblage from Arlanpe	183
5.1.6 Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	199
A. Taxonomic Habitat Index	199
B. Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	204
5.1.7 Discussion	207
A. Small vertebrates record: synthesis	207
B. Sedimentology	207
C. Palinology	208
D. Marine and Terrestrial molluscs	208
E. Large mammal and anthropological record	208
F. Occupational dynamics of the cave	209
5.1.8 Conclusion	210

Arlanpe cave is located in the municipal term of Lemoa, in the right margin of the final stretch of river Arratia, at 204 masl. During the excavations carried out between 2007 and 2011, a cronocultural sequence ranging from the early stages of the Middle Palaeolithic (MIS 7-6) to the Bronze Age (MIS 1) was identified. Therefore, it is one of the oldest sites of the Cantabrian region.

5.1.1 Geographic setting and geological context

The archaeological site of Arlanpe is a small cave placed in the neighbourhood of Landais, in the municipality of Lemoa (Bizkaia). It is situated in the final stretch of Arratia Valley, near its confluence with Ibaizabal River, at an altitude of 204 masl and 100 m above the river. It is located in the Western slope of Mt. Pagotxueta, in the limestone cragg of Arlanpeko Atxa (UTM 30T coordinates X: 519254, Y: 4782262 and Z: 204), almost at the peak of Atxikerra. This area is abundant in limestone, so there are numerous cavities, some of them, as Atxubita, Atxarte or Getaleuta, with archaeological evidences. Nonetheless, most of them are related with the use of the caves as sepulchral sites during the Chalcolithic-Bronze Age.

The cave is located in the Aramotz Massif, at its west end. Like Askondo Cave, it is part of the geological permeable formation of Early Cretaceous (Albian) limestones of "Aramotz-Anboto" system (Figure 5.2). This area has a very steep relief, with slopes greater than 30% gradient representing half of the territory within a radius of 10 kilometers around the site. Even if the confluence of both rivers is visible from the cave, the strong relief of the area also determines the visibility from the site, which is limited to approximately 5% of the close territory (García-Moreno, 2013).

Nowadays, the surrounding area of the cave is strongly anthropized, with intense forestry exploitation, primarily plantations of pine. However, it is still possible to find small masses of mixed deciduous woodland, riparian forest and even oaks in the rocky areas (Iriarte-Chiapusso, 2013). Fern and heathers recolonized economically non active areas, especially on the left bank of Arlanpe stream.

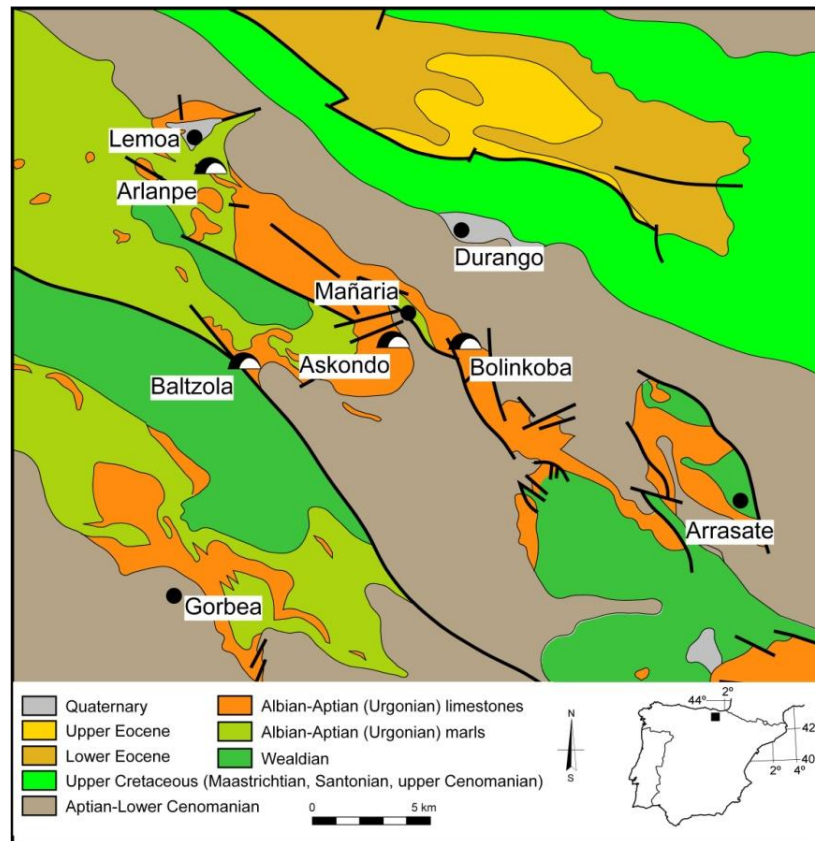


Figure 5.2 Geological and geographical location of Arlanpe cave (Lemoa, Bizkaia) and the approximate location of some archaeological sites. Modified from Rat (1959). Map by X. Murelaga.

5.1.2 History of the investigations

While the cave of Arlanpe is known from long ago by the residents (apparently it was used as a refuge during the bombardments in the Spanish Civil War), the archaeological site was not discovered until 1961 by the Club de Espeleología Alegría de Amorebieta. The same year, J.M de Barandiaran identified as Lower Paleolithic one of the lithic pieces recovered in a small test made somewhere in the entrance (Rios-Garaizar et al., 2013d). After this, Arlanpe cave fall into oblivion, although there are few references about the site (Catálogo de las Cuevas de Vizcaya or in the Enciclopedia Vasca).

In 2006, a first exploration of the cavity was formed to characterize the archaeological deposit of Arlanpe. The excavation grid was installed according to the progression of the cave, establishing the ideal North at the bottom of the same, diverted some 169° W of the magnetic North (Rios-Garaizar et al., 2013d). The axis of each square was named with numbers and the abscissas with letters, while the 0 point was defined in the exterior of the cave. Two prospections (squares H30 and J18-19) were carried out in two different sectors of the cave, confirming the presence of Early Paleolithic levels (Lower or Middle) in the Back sector and Upper Solutrean levels in the Entrance.

Therefore systematic archaeological works were carried out between 2007 and 2011 (Figure 5.3), providing a long sequence from the Early Middle Paleolithic to the Roman period. The excavation was performed on 14 m² of an estimated total area of about 60 m². The cave has been subdivided in three main excavation sectors: Entrance (J18, J19.2 and J19.4, J20.2 and J20.4, J21.2 and J21.4, K20.1 and K20.3 and K21.2 and K21.4), Central (J24.1 and J24.2 and J25) and Back (G28.2 and G28.4, H28-32 and I28-30). In each sector a concrete stratigraphic sequence, with its own numeration, has been established.

The detailed information of these investigations, and their results, were published in a monograph entitled *La cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria* (Rios-Garaizar et al., 2013b). Since 2008 this site was made known through numerous publications in various scientific journals (Gómez-Olivencia et al., 2013; Rios-Garaizar et al., 2015, 2013b, among others).



Figure 5.3 A) View of the Arlanpe Mt from the NNE. B) Entrance gallery of Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) from the current opening. C) Picture of the excavation process in the Entrance of Arlanpe. D) Water-screening of the sediment with 0.5 mm mesh. Photos by Arlanpe excavation team.

5.1.3 Description of the cavity

Although there was probably another entrance of the cave, the current access is on the NW face (Rios-Garaizar et al., 2013d). It is 2x2 meters in size and rhomboid shape, and it opens almost directly on the rock cliff. The karst cavity along Arlanpe Cave presents a development of 25m approximately in a single gallery or main corridor (Figure 5.4 A). Within the main corridor, three sections or more spacious rooms with more or less same dimensions are distinguished, although the height gets smaller at the bottom. There are small alcoves hanging over the entire cavity.

A) Stratigraphy

Despite the fact that the stratigraphic sequence in Arlanpe is not strictly continuous, as in the case of the majority of karstic caves, the deposits nevertheless encompass a wide range of the Middle Pleistocene and Holocene remains.

Entrance sector

The Entrance sector, where a stratigraphic sequence of more than 1.50 m has been documented, is located 10 m from the opening (Rios-Garaizar et al., 2013d). The levels of this area, except the superficial and the pits, have been named with Roman numerals. The Paleolithic levels are sealed by a scrambled superficial level of 10 to 20 cm. Additionally, the Paleolithic levels are altered on two different points by sub-circular plant pits filled with Paleolithic and Roman times materials (Figure 5.4 B).

Level I: brown clay matrix level of 20-25 cm with limestone clasts. Archaeological materials allow its allocation to the Magdalenian, as corroborates the two dating of this level.

Level II: dark grey level with abundant clasts of diverse size and 20-30 cm thick. Both the archaeological material and dating in the upper and lower section of the level are consistent with the end of the Upper Solutrean.

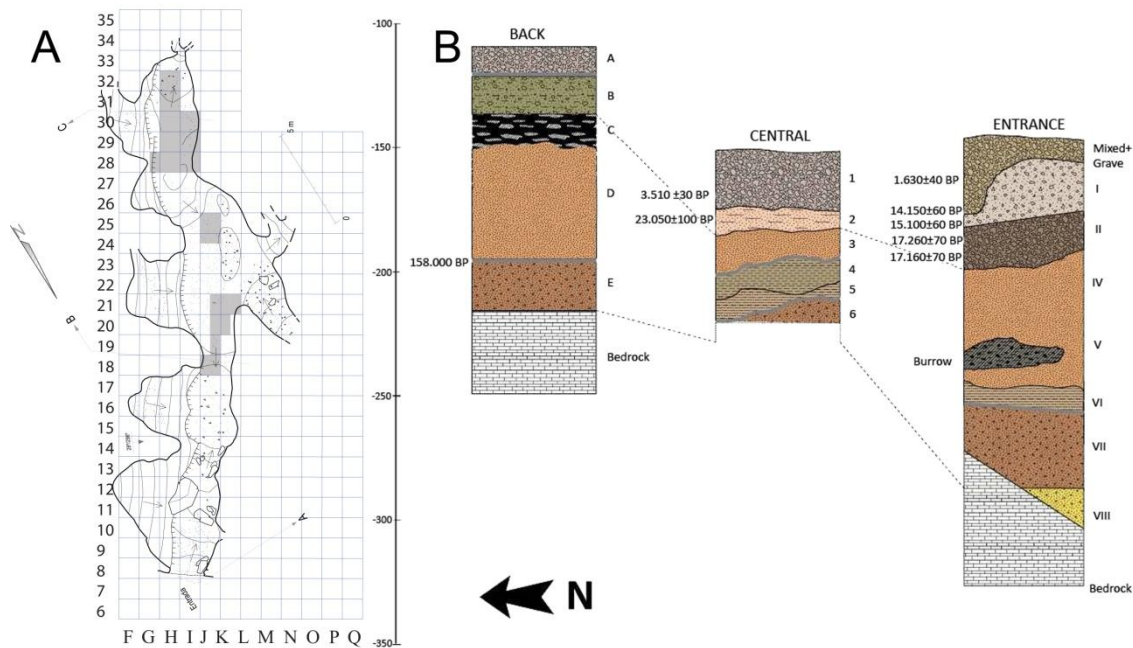


Figure 5.4 A) Planimetry of Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) showing the excavation areas (gray). B) Schematic stratigraphy of each sector and the correlations between them. Modified from

Level III: probably this level identified as “pit” in 2006 is a collapse of a burrow excavated in level IV and filled with sediments from the level II. So it is an altered level.

Level IV: orange clay level in which the size of the clasts changes from the bottom to the top. Due to their appearance, the materials recovered at this level can be assigned to the early Middle Paleolithic.

Level V: slightly more orange level 20-30 cm thick and crossed by burrows channels. Ascribed to the early Middle Paleolithic.

Level VI: 10-20 cm thick level, with darker sediment and assigned to early Middle Paleolithic.

Level VII: sandy archaeologically sterile level with strong orange colour. It rests directly on the bedrock.

Level VIII: completely sterile package of yellowish clay identified only in square K21.1.

Central sector

The Central sector is located 17 m from the opening (Rios-Garaizar et al., 2013d). A stratigraphic sequence of 1.50 m has been documented, and in this case the levels have been named with Arabic numerals (Figure 5.4 B).

Level 1: level consisting of small size limestone clasts and sandstone edges in which a small fallen sandstone milestone has been located in the margin of a tumulus. The dating of the human skull fragment allow its assignation to the Bronze Age.

Level 2: 10 cm thick level of sandy orange sediment with carbonates. The lithic industry is typical of the Upper Paleolithic.

Level 3: level of approximately 15 cm that dips S-N and that can be correlated with the level D from the Back sector.

Level 4: this level of greenish brown silt matrix with terrestrial snails has 10 cm and also dips S-N. Probably corresponds to the level VI of the Entrance sector.

Level 5: level with dark orange sediment and about 10 cm thick, it is located on top of a strongly altered stalagmite crust.

Level 6: this red coloured sediment level with abundant (hidro)oxide and sandstone pebbles probably corresponds to level VII of the Entrance sector sequence and with Level E from the Back sector.

Back sector

The stratigraphy of the Back sector is irregular, with thicknesses ranging from 10-20 cm to 1 m deep (Rios-Garaizar et al., 2013d). The levels of this area have been named using letters (Figure 5.4 B).

Level A: level compound of a mixture of sands and brown silts with fragments of various nature (clasts, bones, lithic remains, etc.), it has a mound shape and a maximum of 20 cm depth. There is a mixture of Paleolithic and Postpaleolithic materials.

Level B: level with greenish brown sandy silt matrix and more sandy areas. It has between 10 and 25 cm thick and includes both elements of Late and Upper Paleolithic.

Level C: composed by silty sands, it presents bioturbations and traces of water erosion. It incorporates both the upper and the lower level elements.

Level D: reddish-brown coloured sandy silt level, in some areas is deposited directly on the bedrock.

Level E: it is composed of reddish brown silty clays, and contains modified fragments of bone, abundant microfaunal remains, and some isolated lithic remains.

B) Chronology

Several samples have been taken of all the levels that can be radiocarbon dated (Rios-Garaizar et al., 2013d). There have been selected herbivore remains with traces of human action and human bone remains to be analysed by ^{14}C AMS in BETA Analytic laboratories. All samples analyzed offered positive results. However, some remains come from unsafe stratigraphic contexts or do not match with the stratigraphic position of the level in which they were recovered, so they are excluded in this study (for more information Rios-Garaizar et al., 2013c). Thus, Table 5.1 summarized the information about the reliable samples.

A fragment of flowstone found in the Back sector, just below the last remains of level D and in the ceiling of level E, has also been dated with U/Th. In this case the analysis has been carried out in the Instituto de Ciencias de la Tierra Jaume Almera (ICTJA), in Barcelona. The results (184,271 +34,258/-26,576 BP) should be considered as a maximum age for level D.

Besides, six AAR dates were essayed on *Vulpes* sp. and *Ursus spelaeus* teeth (Torres et al., 2013). However, the results present some assignation difficulties with the dates obtained by other methodologies, probably due to sampling and preservation problems (Rios-Garaizar et al., 2015).

Table 5.1 List of radiocarbon dates from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) including cultural periods, chrono-stratigraphic units and zone, laboratory codes, and the elements from where the samples were taken.

Cultural period	Level	Zone	Radiocarbon age		Mean prob.	Lab code	Sample
			^{14}C yr BP	Cal yr BP 2σ			
Late Roman	Grave S	Entrance	1,630±40	1,612-1,412	1,528	Beta – 287337	Animal bone
Bronze Age	1	Central	3,510±30	3,867-3,697	3,777	Beta – 339110	Human bone
Middle Magdalenian	I	Entrance	14,150±60	17,460-17,010	17,227	Beta – 287336	Animal bone
Middle Magdalenian	I	Entrance	15,100±60	18,546-18,138	18,356	Beta – 316472	Animal bone
Upper Solutrean	II	Entrance	17,260±70	21,045-20,594	20,812	Beta – 261388	Animal bone
Upper Solutrean	II	Entrance	17,160±70	20,926-20,493	20,697	Beta – 261389	Animal bone
Upper Solutrean	III	Entrance	17,070±80	20,843-20,344	20,591	Beta – 238178	Animal bone
Gravettian	2	Central	23,050±100	27,577-27,141	27,371	Beta – 313143	Animal bone

Despite the presence of some hiatus, specially in the first part of Upper Pleistocene, and the existence of diverse processes of alteration, both natural and anthropic, the different prehistoric archaeological levels can be grouped into six chono-cultural units (Rios-Garaizar et al., 2013a):

Early Middle Paleolithic (EMP): the assessment of the chronology of these levels, situated in MIS6-5, is complex (i.e. technical difficulties and the uncertainty of the results themselves). The assemblage can be divided between EMP without bifaces and an EMP with bifaces.

Gravettian (G): the chronological assignment of level 2 from Entrance sector is based on a ^{14}C AMS dating, while the archaeological remains are scarce.

Upper Solutrean (US): during the Upper Solutrean Arlanpe was used as an occasional habitat that combines activities from a hunting place with other more typical of habitats or domestic spaces.

Middle Magdalenian (MM): there are ephemeral occupations signs related with hunting preparation activities.

Bronze Age (BA): During the Bronze Age Arlanpe had a sepulchral use, phenomenon also noted in Askondo, Urtiaga or Gerrandijo.

C) Other studies

Sedimentology

The geoarchaeological works in Arlanpe focused on the study of the site formation processes and on the characterization of archaeological levels from sedimentological point of view (Iriarte et al., 2013). Thus, it does emerge that during the Early Middle Paleolithic the paleoenvironmental conditions that prevailed were warm and relatively humid, with the creation, erosion and infiltration of terrigenous sediments. Eventually, this formation process was interrupted by relatively cold rapid events, as is inferred by levels rich in limestone intraclasts. For these stages, micromorphological data indicate a relatively sporadic human presence.

On the contrary, during the Upper Paleolithic the conditions would be colder, predominating cryoclasty and limestone clasts fragmentation.

Palinology

Due to poor spore and pollen conservation, the palynological study has only provided information about the vegetation of the oldest levels (EMP) recorded in the Back sector (Iriarte-Chiapusso, 2013). The sample 5 from the basis of the level D presents a low diversity of arboreal species (AP = 16,8%), while in the herbaceous-bushes the most represented taxa are true grasses (13,3%) and heaths (11,5%). The sample 6, taken in the middle part of this level, shows the expansion of forest cover and its diversity (from the four taxa identified in level previous level to nine in this one). It is important the presence of *Carpinus betulus*, species absent in the Upper Pleistocene pollen records from this region.

After an interruption of the sequence due to the insufficient number of palynomorphs recovered in sample 7 (level C), in sample 8 the arboreal pollen percentages almost doubled (AP: 49%), with *Alnus*, *Betula* and *Tilia* dominating the spectrum.

The first sample from level B (n° 9) was statistically invalid. The only noticeable differences in sample 10 in relation to previous record are a slight decrease in the arboreal stratum, less diversity of herbaceous taxa and a slight increase of fern spores.

Marine and terrestrial molluscs

A total of 378 NISP malacological remains corresponding to 44 MNI of several taxa (Table 5.2) have been identified. All levels (except the level II, assigned to the Solutrean) with this kind of material have been attribute to EMP (Gutiérrez, 2013).

Table 5.2 Marine and terrestrial molluscs identified in Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

Marine bivalves	Terrestrial gastropod mollusc
<i>Bilvalvia sp.</i>	<i>Cepaea nemoralis</i>
<i>Eastonia rugosa</i>	<i>Retinella incerta</i>
	Zonitidae
Marine gastropod mollusc	Stylommatophora sp.
<i>Nucella lapillus</i>	

It has not been possible to establish whether the contribution of the land snails is anthropic or natural, with arguments in favour of both options. A *N. lapillus* remain found on level II has an anthropic drilling, although it is not possible to confirm whether it was used as food, instrument or ornament.

The presence of marine molluscs suggests the existence of inland-coast movements by human groups that inhabited the cave during both the Middle and Upper Pleistocene periods.

Large mammal and anthropological record

Pleistocene levels from Arlanpe have yield an appreciable number of large mammal remains (Table 5.3), including, together with the evidences from El Castillo, one of the oldest pieces of reindeer from the Iberian Peninsula (Gómez-Olivencia et al., 2014). At EMP levels, the average abundance of herbivores is 73.4%, although with large fluctuations among sublevels and excavation sectors (between 46.7% in level 4 to 89.2% in level IV). Within the herbivores, the goats predominates the assemblage, while bears do the same among the carnivores.

The taphonomic analysis of the remains recovered at the level D from the Back sector, remarks the great fragmentation of them (from 1637 analyzed fossils only 292 have been identified at taxonomic category). The more abundant alterations are biogeochemical, although 118 remains present evidences of human activity such as fire exposure (67.22%), breaking (19.49%) or cutting marks (14.4%). Among the non-human activity evidences, those produced by carnivores intervention are considerably (64 NR), although there are other signs generate by biological alterations, water running or trampling.

During the Upper Pleistocene, herbivores continue being the dominant species. The four studied levels (level I-III from the Entrance sector with Upper Solutrean-Middle Magdalenian chronology and level 2 from the Central sector assigned to the Gravettian) have similar values of percentage of herbivores (84-92%), while carnivores present a lower taxonomic diversity (falling from eight to five taxa).

Table 5.3 Large mammal faunal remains from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

Artiodactyla	Carnivora
<i>Bovinae</i> indet.	<i>Canis lupus</i>
<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cuon alpinus</i>
<i>Rangifer tarandus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>Capreolus capreolus</i>	<i>Meles meles</i>
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	<i>Panthera cf. pardus</i>
<i>Capra pyrenaica</i>	<i>Crocuta crocuta</i>
	<i>Ursus arctos</i>
Perissodactyla	
<i>Equus</i> sp.	Lagomorpha
Rhinocerotidae indet.	<i>Oryctolagus cuniculus</i>

Regarding the anthropological record, throughout the various excavation campaigns a total of 38 remains were recovered (33 after being restored) corresponding to a minimum of two adults distributed in the three excavation sectors (Gómez-Olivencia, 2013). Three direct dates (one per each sector) allow hypothesizing that probably there were two episodes of burial, one *circa* 3.800 BP and the other *circa* 3.400 BP.

Archaeological remains

The lithic assemblage of lowest levels of Arlanpe, even being limited, represents one of the fewest cantabrian ensembles of EMP (Rios-Garaizar et al., 2015). Most of the material would be provisioned in the primary outcrops (flint and lutite mostly), manufactured combining Acheulean (bifacial technology) and Middle Paleolithic (Levallois and discoid) production systems (Rios-Garaizar, 2013). One of the features of Arlanpe to be highlighted is that does not follows the procurement model established for the Upper Paleolithic of the eastern Cantabrian

Range. Around the 79% of 1845 identified remains are done on flint, when normally these values tend to be close to 90%. This Solutrean industry is related with activities of a hunting-camp and with other more domestic. Finally, during Middle Magdalenian, the assemblage is characterized by an almost exclusive imported flint used to produce bladelets and backed bladelets inherent of a repetitive use of the cave as a hunting camp.

Bone and antler industry and ornamentation are limited. In level D two bone fragments likely to have been used were identified, while in level II there were recovered manufacturing remains, not finished objects, objects of domestic use (needle, spatula) and hunting weapons (assegais), besides the two unique ornament elements of this cave.

Finally, an engraved block with four figures on two faces of the block, one of them clearly feminine, and probably associated with the Middle Magdalenian occupations, was found in the Entrance sector (Garate et al., 2013).

5.1.4 Taphonomy

The preliminary taphonomic study carried out in Arlanpe suggests that based on the categorization of Andrews (1990), the predator that generated the accumulation of the small mammals could be one of those animals included within the category 1 defined by this author.

Nevertheless, some amphibian's long bones such as the urostyle, ilium or humerus present traces of digestion and fracturing (Pinto Lloná and Andrews, 1999). Considering that the Ranidae usually have perfectly ossified articulations, it is highlighting the digestion of some elements like the humerus, which in many cases only preserved the part of the condyle or the ilium (Figure 5.5 A). Regarding the reptiles, most of the snake's vertebrae have slight traces of digestion, although there are some with considerable traces of gastric digestion and even corrosion. Insofar, among the slow worm (*Anguis fragilis*) remains, few digestion traces have been identified (Figure 5.5 B).

Therefore, we consider that the origin of the accumulation of microfaunal remains from Arlanpe could be mixed. The high number of postcranial elements of *An. fragilis*, comparatively with little digestion traces, indicate that most of the remains would belong to *in situ* dead individuals. Nonetheless, most amphibians and small mammals remains were probably accumulated by a nocturnal bird of prey (category 1 *sensu* Andrews 1990) such as the Barn Owl (*Tyto alba*), while reptiles and some Ranidae fossils, would have been predated and consumed by small carnivores.

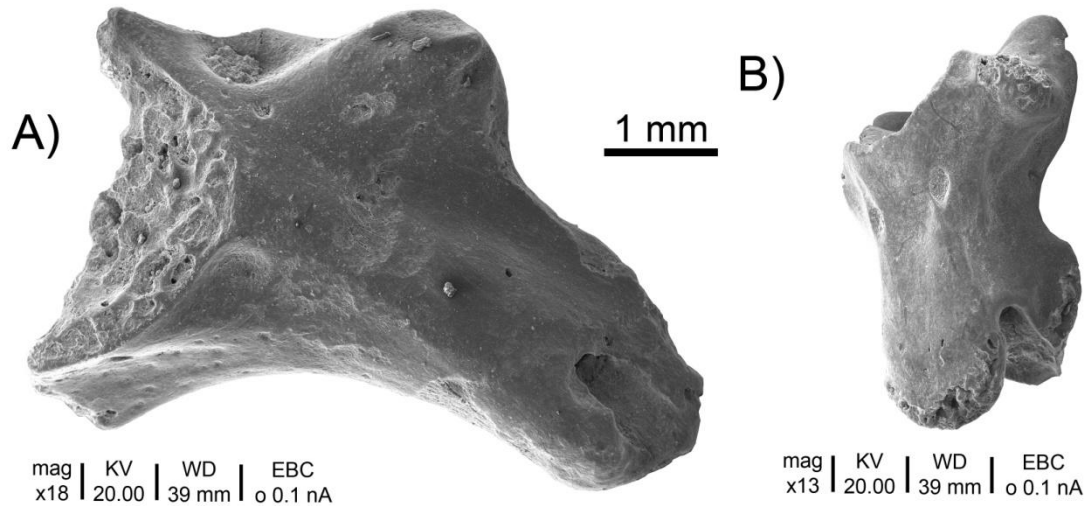


Figure 5.5 A) *R. temporaria-iberica* ilium with great digestion and B) *A. fragilis* trunk vertebra with moderate digestion from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

More than 108000 identified and undetermined skeletal elements were recovered in the small vertebrates samples from Arlanpe. In order to assess differential preservation of skeletal elements we examined the frequencies of skeletal elements based on the proportion of specimens of each element from the total number of identified individuals. The assemblage includes 18384 remains of micromammals which could be identified to skeletal element, divided among the three excavation sectors.

In the Entrance sector (Figure 5.6), 11106 skeletal remains have been identified, representing the 60% of the totals. There are three groups of curves, so the levels have different values. Nearly all the skeletal elements are represented, although with considerable variations among bones. The molars and the incisors are the most recorded elements, followed by the humerus and scapula. It is noteworthy that the level VI is the only one where most represented remains are the molars. In all the levels, with the exception of levels VI and VII, femora and humeri have similar distribution pattern, what can be interpreted as an absence of selection by the prey among the distal and proximal limb bones. Similar conservation of the limb bones, and the absence of identified scapula, indicates that the hunter takes the prey to the nest, as they usually do the diurnal birds of prey. The proportion of mandibles in levels VI, V and II is slightly high, what can be related with the absence of postdepositional processes. Level I is different from the other levels identified in the Entrance sector, with a very low presence of incisors. These elements are very resistant, so normally in this type of deposits have often high values.

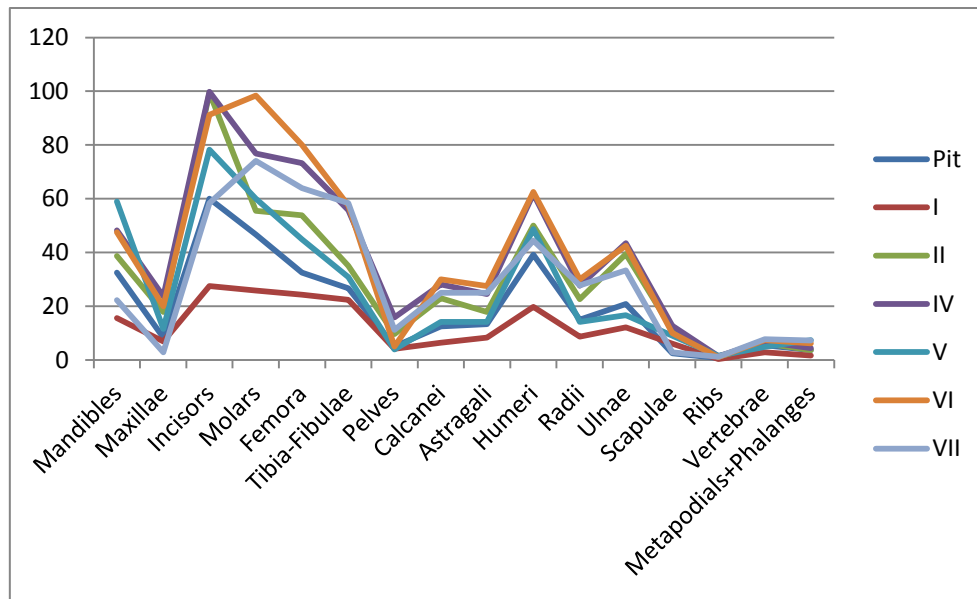


Figure 5.6 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

The situation in the Central sector is slightly different to that aforementioned (Figure 5.7). 2860 skeletal remains were identified, what corresponds to the 16 % of the total assemblage. The bones representation among the levels varies considerable, while altogether molars, incisors, astragali and ulnae are the most identified elements. In level 4 it is noteworthy the absence of mandibles and maxillae, as well as the high values of incisor and molars. Therefore the remains of the Central sector suffered significant transport after being deposited. In comparison with the Entrance sector, highlight the low number of humeri preserved, while the proportion of femura is quite lower.

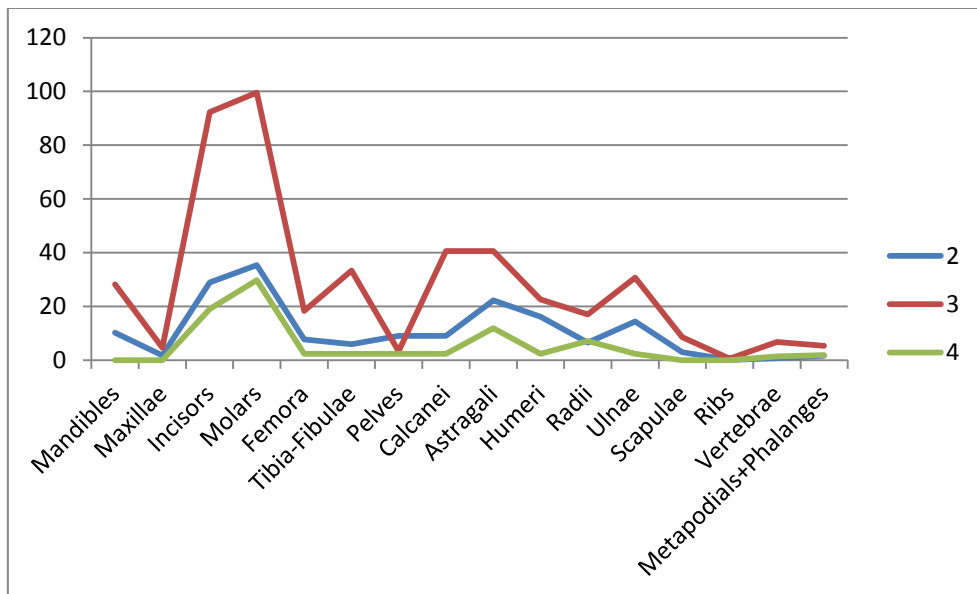


Figure 5.7 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

Finally, the remains identified in the Back sector represent the 16% of the global (4418 identified skeletal elements). While levels A and B show a similar pattern (Figure 5.8), the curves of levels C and D are discordant. Thus, while level D the relation between femora and humeri is proportional, in level C the distal limb bones are overrepresented. In level D it is also remarkable the conservation of the astragali, represented by *circa* 35%.

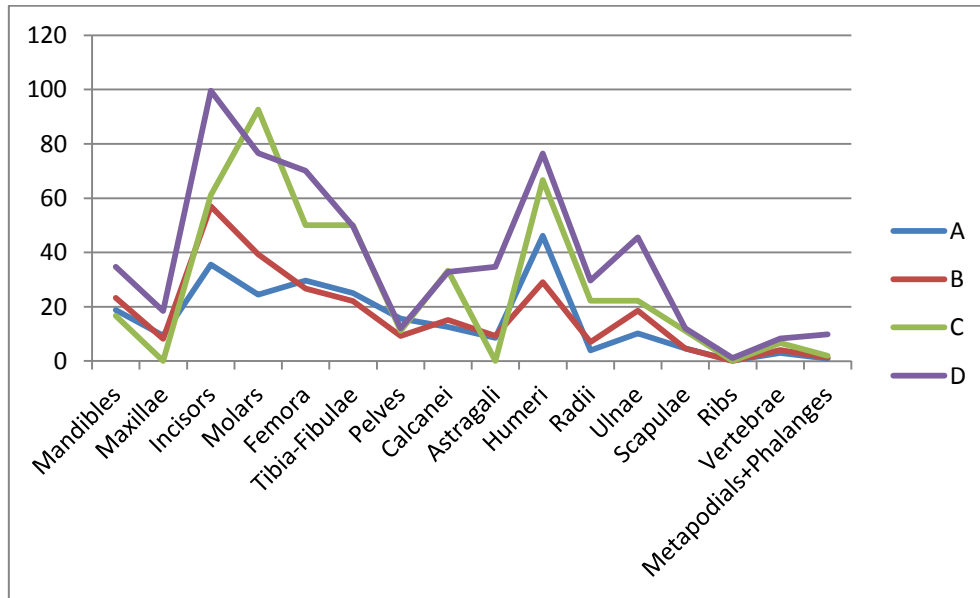


Figure 5.8 Relative abundance of small mammal skeletal elements of the Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia).

The results of a skeletal element proportions analysis of the micromammals from Arlanpe presents a high representation of some elements with high structural density (femora, humeri or tibia-fibulae) and low representation of others, like mandibles and maxillae. This, together with the high proportion of loosed incisors and molars, implies that these remains underwent some kind of transport and/or trampling. Beside, levels I, 2, 4 and A have a similar pattern, with a low presence of incisors. This probably would be related with the existence of postdepositional disturbances processes.

5.1.5 Small vertebrate assemblage from Arlanpe

An area of at least 0.5m² from the three excavation sectors (quadrants J19.2 and J20.4 from the Entrance sector, square J24 and J25 from the Central sector and quadrants H28.1-2 and square H29 from the Back sector), covering all the stratigraphic units, was specially stored to obtain the small vertebrate samples. An important list of small vertebrates remains has been recovered, with *circa* 39.900 disarticulated bone fragments (teeth, isolated mandibles, skull fragments, and post-cranial bones). 3351 remains have been identified at genus and/or species level (NISP), and they correspond with a minimum of 967 individuals (MNI).

The small-vertebrates assemblages include a total of at least 34 taxa (Figure 5.9-5.11): one lagomorph (cf. *Oryctolagus cuniculus*), one sciurid (*Marmota marmota*), two glirids (*Eliomys quercinus* and *Glis glis*), one castoridae (*Castor fiber*), nine murids (*Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis* and *Microtus (Terricola) sp.*), one cricetid (*Allocricetus bursae*), one murid (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), four soricids (*Sorex araneus-coronatus*, *Sorex minutus*, *Neomys spp.* and *Crocidura russula*), one talpid (*Talpa europaea*), one erinaceid (*Erinaceus cf. europaeus*), Chiroptera indet., one salamandrid (*Salamandra salamandra*), one Alytidae (*Alytes obstetricians*), two bufonids (*Bufo bufo* and *Bufo calamita*), one ranid (*Rana temporaria-iberica*), two saurians (Lacertidae indet. and *Anguis fragilis*), and four serpents (*Coronella austriaca*, *Coronella girondica*, *Natrix sp.* and *Vipera cf. seoanei*).

The Eurasian beaver and Alpine marmot remains (one and six fossils, respectively) come from the thicknesses concentrate recovered in the excavation process, and not from the microfaunal samples. So, even if they are taken into account, they are excluded from the following study, as well as all the fossil elements recovered in the Burrow levels.

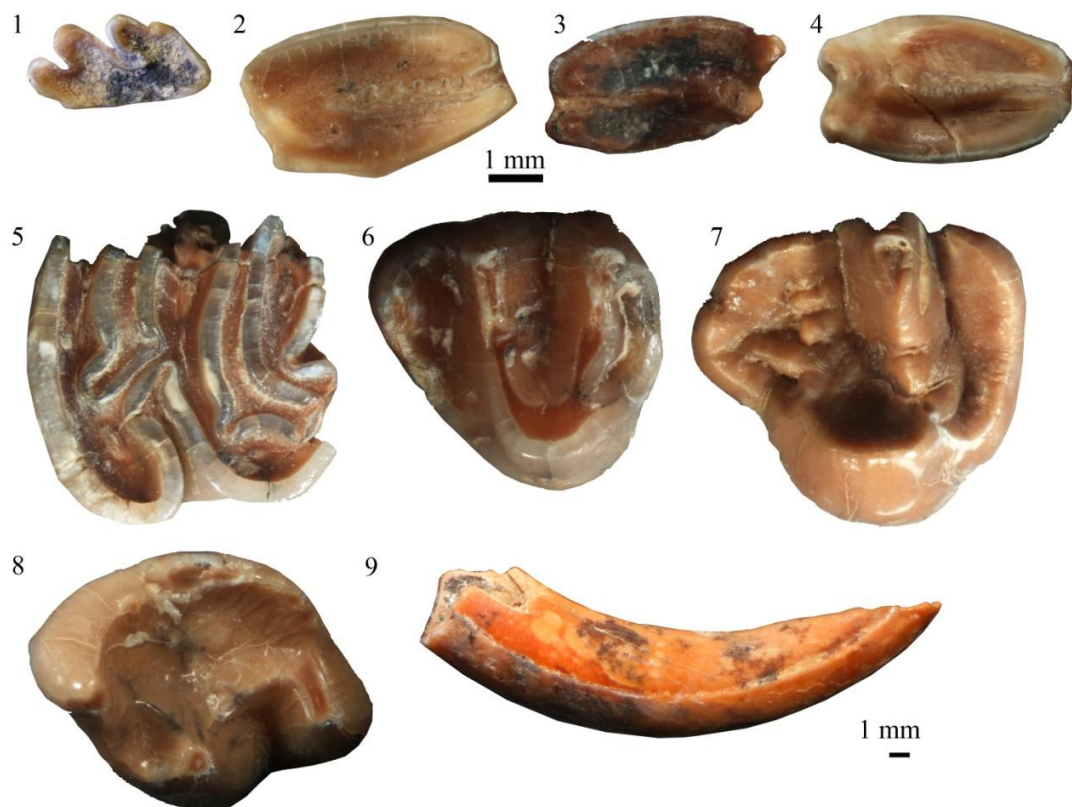


Figure 5.9 Some small vertebrates remains from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *Oryctolagus cuniculus* (1) left P2, (2) right m1, (3) left m2, (4) right p4; *Castor fiber* (5) right M1-2; *Marmota marmota* (6) left d4, (7) right m3, (8) left M1-2, (9) Incisor. Scale bar = 1 mm figures 1-8 and scale bar = 0.1 mm figure 9.

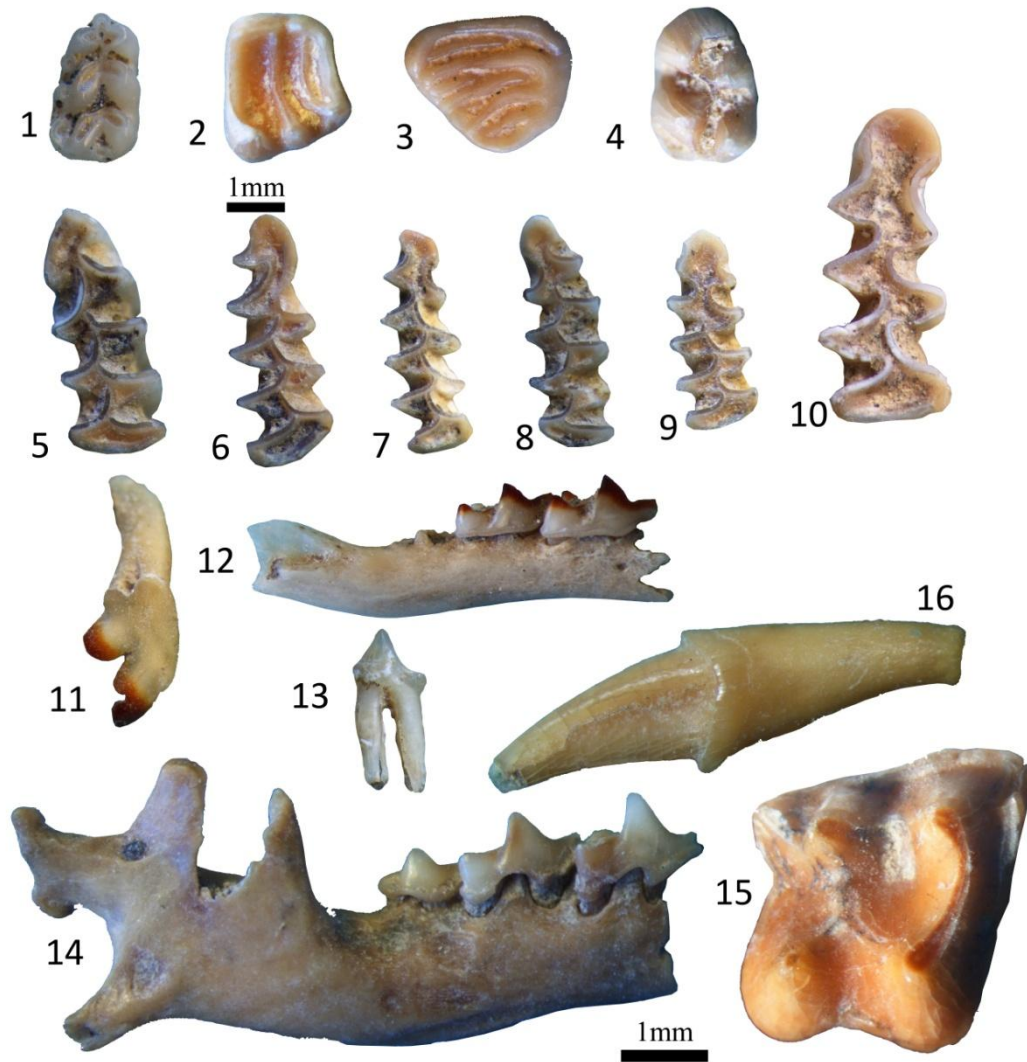


Figure 5.10 Some small vertebrates from Arlanpe. *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (1) right m1; *Eliomys quercinus* (2) right m1; *Glis glis* (3) right M3; *Allocricetus bursae* (4) right m3; *Chionomys nivalis* (5) left m1; *Microtus oeconomus* (6) right m1; *Microtus agrestis* (7) right m1; *Microtus arvalis* (8) left m1; *Microtus (Terricola)* sp. (9) right m1; *Arvicola amphibius* (10) right m1; *Sorex araneus-coronatus* (11) right I; *Sorex minutus* (12) right mandible with m1-m2; *Talpa* cf. *europaea* (13) left p1; *Crocidura russula* (14) right mandible with m1-m3; *Erinaceus* cf. *europaeus* (15) right M2; Chiroptera indet. (19) c. Scale bar = 1 mm

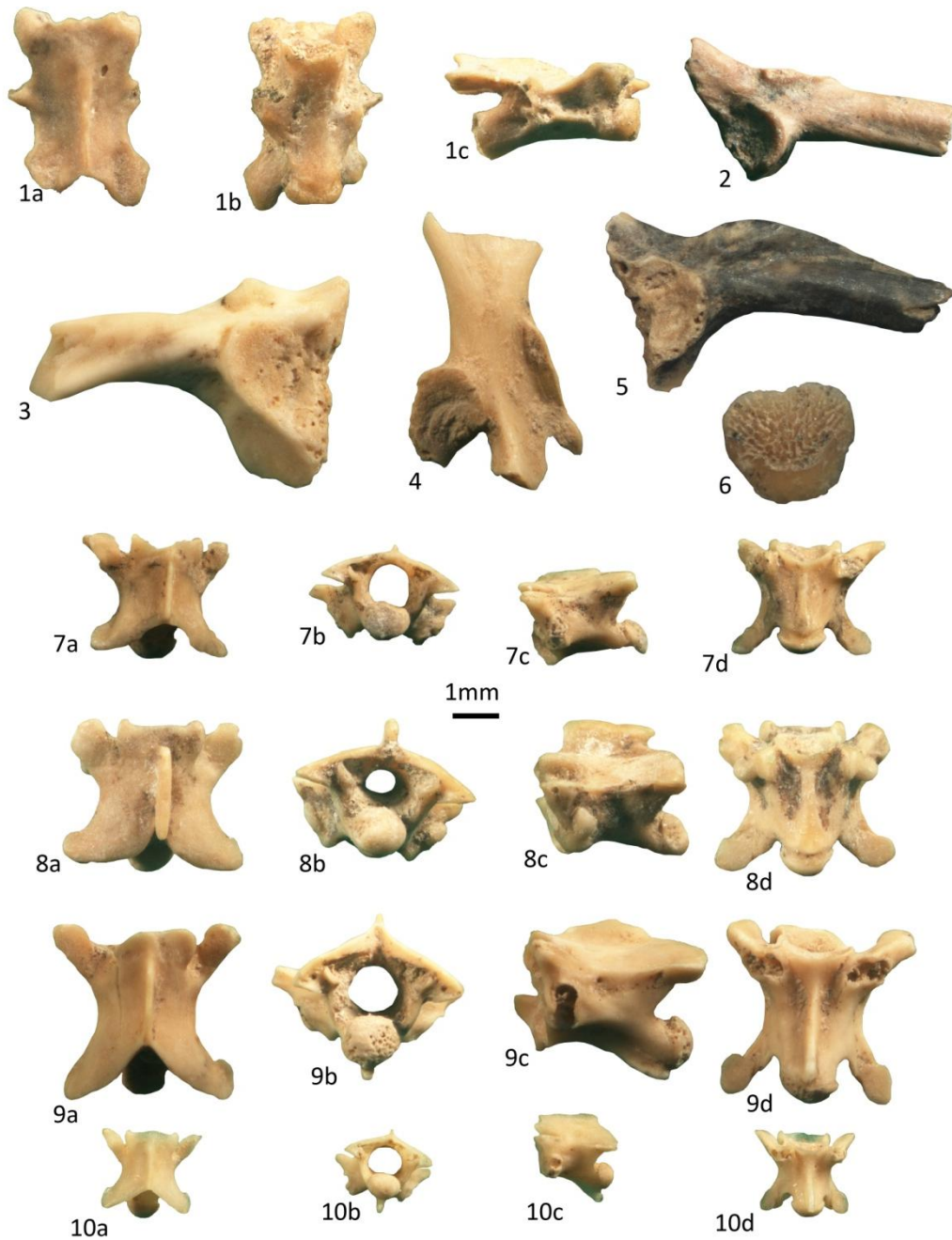


Figure 5.11 Some small vertebrates remains from Arlanpe. *Salamandra salamandra* (1a) Trunk vertebrae dorsal view, (1b) idem ventral view, (1c) idem lateral view; *Alytes obstetricans* (2) right Ilium; *Bufo calamita* (3) right Ilium; *Bufo bufo* (4) right Scapula; *Rana temporaria-iberica* (5) right Ilium; *Anguis fragilis* (6) Osteoderm; *Coronella girondica* (7a) Trunk vertebra dorsal view, (7b) idem posterior view, (7c) idem lateral view, (7d) idem ventral view; *Coronella austriaca* (8a) Trunk vertebra dorsal view, (8b) idem posterior view, (8c) idem lateral view, (8d) idem ventral view; *Natrix* sp. (9a) Trunk vertebra dorsal view, (9b) idem posterior view, (9c) idem lateral view, (9d) idem ventral view; *Vipera* cf. *seoanei* (10a) Trunk vertebra dorsal view, (10b) idem posterior view, (10c) idem lateral view, (10d) idem ventral view. Scale bar = 1 mm.

The differences between the three excavation sectors are noteworthy related with both the MNI and the diversity. The biggest numbers were recovered in the Entrance sector (1717 NISP and 517 MNI), which was expected as being the sector with most samples. It follows in number the Back sector (1113 NISP and 223 MNI), being the Central sector the area where fewer fossil remains have been recovered (514 NISP and 161 MNI). In this sense, it is noticeable the scarce number of individuals counted in the Central sector in proportion to the number of reported fossils.

Focusing on each of the sectors, the variations among Entrance sector levels are clear (Table 5.4). The most ancient levels corresponding to the EMP have between 22 and 70 remains identified at species or genus level, being the level VI where lesser number of remains have been recovered along all the sequence.

Regarding the diversity, the uppermost level assigned to EMP (level IV) has the greater diversity of this excavation sector ($H' = 2,651$). During both the Upper Paleolithic and Upper Solutrean levels (III-IV sup. and II levels, respectively) the situation is quite similar, although in this first the diversity is slightly higher ($H' = 2,2$ and $H' = 2,11$; Figure 5.12). In level I-II a drastic decrease of all the numbers happened. The high diversity in the Middle Magdalenian level is indicative of favourable ecological conditions, data consistent with the significant presence of thermophilous taxa such as *An. fragilis*. Finally, the data for the two upper levels must be considered with caution, taken into account that they are obtained for stirred up sediments.

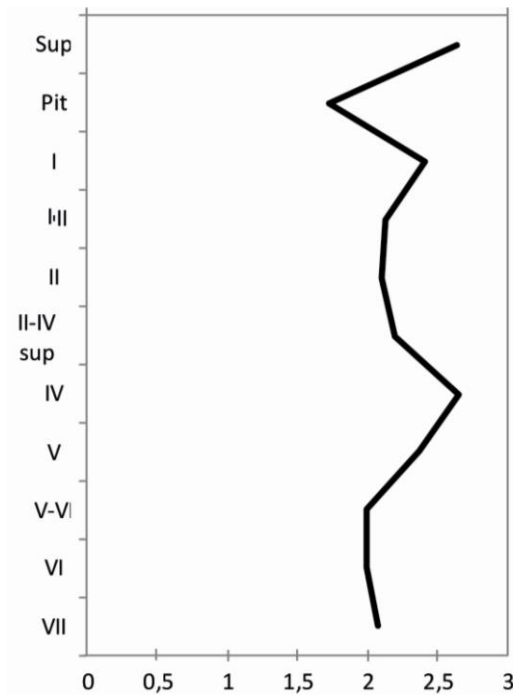


Figure 5.12 Biodiversity Index of the Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) calculated with Shannon-Weaver formula.

Table 5.4 (continuation). Number of identified specimens (NISP) and Minimum number of individuals (MNI) small vertebrate species of Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

Cultural period	Sup		LR		MM		MM-US		US		UP		EMP		EMP		EMP		EMP		*	
Level	Sup		Pit		I		I-II		II		III-IV sup.		IV		V		V-VI		VI		VII	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Salamandra salamandra</i>					2	1																
<i>Bufo bufo</i>									2	1	12	2	16	6							5	3
<i>Bufo calamita</i>	1	1											1	1								
<i>Rana temporaria-iberica</i>					7	4	2	1	17	4	22	3	20	5	4	2	5	1	1	1	7	2
Lacertidae					1	1					1	1										
<i>Anguis fragilis</i>	259	5	93	1	376	7	7	1	3	1	5	1	20	5	11	4	2	1	2	1		
<i>Coronella austriaca</i>	1	1			1	1							3	1								
<i>Coronella girondica</i>	1	1	1	1	2	1																
<i>Natrix</i> sp.	2	1			16	2					1	1										
<i>Vipera</i> cf. <i>seoanei</i>	1	1	1	1									1	1								
Totals	334	51	108	9	582	132	23	13	170	102	175	95	175	89	70	39	28	16	22	13	30	18
Nº of species	19		6		19		10		15		18		20		13		9		8		9	

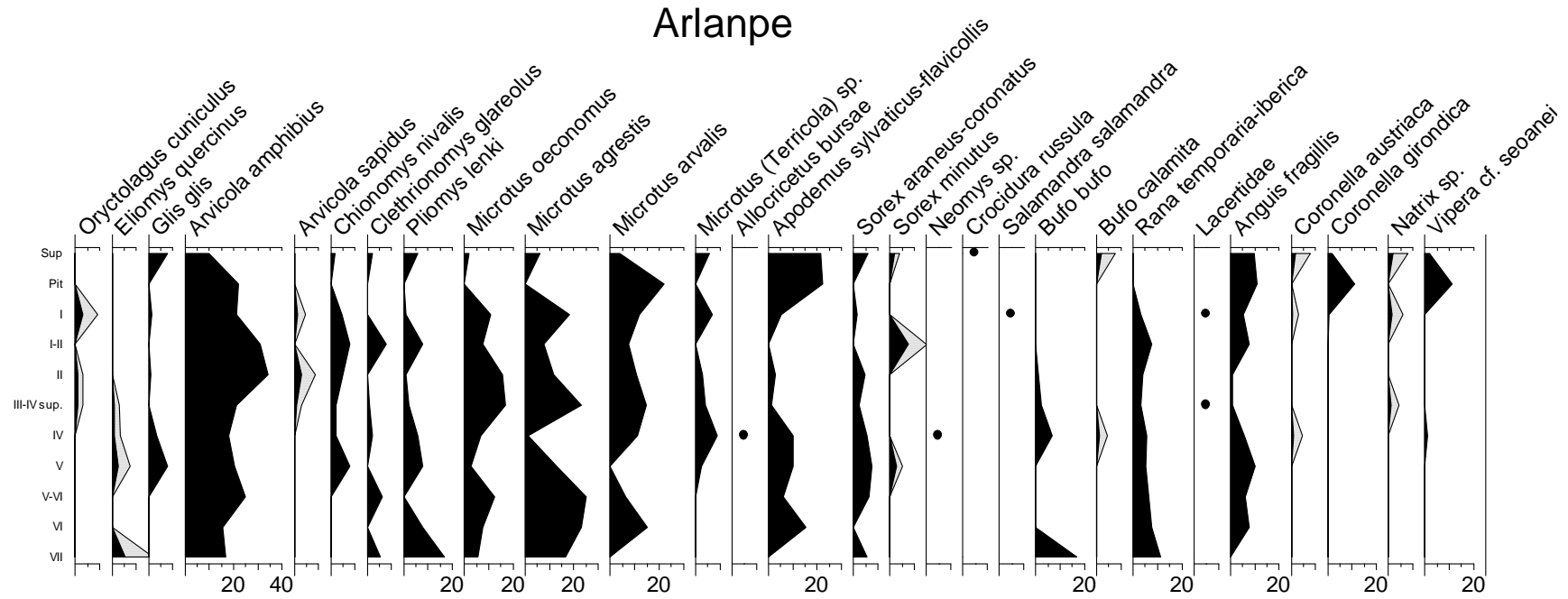
Regarding the distribution of the species, it is highlighting the scarce presence of Eulipotyphla, especially of digger taxon as *Talpa*. Even so, it is precisely in this area where the only fossil remains from this site of *Neomys* and *Cr. russula* are recovered. The only salamander remains preserved in context are identified also in this area (we have another vertebra but discovered in a level corresponding to a den).

In the lower part of EMP unit (levels VII-V) the small vertebrates assemblage is dominated by *A. amphibius* and *Mi. agrestis*, representing respectively the 20% and 17% of the fossils identified (Figure 5.13). Amphibian and reptile remains are more numerous than those of Eulioptyphla, in tune with what will happen throughout the sequence. In level IV we can observe a slight increase in the MNI, with the appearance of some species such as *G. glis*, *Ch. nivalis* or *Mi. (Terricola)* sp. In level V we have the only mentions of *Al. bursae* and *Neomys* spp. from this area and the highest number of individuals of *B. bufo*.

During the Upper Paleolithic the number of individuals continues to increase. *O. cuniculus*, *A. sapidus*, Lacertidae and *Natrix* sp. appear for the first time, while it is given the last mention of other species as *E. quercinus* of this sector. The MNI of the Upper Solutrean (level II) is one of the highest identified in Arlanpe, standing out once more *A. amphibius* with 35 individuals.

After a drastic decline in level I-II, during the Middle Magdalenian the NISP and MNI reached the highest values of all the studied sequences. Species such as *Mi. agrestis*, *Mi. arvalis* or *An. fragilis* reached their highest points, while there is a significant increase of the Reptilia group. In contrast, other taxa (*O. cuniculus*, *A. sapidus* or *R. temporaria-iberica*) are identified in this area by the last time.

Ultimately, the two uppermost levels are constituted with both mixed sediment and archaeological material (i.e. Roman times and Paleolithic remains). The small vertebrates recovered in the pit are the scarcest of the sequence regarding the number of individuals, although there are a high number of slow worm remains. The last 10-20 cm of this section preserve 334 remains belonging to 59 individuals, highlighting *Ap. sylvaticus-flavicollis* and *An. fragilis*.



Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.13 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI).

The evolution of the small vertebrate assemblage from the Central sector is similar to that described so far. The sequence of this area includes three EMP levels and an upper one assigned to a Gravettian chronology. Whereas in the lower levels (3-4 and 4) there are both scarce number of remains and few individuals (24 NISP and 11 MNI and 38 NISP and 21 MNI, respectively), the EMP uppermost level (level 3) represents a quantitative leap with the 21% of the NISP and 28% of MNI identified in this area (Table 5.5). After a long hiatus, in the uppermost level we have identified a great number of remains, although more than 60% of them belong to *An. fragilis*. The MNI of this level is the highest of this sector, although quite away from the values obtained, for example, during the Solutrean at the Entrance sector. However, in comparison with this chronocultural unit, the diversity of the Gravettian level is slightly higher, with $H' = 2,395$ (Figure 5.14).

It is to underline the high number of specimens of edible dormouse identified in this area. In the Cantabrian region, and as can be seen in the other two excavation areas of Arlanpe, the remains of *Apodemus* tend to be more abundant than those of *Glis*. The reason for this considerable accumulation can be a mixture of remains of *in situ* dead individuals (it is known the habit of *G. glis* to get into caves) with the remains generated by a bird of prey.

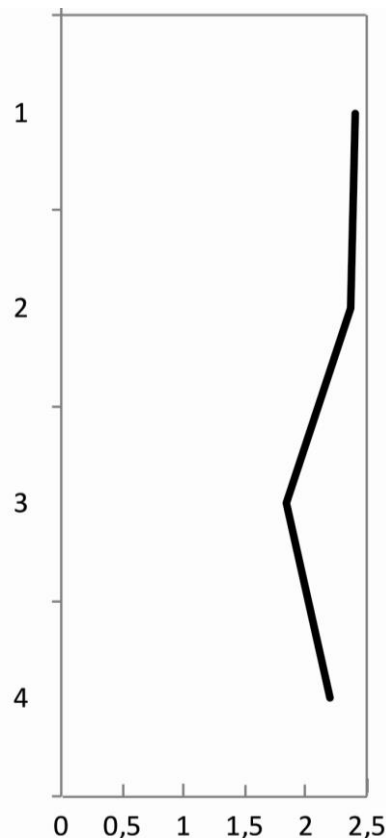


Figure 5.14 Biodiversity Index of the Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) calculated with Shannon-Weaver formula.

Table 5.5 Number of identified specimens (NISP) and Minimum number of individuals (MNI) of small vertebrate species of Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

Cultural period Level	G		EMP		EMP		EMP	
	2		3		3-4		4	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Eliomys quercinus</i>	4	2	2	1			2	1
<i>Glis glis</i>	22	9	7	4			2	1
<i>Arvicola amphibius</i>	16	10	8	6			7	4
<i>Arvicola sapidus</i>	2	2						
<i>Chionomys nivalis</i>	3	3						
<i>Clethrionomys glareolus</i>			2	1			1	1
<i>Pliomys lenki</i>	16	4	11	2	7	1	4	2
<i>Microtus oeconomus</i>	7	4	12	7	4	2	1	1
<i>Microtus agrestis</i>	21	17	11	7	3	2	3	2
<i>Microtus arvalis</i>	19	16	12	8	4	3	7	5
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	5	5	5	3	1	1		
<i>Allocricetus bursae</i>	1	1	1	1				
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	9	3	6	2	3	1	8	2
<i>Erinaeus europaeus</i>	1	1						
<i>Bufo bufo</i>	3	2	1	1				
<i>Bufo calamita</i>								
<i>Rana temporaria-iberica</i>	2	2	3	1			1	1
Lacertidae								
<i>Anguis fragilis</i>	212	2	28	2	2	1	2	1
Totals	343	83	109	46	24	11	38	21
Nº of species			14		7		11	

The differences are more significant regarding the species representation (Figure 5.15). The Eulipotyphla remains recovered in this area are, if anything, fewer, being represented by a unique element that belongs to *E. europaeus* (precisely the only remain of this species found in this site). Another characteristic to underline is the absence of Reptilia.

The EMP levels are relatively homogeneous, differing by the appearance of *Al. bursae* and *B. bufo* towards the end of this unit. The assemblage of the gravettian level identified in this area is dominated by *Mi. agrestis* and *Mi. arvalis* (27% of the MNI). *A. sapidus* and *Ch. nivalis* are identified for the first time, while *Cl. glareolus* is no longer recovered.

Arlanpe

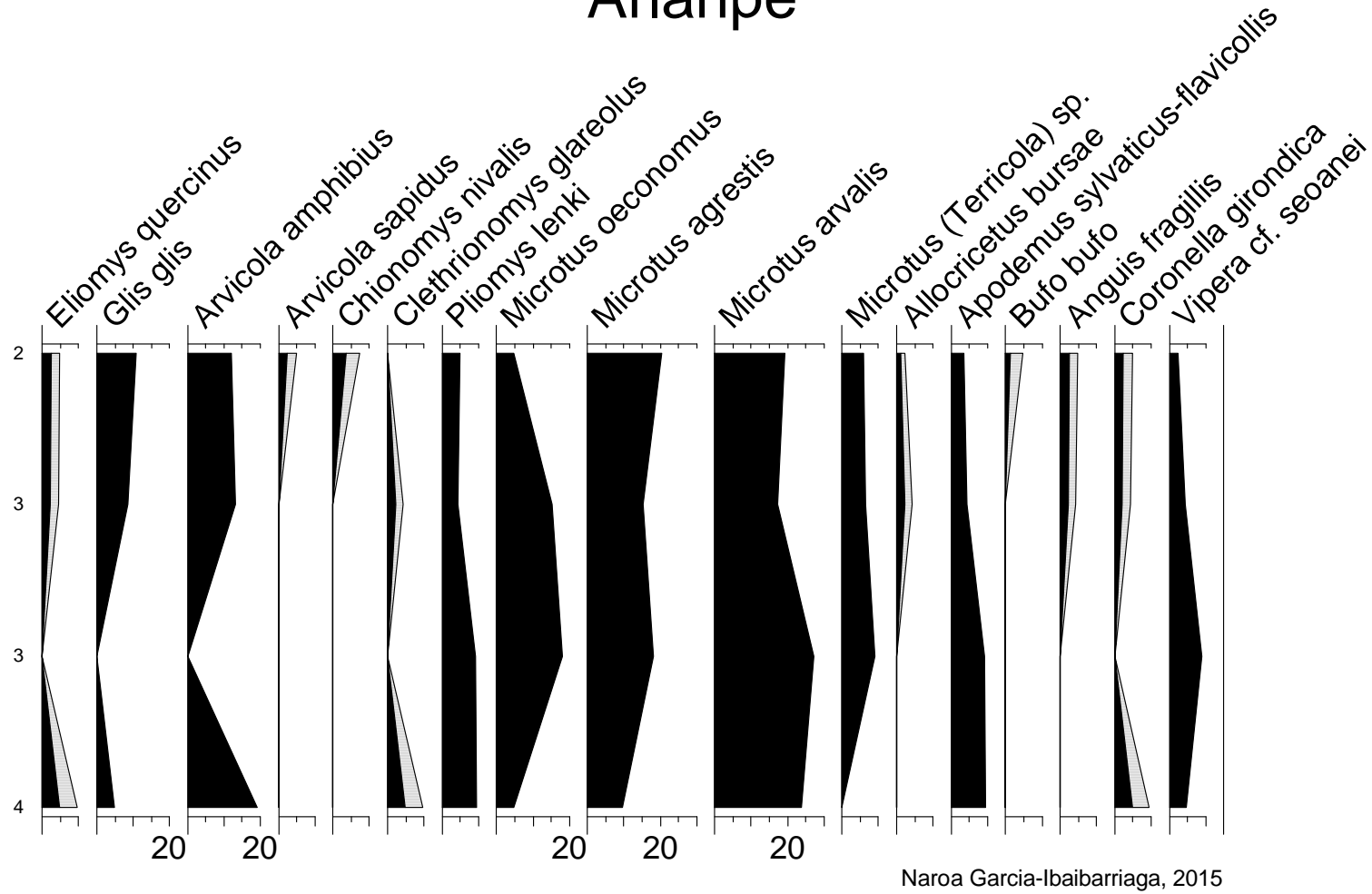


Figure 5.15 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI).

Finally, regarding the Back sector, it should be noted the changing character of the sequence identified in this area, which is probably due to its alternating composition of well defined levels with other of transitional character. Among its peculiarities, highlight the wide presence of species (*A. sapidus*, *Al. bursae* or *Aly. obstetricians*) that occur only once in the entire sequence of this area (Table 5.6). Another fact to point is the high number of identified remains corresponding to *T. europaea*, especially in comparison with the other two sections.

Nonetheless, changes in the diversity are not in concordance with this dichotomy (Figure 5.16). Thus, all mixed levels present higher values than level C, where only two species have been reposted ($H' = 0,69$). Precisely this level is the less diverse of the whole site. Among the other levels, the one with highest diversity is level B ($H' = 2,63$).

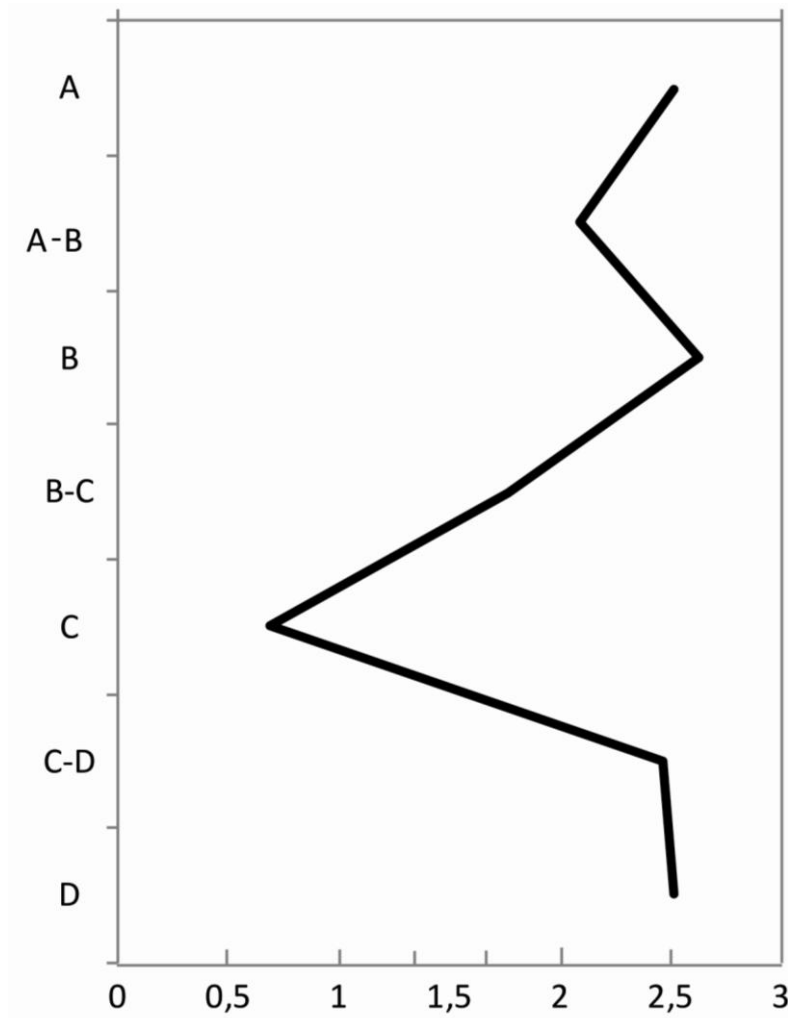


Figure 5.16 Biodiversity Index of the Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) calculated with Shannon-Weaver formula.

Table 5.6 Number of identified specimens (NISP) and Minimum number of individuals (MNI) of small vertebrate species of Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

Cultural period	Sup		Sup		Sup		EMP		EMP		EMP		EMP	
	A		A-B		B		B-C		C		C-D		D	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Eliomys quercinus</i>											2	1	16	5
<i>Glis glis</i>	2	1	1	1	3	2	1	1			4	2	9	5
<i>Arvicola amphibius</i>	2	2			2	2	3	2			4	2	11	11
<i>Arvicola sapidus</i>											1	1		
<i>Chionomys nivalis</i>	2	1									2	2		
<i>Clethrionomys glareolus</i>			2	1	1	1								
<i>Pliomys lenki</i>	1	1			2	1					2	2	6	5
<i>Microtus oeconomus</i>			1	1	1	1								
<i>Microtus agrestis</i>	4	2	2	1	5	3	1	1			6	4	15	12
<i>Microtus arvalis</i>	1	1	3	3	3	2	4	4			3	2	12	8
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>					1	1					1	1	7	6
<i>Allocricetus bursae</i>													2	2
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	5	2	1	1	11	6					4	2	64	19
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	4	2			2	1					1	1	19	8
<i>Talpa europaea</i>	15	2	4	1	15	3	5	1			36	2	158	9
<i>Bufo bufo</i>	2	2			2	1							1	1
<i>Bufo calamita</i>													1	1
<i>Rana temporaria-iberica</i>	2	1	1	1	9	6	1	1	3	2	1	1	39	14
Lacertidae					2	2							1	1
<i>Anguis fragilis</i>	83	2	46	2	249	7	26	1	96	2			48	5
<i>Coronella girondica</i>	1	1			1	1								
<i>Vipera cf. seoanei</i>					2	2								
Totals	124	20	61	12	312	43	41	11	99	4	67	23	409	112
Nº of species	13		9		18		7		2		13		16	

The EMP chronologies are well represented in the Back sector of this site by four levels. However, the differences between them are notorious (Figure 5.17). Thus, while the two lower levels, and especially the last one, present a significant number of remains, at the two higher levels we hardly have fossils. Related with that, it is noticeable the total absence of small mammals in the C-level. Considering the number of individuals, the predominant species in level D is *Ap. sylvaticus-flavicollis*, followed by *R. temporaria-iberica* (16% and 12% of level D MNI, respectively). In the subsequent levels of this unit, no species stand out over others, but it would noteworthy the constant and relatively high presence of *Mi. agrestis* and *Mi. arvalis* congeners.

The other three levels excavated in this area have been considered as superficial due to the mixed character of the sediment and the archaeological material. Compared to the previous unit, we found some differences in the taxonomic list, with the presence of *Mi. oeconomus*, *Aly. obstetricians* (its only record in Arlanpe), *Co. girondica*, and *V. cf. seoanei* (the two only remains of this area). The distribution of each species is quite homogeneous throughout the three levels, although the values are rather higher in level B. *Ap. sylvaticus-flavicollis* is still one of the dominant taxa regarding the number of individuals, exceeded only by *An. fragilis* (besides, slow worm remains represent the 76% of the NISP of this unit).

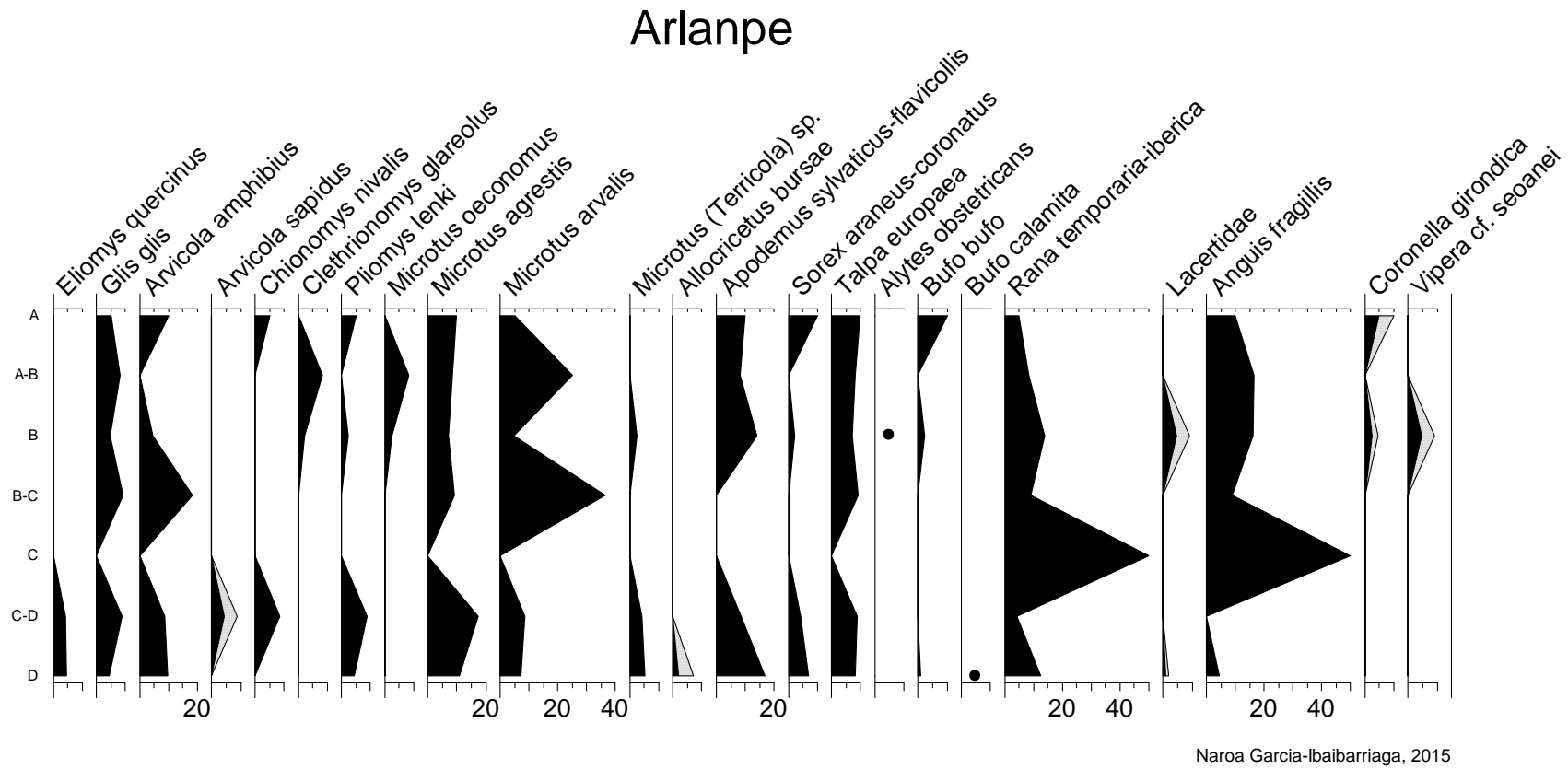


Figure 5.17 Relative variations in the abundance of small vertebrates of the Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI).

5.1.6 Paleoenvironment and paleoclimate evolution

As it happens in Lezetxiki II, not all taxa identified in the sedimentary record of Arlanpe are currently in the area. Besides the already mentioned cases of *P. lenki*, *Mi. oeconomus* or *Al. bursae*, among others, in Arlanpe the most significant case would be that of European beaver, as a species currently absent in the Iberian Peninsula. We also have to notice the absence of *O. cuniculus* in the surroundings of the cave, which apparently prefers the milder climates of the Mediterranean slope (Álvarez et al., 1985).

Regarding the amphibians and squamate reptiles, it has to be highlighted their scarce presence, especially in the oldest chronologies. Even if Arlanpe is precisely the only one of the five sites studied in this thesis with *Alytes* remains, its rare presence has to be stressed, taking into account that today is a widely distributed taxon throughout the Basque Country. Besides, currently *B. calamita* has a more southerly distribution, although isolated communities have been found in the northern coastal strip.

The paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the different excavation sector from Arlanpe is based crossing the data presented in Tables 5.7 to 5.9 and Figure 5.14 to 5.16. The families or groups (i.e. Lacertidae and *R. temporaria-iberica*), with opposite ecological requirements, as well as the fossils recovered during the excavation process (*M. marmot* and *C. fiber*), have not been taken into account. Finally, we dismiss the analysis of the superficial levels due to their mixed origin (as evidenced, for example, by the presence of *P. lenki* in a level (level sup. of the Entrance section) where Roman and Magdalenian materials have been recovered).

A) Taxonomic Habitat Index

Entrance sector

The overall view of the Entrance sector indicates that the environment was clearly dominated by open landscape (Figure 5.18). The paleoclimatic sequence begins at level VII with a patchy landscape in which both forests and meadows, have a significant presence. The humidity would be high, as indicated by the relative proportions of meadows and water masses (42% and 13%, respectively). Subsequently, a marked improvement is given in level VI by the increase of the wooded masses related with the appearance of *Ap. sylvaticus-flavicollis* and *An. fragilis*, reaching values that will not repeat again until the uppermost levels. In addition, a slight decline of humidity can be seen. Throughout the rest of the EMP unit the alternating situation described so far is repeated again. Thus, in level V-VI open spaces were prevailing again, reaching their highest values of these chronologies (63%). In the two upper levels forest-open habitats proportion is balanced, highlighting the emergence of rocky habitat species *Ch. nivalis*.

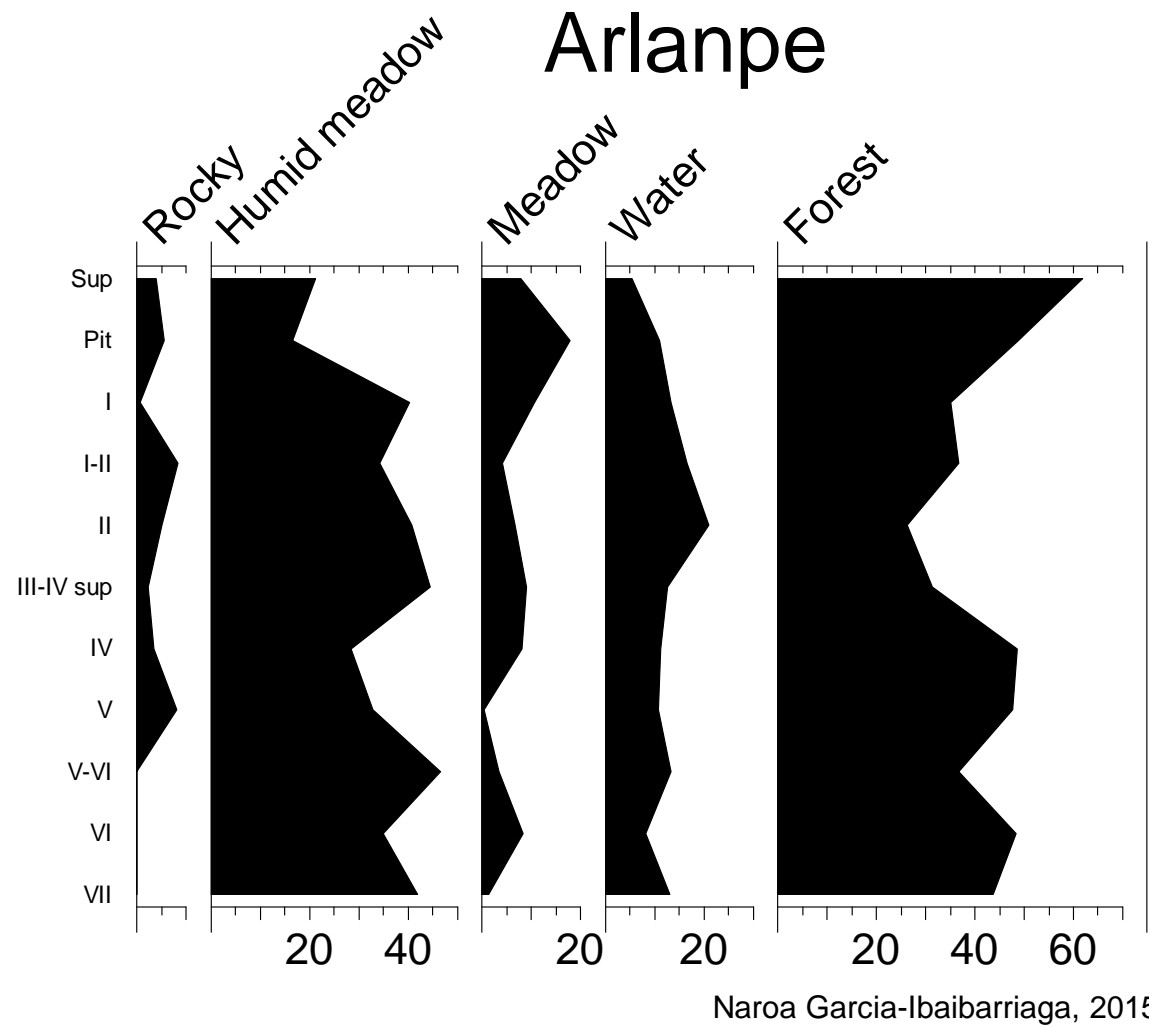


Figure 5.18 Paleoenvironmental reconstruction of the Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), based on the small vertebrates assemblage and using Taxonomic Habitat Index method.

After a hiatus, the Upper Paleolithic occupation of the cave (level III-IV sup.) begins with a landscape almost open, in which forest would represent 30% of the landscape (with the punctual presence of thermophilous taxa as *E. quercinus* or *Cl. glareolus*, among others). This climatic situation intensified during the Solutrean, being precisely at this moment when open habitats reach their highest values.

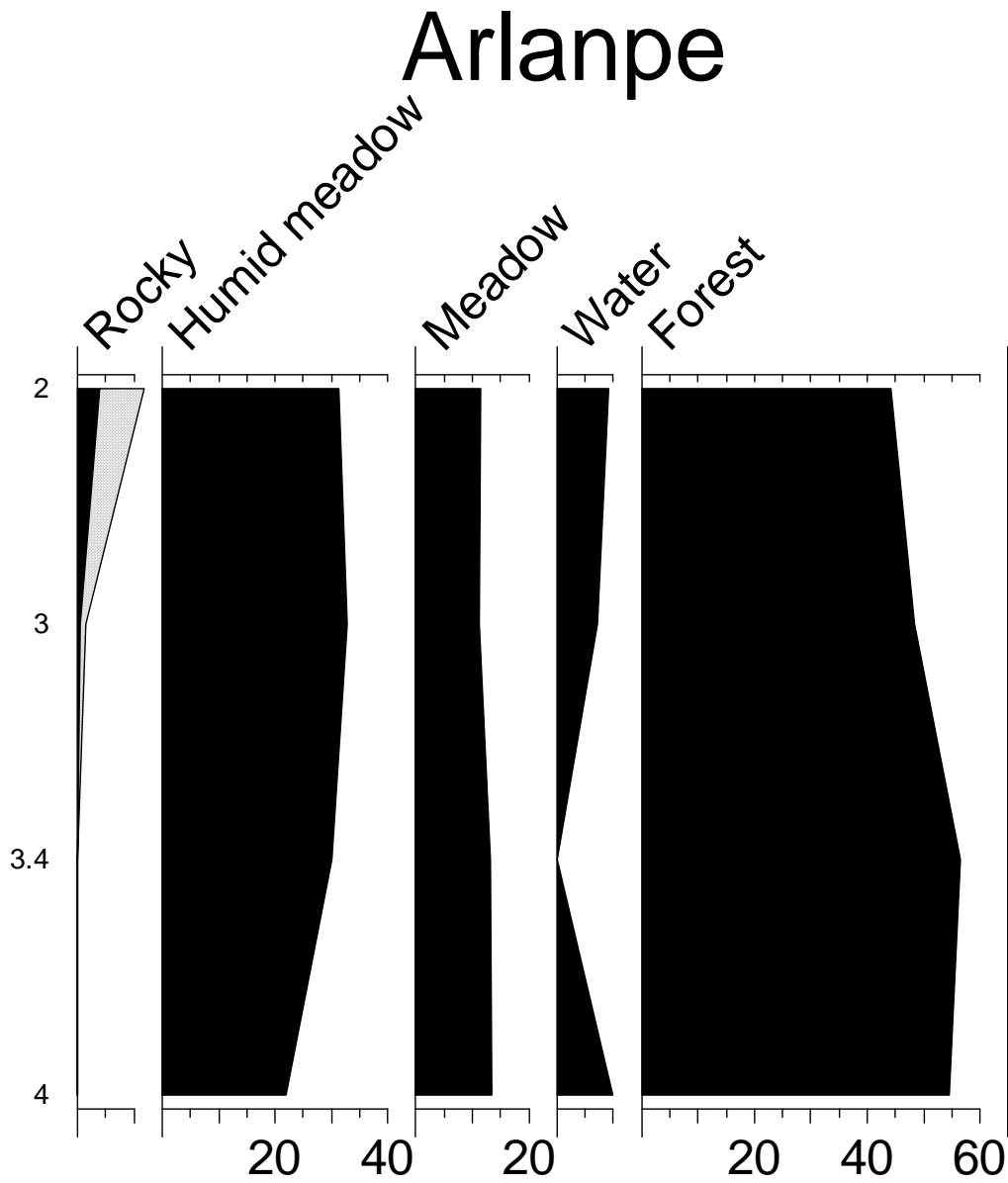
From the Middle Magdalenian onward (level I), the small vertebrates indicates a recovery of wooden habitats, what in the Basque Country is usually indicative of warmer periods. To the extent that forest species begin to dominate, the taxa related with water habitat would gradually diminish. The continuation of rocky habitat species is related with the location of the site in a mountainous area.

Central sector

Three of the four levels excavated in the Central sector have been assigned to the EMP, while the upper level corresponds to a gravettian layer. Throughout the greater part of the EMP unit, the dominant habitat in the surroundings of Arlanpe would be the forest, albeit with values close to 55% (Figure 5.19). While we appreciate a slight increase of forest in the 3-4 level, the environmental humidity of this level has dropped compared to the previous, mostly related to the disappearance of *A. amphibius*. The situation changes at the top level of this unit. Now, it will be the open habitat which exceeds 50%, although without distancing much of this value.

After a hiatus, we observed that the environmental situation is similar during the Gravettian, although the increase of water mass and the considerable presence of humid meadows taxa (especially of *Mi. agrestis*, which represents the 20% of the MNI identified in level 2), indicates that humidity would be even greater than during the previous phase.

The paleoenvironmental reconstruction based on the small vertebrates assemblage is in contrast with the data obtained with the Shannon Index. It is precisely in the moments in which the forests are less represented (which in the Cantabrian region is often considered indicative of rigorous climatic conditions) when we have greater diversity (in level 2 $H' = 2.395$, for example). This inconsistency may be related with the nutritional inclinations of the biological agent that has produced the accumulation. As already noted by Zubeldia et al (2007a), it is possible that during temperate phases the conditions turn out to be bening for one particular species whose hunting is profitable to the predator. This, will focus on that taxon, decreasing the real diversity.



Naroa Garcia-Ibaibariaga, 2015

Figure 5.19 Paleoenvironmental reconstruction of the Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), based on the small vertebrates assemblage and using Taxonomic Habitat Index method.

Back sector

Although the various alteration processes given in this area entail a complex stratigraphic sequence, the differences between levels are more than evident (figure 5.20). The five lowermost levels of the Back sector have been assigned EMP chronology, with significant internal variations. Thus, the sequence starts at level D with a landscape with large groups of wooded masses, mostly due to the high number of *Ap. sylvaticus-flavicollis* individuals identified at this level.

In level C-D the open spaces will prevail over forests. It is now when the rocky habitat reaches its highest values of this sequence, representing *circa* 9% of the habitat (due to the appearance of *Ch. nivalis*). Although we include them in the graph, we consider that the C-level data cannot be taken into account due to the fact that we only have two individuals of *An. fragilis*. Therefore, we can say that the trend toward more rigorous conditions continued at the level B-C, giving the lowest numbers of forest habitat of this area. However, this dynamic changes in level B, mostly related to the return of wooded mouse-yellow-necked mouse group and the increase of slow worm individuals. The humidity at this level is slightly higher than in the level D.

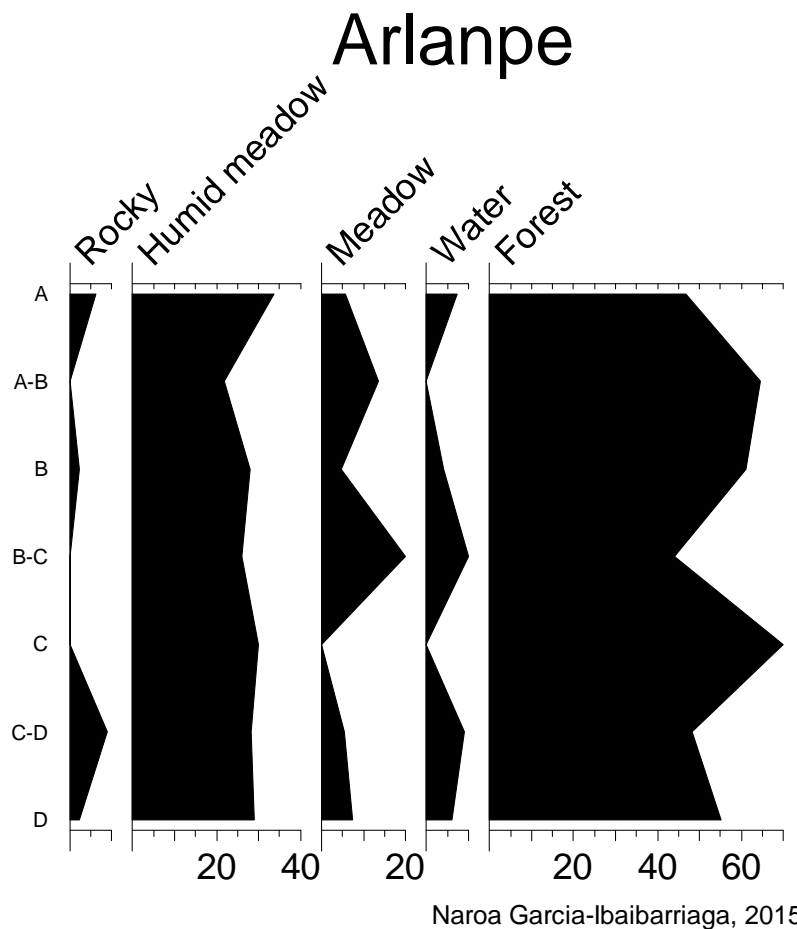


Figure 5.20 Paleoenvironmental reconstruction of the Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), based on the small vertebrates and using Taxonomic Habitat Index method.

B) Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species

Entrance sector

The paleoenvironmental reconstruction of the Entrance sector taken into account exclusively eurioic and forest habitat small mammals is significantly different (Figure 5.21). According to this method, the sequence begins with a phase in which the surrounding of the site would be dominated by the wooded masses. In the two following levels of EMP open spaces would be main habitats, even though more forcefully than with Habitat Taxonomic Index. It is in level IV-V when the forest habitat presents the lowest values of this period (22%). Level IV would represent a slight improvement within this unit, although this advance of forests will not have continuation on the next level (in level IV open spaces represent the majority with 57%).

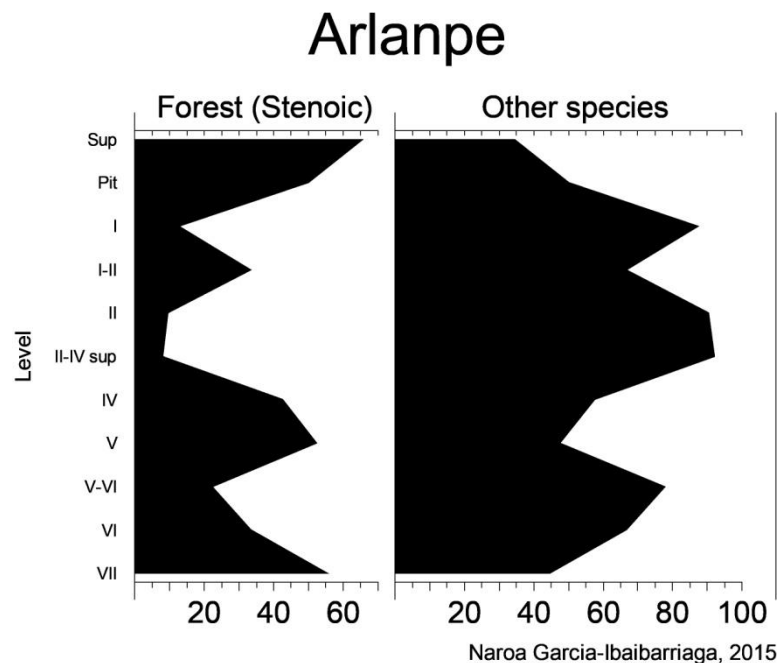


Figure 5.21 Paleoenvironmental reconstruction of the Entrance sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) based on the small vertebrates using “Stenoic vs. Wooden Habitat” method.

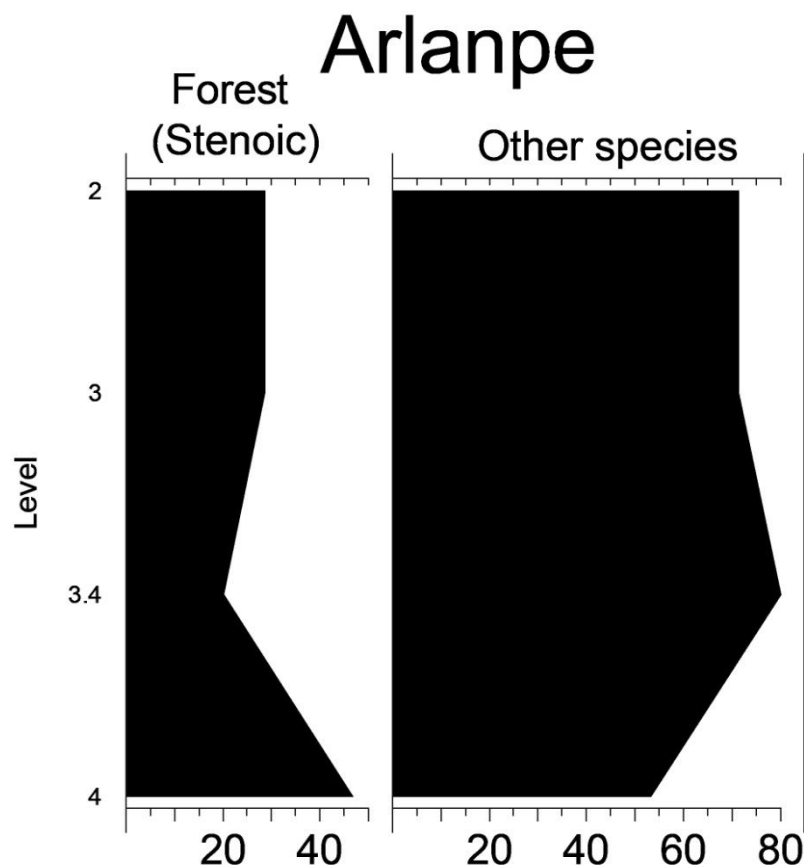
The climatic conditions during the Upper Paleolithic (level III-IV sup.), were slightly harsher than during the Solutrean (level II), though in none of the two periods forests reach to represent the 10% of the habitat (8% and 9.6%, respectively).

The transition to the Middle Magdalenian reflects a slight improvement, although the number of individuals identified at this level is the lowest of all the sequence. According to this method, the climate during the Magdalenian would be somewhat less harsh than during the previous phase but more severe than during the EMP.

Central sector

We also have found differences between the two paleoenvironmental reconstruction systems in the sequence excavated in the Central sector (Figure 5.19 and Figure 5.22). Thus, the EMP sequence begins with a moment in which forests exceed in the surroundings of Arlanpe. The context changed completely in the next phase (the two individuals of *P. lenki* and *Ap. sylvaticus-flavicollis* are the only related to forest habitat, representing the 20% of the total of this level), although we must not forget the transitional nature of this level (level 3-4). The small mammals assemblage indicate that, in the last part of the EMP preserved at this sector there was a slight climatic improvement, as it indicates the presence of *E. quercinus*, *G. glis* or *Cl. glareolus*, among others.

After a long hiatus, the last level of this sector that we have microfaunal record is the only one of the site with gravettian chronology. The paleoenvironmental reconstruction presents the same values as in the last level of the EMP, i.e. 28.5% forest and 71.5% open habitats. Therefore, the climatic situation would be harsher than the EMP as a whole.



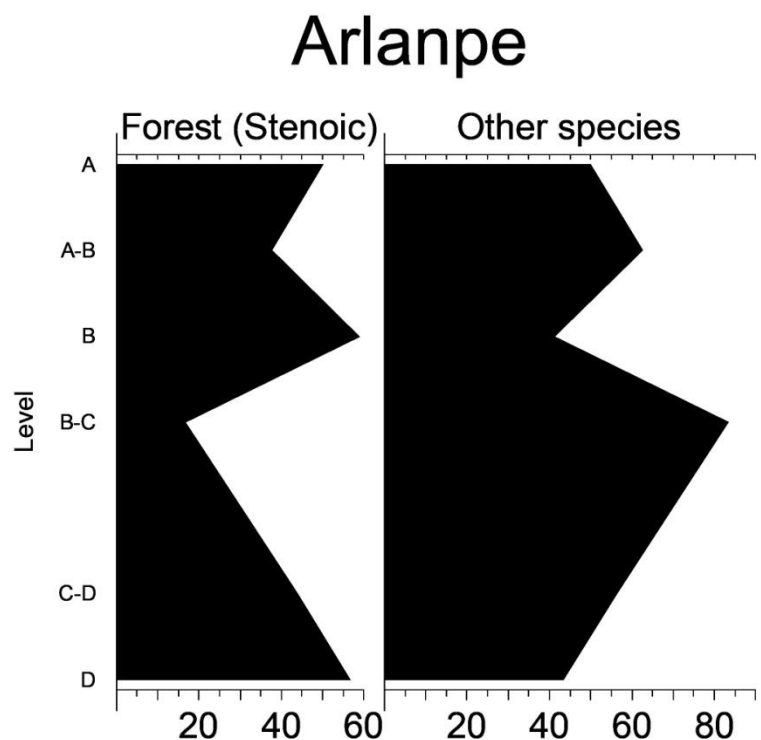
Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.22 Paleoenvironmental reconstruction of the Central sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) based on the small vertebrates using “Stenoic vs. Wooden Habitat” method.

Back sector

Although at first sight the reconstruction of the Back sector may seem the one with the greater differences between the two methods (Figure 5.20 and Figure 5.23), actually it is that most similarities have. However, we do not identify any small mammal at C-level, which prevents us from all the sequence analysis.

Even if the sequence begins with a climate tempered period with a high presence of thermophilous taxa, the next level (level C-D) presents a moment in which the surrounding was dominated by open habitat, change slightly more noticeable than in the alternative reconstruction of this sector. At the end of this chronological unit the climatic conditions are harsh, with hardly any woodland habitat species.



Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.23 Paleoenvironmental reconstruction of the Back sector from Arlanpe (Lemoa, Bizkaia) based on the small vertebrates using “Stenoic vs. Wooden Habitat” method.

5.1.7 Discussion

As we have already indicated in the methodology section, we consider that, between the two procedures of paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction, which can be expected to approximate the past situation, is the confrontation between stenoic and the forest environment species. Therefore, all data that we provided in the following lines are based on the results obtained with this method.

A) Small vertebrates record: synthesis

As referred in Rios-Garaizar et al. (2013d), the correlation between different excavation areas could be established based on their sedimentological features, chronology and archaeological remains. The stratigraphic sequence begins in the Back sector with the level VIII, sterile in small vertebrates. Above, it is a level identified in the three excavation sectors, but which we only have samples from the Entrance. Thus, this sterile level archaeologically speaking indicates that the forests predominate in the area around Arlanpe.

Subsequently, at levels VI and 4 (Entrance and Central sections, respectively) assigned to the EMP chronologies, there is a change to harsher conditions.

Above these levels, there are orange coloured sandy levels: IV-V in the Entrance, 3 in the Central sector and D in the Back. The data from both level V and D suggest a formation of the level under warm conditions in which forests would be developed. Meanwhile, in the other two levels the environment is dominated by open habitats.

After the deposition of these levels, there is a hiatus that extends until the initial Upper Paleolithic. The coloration change identified in the Central sector is also observed at the Entrance, though has not been possible to correlate these two areas because of the insufficient expansion and lack of materials of the central area. Therefore, the sequence follows at level 2 of the Central sector, directly dated in the Gravettian (27,577-27,141 cal BP). The environmental conditions of this period would be cold, although not as much as in the Upper Solutrean level identified in the Entrance sector, where 90% of the small vertebrates identified remains belong to species of open habitat.

Finally, over the level II there is a Magdalenian occupation in the Entrance sector, dated between 17,010-18,546 cal BP. This level represents the last evidence of Paleolithic occupation of Arlanpe. The 79 small mammal remains analysed comparing their eurioic and wooden habitat preferences indicate that humans who occupied the cave at that time resided in an environment where open spaces emphasize at the expense of forests.

B) Sedimentology

The paleoenvironmental results of the sedimentological study from Arlanpe are not very extensive, though conclusive (Iriarte et al., 2013). In the EMP sedimentary units is confirmed the presence of iron (hydro)oxide nodules (goethite and lepidocrocite), formations more common in soils developed in relatively wet and warm conditions. The small vertebrates do not indicate a particularly high humidity, with the exception of at some specific levels (as in level D of the Back sector.)

In the Upper Paleolithic levels is conspicuous the presence of limestone clasts, even decimetric, derived from the erosion of the walls of the cavity. This reflects further erosion by action of crioclasty, which together with the slowing down of the water activity would indicate relatively cold and less humid conditions. These data are fully consistent with the results of our analysis, being precisely the Upper Paleolithic and Solutrean the moments with the harsher climatic conditions

C) Palinology

The palynological analysis in Arlanpe was only viable in the basal levels of the Back sector (Iriarte-Chiapusso, 2013). In the basis of the level D (sample 5) relatively humid and cold paleoclimatic conditions have been inferred, although the presence of deciduous trees and riverbank vegetation suggest that these were not excessively intense. These results do not match with those obtained in our study, although it may be because of the samples were recovered at different depth. Nonetheless, the sample 6, taken in the middle part of the level), shows a climatic improvement and an expansion of the forest, equivalent to the situation identified based on the study of small vertebrates. The sample 8, taken in level C, underline in benign climatic conditions. Unfortunately, we do not have fossils to make a comparison between proxies.

D) Marine and Terrestrial molluscs

The climatic and ecological preferences of land snails suggest the existence of a temperate and humid climate and forest areas in the vicinity of the cave during the EMP chronologies, even though both species identified in Arlanpe are typical inhabit in semi-forested environments (Gutiérrez, 2013). The highest presence of *C. nemoralis*, a mesophilic species that can be adapted to different environments, has been noted in levels VI and V of the Entrance sector. According to the microvertebrate assemblage they represent two EMP moments in which the environment would be fluctuating.

It is noteworthy the presence a thermophilic species such as *E. rugosa* in the Cantabrian coast in a period (Solutrean) in which the prevailing conditions would be cold, as opposed to what is inferred by other indicators.

E) Large mammal and anthropological record

As already pointed out, the differences between EMP and Upper Paleolithic levels are significant with respect to the record of large mammals, especially in relation to the relative proportion of herbivores (Arceredillo et al., 2013). Collectively, *Capra pyrenaica* and *Rupicapra pyrenaica* are the most abundant herbivores in the lowest levels, consistent with the type of occupation and with the cave location in a mountain area. However, this preponderance contrasts with the

scarce but continuous presence of the species related with this habitat among the small vertebrates.

The taphonomic analysis of level D is in accordance with our results. It refers paleoenvironmental conditions characterized by humid environments with humidifying and drying cycles and temperature changes typical of unstable environments.

F) Occupational dynamics of the cave

The few industry and faunal remains recovered at the basal levels correspond to an occasional use of the cave by humans at a time in which the landscape of the surroundings of the cave would have a mixed character.

The levels corresponding to the end of the Middle Pleistocene from Arlanpe are one of the few records of this chronology in the North of the Iberian Peninsula. There have been identified faunal *in situ* processing signs, although it is not possible to confirm the existence of specific transport and consumption strategies (Rios-Garaizar et al., 2013a). The dominance rocky species, together with the fact that most of the lithic industry is made up in local raw materials, involve a clear dependence on the resources near the site (Rios-Garaizar, 2013). At this stage both micromorphological and paleontological data (presence of wolf, fox, dhole, bear, leopard) suggest an alternate use of the cavity by humans and carnivores (Arceredillo et al., 2013; Iriarte et al., 2013). The small vertebrate assemblage points to an alternating landscape between phases in which the landscape was dominated by the forest with others in which these would be relegated by open habitats.

After a hiatus, the following evidences of human occupation are located in the level 2 of the Central sector. The faunal remains found in this level are the most numerous of the levels attributed to the Upper Paleolithic, being widely more numerous herbivores than carnivores (91.9% of the total). Sporadic visits to the cave were documented, although the conservation of the materials is heterogeneous. The landscape around Arlanpe would be predominantly open, being precisely the level which best represented are the rocky habitat. The climatic conditions of this period would be cold, although with a high degree of humidity.

During the Solutrean (identified at level II of the Entrance sector) Arlanpe was used as an occasional domestic space (intensely processed fauna, combustion structures, presence of bone tools, such as needles, etc.) and hunting place (composite projectile weapons manufacture and repair). The small vertebrate assemblage indicate that the paleoclimate of this cultural period would be the coldest identified in Arlanpe, although not nearly as severely as to make disappear completely forest species

Level I of the Entrance represents a series of ephemeral occupations in which there have been some limited activities related to the preparation of hunting, even if the discovery of the engraved block opens the possibility of a more complex interpretation. Environmental conditions would not be as adverse as during the Solutrean, being even higher humidity of this period.

5.1.8 Conclusion

The excavations carried out between 2006 and 2011 in Arlanpe have brought to light that this cave was used as refuge, stone workplace and hunting place, being the only site in Bizkaia providing so extensive information of Middle Pleistocene hominins way of live (Rios-Garaizar et al., 2013b). The cave was subdivided into three main excavation sectors: the Entrance, Central and Back sectors, that can be correlated based on their sedimentological features, chronology and archaeological remains. They comprise five prehistoric units: Early Middle Paleolithic, Upper Paleolithic, Gravettian, Upper Solutrean and Middle Magdalenian, plus Bronze Age and Late Roman activity evidences.

A total of 39.900 small vertebrates disarticulated bone fragments were recovered, of which 3351 were identified to the genus and/or species levels following the general criteria of small-vertebrate paleontology. The small vertebrate assemblage is composed of at least 34 taxa of small mammals, amphibians and reptiles. The origin of this assemblage could be mixed, with in situ deposition (for *An. fragilis* remains), natural accumulation by nocturnal birds of prey for most amphibians and small mammals and small carnivores consumption for reptiles and some Ranidae fossils.

The paleoenvironmental reconstruction with small vertebrates in the three excavation areas was first carried out independently, with differences in the results depending on which of the two procedures is used. Subsequently, a reconstruction of the prehistoric occupations of Arlanpe has been done, to the extent that it is possible to correlate the three sectors. Thus, the small-vertebrate association suggests that the landscape composition in the surrounding area of the cave before the first human occupations was forested, with a high degree of humidity. Coinciding with the Early Middle Paleolithic occupations the climatic conditions were harsher, while it is possible to identify slight differences between excavation sectors (probably related to the distance to the entrance of the cave) and changes throughout this chronocultural unity. After a hiatus, the Gravettian levels were deposited in similar conditions to those identified in the end of the EMP. The harsher conditions were inferred in Solutrean chronologies, while coinciding with the Middle Magdalenian a slight improvement is detected. However, we have to remember that Arlanpe is not located in a propitious area for the development of extensive forests, so they would never fully prevail over open habitats.

Lezetxiki II

ÍNDICE

5.2.1 Geographical setting and geological context	214
5.2.2 History of the investigations	215
5.2.3 Description of the cavity	217
A. Stratigraphy	217
B. Chronology	220
C. Other studies	221
• Sedimentology	221
• Palinology	221
• Large mammal and anthropological record	222
• Archaeological remains	222
5.2.4 Taphonomy	223
5.2.5 Small vertebrates assemblage from Lezetxiki II	225
5.2.6 Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	233
A. Taxonomic Habitat Index	233
B. Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	235
5.2.7 Discussion	236
A. Sedimentology	236
B. Palinology	237
C. Large mammal and anthropological record	237
D. Occupational dynamics of the cave	237
5.2.8 Conclusion	238

Lezetxiki II cave is part of the karstic complex of Lezetxiki, located in the upper Valley of the river Deba, dominating the fertile plain of the river Aramaio from the header. This little gallery is adjacent to the classic site of Lezetxiki, and the gallery of Leibar, where *Homo heidelbergensis* remains were found in 1964. The stratigraphic sequence of Lezetxiki II has yielded an interesting microfaunal assemblage, especially for MIS 6 and MIS 5.

5.2.1 Geographic setting and geological context

Lezetxiki II cave is located in the same karstic system as the classic site of Lezetxiki, just 10 metres away. Both are situated in the south-western tip of the Province of Gipuzkoa, in the district of Garagarza, municipality of Arrasate. The cave, at an altitude of 380 masl on the eastern flank of the hill of Bostate, dominates the lowland area of the River Aramaio, tributary of River Deba in its upper course. The cave is part of a greater karstic complex, where there are other cavities with Quaternary sediment and archaeological infilling (Álvarez-Alonso and Arrabalaga, 2012). In the North end, there is a secondary lateral gallery called Lezetxe, which have only provided *Ursus spelaeus* remains. Under the southern lintel of the tunnel, there is the entrance for a lower galleries network, known as Leibar Cave. In addition, in the nearby of Lezetxiki there are the numerous archaeological sites, Labeko koba, Bolinkoba, Askondo or Axlór, among others.

This archaeological complex is located in the Udalaitz karst massif, formed in Cretaceous Aptian-Albian stratified limestones characterized by the abundance of rudists and corals (Figure 5.24). The cave is placed on a hillside with steep slope, while this is an area of abrupt relief and severe fluvial incision. The cave is surrounded by three orographical belts, consisting of the first by Atzabal, Olasu and Karraskagain (about 400 m of altitude); by Udalaitz (1090), Tellamendi (830) and Murugain (775) the second and Kurtzebarri (1155) and Anboto (1268) the third one.

The natural systems of Arrasate have been subjected to strong anthropogenic pressure, which has led to the replacement of the primitive forests that cover the town (acidophilus oakwood and oakwood-Atlantic mixed forests, Cantabrian Holm oak forest, Cantabrian alder grove and acidophilous beech forest), by repopulations of conifers mostly, and for Atlantic pastures and crops to a lesser extent (www.arrasate-agenda21.com). Even so, still exist some autochthonous green masses, as the population of *Quercus coccifera* on the slopes of the Udalaitz.

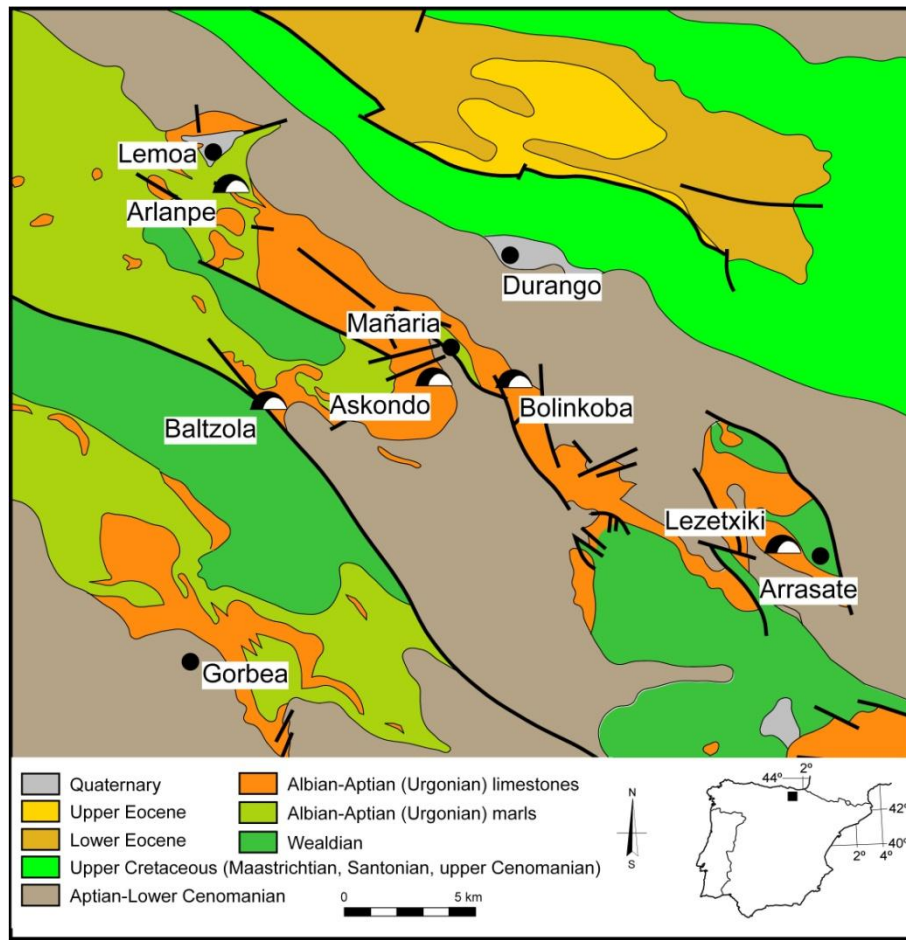


Figure 5.24 Geological location of Lezetxiki cave (Arrasate, Gipuzkoa) and the approximate location of some archaeological sites. Modified from Rat (1959). Map by X. Murelaga.

5.2.2 History of the investigations

The “classic deposit” of Lezetxiki was first excavated from 1956 to 1968 by J.M. de Barandiarán, and an extensive sequence of Late Pleistocene was revealed. Besides, three human fossil remains were also recovered, namely, a humerus from Level VIII (Basabe, 1966) and two Neanderthal teeth from Level II (Basabe, 1970), provisionally dated to MIS 6 (Arrizabalaga et al., 2005). In 1996, excavations were restarted on the southern side of the site by A. Arrizabalaga and M.J. Iriarte using updated methodology (i.e. micromorphological analysis, palynological sampling, new dating, etc.; Arrizabalaga, 2006, 2005a) in order to provide a better context for the human fossils and other findings.

The small cavity nowadays known as Lezetxiki II was already explored during the classical excavation (1956-1968). Namely, the discovery of a human humerus in Leibar cave in 1964 brought the recognition of the adjacent galleries. Even so, its excavation was desisted as it was practically sediment-filled by the accumulation of the sieve (Arrizabalaga, 2006).

The first works in Lezetxiki II (Figure 5.25) were not performed until 1999. This secondary locus, which could be a direct access to Leibar cave, was begun to excavate in order to provide a more precise context to the human fossil. Once the sediment accumulated by the sieving was removed and the original soil was located, the works were carried out in a trench (1 x 4 m). The various excavation squares were named J15, K15, L15 and M15, from West to East, and the 0 point was defined in the small gallery identified at the bottom of J15.

During the first campaign, a survey of one square (1 x 1 m²) was conducted, reaching approximately 120 cm from the surface. Different archaeological materials (tools and flakes in flint and quartz, as well as faunal remains) were discovered, indicating an occasional occupation of the cave during the Upper Paleolithic (Arrizabalaga, 2000).

During 2001 and 2002 new squares were opened, reaching a similar depth and recovering similar material in all of them. Faunal remains prevail over lithic industry, which according to different typological criteria (raw material, typometry, technology and morphology) could be ascribed to Early Paleolithic, Mousterian probably (Arrizabalaga, 2002, 2001). Throughout the following excavation campaigns (2002-2004) the first stratigraphic connection between Lezetxiki and Lezetxiki II was verified in the main gallery, connection confirmed by the detailed topography of the karstic system (Arrizabalaga, 2005b, 2004, 2003).

The lithic remains found during the excavation campaign of 2006, were assigned, provisionally to the MIS5. These levels could coincide with the stratigraphic context of the human humerus (Arrizabalaga, 2008). Over the following years, the number of lithic tools continued dropping, while the faunal remains were still abundant. In the campaign of 2011, the works in Lezetxiki II were completed, after reaching a point in which it was not feasible to continue excavating without opening new areas. Thus, throughout that year several samples (pollen, sedimentology, etc.) were taken, including the microfauna presented in this thesis.

The site has produced a substantial bibliography, although some works are particularly synthetic (Álvarez-Alonso and Arrizabalaga, 2012; Arrizabalaga, 2006; Falguères et al., 2006). Besides, Lezetxiki II is an important site regarding the Basque Country and the Cantabrian region, both in Archaeology and Palaeontology. Thus, there are numerous publications in diverse scientific journals (Arriolabengoa et al., 2015; Castaños et al., 2011; Chaline, 1970; Garcia-Ibaibarriaga et al., 2015a; Higham et al., 2014; Rofes et al., 2012b; Villaluenga et al., 2012).

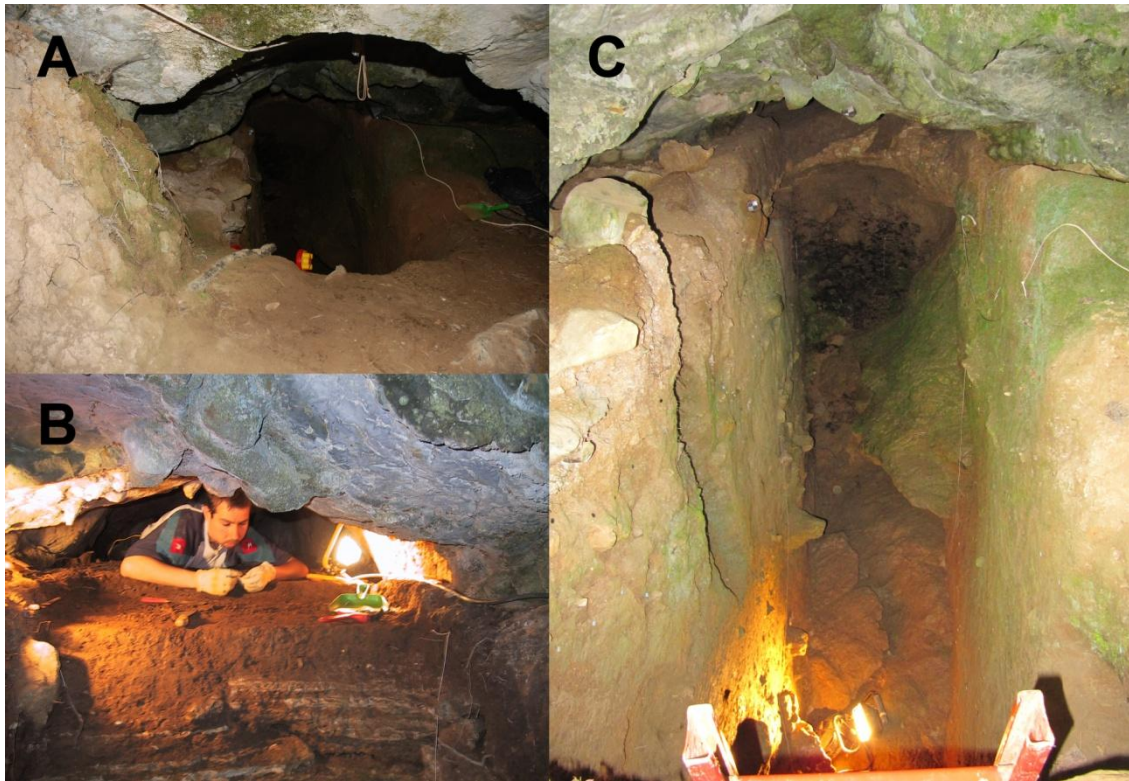


Figure 5.25 Some photographs of Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa) A) Cave entrance (by X. Murelaga) B) The cave in 2002 (by A. Arrizabalaga) C) The cave in 2011.

5.2.3 Description of the cavity

The karstic system in which Lezetxiki II is placed (Figure 5.26A) was created by Bostiturrieta stream, which currently runs about 30 m below the entrance of Lezetxiki. Lezetxiki II has tunnel-type morphology, with a perpendicular orientation regarding the “classical site” (N-S orientation) and a minimum of 50 m of development. The small entrance (0.4 x 1 m) is located in the East end.

The origin and formation of the endokarst fill in Lezetxiki II cave was the product of multiple deposit and erosion phenomena (Arriolabengoa et al., 2015), so the stratigraphic sequence is not homogeneous in the excavated area (Figure 5.26B).

A) Stratigraphy

The stratigraphic sequence from Lezetxiki II cave (Figure 5.26 B) can be divided into 11 lithostratigraphic levels (Arriolabengoa et al., 2015):

Superficial: the superficial sediment was identified as the debris accumulated by the sieving of the “classical excavation” of Lezetxiki, clogging the gallery in many points (Arrizabalaga, 2000).

Level A: silty matrix level with gastropods and some decimetric limestone fragments, is deposited only in the first half of the gallery (L15 and M15). This level and the next, fill the gap left by the dismantling of the Pleistocene levels, being the uppermost point -76 cm the point 0 in square M15. The ceramic, faunal and lithic fragments discovered suggest a Chalcolithic occupation (Arrizabalaga, 2000).

Level B: as level A, this clay and silty matrix level of Chalcolithic period is exclusively located in the outer part of the gallery (L15 and M15). It has a depth of about 22 cm in the eastern end, although it has 40 cm depth in inner areas.

Level C: this level is the uppermost level found in squares J15 and K15, with the uppermost point as in level A (-76 cm). The matrix of this level is silty clay, and besides gastropods, it has flint and iron oxides fragments. The basis of this level presents an abrupt displacement in square J15 (20 cm in vertical and 20 cm easterly). The probable chronological assignation of this level is Early Upper Paleolithic, probably Aurignacian, when it was apparently used as a secondary settlement (Arrizabalaga, 2003, 2001).

Level D: this level, identified only in the second half of the gallery, is compound by a speleothem of 15 cm thick, so it has not been able to be sampled for the microfaunal analysis. This flowstone is also fractured, with a latero-vertical displacement or enjambment of 20 cm, resulting in the formation of a small hole in the basement of this level.

Level E: this level is develop only in squares J15 and K15. 10 cm thick in the west side, it reaches 30 cm in the band K15, in the area where level B ends. The concretionary silty clay matrix turns out sterile in micropaleontological remains.

Level F: it is the level with the greater thickness of the entire sequence (around 1 m thick), developing along the four meters of the trench. The sediment has clay and silty matrix, with 3-4 mm rounded gravels of quartzite and iron oxides. Numerous skeletal remains have been found, probably bear, even in anatomical connection. The lithic remains recovered at this level has an archaic aspect, and according to different typological criteria (raw, typometry, technology and morphology) can be ascribed to the Middle Paleolithic (Arrizabalaga, 2002).

Level G: this level with clayey silt matrix with some limestone fragments, is present along two and a half meters between squares K15 and M15. It is thicker in its east end (30 cm), while in K15 it only has *circa* 10 cm.

Level H: this is a uniform level with an oscillating thickness between 20 and 30 cm. It has clay matrix sediment with milimetric clasts of calcite concretion. In J15 it lies beneath the level F, while from K15 it extends below the level G up to the limit between L15 and M15.

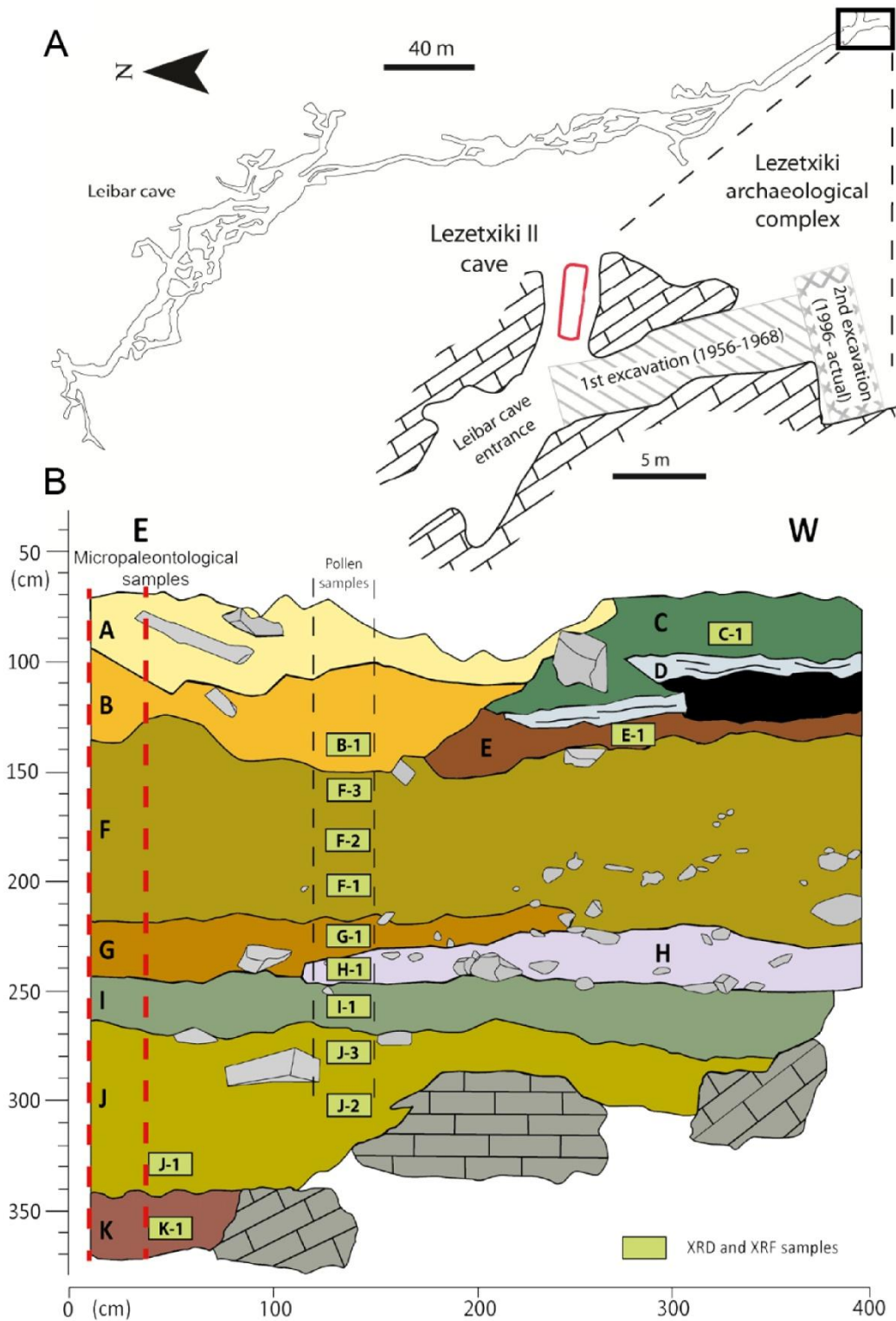


Figure 5.26 A) Topography of Leibar cave. In red is the location of Lezetxiki II cave. B) Stratigraphy of Lezetxiki II, indicating the location of micropaleontological, palynological and sedimentological samples. Modified from Arriolabengoa et al. (2015)

Level I: 10 cm thick level, it extends throughout the stratigraphic sequence, so it is below the level G in the East side and below the level H on the West side. This is the first level with silty sand matrix.

Level J: under the level I is a level of irregular thickness that in our sampling area only have about 5 cm. The sediment is predominantly silty, with centimetric rounded pebbles of sandstone and some iron oxide nodules. The probable chronological assignment of this level is Eemian.

Level K: the base of the sequence is formed by a sedimentary unit of great thickness (about 1 meter) with centimetric rounded pebbles of sandstone and some iron oxide nodules. It extends mainly in square M15 and part of the L15, since its development is interrupted by a series of large boulders. The formation of this level was roughly places during MIS6.

B) Chronology

We do not have absolute datings obtained systematically, level by level, for Lezetxiki II, being the geochronology one of the most difficult methodological problems for interpret the infilling. Therefore, the main reference is a U/Th date obtained from a speleothem of level D by the specialist of the CNRS, C. Falguères, H. Valladas and N. Mercier in 2003 (Arrizabalaga, 2004). This sample has been contaminated by the thorium from the detric part of speleothem (intercalated clays), so it had to be corrected (Falguerès et al., 2006). The sample provided a dating of 74 ka BP, suggesting that this level has been deposited throughout the final phase of the MIS 5 (Table 5.7).

Table 5.7 U/Th dates from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), including the content of uranium, isotopes relation and dating.

Level	Cultural period	U ppm	U^{234} / U^{238}	Th^{230} / Th^{232}	Th^{230} / U^{234}	Date (ka)	Corrected date	Lab code	Sample
D	Middle Paleolithic	0,1	$1,198 \pm 0,071$	2	$0,674 \pm 0,042$	117 +15/-13	74 ka	IPH-Lz16	Stalagmite flowstone

In 2010, during the sampling for both palynological and small mammal remains, a mandible of *Macaca sylvanus* was found on the borderline between the M15 and N15, at a depth of -271 cm the current reference level (Castaños et al., 2011). Given the importance of the finding, two *Ursus* teeth found in the same stratigraphic level (level J) were dated by amino acid racemisation in the Universidad Politécnica de Madrid using aspartic acid D/L ratios. The individual results are 70.0 ka and 86.8ka, which give a mean value of 78.4 ± 8.4 ka. We consider that these dating represent a minimum dating, although they are not consistent with the sedimentological and archaeological analysis, neither with the dates aforementioned. We are pending the outcome of the OSL analyses.

The different levels from Lezetxiki II can be group into four chronocultural units:

Middle Paleolithic (MP): both the sedimentological analysis (Arriolabengoa et al., 2015) and microfaunal study presented below, as well as the archaic aspect of the lithic industry, suggest a MP sporadic occupation of the cave between levels K and D. This long sedimentary unit can be divided at least into two isotopic stages: MIS6 for level K and MIS 5 for levels J-D.

Aurignacian (Aurig): the lithic assemblage in Level C corresponds to the Mousterian-Aurignacian transition.

Chalcolithic (Chal): Levels B and A were deposited during the Holocene, during the Chalcolithic period according to various remains.

C) Other studies

Sedimentology

The study of the endokarstic sediment from Lezetxiki II cave was recently published (Arriolabengoa et al., 2015). The analysis has been carried out in the cave entrance, precisely in the left section of the archaeological excavation, few centimetres more inland than the micropaleontological sampling.

Both mineralogical and geochemical composition of the stratigraphic sequence present variations that might indicate the existence of different sedimentary processes and source areas during the formation of the endokarst fill. Therefore, four sedimentary processes were identified: autochthonous detrital sedimentation transported by infiltration processes, allochthonous detrital sedimentation brought by fluviokarst water courses, precipitation of calcite and biogenic (osseous remains from owl pellets and carnivore coprolites). Nonetheless, levels C, E, E, F, I and J have a mixed composition (infiltration and fluvio-karst processes), while levels H and E display a significant increase in calcite.

Palinology

The palynological sampling, unpublished, was carried out in the central part of L15, besides the sedimentological sampling (in the west limit). Few preliminary analyses have been carried out for some levels. Thus, the top of level K (pers. comm.) and Level G (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2015a) have not provided information about the vegetation due to the poor spore and pollen preservation.

Some data may be advance for level J, where the woodland is the best represented vegetation type. The arboreal pollen consists mostly in *Pinus* and *Tilia*, accompanied by *Corylus*, *Quercus robur* tp., *Quercus ilex* tp., and *Betula*. The herbaceous stratum was dominated by Gramineae and Juncaceae plants with a

discreet proportion of fern spores (particularly *Polypodium*). These assemblage suggest a certain level of environmental humidity (Castaños et al., 2011).

Large mammal record

The large mammal bone assemblage from Lezetxiki II (Tabla 5.8) consists of 1085 remains, of which 297 (27.37%) are identifiable at genus or species level (Villaluenga et al., 2012). The distribution of the archeozoological remains is uneven, both regarding the levels and the species.

The last two levels of the sequence are dominated by *Ursus spelaeus*. In level J there are the unique mentions of *Cervus elaphus* and *Macaca sylvanus* (Villaluenga, 2013). The following levels (G, H and I) are also similar, being the only specified taxon the cave bear, with the exception of the two remains of *Bos/Bison* from level G. Likewise,

In level F of the 486 recovered remains 175 were identified, 90.85% of them corresponding with *U. spelaeus*. The rest of remains belong to Large bovid, *Canis lupus*, *Mustela* sp., *Lynx* sp., and *Panthera spelaea* (Villaluenga, 2013). Level E only has three not determinable remains and level D is sterile.

In level C only 12 of the 27 remains result taxonomically identifiable (Villaluenga, 2013), equally distributed between ungulates (Large bovid, *Rupicapra pyrenaica* and *Capra pyrenaica*) and carnivores (*Lynx* sp. and *U. spelaeus*). Finally, in levels A and B 22 and 45 not determinable fragments have been recovered respectively.

Table 5.8 Large mammal faunal remains from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa).

Artiodactyla	Carnivora
Bovini	<i>Canis lupus</i>
<i>Cervus elaphus</i>	<i>Panthera spelea</i>
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	<i>Mustela</i> sp.
<i>Capra pyrenaica</i>	<i>Lynx</i> sp.
	<i>Ursus spelaeus</i>
Primates	
<i>Macaca sylvanus</i>	

Archaeological remains

In Lezetxiki II, like in Lezetxiki, scarce archaeological remains have been recorded. In level A, the presence of some ceramic and lithic fragments report the last occupations of the cave during the Chalcolithic, while the tools and flakes made in flint and rock crystal found in level C point to its employment as secondary settlement during the Aurignacian (Arrizabalaga, 2002).

In the rest of levels the presence of lithic industry is sporadic, although when is find it's made of raw materials other than flint, i.e., limonite, quartzite, lutite, vulcanite and even limestone, and presents a very archaic appearance (Arrizabalaga, 2003).

5.2.4 Taphonomy

The taphonomy of the small vertebrates assemblage from Lezetxiki II has not been analysed in detail, so we only can anticipate some preliminary data. In relation to the agent that originated the primary tanatocenosis, seems that it could be produced by several types of predators. Some remains, especially those of Gliridae and Murinae, present great to extreme digestion traces (Figure 5.27 A), while along the other small mammal taxa the traces are practically absent or moderate. Among the herpetofauna, frog remains have evident sings of digestion, probably by a small carnivore.

Regarding the causative agents that could have altered the faunal composition, some of the remains have surface modifications that can be related with weathering (Figure 5.27 B), while others have clear traces that they have been water stream transported (Figure 5.27 D). An in-depth study is necessary to delve more into these alterations.

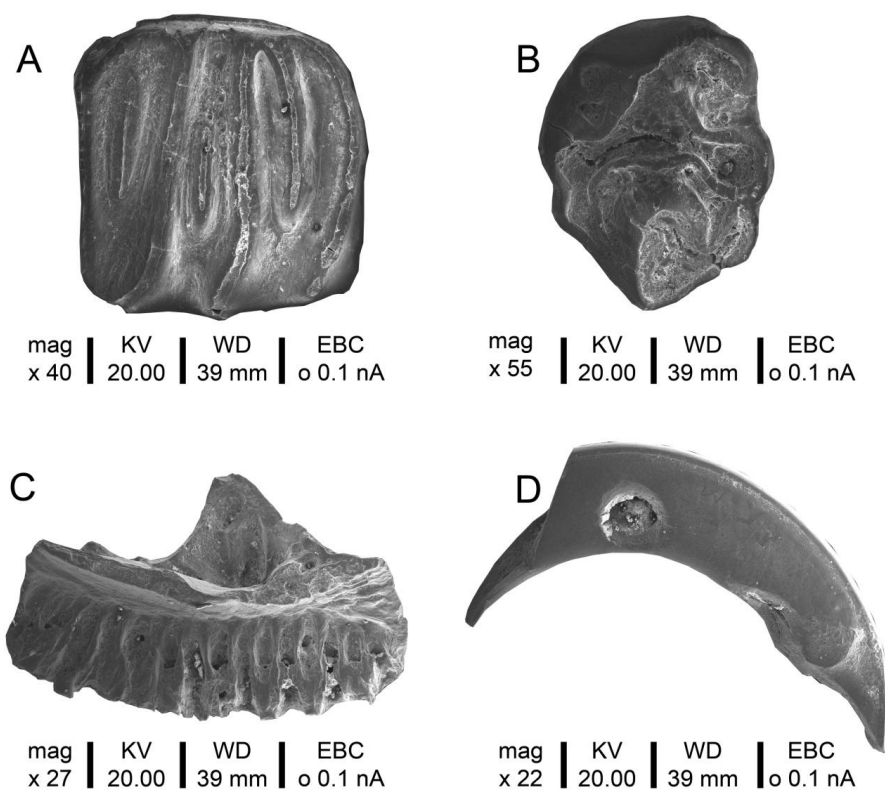


Figure 5.27 A) *G. glis* left m2 with great digestion. B) *Ap. sylvaticus-flavicollis* right M1 wheatered. C) *R. temporaria-iberica* premaxilla with great digestion. D) small mammal incisor abraded.

The main characteristic of the microfossil assemblage to underline would be the high fragmentation of the bones. Therefore, the number of identified skeletal elements is quite low, with 10236 specimens among more than 66000 recovered remains. By all of identified fossils, 40% of them are metapodials and phalanges (4186), followed by incisors (10,66 %, 1091 remains) in the number of remains. Considering the raw frequency that element occurs in the complete skeleton, the most represented elements are incisors (24,5%), followed by molars (17,5%).

The small mammal bones preservation is different among the levels (Figure 5.28). The similar preservation of proximal limb bones compared with the conservation of femora and tibia-fibulae suggests that the general trend in Lezetxiki II was that the bird of prey consumed the whole prey in the cave. The identification of incisors in levels I, B and A is quite low. In level K it is noteworthy the high values of both radii and humeri, while in level F the identification of calcanei and atragali is around 40%. Other singularity is the conservation of ribs in level C, fifteen times than in the rest of levels. Finally, it should be noted the excellent preservation of the mandibles in levels K and J, where they are around 60%. Even if the usual in current natural accumulations tends to be a conservation of the 90 - 80%, this value indicates that these two levels suffered less postdepositional processes than the rest of the levels of this cave.

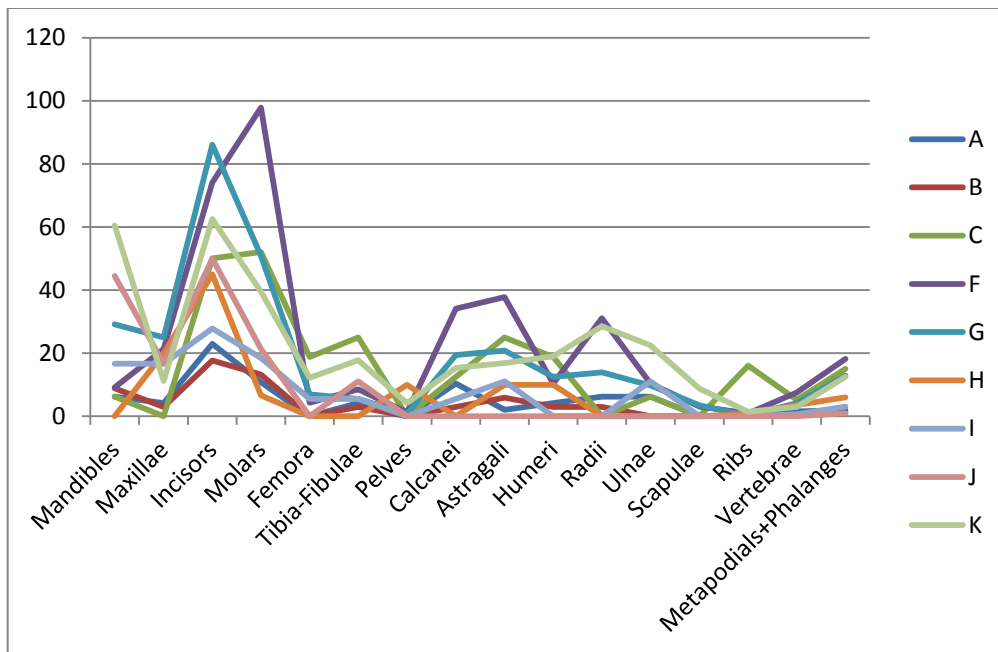


Figure 5.28 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa).

5.2.5 Small vertebrate assemblage from Lezetxiki II

In 2011, a sampling for micropaleontological analysis was carried out in the east end of M13, at the entrance, where most of the stratigraphic units were present. Besides, samples were taken in the levels identified at more inward parts of the gallery (i.e. levels C, E and H), with the exception of level D (stalagmite flow). A total of 52 samples (279 l of sediment), of 0.33 m² each one, were alternatively taken along the 3 m stratigraphic sequence (Figure 5.25 B), being these sublevels 5-10 cm deep.

The small vertebrates assemblage was compound with 66300 identified and non identified disarticulated bone fragments (teeth, isolated mandibles, skull fragments, and post-cranial bones). More than two thousand (2211) of them have been identified at genus and/or species level (NISP), representing a total of 431 individuals (MNI). The small vertebrates comprise 30 taxa (Figure 5.29-5.30): one lagomorph (cf. *Oryctolagus cuniculus*), one sciurid (*Marmota marmota*), three glirids (*Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius* and *Glis glis*), one dipodid (*Sicista betulina*), nine murids (*Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis* and *Microtus (Terricola) sp.*), one cricetid (*Allocricetus bursae*), one murid (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), four soricids (*Sorex araneus-coronatus*, *Sorex minutus*, *Neomys sp.* and *Crocidura russula*), one talpid (*Talpa cf. europaea*), one erinaceid (*Erinaceus cf. europaeus*), Chiroptera indet., one salamandrid (*Salamandra salamandra*), one ranid (*Rana temporaria-iberica*), two saurians (Lacertidae indet. and *Anguis fragilis*), and two serpents (*Coronella girondica*, and *Vipera cf. seoanei*).

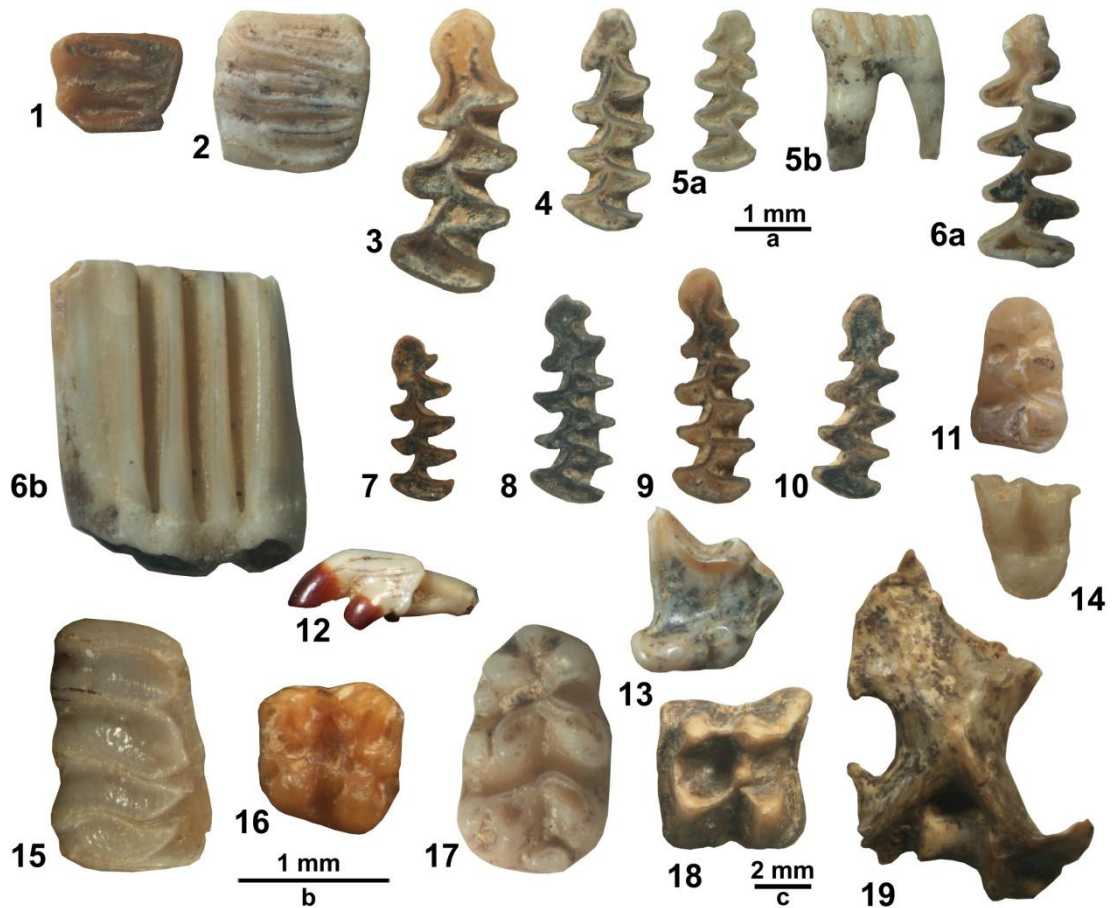


Figure 5.29 Some small vertebrates from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). *Eliomys quercinus* (1) right M3; *Glis glis* (2) left m2; *Arvicola amphibius* (3) left m1; *Chionomys nivalis* (4) left m1; *Clethrionomys glareolus* (5a-5b) right m1; *Pliomys lenki* (6a-6b) left m1; *Microtus oeconomus* (7) right m1; *Microtus agrestis* (8) left m1; *Microtus arvalis* (9) left m1; *Microtus (Terricola)* sp. (10) left m1; *Allocricetus bursae* (11) left m1; *Sorex araneus-coronatus* (12) left I; *Neomys* sp. (13) right P4; *Crocidura russula* (14) right M1/2; *Muscardinus avellanarius* (15) right M1; *Sicista betulina* (16) right P4; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (17) left M1; *Erinaceus* cf. *europaeus* (18) left m1; *Talpa* cf. *europaea* (19) left humerus. Scale bar = 1 mm 1-14; scale bar = 0.1 mm 15-19.

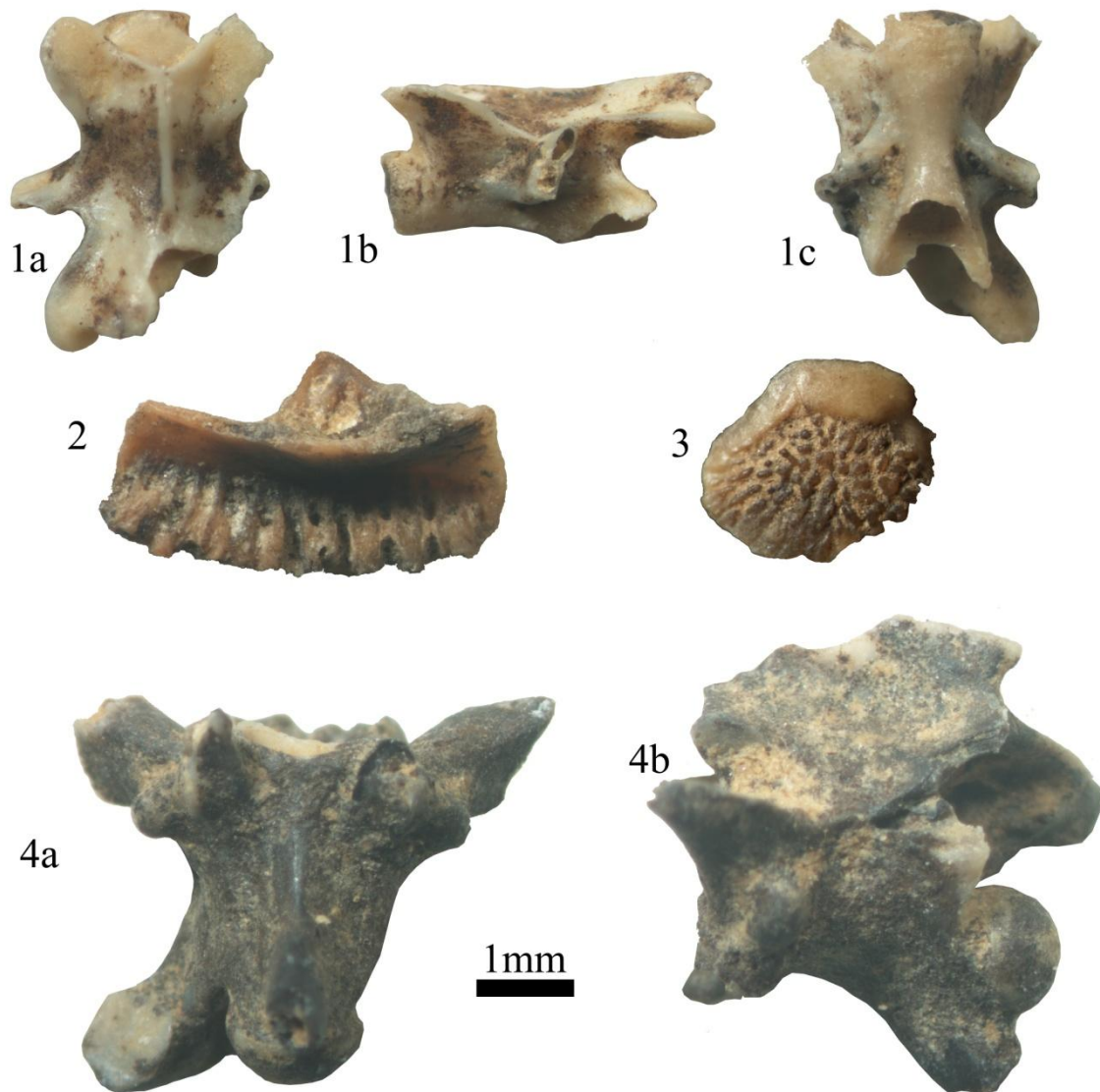


Figure 5.30 Some small vertebrates from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). *Salamandra salamandra* (1a) Trunk vertebrae dorsal view, (1b) idem lateral view, (1c) idem ventral view; *Rana temporaria-iberica* (2) left premaxilla; *Anguis fragilis* (3) Osteoderm; *Vipera cf. seoanei* (4a) Trunk vertebra ventral view, (4b) idem lateral view. Scale bar = 1 mm

The small vertebrates assemblage from Lezetxiki II presents some characteristics to highlight. On the one hand the scarce presence of amphibians and reptiles, compared to other sites located in similar environments, such as Arlanpe. On the other hand, the practical absence of species related to water habitats, taking into account the distance to the River Bostiturrieta (30 m). It is nothing also, the scarce record of rocky habitat taxa, considering the orographic characteristics above mentioned (see *Geographic setting and geological context* section).

The differences between species are more than evident (Table 5.9). Among the 30 taxa identified only three have a continuous presence (*Mi. agrestis*, *Ap. sylvaticus-flavicollis* and *So. araneus-coronatus*), although they have not been identified at all levels. Moreover, more than a half of the species only are cited exclusively in one or two units.

Likewise, the differences in diversity between levels are visible (Figure 5.31). According to the Shannon index, the level with greater diversity is the level G ($H' = 2,527$), while level I is the most homogeneous level ($H' = 1,215$). Despite this marked variations between levels, the three upper units have similar values, which are between $H' = 1,386$ and $H' = 1,564$.

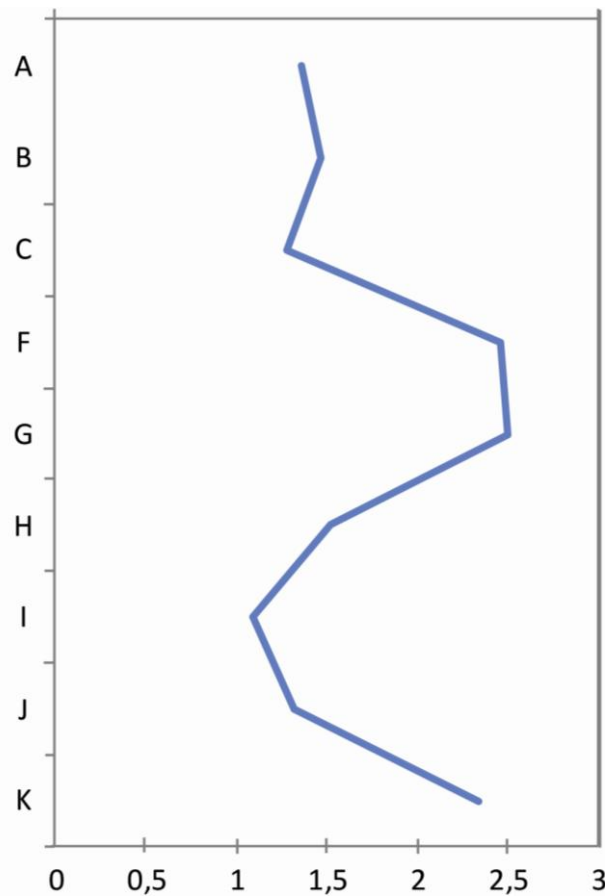


Figure 5.31 Biodiversity Index from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa) calculated with Shannon-Weaver formula.

Table 5.9 Number of identified specimens (NISP) and Minimum number of individuals (MNI) of small vertebrate species from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

Cultural period	Chal.		Chal.		Aurig.		MP		MP		MP		MP		MP			
	A		B		C		F		G		H		I		J		K	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>cf. Oryctolagus cuniculus</i>									1	1						1	1	
<i>Marmota marmota</i>																1	1	
<i>Eliomys quercinus</i>									3	2						10	8	
<i>Muscardinus avellanarius</i>									3	2								
<i>Glis glis</i>	1	1					2	2										
<i>Sicista betulina</i>														1	1	1	1	
<i>Arvicola amphibius</i>							2	2	2	1				3	2	30	22	
<i>Arvicola sapidus</i>							1	1								3	2	
<i>Chionomys nivalis</i>							1	1										
<i>Clethrionomys glareolus</i>							7	3	9	4								
<i>Pliomys lenki</i>							15	3	16	5	2	1	1	1		28	12	
<i>Microtus oeconomus</i>																9	6	
<i>Microtus agrestis</i>	2	2	2	2	1	1	15	11	16	12	1	1	4	3		99	61	
<i>Microtus arvalis</i>							18	10	3	2				5	4	8	7	
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	1	1	1	1			6	4	7	5			1	1		35	25	
<i>Allocricetus bursae</i>							3	2								4	4	
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	19	9	15	6	31	4	95	19	71	16			6	4	2	1	11	6
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	4	3	3	2	1	1	54	12	37	6					1	1	96	22
<i>Sorex minutus</i>							1	1	1	1	1	1					2	1
<i>Neomys sp.</i>							1	1										
<i>Crocidura russula</i>			1	1	8	1	1	1	8	4							7	3
<i>Talpa cf. europaea</i>							7	2	10	2								

Table 5.9 (Continuation) Number of identified specimens (NISP) and Minimum number of individuals (MNI) of small vertebrate species from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

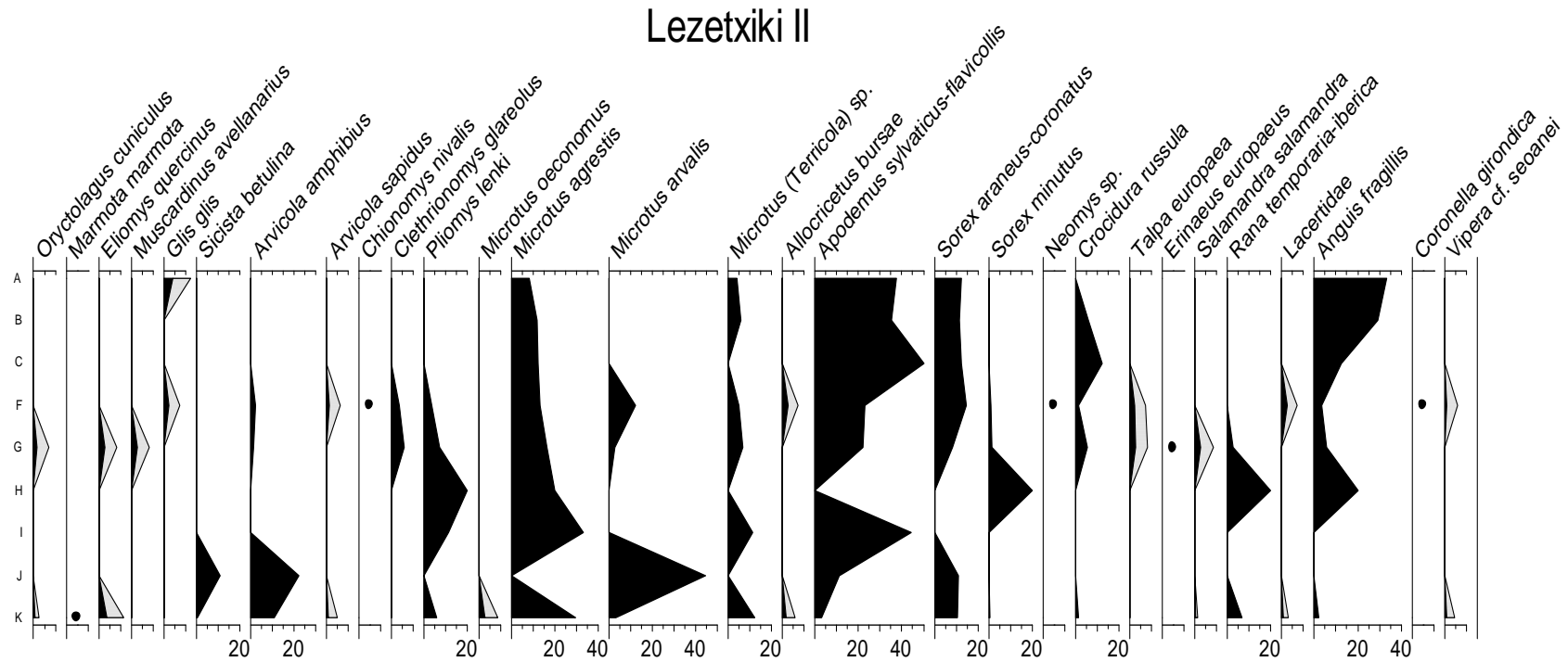
Cultural period	Chal.		Chal.		Aurig.		MP		MP		MP		MP		MP		MP	
	A		B		C		F		G		H		I		J		K	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Erinaeus cf. europaeus</i>									1	1								
<i>Chiroptera</i>																		
<i>Salamandra salamandra</i>									4	2							1	1
<i>Rana temporaria-iberica</i>									7	2	4	1					33	14
Lacertidae							2	2									2	2
<i>Anguis fragilis</i>	488	8	128	5	615	1	10	3	24	4	3	1					6	4
<i>Coronella girondica</i>							1	1										
<i>Vipera cf. seoanei</i>							1	1									2	2
Totals	515	24	150	17	656	8	243	82	223	72	11	5	12	9	12	9	389	205
N° of species	6		6		5		20		18		5		4		5		22	

Almost all the stratigraphic sequence of Lezetxiki II (levels K-F) has been assigned to the Middle Paleolithic (MP). During this phase (Figure 5.32), the most abundant taxon is *Mi. agrestis*, with almost twice individuals as the next species with more representation, namely *Ap. sylvaticus-flavicollis* (88 and 26 MNI, respectively). In the overview of this unit it is remarkable the scarce presence of both Eulipotypha and herpetofaunal remains, being the first more numerous along this entire chronocultural unit.

With reference to the internal variations of this phase, levels K, G and F are the most numerous in both NISP and MNI. It should be noticed that precisely, these are the three levels that have wholesale the biggest stratigraphic sequence. Level K is the subunit with most identified specimens (389) and determined individuals (205), mostly due to the high presence of *Mi. agrestis* and *So. araneus-coronatus*. In contrast, in the levels G and F the most abundant taxon is *Ap. sylvaticus-flavicollis*, followed by the two species mentioned above. The three intermediate levels (levels J, I and H) are the three subunits poorest in all the stratigraphic sequence, thought it is true that each of them only had provided one unique sample. In each one of them stands out a different species over others (i.e. *Mi. arvalis*, *Ap. sylvaticus-flavicollis* and *R. temporaria-iberica*, respectively).

The Aurignacian unit (level C) is the second poorest in what a number of individuals is concerned. However, it is the level with highest value of NISP, related to the presence of numerous postcranial remains of slow worm (notwithstanding that they corresponded to a single individual).

Finally, the two uppermost levels (level B and A) have been assigned to a Chalcolithic chronology on the basis of the various archaeological remains recovered at them. In this last unit same situation as in the Aurignacian phase is described, with the dominance of *An. fragilis* in the NISP and *Ap. sylvaticus-flavicollis* in the MNI.



Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.32 Relative variations in the abundance of small vertebrates from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI).

5.2.6 Palaeoenvironment and palaeoclimate evolution

Most of the taxa identified are currently present in the area (VV.AA, 1989), but not all of them. This is the case of *P. lenki*, whose latest record was mentioned in the Upper Magdalenian levels from El Miron cave, in Cantabria (Cuenca-Bescós et al., 2010b). Likewise, *Al. bursae* is other species extinct nowadays. In this case, its last record in the Iberian Peninsula dates from ca. 17,000 BP, in Ambrosio cave (Sesé and Soto, 1988)

Besides, other remains identified in Lezetxiki belong to extant species. This is the case of *Mi. oeconomus*, which nowadays has a wide range extending from north-western Europe to Alaska in the east (Linzey et al., 2008). The western limit (Denmark, Norway and Austria) is similar for the birch mouse (Meinig et al., 2008), but not for *M. avellanarius*, which in Europe is only absent from Iberia, south-west France, and northern parts of Fennoscandia and Russia (Amori et al., 2008).

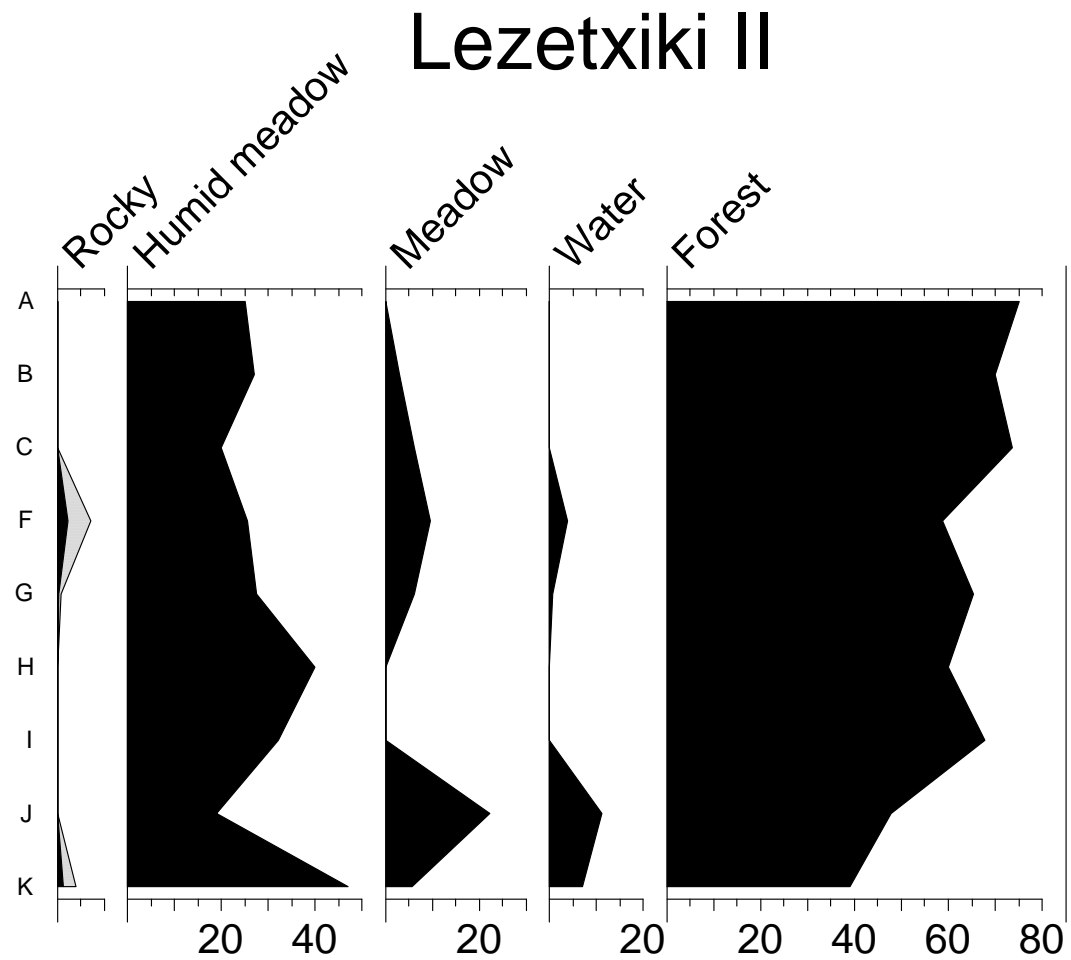
Finally, some of the taxa from the fossil assemblage of Lezetxiki II are not inhabitants of this area nowadays but can be found in other territories of the Iberian Peninsula. For example, the common shrew (*So. araneus*) is absent in most of the Iberian Peninsula (although there are some isolated populations in the Pyrenees according to Palomo and Gisbert, 2005) as a result of shrinkage after the Würm glaciation as well as due to the pressure exerted by the progressive expansion of its congeneric *Sorex coronatus*). The situation is similar for *A. amphibius*, *E. quercinus* or *O. cuniculus*, among others (VV.AA, 1989).

The paleoenvironmental and paleoclimatic evolution from Lezetxiki II referred in the following paragraphs are based on the data compiled in Table 5.1 and Figure 5.8.

A) Taxonomic Habitat Index

According to the small vertebrate assemblage the landscape surrounding Lezetxiki II was dominated by forest habitat during most of the time that the stratigraphic sequence was deposited (Figure 5.33).

During the Middle Paleolithic unit there are significant differences between levels. The base of the sequence portrays a virtually open landscape dominated by humid meadows (i.e. 47% of the taxa identified at level K are related with humid meadows). Besides, this is the level in which is documented the greater number of taxa related with rocky habitat (*M. marmota*, *Al. bursae*, *Sa. salamandra*, and *V. cf. seoanei*).



Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.33 Paleoenvironmental reconstruction from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), based on the small vertebrates assemblage and using Taxonomic Habitat Index method.

The environmental humidity would be higher than in any other phase. Gradually, this climatic situation began to improve in level J, although this development will be more noticeable from level I onward. At the same time, the degree of humidity will decrease progressively.

In level H the only two habitats represented by the small vertebrate assemblage are humid meadow and forest, in a proportion of 40 and 60, respectively. Therefore, compared to the previous level, the advance of forest would be slowed down. This forward and reverse process is recorded again at the end of the MP unit, between levels G and F. However, on this occasion we find represented the five habitats, even rocky (0.28% and 2.3%, respectively) and water points (0.7% in level G and 3.75% in level F). Level F is when highest thermophilous taxa diversity is recorded, with the presence of *E. quercinus*, *M. avellanarius*, *Cl. glareolus*, *P. lenki*, and *Ap. sylvaticus-flavicollis*.

Aurignacian level onward, we only find represented humid meadow, meadow and forest habitats, imposing with values that are around 70% the latter. This is related with the considerable presence of *Ap. sylvaticus-flavicollis* and *An. fragilis*.

B) Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species

If we compare the results of both paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction methodologies, Lezetxiki II is the assemblage with the greater similarities between the two methodologies among the sites presented in this thesis. The only peculiarity to highlight is that the variations are more noticeable with the “eurioic vs. wooden (stenoic) species” method (Figure 5.34).

The sequence began in level K, when the environmental conditions are dominated by open areas (i.e. 80% of the species identified are related with open habitats), which in the Cantabrian region is usually indicative of colder periods. Although the assemblage is dominated by *Mi. agrestis* and *Mi. (Terricola) sp.*, the presence of thermophilous taxa is recorded, so the environmental conditions would not be extremely harsh. Throughout the next Middle Paleolithic levels (level J and I), forest start to spread slowly. In level H the both eurioic and wooded species are equally represented, although we consider that the sample is not significant enough (only two individuals) to reach major conclusions.

Along the G-level, there is a new improvement of environmental conditions, indicated by the variety and increase of forest habitat taxa. Although at the end of the Middle Palaeolithic (level F) the environmental conditions slightly deteriorate, henceforth the small vertebrates related with woodland outnumber open habitat species.

Lezetxiki II

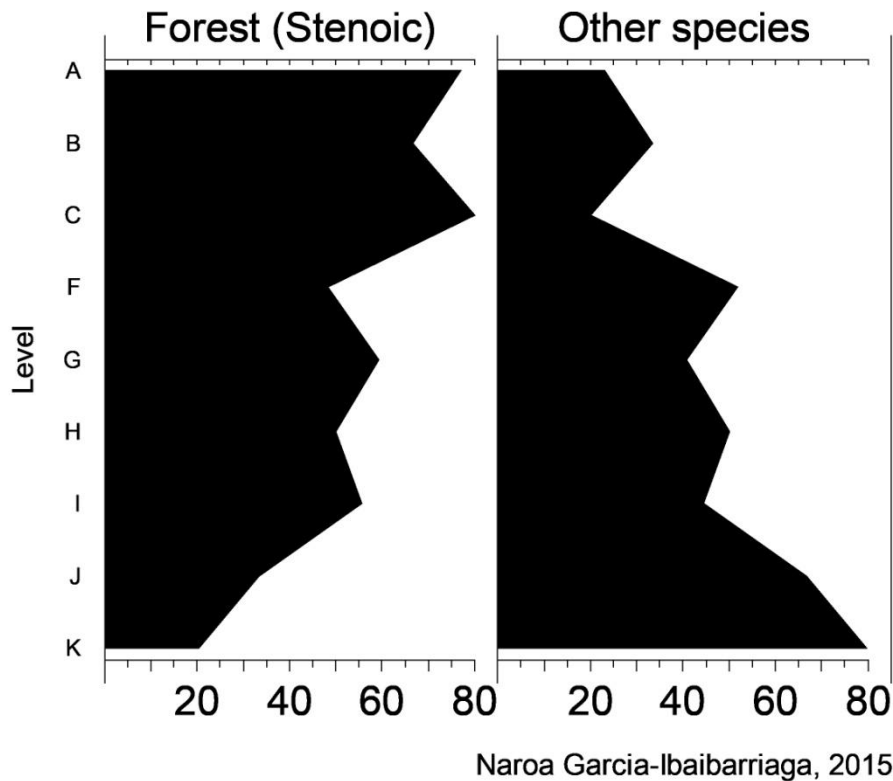


Figure 5.34 Palaeoenvironmental reconstruction from Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa) based on the small vertebrates assemblages using “Eurioic vs. Wooden (stenoic) Habitat” method.

Admitting that the microfaunal assemblage from Aurignacian period (level C) is relatively small (5 MNI), the 80% of the fossil remains belong to *Ap. sylvaticus-flavicollis*, species clearly related with forests.

After a long hiatus (probably by the erosion of deposited levels), the two uppermost levels have been assigned to Chalcolithic chronology. In both the microvertebrates indicate that the most represented domain surrounding Lezetxiki II was landscape habitat, consistent with the climate of the present interglacial.

5.2.7 Discussion

A) Sedimentology

As reported by the mineralogical and sedimentological data (Arriolabengoa et al., 2015), the level K from Lezetxiki II displays the characteristics of fluviokarst sedimentation, indicating the concurrence of humid conditions and scarce vegetation cover. Thus, the paleoenvironmental implications of this study are in accordance with the small vertebrates analysis, indicating the existence of considerably wet and cold climate within the MIS 6.

From Level J to Level C, the endokarst sediment reflect the infiltration of autochthonous soils, denoting lesser fluviokarst activity and an increase in the infiltration of water, besides the precipitation of speleothems in levels H and D (Arriolabengoa et al., 2015). The inferred repeated environmental changes are also identified in our study, identified as the diverse variations that occurred along the MIS5.

The presence of more fine allochthonous sediments in Level C suggests greater fluviokarst activity and erosion as a consequence of cooler condition. This Aurignacian unit is the only level in which sedimentological and micropaleontological studies are discordant.

Finally, the autochthonous sediments and slight calcite precipitation of levels B and A are related within warmer and wetter conditions, similar to the improvement evidenced by the fossil remains.

B) Palinology

The only palinological data that can be compared to the small vertebrates study come from level J. The woodland is the best represented vegetation type, while the herbaceous stratum suggests certain level of environmental humidity. According to small vertebrates, the landscape surrounding Lezetxiki II at this period, although somewhat improved in comparison to the previous level, would be mostly meadows, indicating relatively harsh climate conditions. It will be necessary to wait for the final results in order to asseverate the discrepancies between the two proxies.

C) Large mammal record

The large mammal remains from Lezetxiki II are not large enough to provide general paleoenvironmental conclusions. Besides, most of the remains belong to Carnivora taxa, so do not provide detailed paleoenvironmental information. It should be noted the scarce presence of the species related to rocky habitat, as it happens among the microvertebrates.

D) Occupational dynamics of the cave

As noted by Villaluenga (Villaluenga, 2013), the interpretation of the functionality of this cavity is principally hibernation and breeding den of *U. spelaeus*, although the presence of other carnivorans and ungulates may be related with the sporadic occupations of the cave by carnivores and humans.

The anthropogenic activity is also pointed out during the three chronocultural phases identified (Middle Paleolithic, Aurignacian and Chalcolithic) by the scarce lithic tools found along the stratigraphic sequence, as well as by the identification of one Bovini bone fragment in level F with signs of fracturing by percussion.

It is worthy to mention that the authentic context of human fossils recovered during classical excavation of Lezetxiki is recognized in level J or level K of Lezetxiki II cave, at a transition time between the Middle Pleistocene to Upper Pleistocene, that would be, from a chronocultural viewpoint, an Ancient Mousterian or a Recent Acheulean (Arrizabalaga, 2005a).

5.2.8 Conclusion

Lezetxiki II is an important site in the Basque Country and the Cantabrian coast. To date, it has yielded a notable amount of small vertebrate fossils that document the richness of Upper Pleistocene biomes of northern Spain, including the first fossil record in the Cantabrian region of *Allocrietus bursae* and the southwesternmost record of *Sicista betulina* in Eurasia (Rofes et al., 2012b), the first Quaternary fossil remains of *Muscardinus avellanarius* of the Iberian Peninsula (García-Ibaibarriaga et al., 2015a) and the first fossil remain of *Macaca sylvanus* in the Cantabrian range (Castaños et al., 2011). In addition, it is has to be noted the significance of the basal levels from Lezetxiki II, as they represent the possible context of the human humerus found in 1964 in the cave of Leibar (Arrizabalaga et al., 2005).

In this thesis we present the micropaleontological results of the sampling carried out in the entrance of this small gallery. A total of 4800 identified small vertebrate skeletal elements were recovered, representing a total of 431 individuals of 30 different taxa.

The 3 m-deep-deposit comprises three chronocultural units, namely Middle Paleolithic, Aurignacian and Chalcolithic. The paleoenvironmental reconstruction with small vertebrates is consistent with the data obtained by other proxies, although the palynological study is still at the preliminary study stage. The stratigraphic sequence began with a cold period, probably the end of MIS 6. The paleoenvironmental changes observed along levels J-F could correspond to the internal variations of MIS 5, while during the Aurignacian period (level C) a significant improvement is detected. The reconstruction to the last two levels (B and A) is in accordance with their Chalcolithic assignment.

Askondo

ÍNDICE

5.3.1 Geographical setting and geological context	242
5.3.2 History of the investigations	243
5.3.3 Description of the cavity	245
A. Stratigraphy	245
B. Chronology	247
C. Other studies	248
• Sedimentology	248
• Large mammal and anthropological record	249
• Archaeological remains	250
5.3.4 Taphonomy	250
5.3.5 Small vertebrates assemblage from Askondo	252
5.2.6 Paleoenvironmental and Paleoclimatic evolution	258
A. Taxonomic Habitat Index	258
B. Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) species	260
5.2.7 Discussion	261
A. Large mammal and anthropological record	261
B. Occupational dynamics of the cave	262
5.2.8 Conclusion	263

The cave of Askondo, which has Paleolithic cave art, is located in the Urkiola Natural Park, which covers some of the mountains which mark the watershed between the Cantabrian and Mediterranean slopes. Archaeological excavations carried out in 2011 brought to light archaeological sequence spanning between Middle Palaeolithic to the Bronze Age.

5.3.1 Geographic setting and geological context

Askondo Cave (UTM coordinates of X: 527.350; Y: 4.775.430 ETRS89 30N) is situated in Urkuleta District, few kilometres from the village of Mañaria. The site is located on the western flank of Asko Mount, part of the *Montes del Duranguesado*, at an altitude of 248 masl (metres above sea level). Bolinkoba and Atxuri (currently destroyed by one quarry) archaeological sites are located very close to the cave, while the isochrones study (García, 2012) revealed that Baltzola is included within the two-hour isochronal.

The cave is part of the Aramotz Massif, specifically of the Aramotz-Anboto hydrological subunit. In this mountain range modelled in Lower-Cretaceous limestones (Figure 5.35), stand out for its height Leungane (1009 m), Artatxagan (998 m) and Mugarra (964) mountains. Part of the Urkiola Nature Park, the landscape of the area is dominated by meadows and Atlantic Oaks and common hawthorn in height and open forests of beech and oak in the lower parts.

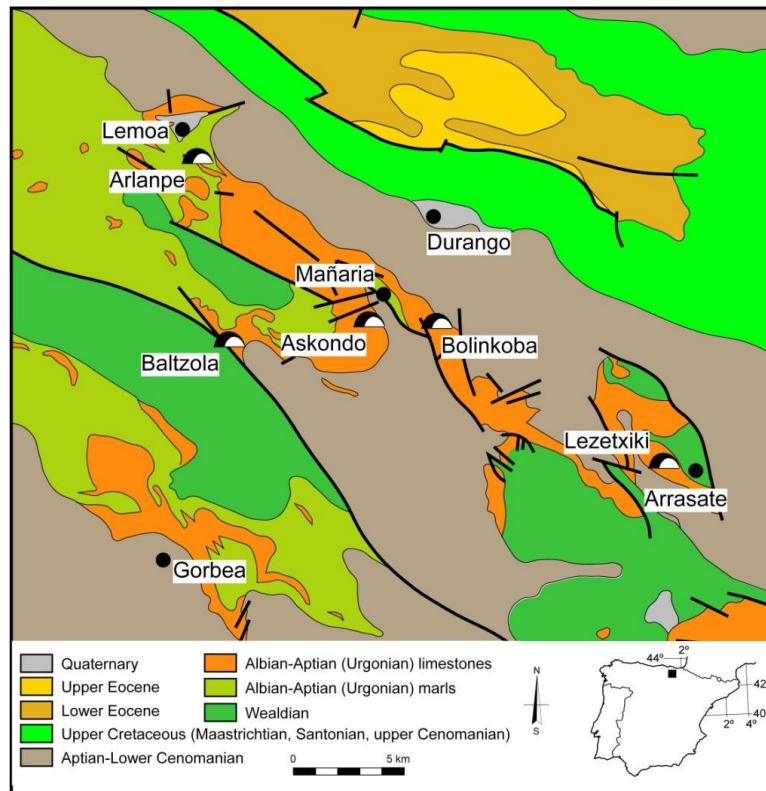


Figure 5.35 Geological location of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia) and the approximate location of some archaeological sites. Modified from Rat (1959). Map by X. Murelaga.

5.3.2 History of the investigations

Askondo, also called Azkondo by the name of the neighbouring hamlet, is one of the few sites with Paleolithic rock art in the easternmost provinces of the Bay of Biscay (Garate and Rios-Garaizar, 2011). There is knowledge of the cave since the early 20 century, being the majority of mentions of mythological character (Garate et al., 2012). The first known scientific intervention in Askondo Cave was undertaken in the early 1910s by Gálvez Cañero (1912), who found a few archaeological remains and draw an imprecise plan. It was mapped in again by A. Ferrer for its *Monografía de las cavernas y simas de la Provincia de Bizkaia* (1943). Moreover, after the finding of two *Ursus spelaeus* skulls in 1963, E. Nolte excavated a test trench, finding numerous paleontological and anthropological remains (Nolte, 1968).

In January of 2011, during a visual prospection, several unmistakable Paleolithic parietal paintings were noted (Garate et al., 2012). After the protection of the cave, further works were undertaken during that year to locate a possible archaeological record in the cave and to search sings of human activity related to the rock art (Figure 5.36 A and B). Consequently, the surface was mapped (Figure 5.36 C) using a grid oriented toward an ideal North accommodated to the directionality of the cave (Rios-Garaizar et al., 2012). Its axis was numbered with letters and the abscissas with numbers, and the 0 point was defined in the header of the current entry.

An area of 5 m² was excavated in two different zones: the entrance (square U7 in the archaeological grid) and the vestibule (squares O13-O14-N14 and O17) (Figure 5.36 C). Each square was divided into four quadrants (NW: 1; NE: 2; SW: 3; SE: 4) and the sediment was excavated using layers of more or less 10 cm but taken into account the stratigraphy. In U7, only levels 1-5 were excavated, whereas, in square O13, 13 archaeological levels (1.70 m deep) were identified. In squares O14, N14, and O17, the works stopped at level 2 due to the presence of a stalagmitic crust. In order to document the complete stratigraphic sequence, a geological test was conducted 52 cm away from the S section of O14. This test trench provided a detailed overview of the ~6 m deep sedimentary sequence (without reaching the bedrock), where the 13 archaeological layers identified in the excavation pit correspond to the upper third of this sedimentary deposit.

The archaeological and parietal study resulted in the publication of a monographic work entitled *La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria* (Garate and Rios-Garaizar, 2012). Besides, the artwork were presented in diverse scientific publications (Garate and Rios-Garaizar, 2013, 2011). This chapter corresponds almost entirely with the paper *A Paleoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates* (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2015b).

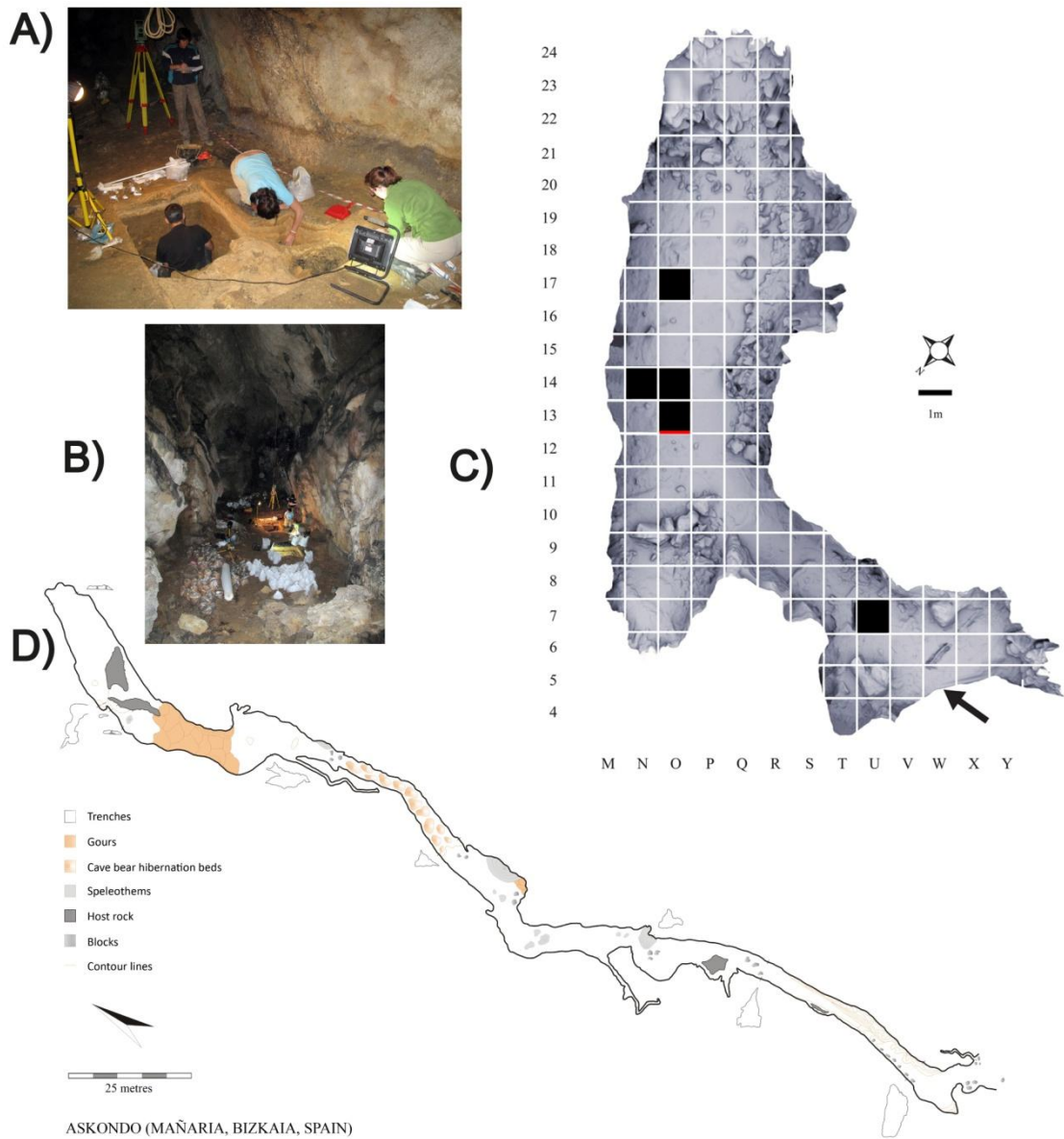


Figure 5.36 A) and B) Images of the excavation process (photos by Askondo team). C) Planimetry of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain) showing the excavation areas (black). The black arrow indicates the north of the excavation grid, which is not actual geographic north. Modified from Rios-Garaizar et al. (2012). D) General plan of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain). Modified from Iriarte et al. (2012).

5.3.3 Description of the cavity

The observable karst cavity throughout Askondo Cave has a linear development of 302 m and a total drop of 9 m (Figure 5.36 D), what indicates a strong structural control in its development (Iriarte et al., 2012). Nowadays the cave corresponds to a non-active ford conduit that partially floods at seasonal intervals.

Currently, the cave has a single entrance damaged by a quarry (Kanterazarra), as well as part of the first chamber. Other alterations have been observed in the surface of the cave, mainly in the inner parts, related to clandestine excavations, entailing partial (but unquantifiable) losses.

A) Stratigraphy

The small vertebrates referred in this study came from the squares excavated in the vestibule of the cave. The stratigraphic sequence can be divided into 13 archaeological layers (Figure 5.37) (Rios-Garaizar et al., 2012):

Layer 1: orange coloured speleothem 10 cm thick formed by successive thick layers.

Layer 2: Grey clay matrix with abundant charcoal, fragments of degraded wood and traces of iron in some points. The maximum thickness is 10 cm.

Layer 3: very degraded white speleothem, 10 cm thick. At some points, it is drilled by drip, water circulation and human activity.

Layer 4: thick level of silty sand matrix with some clasts and speleothem fragments. It is between 20 and 25 cm thick, and it is almost sterile.

Layer 5: it is about 10 cm breach of clasts perfectly interwoven with a little clay matrix. There have been recovered some remains of bear, as well as herbivores bones with traces of human action (burned and fractured by percussion).

Layer 6: greenish brown sediment layer with millimetric gravels and iron oxides nodules. Most of the recovered material belongs to *U. spelaeus*.

Level 7: level about 5 cm thick, formed by reddish gravel, without hardly clasts and with some speleothem fragments. There are cave bear remains.

Level 8: Level of about 8 cm of thickness. The reddish gravels continuous, but the number of clasts increases. The remains of cave bear are abundant and well reserved.

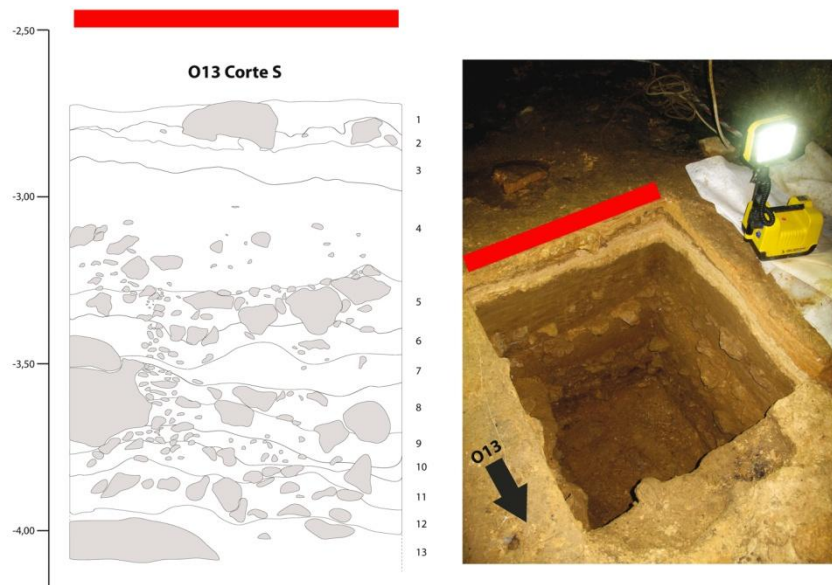


Figure 5.37 The stratigraphic sequence and picture of the square O13 from Askondo (Mañaria, Bizkaia).

Level 9: the top of the level is a ferruginous crust layer. The sediment, of green colour, is composed of gravels and little iron oxide nodules, with a high proportion of pebble and speleothem fragments. There are abundant remains of cave bear, besides some herbivore and flint remain.

Level 10: 8 cm thick level of greenish grey silt matrix. There is a thick blackish sand layer with abundant bones (in varying degrees of calcinations) and flint flakes and bladelet. Under this thick layer, there is a greenish matrix but with more clasts, fragments of crust and remains of cave bears.

Level 11: it is a 5 cm thick breccia composed of limestone fragments and crust matrix and dark coloured sediment (because of the organic component). There are abundant gravels, lithic industry and faunal remains, especially cave bear, some of which could have been transported from the interior of the cave.

Level 12: it is a 5 cm thick compact breccia of limestone clasts and crust matrix with gray silt. There are *U. spelaeus* and herbivores remains, besides some, scarce, lithic industry with an antique look.

Level 13: about 2-3 cm thick level of silts and sands of grayish color. Under it, there is sediment with nodules and ferruginous crusts and *in situ* fractured fragments of speleothems. At the bottom, there is a yellowish brown level with gravel and fragments of crust with abundant herbivores remains and a piece of carved rock crystal.

B) Chronology

In Table 5.10 is summarized the information about the six samples analysed by ^{14}C AMS in BETA Analytic Laboratories. All the samples have anthropogenic origin (human tooth, burned bones, anthropically broken bone and a driven bone on the wall), therefore the results date different human occupation events (Rios-Garaizar and Garate, 2012a).

Table 5.10 List of radiocarbon dates from Askondo (Mañaria, Bizkaia) including cultural periods, chronostratigraphic units, laboratory codes, and the elements from where the samples were taken.

Level	Cultural period	Radiocarbon age		Mean prob.	Lab Code	Sample
		^{14}C yr BP	Cal yr BP 2σ			
2	Bronze Age	3,290±40	3,613-3,408	3,518	Beta-303669	Human incisor
4	Upper Solutrean	17,490±90	21,435-20,838	21,131	Beta-316473	Burned bone
8	Paleontological	25,450±110	29,921-29,171	29,545	Beta-320949	Cave bear vertebra
10	Aurignacian	31,440±190	35,790-34,860	35,321	Beta-303670	Burned bone
12	Middle Paleolithic	> 41,400			Beta-313144	Large bovid tibia
Driven bone	Gravettian*	23,760±110	29,055-27,621	27,830	Beta-303671	Ungulate tibia

In addition to radiocarbon dates, there are four *Ursus spelaeus* teeth from levels 12, 11, 10 and 8 dated by Aspartic Acid Racemization (Table 5.11) in the Laboratorio de Estratigrafía Biomolecular (LEB) from the E.T.S.I de Minas de Madrid (Torres and Ortiz, 2012). These dates present some problems, as the reversal between levels 12 and 11 and the lack of accordance with the chronological model set from the AMS ^{14}C dating.

Table 5.11 List of Aspartic Acid Racemization dates from Askondo (Mañaria, Bizkaia) including laboratory codes.

Level	Lab Code	AAR Age BP
8	LEB 10941	54,600
10	LEB 10854	57,200
11	LEB 10853	68,400
12	LEB 10940	64,000

The chronological development of the formation of O13 sequence would be grouped into six chrono-cultural units (Rios-Garaizar and Garate, 2012b):

Middle Paleolithic (MP): Middle Paleolithic sites in the Eastern Cantabrian to mention are Arrillor, Axlor and Lezetxiki, situated less of 15 km away from Askondo straight line.

Aurignacian (Aurig.): 35,321 cal BP date placed level 10 chronologically at the end of the Cantabrian Aurignacian, correlated with level Vb of Aitzbitarte III or levels VI and V from Labeko Koba.

Paleontological occupations: during the sedimentation of levels 8 to 6, the cave was mainly occupied by cave bears, with scarce human occupations.

Gravettian (Grav.): indirect data provided by a piece of bone embedded in the wall suggest a mean age of 27,830 cal BP, while the paleoecological record suggests a younger age near HE 2, although in both cases it could correspond to a Gravettian chronocultural period. This age coincides with gravettian occupations in Aitzbitarte III (levels V and VI) and in Arlanpe (level 2).

Solutrean (Sol): level 4 has been dated at the end of the Upper Solutrean. The vicinity caves of Bolinkoba, Arlanpe or Atxuri, have provided Solutrean remains.

Bronze Age (BA): during the late Middle Bronze Age, Askondo has been used as a sepulchral area, like many other caves of the Atlantic Basque Country (Urriaga, Las Pajucas or Arlanpe).

Besides by dating, the cultural filiations of the successive levels were established on the basis of their different lithic, bone and/or pottery industries, especially in those cases for which we have no direct dating.

C) Other studies

Sedimentology

The geological test conducted 52 cm away from the S section of O14, allowed to distinguish five main sedimentary units (Iriarte et al., 2012):

Unit 1: flowstone unit covering, at least, most of the Holocene, and that reflects a phase with low circulation of water.

Unit 2: clay and brown sandy silts with scattered carbonate clasts. It is possible to separate in subunits, indicating an alternation of periods with higher circulation and ponding of water

Unit 3: facies of laminated calcite related to a less movement of water (lower flows) in the cavity and the practical absence of terrigenous sedimentation.

Unit 4: orange clay sediments with abundant nodules and carbonate clasts at the top and laminated speleothems flow in the base of the unit.

Unit 5: alternating centimetre to millimetre layers of silty clays and sands. There are centimetric gravel layers and levels with limestone clasts of the walls.

This study shows that the successive flows of water were more numerous and with more energy than the current, with different stages of filling and excavation.

Large mammal and anthropological record

Askondo Cave has yielded a large mammalian assemblage (P. Castaños et al., 2012) composed of both wild and domestic taxa (in Holocene levels): seven Artiodactyla species, one Perissodactyla, and four carnivore taxa (Table 5.12). The site has yielded 6633 macro-mammal remains, of which 690 have been identified at anatomical and taxonomical level (10.4%). The remains are unevenly distributed in the different excavation pits: N14 is virtually sterile, O14 and O17 yielded 1.2% and 2.8% of the faunal content respectively, U7 supplied 9.3% of the material, and the remaining 87.1% was found in square O13.

Table 5.12 Large mammal faunal remains from Askondo (Mañaria, Bizkaia).

Carnivora	Artiodactyla
<i>Canis lupus</i>	<i>Bos taurus</i>
<i>Crocuta crocuta</i>	Bovini
<i>Ursus spelaeus</i>	<i>Capra pyrenaica</i>
<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Capreolus capreolus</i>
	<i>Cervus elaphus</i>
Perissodactyla	<i>Ovis aries</i> / <i>Capra hircus</i>
<i>Equus caballus</i>	<i>Rupicapra pyrenaica</i>
	<i>Sus domesticus</i>

In terms of the number of specimens and taxa, the cave bear clearly dominates the Pleistocene assemblage, with residuals ungulates and carnivore remains. The quantitative predominance of *Ursus spelaeus*, and the differences in the anatomical representation (the proportion of the front and especially hindquarters is bigger in the ungulates) would indicate the existence of two ways of accumulation: one natural (refuge and place of hibernation of cave bears) and anthropic one (hunting and consumption by humans).

Amongst the 59 faunal remains recovered in the Holocene levels, the dominant taxon is the cave bear, which seems to be due to the re-working of old sediments or the incorporation of transported bones that were originally on the surface in other parts of the cave. The most characteristic of this assemblage is the presence of domestic species, with cattle, ovicaprid and pork. It is not clarify if these remains

are associated with funeral rites apparently carried out during the formation of level 2 or are traces of the sporadic use of the cavity as an occupational site.

These levels have also yielded a few human remains (five permanent and two deciduas teeth and two fragments of cervical vertebrae) dated to the Bronze Age, probably of the same ten-year-old individual (Gómez-Olivencia, 2012).

Archaeological remains

The lithic assemblage (Rios-Garaizar and Mozota, 2012) is comprised of 23 artifacts of flint (16), limonite (four), sandstone (one), hyaline quartz (one) and ophite (one); beside seven splinters (six of flint and one ophite), five pebbles with use-wear (four sandstone and one ochre) and four pebbles without apparent use-wear (three sandstone and one quartzite). In the oldest levels, there are no flint tools and technologically, the characters are archaic. The characteristics of the production of small blades (by scrapers and prismatic cores in flint from Urbasa and Flysch) and the dating of the level 10 suggest an Aurignacian assignment, while in the upper Pleistocene levels the lithic evidences are isolated.

The bone industry assemblage recovered in Askondo is still more limited (Rios-Garaizar and Mozota, 2012), with an Isturitz type assegai find in 1983 on the surface of the cave and a bone retoucher from level 5 made in great bovid or horse diaphysis.

Finally, four ceramic fragments from levels 1-2 (Holocene) have been recovered (Rios-Garaizar and Mozota, 2012). Apparently, the two fragments from level 2 could be prehistoric while the other two pieces from level 1 are probably of historical epoch.

5.3.4 Taphonomy

A complete taphonomic study of small vertebrate remains from Askondo Cave has not been performed, but some preliminary observations can be made about the composition and modifications (such as fragmentation) of skeletal elements. Small mammal remains show light to moderate gastric digestion and scant breakage, indicating that most of the bones were likely accumulated by a category 1 raptor (*sensu* Andrews, 1990). They could correspond to an opportunistic rather than a selective hunter such as a barn owl (*Tyto alba*). The low number of remains is likely due to the location of the test trench, almost 8 m deep in the cave. The remains were probably transported from the initial accumulation area to this one by dragging in a small stream given that the sedimentological features and the bones have no alterations produced by strong fluvial drag, such as rounding or polishing.

For the herpetofaunal remains (and even though in some cases remains in caves may come from *in-situ* mortality), the pattern of skeletal element frequency, the high percentage of breakage, and the moderate to considerable gastric digestion (Figure 5.38) indicates that the fossils probably come from predation of Categories IV to V on Andrews' scale. Although we are not able to pinpoint the exact predator responsible, likely agents of deposition were small mammalian carnivores such as foxes, wildcats, and/or mustelids (Andrews, 1990; Pinto Llona and Andrews, 1999).

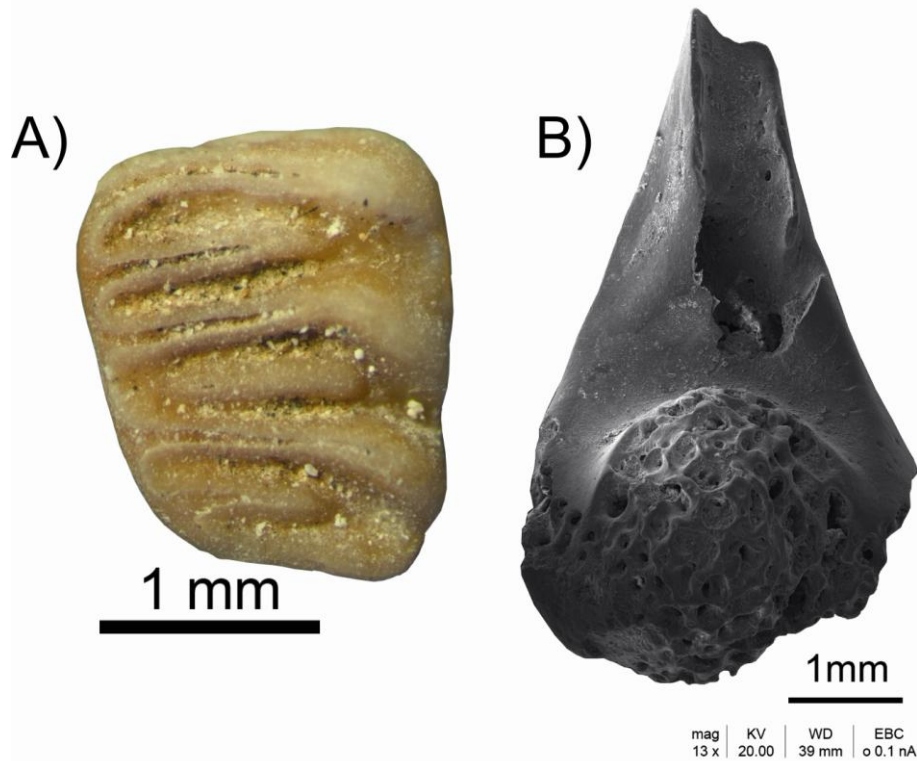


Figure 5.38 A) Right m1 *Glis glis* with moderate gastric digestion. B) Humerus of *Rana temporaria-iberica* from Askondo (Mañaria, Bizkaia) with digestion traces.

The 37% of the small mammals fossil remains recovered in Askondo has been identified at skeletal element level. Unlike in the two sites already analyzed, in this case the best preserved elements are the incisors and molars, with 768 and 623 remains, respectively.

As it can be seen in Figure 5.39, the differences in the representation of the anatomical elements are evident, even the differences between levels. Incisors are the best preserved elements, with values between 90 and 100% on most of the levels. On the contrary, the molars conservation is low, especially if compared to the global values of the other three analyzed sites. Among the situations that highlight, note level 12, where most of the anatomical elements are absent. In level 5 the preservation of incisors is low. In levels 10, 8, and 7 the humeri are almost the double of the posterior limb bones, while the common is to have similar or lower

values. Also the preservation of the calcanei and astragali in levels 7 and 6 is remarkable. Finally, the high percentage of mandibles in levels 10 and 3 indicates that fewer postdepositional processes affect these levels, compared to the rest of levels.

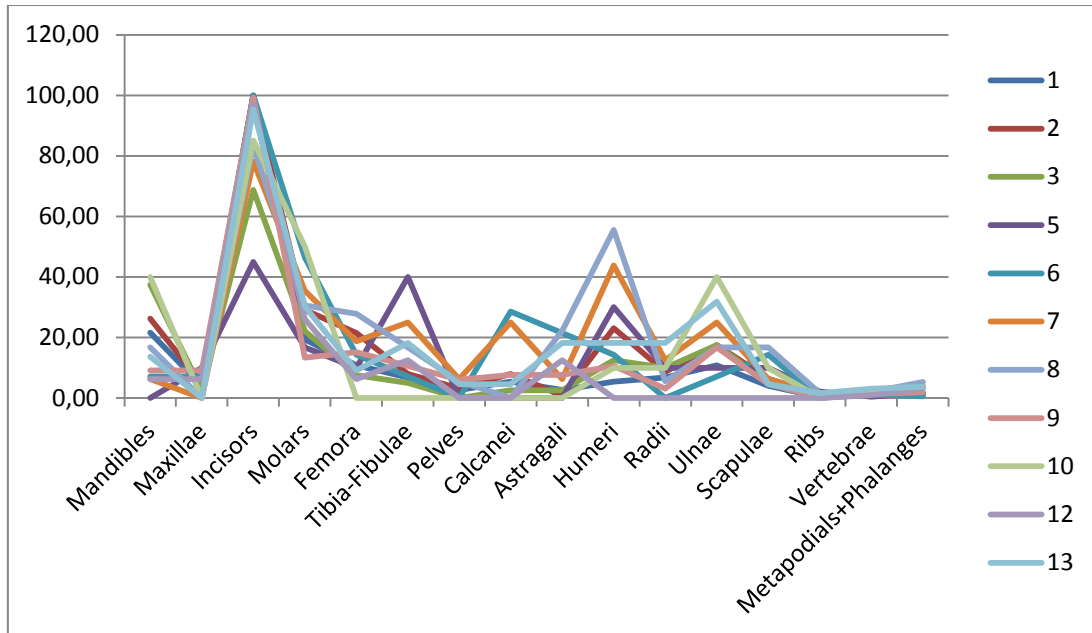


Figure 5.39 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Askondo (Mañaria, Bizkaia).

5.3.5 Small vertebrate assemblage from Askondo

The sediment for micropaleontological analysis was recovered from at least 0.5 m² for all the stratigraphic units. In square O13, all the identified levels have been sampled, whereas the rest of the squares only provided samples corresponding to levels 1 to 3 (except U7, which was sterile in microvertebrate remains). The correlation between different squares was established based on their archaeological remains. The 409.5 l of sediments provided an assemblage of 2918 fragments, of which 387 were identified to the genus and/or species level following the general criteria of small vertebrate paleontology.

The Askondo small vertebrate fauna consists of 387 remains (NISP), among which 167 individuals (MNI) have been counted. The faunal list is composed of 17 taxa (Figure 5.40): one glirid (*Glis glis*), seven arvicolids (*Arvicola amphibius*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus oeconomus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis* and *Microtus (Terricola) sp.*), one murid (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), one soricid (*Sorex araneus-coronatus*), one talpid (*Talpa sp.*), three amphibians (*Bufo bufo*, *Bufo calamita*, and *Rana temporaria-iberica*), and three reptiles (*Lacertidae* indet., *Anguis fragilis*, *Colubridae* indet.) (Murelaga et al., 2012).

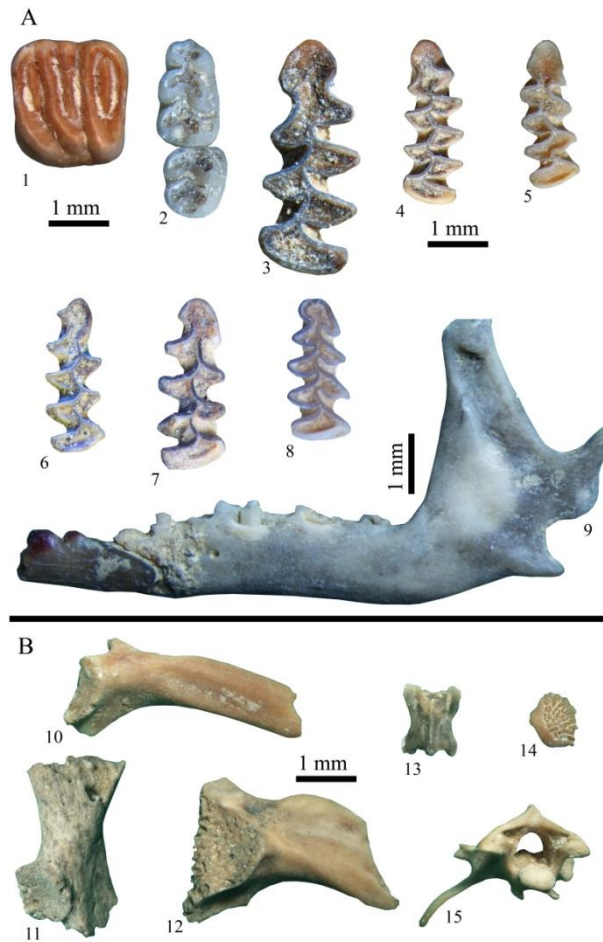


Figure 5.40 Some small vertebrate fossil remains from Askondo (Mañaria, Bizkaia). A) Small mammals (in occlusal view): *Glis glis* (1) right M1 or M2; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (2) right m1-2; *Arvicola amphibius* (3) left m1; *Microtus agrestis* (4) left m1; *Microtus (Terricola)* sp. (5) right m1; *Microtus oeconomus* (6) right m1; *Chionomys nivalis* (7) right m1; *Clethrionomys glareolus* (8) right m1; *Sorex araneus-coronatus* (9) left mandible in lateral view. B) Herpetofauna: *Bufo calamita* (10) incomplete right ilium in lateral view; *Bufo bufo* (11) incomplete scapula in dorsal view; *Rana temporaria-iberica* (12) incomplete right ilium in lateral view; Lacertidae indet. (13) trunk vertebra in ventral view; *Anguis fragilis* (14) osteoderm; Colubridae indet. (15) caudal vertebra in ventral view. Scale bar = 1 mm.

The small vertebrate community from Askondo has change over time, with an increase in the percentages of the MNI and species diversity nearing the end of the sequence (Table 5.13). Whereas in the lower units (Middle Paleolithic-Aurignacian) there are 3-6 individuals, in the upper units (Solutrean-Bronze Age), the MNI increase, reaching a minimum number of 73 small vertebrates in the two uppermost levels. This evolution between lower and upper units is confirmed as far as the diversity is concerned (Figure 5.41). Thus, the most diverse level is the level 2 (14 taxa; $H' = 2.325$), while the opposite position would be represented by Aurignacian level 10 (2 taxa; $H' = 0.6365$). This development is probably related to the climate improvement in the Holocene.

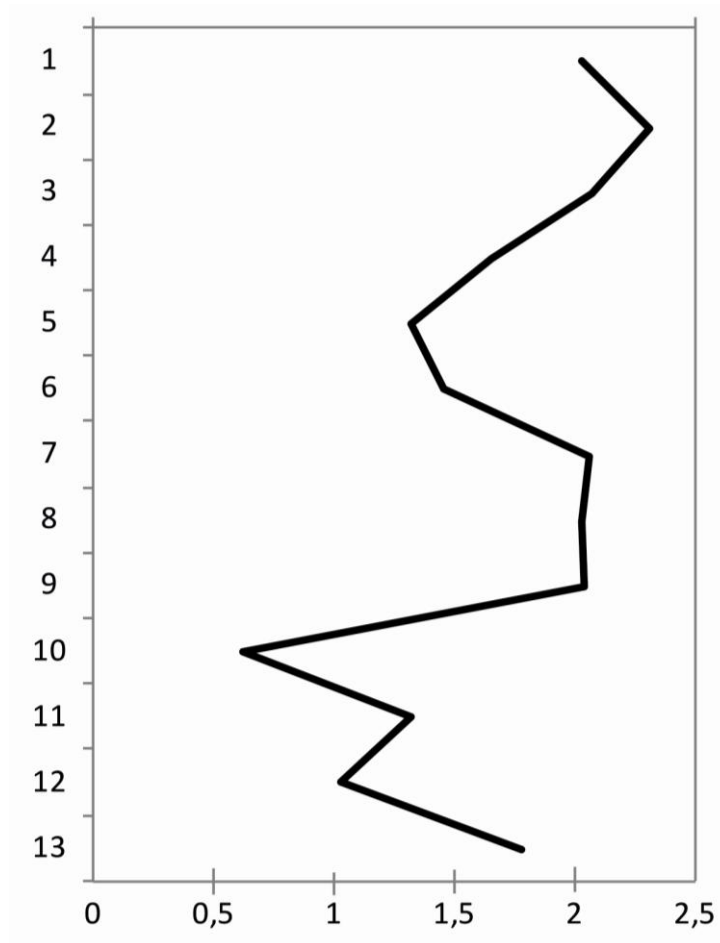


Figure 5.41 Biodiversity Index from Askondo (Mañaria, Bizkaia) calculated with Shannon-Weaver formula.

Some species are represented in only one or two levels, such as *Cl. glareolus* and *Ch. nivalis*. By contrast, other (*Ap. sylvaticus-flavicollis*, *Mi. agrestis*, and *Mi. arvalis*) are found in practically all the sequence and increased in number towards the uppermost levels.

Table 5.13 Number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (MNI) of small vertebrate species from Askondo (Mañaria, Bizkaia), organized by cultural periods and chronostratigraphic units.

Cultural period	BA		BA		Ho		Sol.		Grav.?		*		*		*		Aurig.		Aurig.		MP		MP		MP			
	Level		1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Glis glis</i>	1	1	11	3	4	4	1	1																		1	1	
<i>Arvicola amphibius</i>	1*	1	11	5	3	3	1	1			2	1			2	1	3	3			3	2	3	2	1	1	1	
<i>Chionomys nivalis</i>			1	1															1	1								
<i>Clethrionomys glareolus</i>	3	3	5	3	1	1																						
<i>Microtus oeconomus</i>			6	4	3	2	1	1					2	1			1	1										
<i>Microtus agrestis</i>	2	2	10	7	9	5	7	5	2	2	3	3	2	1	2	2	2	1			2	1				2	1	
<i>Microtus arvalis</i>			4	3	2	1	1	1			2	1	1	1	1	1	5	3	2	2	1	1				1	1	
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	3	2	4	3			1	1									1	1										
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	8	4	51	15	5	1	7	4					1	1	1	1					1	1	1	1				
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	2	1	16	7	1	1					1	1	1	1	1	1	1	1										
<i>Talpa sp.</i>			12	3					1	1			3	1	3	1	2	1					1	1	3	1		
<i>Bufo bufo</i>			2	1																								
<i>Bufo calamita</i>					1	1																						
<i>Rana temporaria-iberica</i>			8	1	3	1			4	1	4	1	8	1	20	1	33	1								7	1	
Lacertidae			1	1					1	1			1	1	1	1	1	1										
<i>Anguis fragilis</i>	21	1																										
Colubridae	8	1																										
Totals	48	16	142	57	32	20	19	14	8	5	12	7	19	8	31	9	49	13	3	3	7	5	5	4	15	6		
N° of species	9		14		9		7		4		5		8		8		9		2		4		3		6			

BA, Bronze Age; Ho, Holocene; Sol, Solutrean; Grav, Gravettian; *, Paleontological; Aurig, Aurignacian; MP, Middle Paleolithic. *No first lower molar (m1).

In the Middle Paleolithic levels (13-11), the most abundant genera are *A. amphibius* and the group of *Mi. agrestis-arvalis* (Figure 5.42), representing 75% of taxa identified in those levels. The remaining species in order of abundance are *Ap. sylvaticus-flavicollis*, *Talpa* sp., and *G. glis*. The only herpetological remains of this phase are represented by the 7 NISP of *R. temporaria-iberica* from level 13.

The Aurignacian period can be divided into two parts. In the first part (level 10), the identified species are *Mi. arvalis* and *Ch. nivalis* (the only level, together with level 2, in which an identifiable element of this latter species has been documented). In the second part (level 9), the most abundant taxa are *A. amphibius* and *Mi. arvalis*; *Ch. nivalis* disappears, whereas *Mi. (Terricola) sp.*, *Mi. oeconomus*, and *So. araneus-coronatus* appear for the first time. It is now that we find the largest number of remains of *Rana*. Besides this species, Lacertidae remains are recorded for the first time.

Coinciding with the abandonment of the cave by humans and the occupation by cave bears (level 8; ca. 29,600 cal BP), most abundant species is the *Mi. agrestis-arvalis* group. *Mi. (Terricola) sp.* and *Mi. oeconomus* disappear, and *Ap. sylvaticus-flavicollis* reappears. The subsequent paleontological levels show a general decline in the number of species. In level 7, *Mi. oeconomus* reappears, and *A. amphibius* disappears. In the next two levels (6-5), the number of specimens descends again, with only four species in level 5. In this level (5), *So. araneus-coronatus* disappears. These changes are likely due to the presumably reoccupation of the cave by humans (level 5 was probably when the paintings were executed).

From the Solutrean level onwards, both the number of individuals and diversity increased significantly. On level 3 *B. calamita* remains are recorded, on level 2 *B. Bufo* and the uppermost level is the only one with slow worm remains. Anyhow, the record is dominated by *Ap. sylvaticus-flavicollis*, followed in descending order of MNI by *Mi. agrestis*, *A. amphibius*, and *So. araneus-coronatus*. *Mi. oeconomus* and *Mi. arvalis* declined until their disappearance during the Bronze Age, the former being absent from the zone in the present day. By contrast, and as previously pointed out by López-García et al. (2011a) in the cave of Valdavara-1, the presence of *Cl. glareolus* only in the upper unit is consistent with other Holocene micromammal assemblages in the northern Iberian Peninsula, such as those of El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008) and Amalda (Pemán, 1990b).

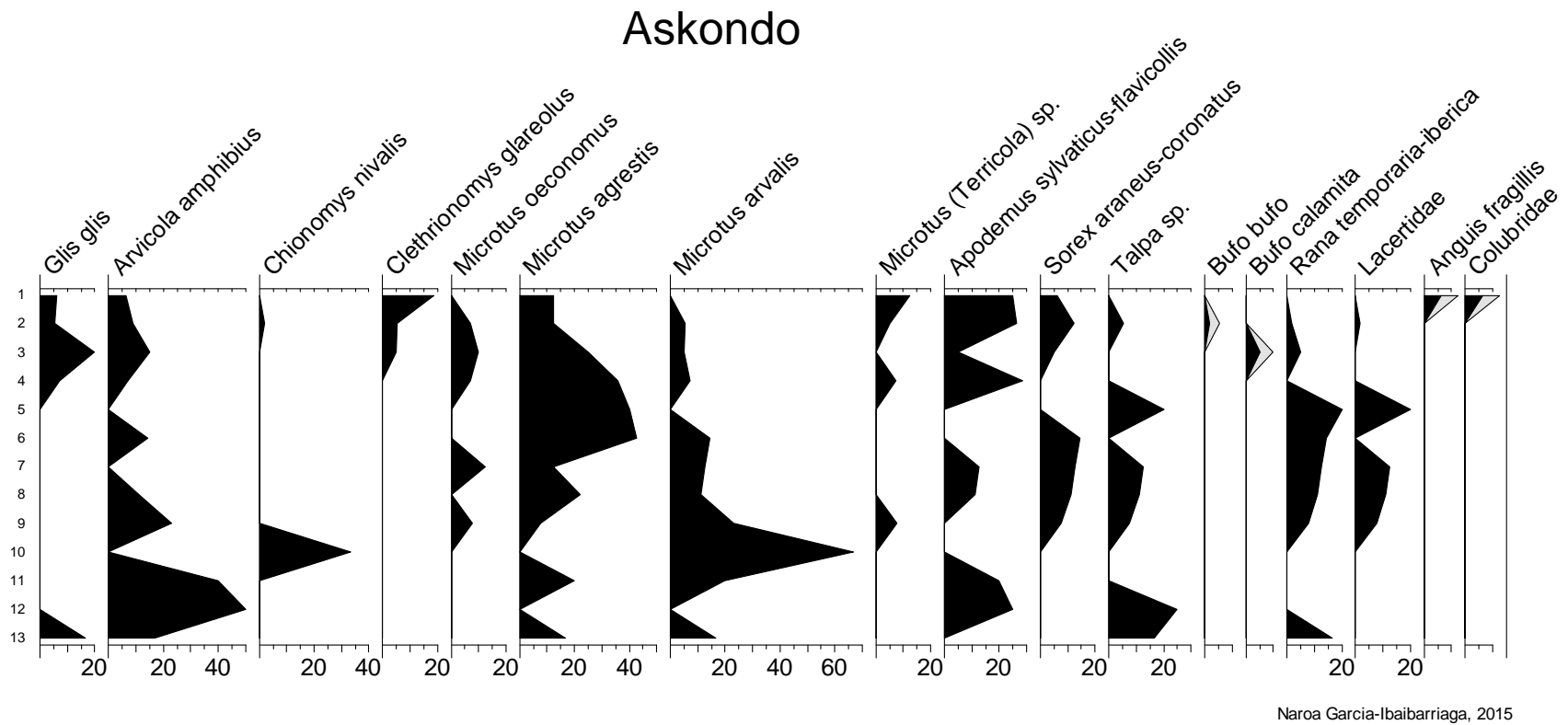


Figure 5.42 Relative variations in the abundance of small vertebrates from Askondo (Mañaria, Bizkaia), expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI).

5.3.6 *Paleoenvironment and Paleoclimate evolution*

As mention in the “Paleoenvironment and Paleoclimate evolution” sections of Lezetxiki II and Arlanpe, except *Mi. oeconomus* and *So. araneus*, the small vertebrate taxa identified in the fossiliferous record of Askondo are currently present in the area under study.

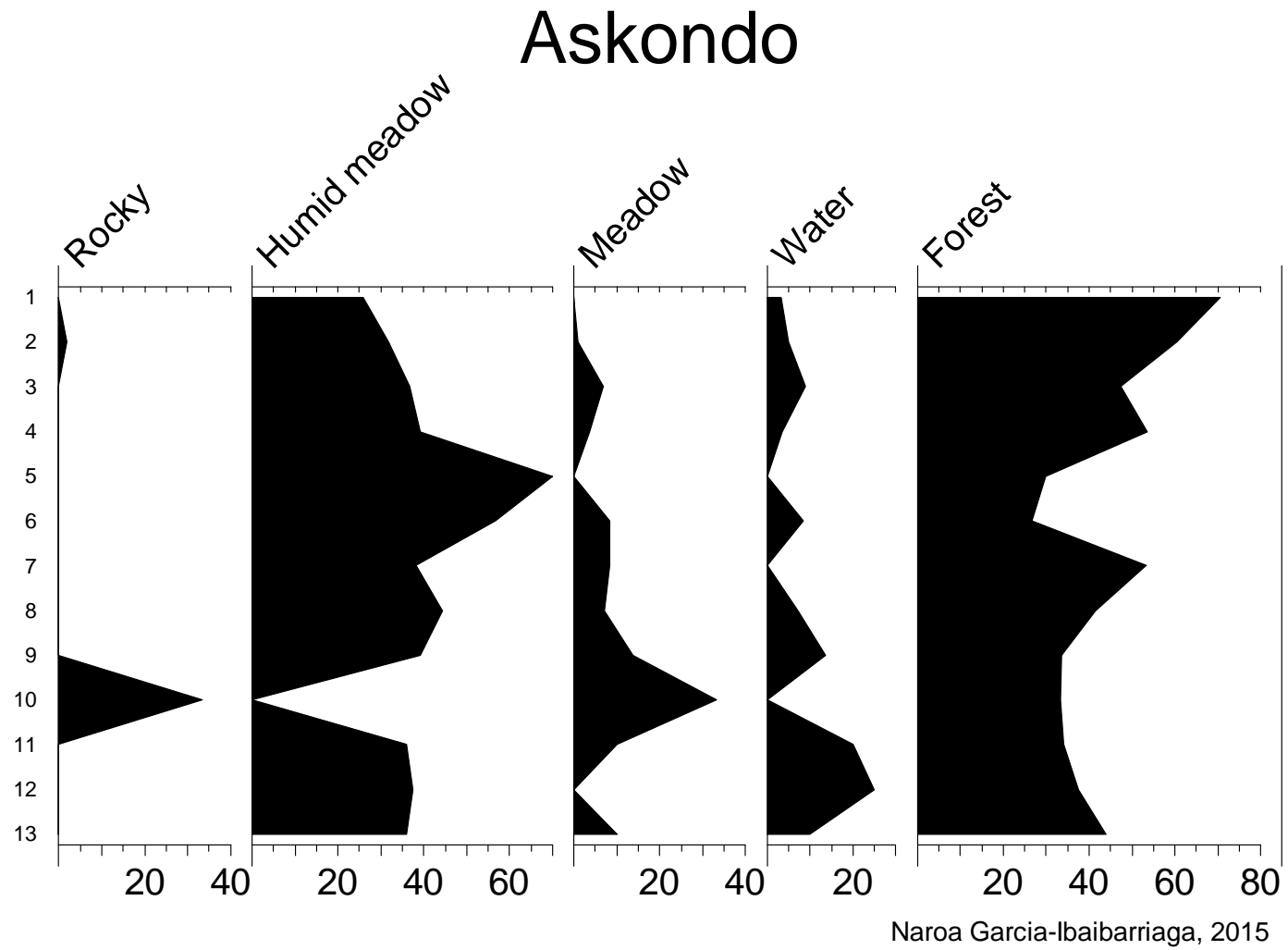
Regarding the amphibians and squamate reptiles, nowadays there is a relatively high diversity of both groups in the Urkiola Natural Park, with seven species (two urodeles and five anurans) and ten reptile species (six saurians and four ophidians) respectively (<http://www.urkiola.net>). However, there is a remarkable lack of these taxa in the archaeological record of Askondo Cave. This relative absence is probably related with the stream-borne accumulation discussed above. Besides, currently *B. calamita* has a more southerly distribution, although isolated communities have been found in the northern coastal strip.

Noteworthy is the practical absence of *An. fragilis*, a hygrophilous reptile common in Pleistocene and Holocene archaeological records of the northern Iberian Peninsula, such as Peña Larga (Rofes et al., 2013), Santimamiñe (Rofes et al., 2014), Sima del Elefante (Blain et al., 2010), and Valdavara-1 (López-García et al., 2011a). Also remarkable is the scarcity of species related with water sources given that the cave is only 25 m above the course of the Mañaria River.

Crossing data from Table 5.13 and Figure 5.41 we have reconstructed the habitat and climatic evolution of the stratigraphic sequence of Askondo, using both Taxonomic Habitat Index and “Eurioic vs. Wooden (stenoic) species” method.

A) Taxonomic Habitat Index

The assemblage attests that the environment was clearly dominated by open landscape (Figure 5.43). Surprisingly, given the cave's location in a mountainous area (García, 2012), rocky landscapes comprise only a very small percentage of this association, mainly noted by the presence in levels 10 and 2 of *Ch. nivalis*. Particularly noteworthy is the small percentage of species exclusively associated with forest cover, basically confirmed by the scarce remains of *G. glis*, *Ap. sylvaticus-flavicollis*, and *Cl. glareolus*. Nevertheless, the presence of members of the genus *Rana* supports the almost continuous record of forested and humid habitats throughout the sequence.



Naroa Garcia-Ibaibarriaga, 2015

Figure 5.43 Paleoenvironmental reconstruction of Askondo (Mañaria, Bizkaia) based on the small vertebrates assemblages using Taxonomic Habitat Index method.

The global panorama represented by the community of small vertebrates suggests that the landscape surrounding the site was mostly open during the Middle Paleolithic, with a prevalence of grasslands and humid meadows (although the relevance of some taxa related to arboreal vegetation is also important). Gradually, as indicated by the disappearance of *G. glis* and *Ap. sylvaticus-flavicollis*, incipient aridification is noted, reaching significantly drier and harsher conditions at the beginning of the Upper Paleolithic (ca. 35,300 cal BP).

After level 9, there was a moderate climate recovery reflected by advancing forests. Besides, it has been observed a significant increase in the diversity, which is often related to the existence of complex ecosystems of favourable ecological conditions.

In level 5, the assemblage documents an expansion of open habitats and the dominance of cold conditions even though the humidity level was probably higher than in the previous cold episode (note that the humid meadows reached their maximum values in the sequence, representing the 70% of the assemblage). The scarce diversity and the low minimum number of individuals corroborate these harsher conditions.

During the Upper Solutrean (ca. 21,100 cal BP), a progressive improvement in climate is noted. After a hiatus, towards the Bronze Age (levels 2-1), there is a marked increase in wooded habitats overtaking open dry meadows, the former turning into the dominant habitat at the top of the sequence. The presence of true toads only in the uppermost levels may be conditioned by the existence of permanent, deep water sources (Pleguezuelos et al., 2002)

B) Environmental variations according to eurioic vs. wooded (stenoic) pecies

If we only take into account the presence of eurioic species, the reconstruction of the paleoenvironmental evolution in Askondo changes considerably (Figure 5.44). The biggest difference is that with this method, the existence of the woodlands is not continuous along all the sequence. In contrast, in the levels with forest habitats, the presence of this environment is more significant.

The beginning of the sequence is dominated by open landscape, changing radically in the next level to a moment in which 100% of the species recorded are forest inhabitants. Therefore during the Middle Paleolithic the landscape surrounding Askondo was characterized by short major climatic changes.

At the beginning of the Upper Paleolithic (ca. 35,300 cal BP) dry and harsh conditions would prevail, as is indicated by the complete absence of vertebrates indicative of woodland environment.

After level 9, there was a moderate climate recovery, with taxa indicative of forest representing the 25% of the vertebrate assemblage. During the last paleontological level (level 5) and Gravettian occupation, the assemblage documents the same situation recorded at the beginning of the Upper Paleolithic.

During the Upper Solutrean (ca. 21,100 cal BP), a progressive improvement in climate is noted, although the tide will not change until the Bronze Age levels (2 and 1). It will be recorded precisely in this last phase the level with the greatest number of specimens (MNI 39 in level 2) and the level with more individuals of forest species (MNI 8 level 1).

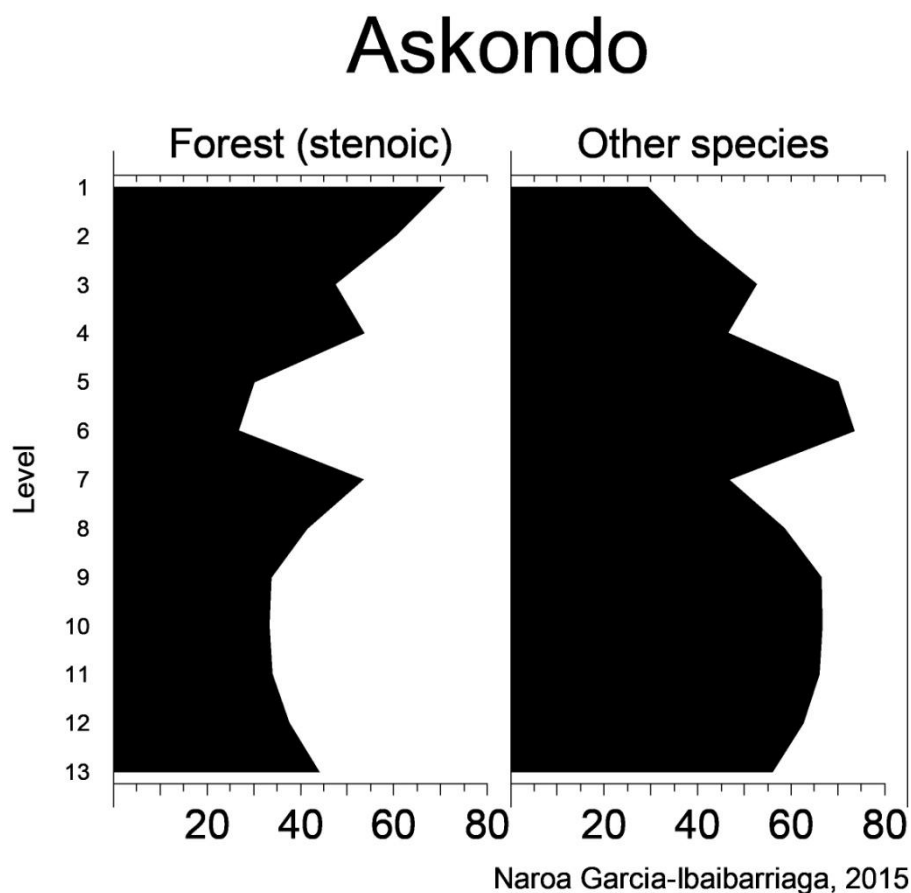


Figure 5.44 Paleoenviromental reconstruction of Askondo (Mañaria, Bizkaia) based on the small vertebrates assemblages using "Eurioic vs. Wooden (stenoic) Habitat" method.

5.3.7 Discussion

A) Large mammal and anthropological record

In the Paleolithic layers, the differences in the number of remains (NR) and the anatomical representation and fragmentation document cave occupation alternating between cave bears and groups of Paleolithic hunter-gatherers from the early Middle Paleolithic to the Upper Paleolithic (Castaños et al., 2012).

Most of the taxa from the Askondo Pleistocene levels are tolerant to a broad range of temperatures and habitats. Nonetheless, some elements suggest different ecosystems in the surrounding landscape. Forest environments are indicated by the presence of *Capreolus capreolus* and, to a lesser extent, by the Bovini. Meanwhile, *Rupicapra pyrenaica* and *Capra pyrenaica* are species characteristic of rocky, mountainous areas, consistent with the cave location.

In Askondo, according to the paleoenvironmental reconstruction based on small vertebrates, woodlands began to increase in extent by the end of the Solutrean. However, *Capreolus capreolus* and the Bovini had already been present in significant numbers since the Middle Paleolithic. Finally, the remains of the chamois and the Iberian wild goat are consistent with the small vertebrate results, being more numerous when the climate is more arid and cold (levels 10 and 5).

B) Occupational dynamics of the cave

The Middle Paleolithic levels (13-11) of the Askondo test trench have yielded scant lithic evidence: one, two, and four respectively (Rios-Garaizar and Garate, 2012b). These remains, together with the finding of diverse herbivore bones (such as those of Bovini, *Capra pyrenaica*, or *Cervus elaphus*) with human intervention traces, confirm a sporadic use of the cave by Middle Paleolithic hunter-gatherers during a mainly temperate and moist period (at least during the deposition of level 12).

The archaeological record of the Aurignacian period (levels 10-9) has provided more remains than previous levels. The lithic industry is significantly more abundant, documenting two short episodes of bladelet knapping. Numerous unidentifiable bone fragments with varying cremation scales has suggested their use as fuel, which could be explained by the lack of trees in the surrounding area (this practice was fairly common in the Mousterian and Aurignacian periods, as reported by Yravedra et al. 2005). This situation is consistent with the paleoenvironmental reconstruction based on small vertebrates, which indicates an open landscape with little tree covering typical of harsh climates.

After a phase of abandonment of the cavity by humans and reoccupation by cave bears (level 8, ca. 29,600 cal BP), Askondo was re-occupied by humans at level 5, as indicated by human activity remains related with animal processing and the production of stone tools. The small vertebrate assemblage points to a certain climate improvement in level 7, prior to the aridification recorded in levels 6 and 5.

At the end of the Upper Solutrean, there is a small clasts level and some faunal remains. Based on the small vertebrates, the people inhabiting the cave in this period probably witnessed the first steps towards a woodland recovery in the surrounding area.

Finally, during the Bronze Age, small fires were made, animals were consumed (chamois, wild boar, deer) and a set of human remains (belonging to a 10-year-old individual) were deposited. Therefore, it seems that one of the uses of the cave during this time was for burials. Unlike nearby sites, such as Santimamiñe (Rofes et al., 2014) or Peña Larga (Rofes et al., 2013), the woodland did not decrease. An increase in species associated with this habitat is noted, perhaps due to the aforementioned location of the cave in a mountainous area.

5.3.8 Conclusions

The almost 6 m deep sedimentary test trench excavated in Askondo and divided into 13 archaeological levels, has provided a discontinuous prehistoric and historical sequence, comprising Middle Paleolithic, Aurignacian, Gravettian, Solutrean, and Bronze Age chrono-cultural units.

The small vertebrate assemblage is composed of 390 remains (NISP), among which 167 individuals (MNI), representing at least 17 taxa of small mammals, amphibians, and reptiles have been counted. This assemblage was mainly accumulated naturally due to raptors, although herpetofaunal remains may correspond to the action of small burrowing carnivores.

The paleoenvironmental conditions that prevailed in the surrounding area of the cavity, according to the reconstruction based on small vertebrates, roughly coincides in general interpretations with other habitat and climate proxies, such as the record of large mammals on the local scale and other long-term paleoenvironmental reconstructions from northern Iberia on the regional scale.

The conditions inferred by small vertebrates are different depending on the methodology used. The most notorious differences are identified at the base of the sequence, in the levels assigned to the Middle Paleolithic. Thus, depending on one or another method, the forest will maintain same values throughout all this phase (Habitat weighting) or the presence of the woodland masses will be significant in the level 12.

At the beginning of the Upper Paleolithic, the environment shifted to an open landscape and dry and harsh conditions. At nearly 29,600 cal BP, the woodland areas expanded again and were then replaced by mostly cold and humid conditions. At the end of the Solutrean, small vertebrates indicate temperate conditions and a patchy landscape. After a hiatus, the sequence concludes with a general warming and woodland expansion during the Holocene.

Kiputz IX

ÍNDICE

5.4.1 Localización y contexto geológico	266
5.4.2 Historia de las investigaciones	267
5.4.3 Descripción de la cavidad	269
A. Estratigrafía	269
B. Cronología	270
C. Otros estudios	271
• Sedimentología	271
• Palinología	271
• Macrofauna y Avifauna	272
5.4.4 Tafonomía	273
5.4.5 Los microvertebrados de Kiputz IX	274
5.4.6 Resultados paleoambientales y paleoclimáticos	279
A. Taxonomic Habitat Index	279
B. Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)	281
5.2.7 Discusión	282
A. Sedimentogía	282
B. Palinología	282
C. Macrofauna	282
5.2.8 Conclusiones	282

El yacimiento paleontológico de Kiputz IX está situado en el sector meridional del término municipal de Mutriku, en extremo noroccidental del territorio de Gipuzkoa. Esta acumulación natural y continua de restos, tanto de macromamíferos, como de mivertebrados, es una de las más significativas de la Cornisa Cantábrica. Las tallas estudiadas en esta Tesis Doctoral son parte del nivel F, siendo posible la adscripción cronocultural al Solutrense.

5.4.1 Localización y contexto geológico

El yacimiento paleontológico de Kiputz IX se localiza en la margen izquierda del arroyo de Xoxuarte, en el sector meridional del municipio de Mutriku (en el extremo noroccidental del territorio de Gipuzkoa). Está ubicado a 119 msnm, al noreste de las cavidades de Kiputz I y Kiputz II (coordenadas UTM X: 0550540 Y: 4793343 Z: 119). Además de las mencionadas cuevas, en esta zona geográfica se da una alta densidad de evidencias arqueológicas, con yacimientos tan característicos como Ermitia, Praile Aitz I, Zerratu o Urtiaga (Figura 5.45).

Desde un punto de vista geológico (Figura 5.45), la sima se encuentra enclavada en las calizas urgonianas del Cretácico inferior pertenecientes a la Unidad de calizas y margas de Erlo, en las que predominan calizas con rudistas y corales, ortobrechas calcáreas y calizas bioclásticas (biomicritas).

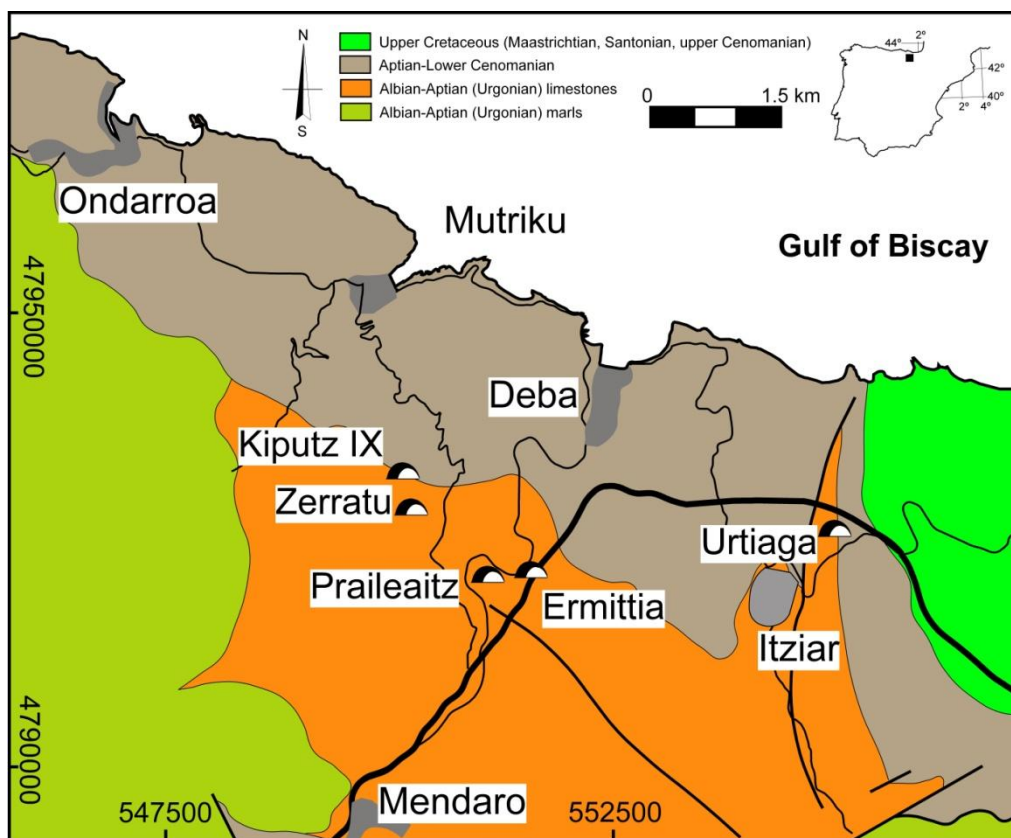


Figure 5.45 Localización geológica de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). Modificado de Rat (1959). Mapa realizado por X. Murelaga.

Los principales collados y montes del entorno son Kalbario (296 m), Kanpantzar (628 m), Presoleta (537 m) y Jaungoikomendi (532 m), siendo el monte Arno, al este de Kiputz IX, la cumbre más alta de la zona (629 m). Actualmente el paisaje vegetal de la zona es frondoso. Al igual que en el vecino valle de Olatz, la vegetación autóctona típica de los valles atlánticos (robleales y encinares cantábricos) ha sido relegada por las zonas de cultivo y praderas para ganado o las repoblaciones de pino (Gómez Piñeiro et al., 2000). Aún así, el manto de encinas cantábricas (*Quercus ilex*) constituye una de las mayores masas forestales de esta especie en el norte de la Península Ibérica (Edeso Fito, 1993).

5.4.2 Historia de las investigaciones

El yacimiento fue descubierto el 13 de Septiembre del 2002, como resultado de las prospecciones sistemáticas que venía realizando el grupo Munibe Taldea de Azkoitia en las inmediaciones. En la primera cata, de un metro cuadrado, realizada en verano del 2003 afloraron numerosos restos óseos, por lo que se planteó una excavación sistemática. Estas fueron acometidas entre 2004 y 2007, bajo la dirección de Pedro M^a Castaños y Xabier Murelaga.

Aunque Kiputz IX es un yacimiento paleontológico, la excavación del mismo se llevo a cabo siguiendo una metodología arqueo-paleontológica (Figura 5.46). Así, la cuadrícula de la excavación se estableció orientando el eje longitudinal a 360° Norte, con la cota cero de la excavación al nivel del suelo primitivo de la cavidad. Las plomadas se fijaron desde el techo de la sima, denominando las bandas longitudinales mediante letras y las transversales con números. Con el fin de facilitar los trabajos, se montó una plataforma colgada desde la cota cero, además de una polea para la extracción del material. De este modo, se excavó una superficie aproximada de unos seis m², extrayendo el sedimento siguiendo el sistema de tallas artificiales de unos 5-10 cm adaptadas a los niveles estratigráficos naturales. Todo el sedimento extraído fue cribado con tamiz metálico de 1 mm de luz en una mesa de cribado situado en el exterior. En algunos cuadros se recogió el sedimento a fin de recuperar restos de microfauna.

La riqueza paleontológica de Kiputz IX se ha dado a conocer en diversas publicaciones. Entre otros trabajos (Castaños et al., 2014b, 2006), contamos con el análisis osteométrico de la escápula y húmero de *Rangifer tarandus* y *Cervus elaphus* (Castaños et al., 2014a) o con el estudio de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de los grandes herbívoros hallados en este yacimiento (Castaños et al., 2014c). Por su parte, una primera aproximación al estudio de los micromamíferos fue presentado en el Congreso Internacional “El Solutrense - Centenario de las excavaciones en la Cueva de Ambrosio”, celebrado en Vélez-Blanco, Almería, del 25 al 28 de junio de 2012. De la comunicación presentada, deriva la publicación “Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores e Insectívoros) coetáneos al Solutrense en la cueva de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa, España) (Garcia-

Ibaibarriaga et al., 2012b). En abril del 2014 tuvo lugar la defensa de la Tesis doctoral “Grandes faunas esteparias del Cantábrico Oriental. Estudio isotópico y paleontológico de los macrovertebrados del Pleistoceno Superior de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)”, defendida por la Dr. Jone Castaños.

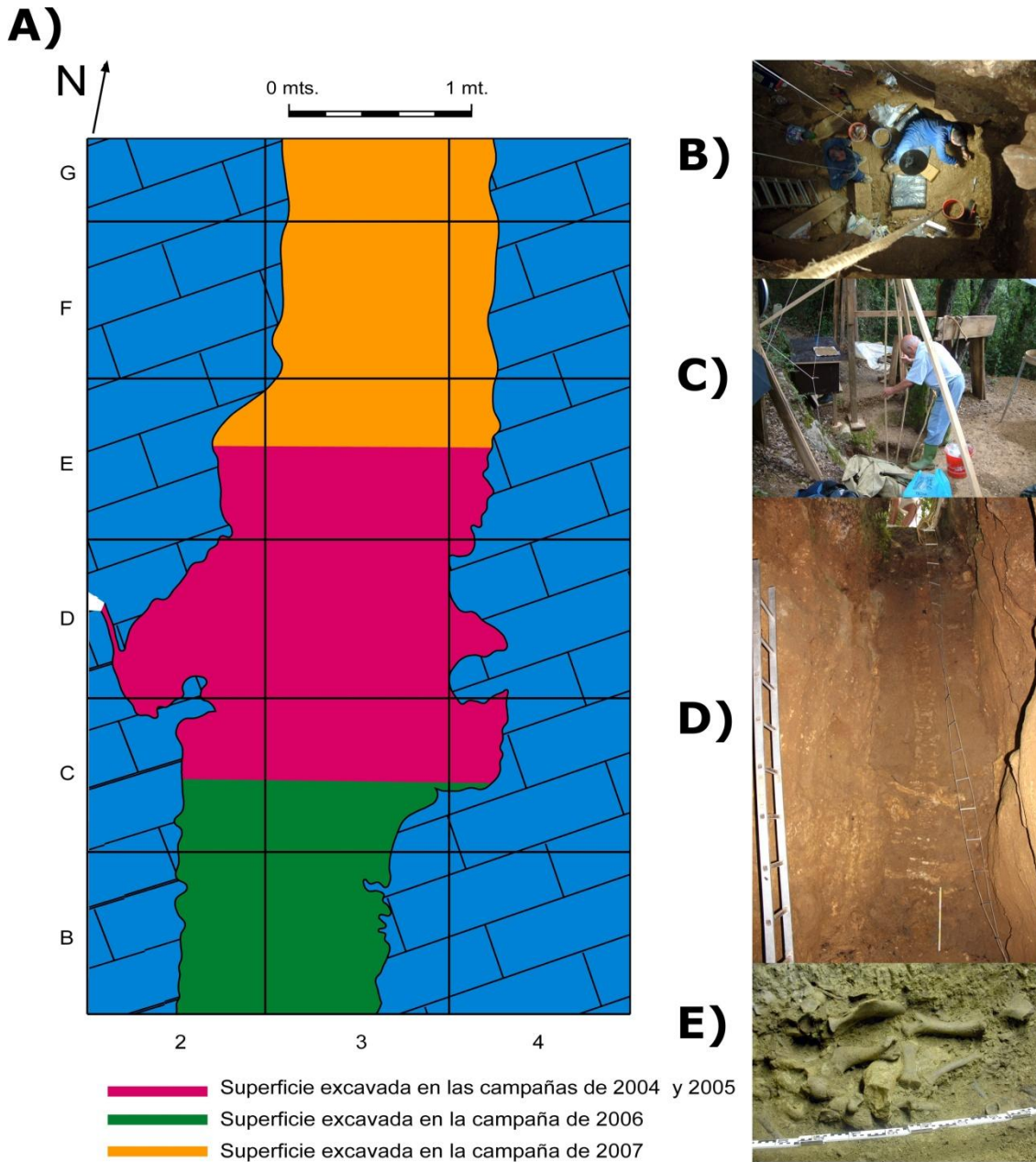


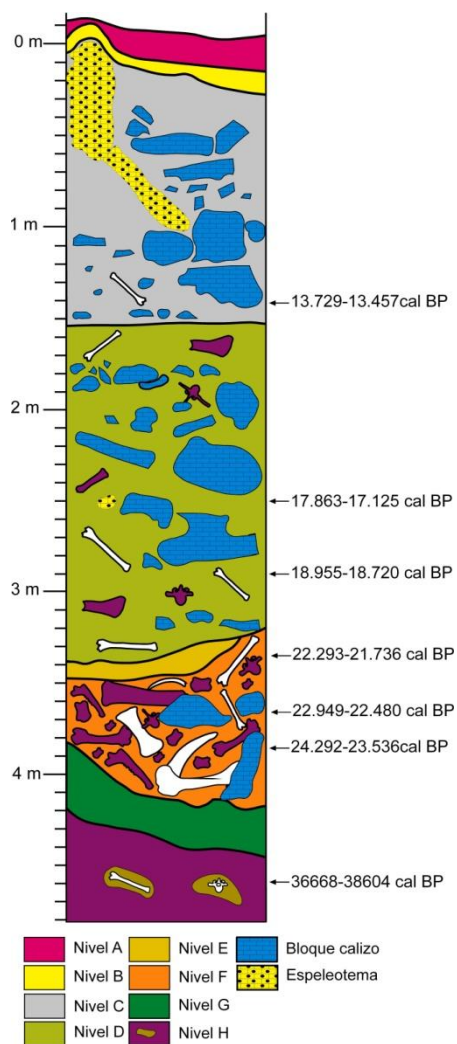
Figura 5.46 Fotos del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). A) Planta general de con las superficies excavadas en cada campaña. B) Foto del proceso de excavación. C) Montaje de polea para la extracción del material. D) Foto de la secuencia estratigráfica. E) Foto en detalle del Nivel F. Fotos por el equipo de excavación.

5.4.3 Descripción de la cavidad

La cavidad, de perfil transversal irregular, presenta una disposición en forma de jarra y parece haber funcionado como una trampa natural para numerosos animales. Tiene unos 6 m de profundidad, mientras que el relleno sedimentario, formado por una mezcla de niveles arcillosos, calcáreos y brechas de bloque caídos de las paredes, presenta una potencia de unos 4.5 m, diferenciándose 8 niveles (A-H; Figura 5.47).

A) Estratigrafía

En este apartado describimos la secuencia estratigráfica, de techo a base, del yacimiento de Kiputz IX (Castaños et al., 2006; Castaños, 2008, 2007, 2006, 2005):



Nivel A: nivel formado por arcillas rojizas que se acuña hacia el cuadro 2E, donde presentan una potencia de 20 cm.

Nivel B: costra calcárea de espesor variable entre 20-30 cm en el corte C a 10-20 cm en el corte E.

Nivel C: nivel arcilloso de color oscuro, está compuesto por brechas angulosas (< 60 cm de dimensión) y de fragmentos de estalactitas (< 70 cm de longitud). Contiene restos de Gasterópodos, como *Cepaea nemoralis*, *Pomatias elegans* y *Retinella incerta*, que se aprecian a simple vista.

Nivel D: nivel de unos 2 m de potencia. Está compuesto por arcillas de color marrón con abundantes brechas y estalactitas. Se diferencia del nivel anterior por presentar mayor frecuencia de restos óseos y menos Gasterópodos.

Nivel E: costra calcárea de 10-20 cm de espesor que se acuña lateralmente desde la banda C hasta desaparecer en la banda E.

Figura 5.47 Columna estratigráfica del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

Nivel F: se compone de arcillas marrones y alguna brecha aislada. De un espesor cercano al metro, es, junto con el nivel D, el que mayor cantidad de restos ha proporcionado.

Nivel G: nivel de manto estalagmítico que aflora a una profundidad que oscila entre 4,05 y 4,15 metros.

Nivel H: sustrato subyacente a la costra calcárea y que se deposita directamente sobre la roca madre. Está compuesto por un sedimento arenoso prácticamente concrecionado. Contiene restos indeterminados de macrovertebrados.

B) Cronología

Existen diversas dataciones de carbono 14 convencional para la secuencia del yacimiento de Kiputz IX, recogidas en la Tabla 5.14. Cinco de las dataciones han sido realizados en los laboratorios Beta Analytic de Florida (EE.UU), mientras que los otros dos han sido llevados a cabo en el Centrum loor Isotopen Onderzoek de la Universidad de Groningen (Holanda).

Tabla 5.14 Lista de dataciones radiocarbónicas de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) incluyendo el nivel, la talla, el código del laboratorio y el elemento del que se ha obtenido cada datación.

Nivel	Talla	Fecha radiocarbónica		Media	Código laboratorio	Muestra
		¹⁴ C yr BP	Cal yr BP			
C	14	11,750 ± 60	13,729-13,457	13,569	BETA-233768	Metatarso <i>Cervus elaphus</i>
D	25	14,360 ± 130	17,863-17,125	17,496	GrN-28798	1º Falange <i>Rangifer tarandus</i>
D	29	15,590 ± 50	18,955-18,720	18,838	BETA-215546	Metacarpo <i>Cervus elaphus</i>
F	34	18,140 ± 90	22,293-21,736	21,994	BETA-233767	Metacarpo <i>Cervus elaphus</i>
F	37	18,850 ± 80	22,949-22,480	22,706	BETA-355781	Húmero <i>Cervus elaphus</i>
F	39	19,870 ± 150	24,292-23,536	23,912	GrN-29575	Metacarpo <i>Cervus elaphus</i>
H	46	32,810 ± 390	38,210-36,029	36,934	BETA-233769	Tibia <i>Sus scrofa</i>

El material microfaunístico estudiado pertenece a las tallas 35 a la 39 del nivel F. Las dataciones del nivel F (ver más arriba) lo sitúan en diversos momentos del periodo cultural arqueológico denominado Solutrense. Por lo tanto, la secuencia estudiada se sitúa en el OIS 2 o Último Máximo Glacial, que se caracteriza por ser una fase fría y árida con pulsaciones de mayor humedad y no tan frías. Sin embargo, en nuestras latitudes este periodo no se debió de corresponder con las condiciones climáticas más extremas que sí se dieron en otras zonas del continente europeo, como se desprende de estudios realizados a partir de los pequeños vertebrados (López-García et al., 2013).

C) Otros estudios

Sedimentología

Los investigadores Pablo Areso y Ana Uriz del Laboratorio de Sedimentología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi, han realizado el estudio sedimentológico de este yacimiento. Sin embargo, esta información se encuentra inédita, por lo que les agradecemos haberla puesto a nuestra disposición.

Nivel A: la única muestra de este nivel está formada por gran cantidad de cantos calizos poliédricos y angulosos de hasta 10 cm de diámetro (Índice de desgaste = 23).

Nivel C: las cuatro muestras recogidas a diversas profundidades (Z= 56, 87, 121 y 149) presentan una matriz limo-arcillosa con grandes bloques y cantos calizos, además de fragmentos de concreción. El color identificado a pie de excavación era marrón, mientras que en el laboratorio se clasifica como 10YR5/4, marrón amarillento.

Nivel D: en este nivel se han recogido cinco muestras (Z = 179, 215, 257, 279 y 305). La matriz arcillosa es mucho más compacta (2,5Y 5/6, marrón oliváceo claro; poco frecuente en cuevas calizas), con abundantes bloques calizos y fragmentos de espeleotemas.

Nivel F: las tres muestras de este nivel (Z= 335, 380 y 390) se recogieron en un sedimento limo-arcilloso de color marrón oliváceo claro (2,5Y5/6).

La similitud de la composición sedimentológica de todas las muestras, podría indicar un mecanismo de formación homogéneo. La fracción fina de la muestra 8 (nivel D) difiere un poco respecto por su superior contenido medio de arenas. Las diferencias en la fracción gruesa (> 2mm de diámetro) son mayores. Mientras que esta fracción es apenas existente en el nivel F, constituye una base importante de nivel D, para volver disminuir hacia el techo, hasta casi desaparecer (muestra 6).

Palinología

El estudio palinológico del yacimiento de Kiputz, realizado por la Dr. M^a José Iriarte (IKERBASQUE-Basque Foundation for Science), esta inédita. Sin embargo, contamos con un estudio preliminar referente al nivel F (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2012a), cuya base presenta una deficiente conservación esporopolínica. El entorno medioambiental de Kiputz IX durante la deposición de este nivel sedimentario presentaría un paisaje abierto con escasa cubierta forestal, en el que el pino es el único referente arbóreo constante en todo el nivel, acompañado, en mayor o menor medida, por abedul y/o enebro. Por último, parece que no existiría un grado elevado de humedad, según lo que marca la dinámica de los taxones herbáceos de y de las esporas de helechos.

Macrofauna y Avifauna

La importancia del yacimiento de Kiputz estriba en la cantidad de restos (más de 14.000 huesos) de macromamíferos en buen estado de conservación que ha proporcionado, siendo además una acumulación sin ningún tipo de influencia antrópica (Castaños et al., 2006). Asimismo, supone uno de los conjuntos más importantes de toda la Península Ibérica tanto de reno, como de bisonte, destacando un cráneo prácticamente completo de *Bison priscus* o bisonte estepario, una de las piezas más completas a nivel peninsular.

El conjunto macrofaunístico (Tabla 5.15) está dominado por *Cervus elaphus* (50,28% de los 12,683 restos identificados) que corresponderían con al menos restos de 43 individuos, 33 de ellos en el nivel F (Castaños et al., 2014b). Junto con el ciervo las especies más representadas son *Bison priscus* (3,434 restos, 27,1% del total) y *Rangifer tarandus* (2290 elementos, 16% del total). La muestra de bisonte se puede considerar circunscrita a los niveles D y F, y representan, conjuntamente, un mínimo de 18 individuos (J. Castaños et al., 2012). En el caso del reno el mayor número de restos provienen nuevamente del nivel F, con 13 NMI de los 21 identificados en toda la secuencia.

En cuanto a la avifauna, los restos hallados en el nivel F representan el 27% de este conjunto fósil (Castaños, 2014), concentrado básicamente en el nivel D. *Pica pica* es la especie más numerosa, representando el 35% del NISP y el 30% del NMI. La constancia del resto de las especies identificadas es esporádica, sobre todo en el caso de *Falco* sp. y la Lechuza campestre.

Tabla 5.15 Lista de los macromamíferos y avifauna del nivel F de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). Modificado de Castaños (2014).

Carnivora	Artiodactyla	Falconiformes
<i>Canis lupus</i>	<i>Bison priscus</i>	<i>Falco</i> sp.
<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
<i>Meles meles</i>	<i>Rangifer tarandus</i>	Strigiformes
<i>Phantera leo</i>	<i>Rupicapra pyrenaica</i>	<i>Asio flammeus</i>
<i>Ursus arctos</i>	<i>Capra pyrenaica</i>	
		Passeriformes
Perissodactyla	Anseriforme	<i>Pica pica</i>
<i>Equus caballus</i>	<i>Melanitta nigra</i>	<i>Pyrrhocorax graculus</i>
		<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>

5.4.4 Tafonomía

Como en el caso de la mayoría de las acumulaciones en cueva, el conjunto de microrestos de Kiputz IX parece haber sido producida mayormente por la acción de depredadores como rapaces y/o pequeños mamíferos. La mayoría de los fósiles no presentan prácticamente marcas de corrosión producidas por jugos gástricos. En los casos en los que han sido identificados, son considerados moderados. Por lo tanto, el agente productor de la tanatocenosis primaria debió de ser algún depredador incluido en la categoría 1 de Andrews (1990), posiblemente alguna rapaz nocturna (entre la avifauna se han identificado restos de *Asio flammeus*).

Sin embargo, en el caso de los Sorícidos, la digestión que presentan algunas piezas dentarias resulta llamativa, llegando incluso algunas a perder el pigmento rojo-amarillento que tiñe la parte apical de los dientes (Figura 5.48). En estos casos el rastro solo es visible bajo luz ultravioleta, como ya se ha constatado en otros yacimientos (Rofes et al., 2012a). Por lo tanto, en este caso el agente productor de la acumulación podría responder a la categoría 2 o 3 de Andrews (1990).

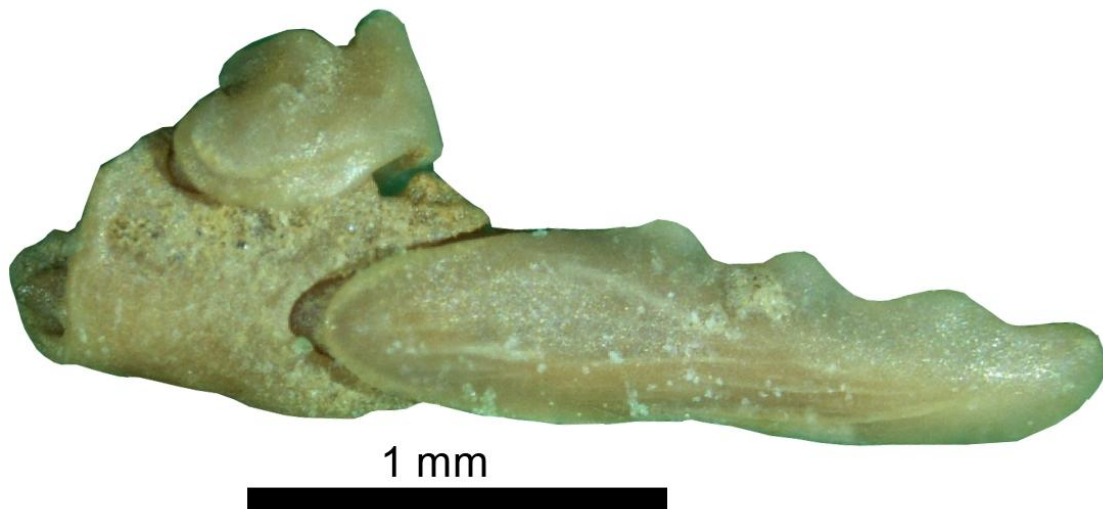


Figura 5.48 Incisivo inferior derecho de *S. araneus-coronatus* sin pigmento rojo-amarillento.

De los 27969 restos recuperados en el yacimiento de Kiputz IX, 4251 han sido asignados a los diferentes elementos anatómicos, siendo los más numerosos los metapodios y las falanges (35%) y los molares (19%). Sin embargo, una vez valorado el número de veces que cada elemento óseo está presente en un cuerpo, las piezas que destacan son los incisivos y las mandíbulas (Figura 5.49).

Aunque la tafocenosis está formada por una alta proporción de incisivos y molares sueltos con respecto a mandíbulas y maxilares², la relación es similar a la de aquellos yacimientos en los que los restos han sufrido ligeras alteraciones antes de su enterramiento. Los resultados permiten concluir que posiblemente la rapaza que acumuló los restos se situara en alguna repisa de los extremos de la sima, muy cerca de la zona de depósito final y que estos restos no han sufrido apenas procesos postdeposicionales, como podrían ser el transporte o pisoteo por parte de humanos u otros mamíferos, como hemos podido observar en otros yacimientos estudiados en esta Tesis Doctoral.

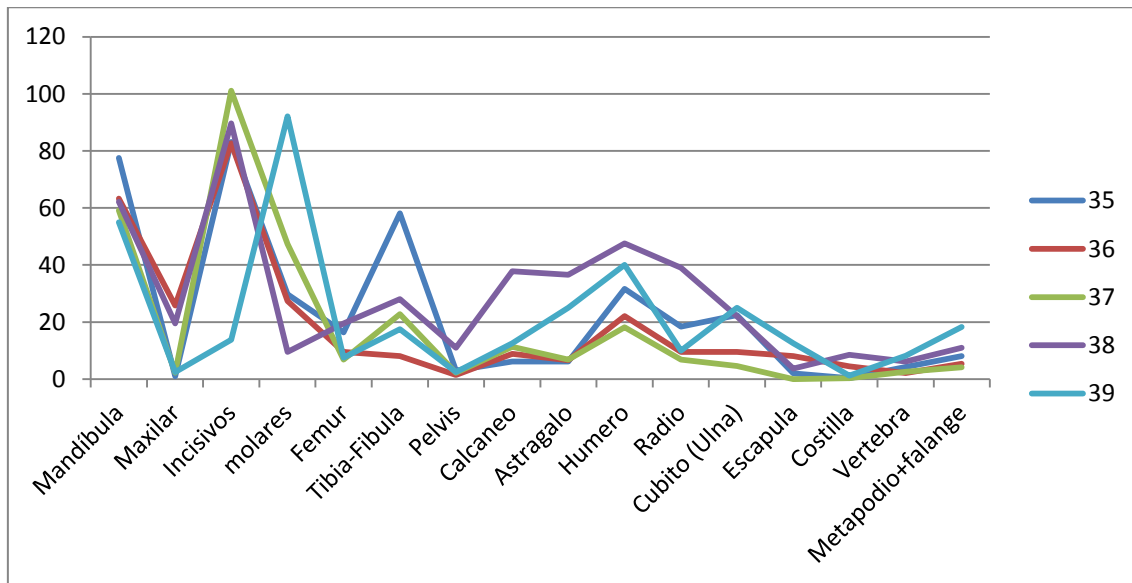


Figura 5.49 Abundancia relativa de los elementos anatómicos de pequeños mamíferos de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

5.4.5 Los microvertebrados de Kiputz IX

El material microfaunístico estudiado de este yacimiento pertenece al cuadro 3C de las tallas 35, 36, 37 y 39 y al cuadro 2C de la talla 38 del nivel F (Figura 5.50-5.51). Como indicábamos más arriba, este nivel tiene una potencia de unos 50cm, y está compuesto por arcillas marrones, alguna brecha caliza y abundantes restos de macrovertebrados. Las dataciones obtenidas abarcan desde $18,140 \pm 90$ BP al $19,870 \pm 150$ BP, por lo que corresponderían a una edad arqueológica solutrense.

El sedimento recogido en las tallas analizadas en este estudio comprendía un total de 68 kg antes de su lavado. Posteriormente se ha obtenido un conjunto compuesto por 398 restos identificados a nivel de género y/o especie siguiendo los criterios establecidos en paleontología de los microvertebrados. Comprenden un mínimo de 123 individuos, representados por 17 taxones: siete arvicólidos (*Arvicola amphibius*, *Chionomys nivalis*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomus*, *Microtus agrestis*,

² Por ejemplo en la talla 36 contamos con 147 incisivos y molares de Rodentia sueltos frente a 55 Mandíbulas y Maxilares, de los cuales únicamente cinco conservan la dentición.

Microtus arvalis y *Microtus (Terricola) sp.*), un múrido (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), dos sorícidos (*Sorex araneus-coronatus* y *Sorex minutus*), un tálpido (*Talpa sp.*), un caudado (*Salamandra salamandra*), dos anfibios (*Bufo bufo* y *Rana temporaria-iberica*) y tres reptiles (*Lacertidae* indet., *Anguis fragilis* y *Vipera sp.*).

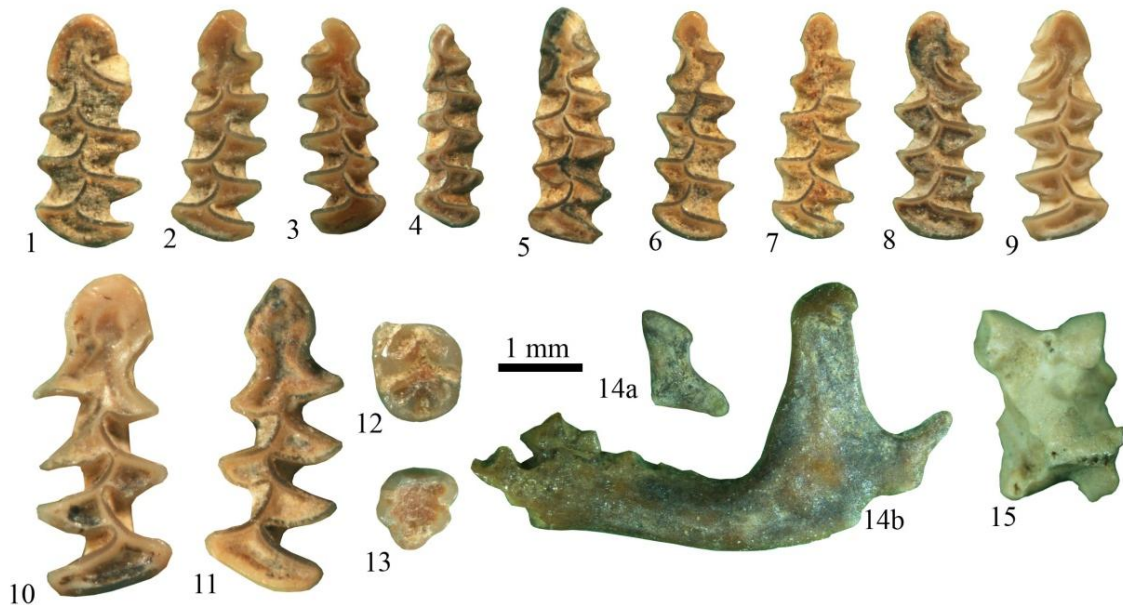


Figura 5.50 Micromamíferos de las Tallas 35-39 del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). *Chionomys nivalis* 1 m1 izquierdo; *Microtus (Terricola) sp.* 2 m1 izquierdo; 3 m1 derecho; *Microtus agrestis* 4 m1 izquierdo; 5 m1 izquierdo; *Microtus arvalis* 6 m1 izquierdo; 7 m1 izquierdo; *Microtus oeconomus* 8 m1 izquierdo; 9 m1 derecho; *Arvicola amphibius* 10 m1 derecho; 11 m1 izquierdo, *Apodemus sylvaticus-flavicollis* 12 m2 izquierdo; 13. M2 izquierdo; *Sorex araneus-coronatus* 14a cóndilo mandibular; 14b mandíbula izquierda; *Talpa sp.* 15. falange I. 1-13 vista oclusal, 14a vista posterior, 14b vista lateral y 15 vista ventral. Barra de escala = 1 mm.

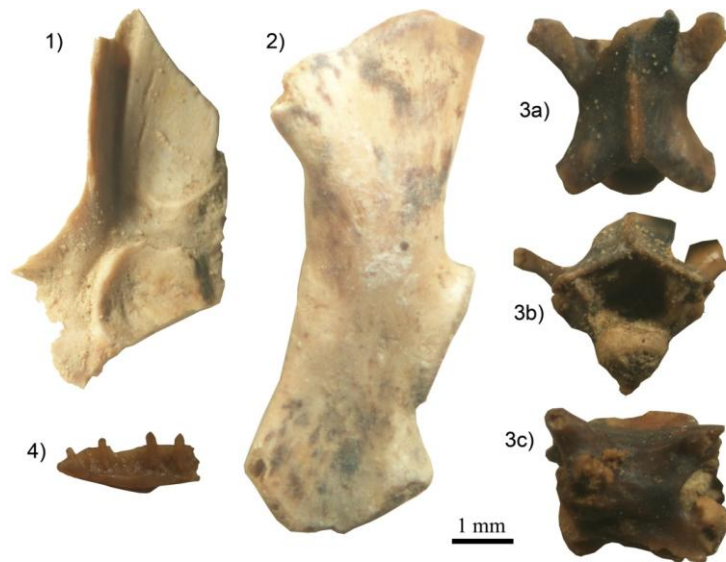


Figura 5.51 Herpetofauna de las Tallas 35-39 del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). *Bufo bufo* 1 Frag. Frontoparietal; *Rana temporaria-iberica* 2 Escápula izq.; *Vipera* sp. 3a-3c Vértebra troncal vista dorsal, vista posterior y vista lateral izquierda; Lacertidae indet. 4 Frag. Dentario. Barra de escala = 1 mm.

Aunque todas las tallas analizadas son parte del mismo nivel estratigráfico, es posible apreciar cambios significativos en lo que a la comunidad de pequeños microvertebrados se refiere (Tabla 5.16). El volumen de sedimento recogido en cada talla ha sido similar, por lo que las variaciones en la riqueza de las muestras no están condicionadas por la cantidad de muestra obtenida (la excepción la representaría la talla 38, puesto que a la misma pertenece casi la mitad del sedimento analizado).

De esta manera, se observa que el número mínimo de individuos aumenta considerablemente en las dos tallas superiores, con un mínimo de 68 y 49 individuos respectivamente. Si tenemos en cuenta la diversidad (Figura 5.52), es la talla 35 la que presenta los valores más bajos ($H' = 1.654$ obtenido con la fórmula de Shannon Weaver). Tallas 39, 38 y 37 presentan valores similares (entre $H' = 1.938-1.692$), mientras que la talla 36 es en la que mayor diversidad encontramos ($H' = 2.189$), siendo la única talla en que excepto *P. lenki*, están todas las especies identificadas en el yacimiento.

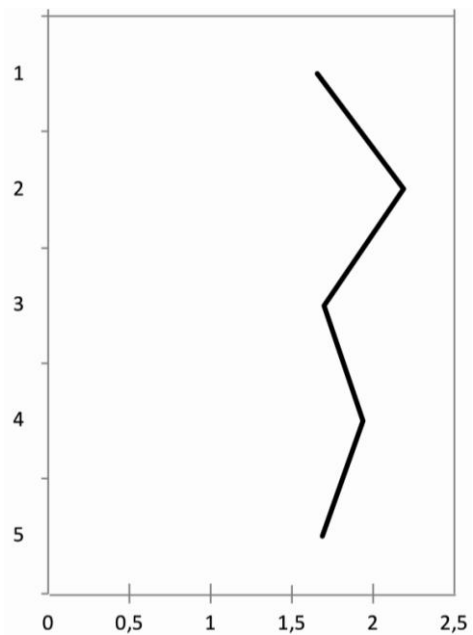


Figura 5.52 Índice de diversidad de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) según la fórmula Shannon-Weaver.

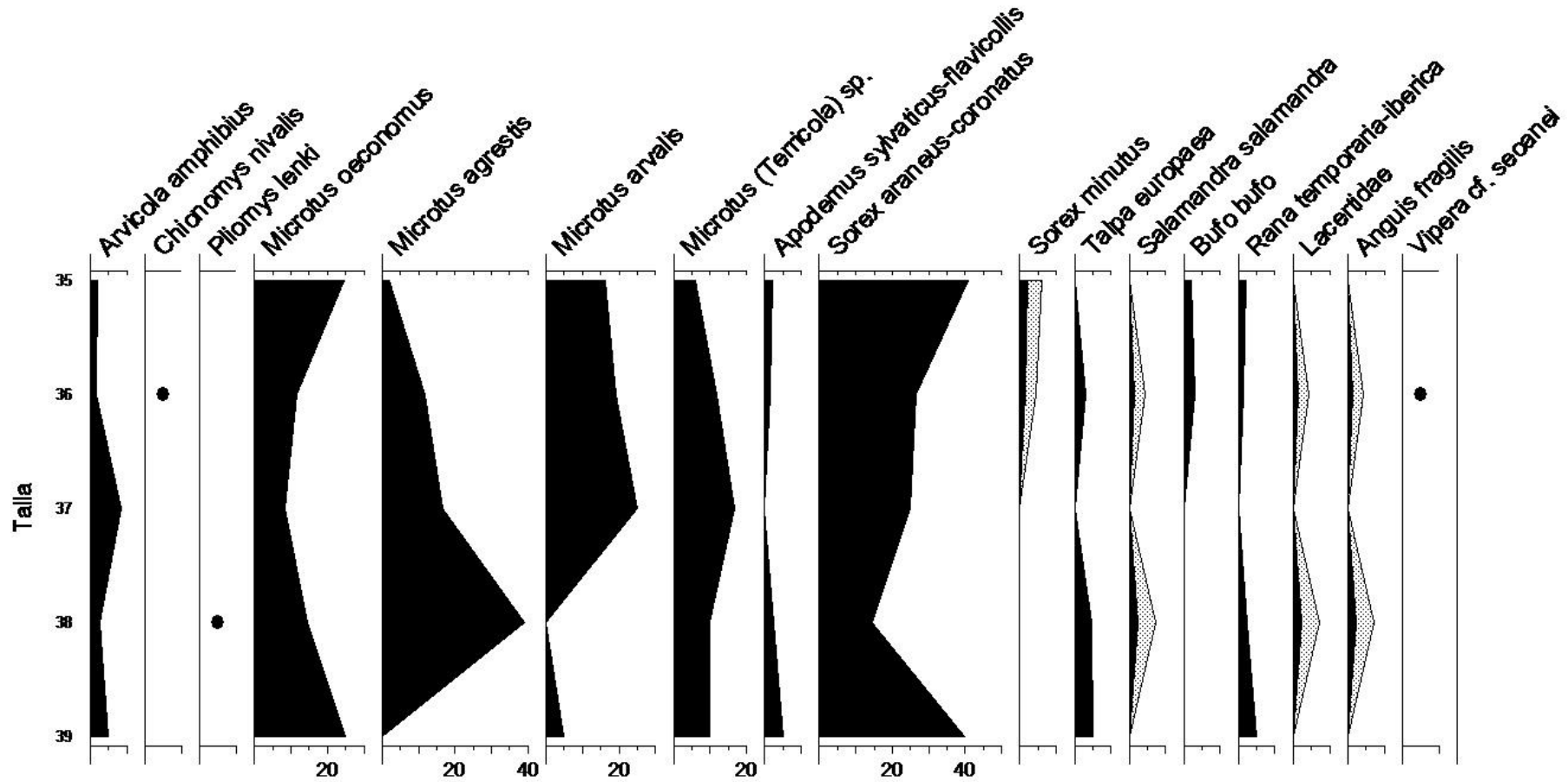
Tabla 5.16 Número de Especímenes Identificados Presentes (NISP) y Número Mínimo de Individuos (NMI) de los microvertebrados identificados en el yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa), organizados según la talla estratigráfica.

Talla	35		36		37		38		39	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Arvicola amphibius</i>	8	1	3	1	2	1	10	1	1	1
<i>Chionomys nivalis</i>			2	1						
<i>Pliomys lenki</i>							1	1		
<i>Microtus oeconomus</i>	20	12	13	8	2	1	11	6	7	5
<i>Microtus agrestis</i>	1	1	12	8	2	2	31	16		
<i>Microtus arvalis</i>	14	8	17	13	6	3			2	1
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	5	3	13	8	3	2	6	4	7	5
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	1	1	1	1			1	1	1	1
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	65	20	68	18	9	3	33	6	29	8
<i>Sorex minutus</i>	1	1	1	1						
<i>Talpa sp.</i>			3	2			6	2	1	1
<i>Salamandra salamandra</i>			1	1			2	1		
<i>Bufo bufo</i>	5	1	3	2						
<i>Rana temporaria-iberica</i>	1	1	13	1			5	1	2	1
Lacertidae indet.			4	1			4	1		
<i>Anguis fragilis</i>			1	1			17	1		
<i>Vipera sp.</i>			1	1						
Total	121	49	156	68	24	12	147	41	50	23
Nº de especies	10		16		6		12		8	

Las diferencias en la representación de las diversas especies resultan considerables (Figura 5.53). Es de resaltar que si bien los roedores dominan todo el conjunto, llegando a representar en ocasiones el 75% del conjunto fósil la presencia de los insectívoros no es nada desdeñable, sobre todo en las tallas 39 y 35. En lo que a la herpetofauna se refiere, mantienen una presencia constante a lo largo del registro, salvo en la talla 36, donde no se ha contabilizado ningún elemento óseo de estos grupos.

Mi. oeconomus, *Mi. (Terricola) sp.* o *So. araneus-coronatus* son identificados en todas las tallas estudiadas, mientras que hay especies cuya presencia se restringe a una única talla, como es el caso de *Ch. nivalis*, *P. lenki* o *Vipera sp.* En el conjunto global, la especie con más individuos es *So. araneus-coronatus* (con un 29%), siendo además el taxón dominante en todas las tallas excepto en la 38 (donde el mayor número de efectivos corresponde a *Mi. agrestis*). Resultan llamativos los números que precisamente *Mi. agrestis* (16 NMI) y *Mi. arvalis* (13 NMI) llegan a alcanzar en las tallas 38 y 36 respectivamente.

Kiputz IX



Naroa Garcia-Ibaibaniaga, 2015

Figura 5.53 Variación cuantitativa de los taxones (según el NMI) de las tallas 35 a la 39 del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

5.4.6 Resultados paleoambientales y paleoclimáticos

No todas las especies que conforman la asociación microfaunística del nivel F de Kiputz están presentes hoy en día en la zona. Aunque *A. amphibius*, *Mi. arvalis* y *Ch. nivalis* no se encuentran actualmente en el entorno del yacimiento, habitan en otras zonas de la región cantábrica. Por su parte, ya se han comentado los casos de *Mi. oeconomus* y *P. lenki*.

A continuación presentamos la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática del entorno del yacimiento de Kiputz IX obtenido cruzando los datos de la Tabla 5.16 y Figura 5.53.

A) Taxonomic Habitat Index

Es notoria la superioridad que tienen las especies indicativas de medios abiertos y húmedos (Figura 5.54), mientras que los taxones relacionados con climas menos húmedos y más templados como los géneros *Clethrionomys*, *Eliomys* o *Glis* están ausentes de esta secuencia. La presencia de las especies de ribera es constante a lo largo de toda la unidad, si bien no alcanzan valores altos. En lo que respecta al biotopo de montaña, prácticamente no se han identificado especies de roquedo, probablemente por no ser el entorno del yacimiento de elevada altitud

En la base de la secuencia (talla 39), el paisaje alrededor al yacimiento de Kiputz IX presentaría un carácter mixto, con una presencia equitativa de las praderas húmedas y los bosques. Sería el momento de mayor expansión de la masa forestal de toda la secuencia Solutrense.

En la talla 38, el conjunto de microvertebrados está dominado por especies de zonas abiertas, indicando un periodo más frío. La aridez sería mayor que en la fase anterior, como indica la presencia de especies de roquedo y la ausencia de especies de pradera.

Las condiciones paleoambientales seguirán siendo similares a lo largo de la siguiente talla, si bien la total ausencia de especies termófilas nos muestran una vuelta a una etapa climática más rigurosa. Ésta situación se mantendrá hasta el techo de la ausencia, cuando los valores volverán a ser similares a los de la base de la misma.

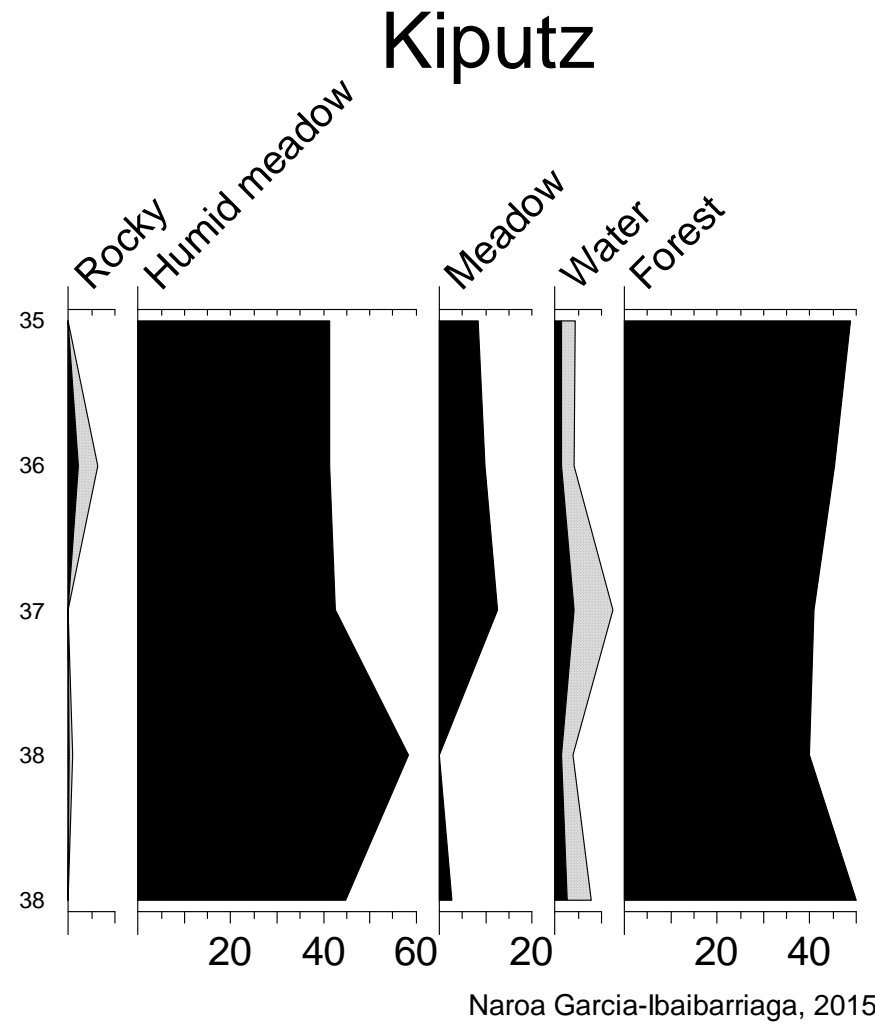


Figure 5.54 Reconstrucción paleoambiental de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) partir del conjunto de micro vertebrados y utilizando el método del *Taxonomic Habitat Index*.

B) Variaciones ambientales según las especies eurioicas vs. boscosas (estenoicas)

La reconstrucción paleoambiental del yacimiento paleontológico de Kiputz IX es el que mayores diferencias muestra entre las dos metodologías utilizadas en esta tesis doctoral. Tal y como se aprecia en la Figura 5.55 a lo largo de toda la secuencia de época solutrense el biótomo de bosque está prácticamente ausente, con valores que van del 0 al 11% en las cinco tallas analizadas.

El momento de mayor expansión de los bosques se daría en la talla 38, para pasar en la talla 37 a la total ausencia de taxones relacionados con este hábitat. Por lo tanto, el paisaje dominante a lo largo de toda etapa serían los medios abiertos, sobre todo, las praderas. Ello implica que el depósito de esta secuencia se dio en un periodo climáticamente riguroso.

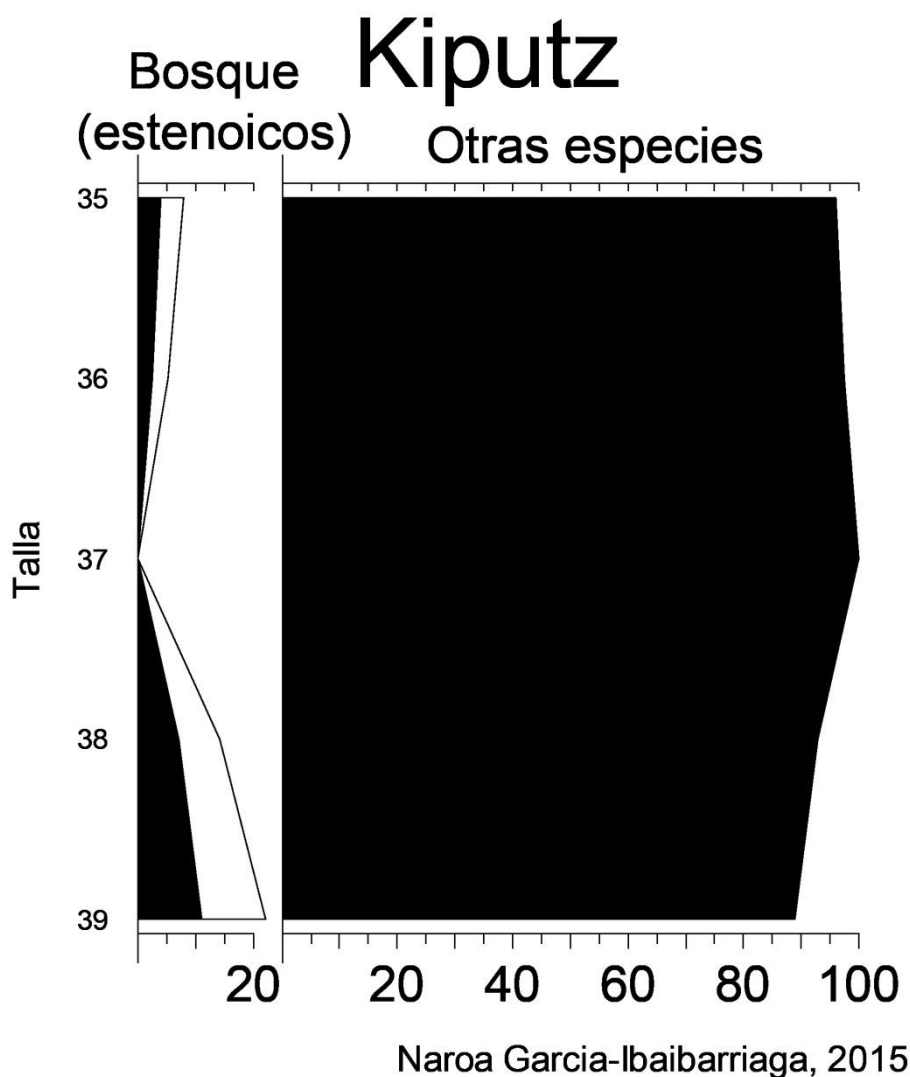


Figure 5.55 Reconstrucción paleoambiental de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) partir del conjunto de micro vertebrados y utilizando el método de “especies eurioicas vs. boscosas”.

5.4.7 Discusión

A) Sedimentología

Las condiciones paleoambientales que se infieren del estudio sedimentológico responden a un momento frío y húmedo, aunque no tan extremas como para haberse dado procesos de crioclastia. El rodamiento de los cantos calizos indica escorrentía, aunque de escasa entidad debido a la ausencia de aportes de material ajenos a la cavidad.

Estos resultados son coherentes con el análisis microfaunístico, en el que, como ya se ha mencionado, la práctica ausencia de especies relacionadas con el bosque, es indicativo de periodos rigurosos.

B) Palinología

El estudio polínico del nivel F denota la existencia de un paisaje abierto con escasa cubierta forestal en el entorno de Kiputz IX, acorde a lo inferido del análisis microfaunístico.

C) Macrofauna

Si bien entre la macrofauna el ciervo es la especie con más restos en el nivel F de Kiputz IX, la alta proporción de las especies adaptadas al frío *Bison priscus* y *Rangifer tarandus* inciden sobre el carácter marcadamente árido del clima en el momento de depósito de este nivel. Situación climática que como venimos señalando se deduce del conjunto de pequeños vertebrados.

5.4.8 Conclusiones

Se han estudiado cinco tallas del nivel F del yacimiento paleontológico de Kiputz IX adscritas a una cronología cultural Solutrense. El conjunto de restos identificados en estos 50 cm está compuesto por 389 restos que comprenden un mínimo de 123 individuos. Esta agrupación incluye 17 taxones diferentes, roedores en su mayoría.

Conforme al análisis de la microfauna, el paisaje circundante en el momento de formación de este depósito estaría representado por praderas húmedas y con algún tipo de masa de agua constante en la cercanía en un momento climáticamente más húmedo y frío que el actual. Estos resultados concuerdan plenamente con los datos obtenidos por otros *proxies* paleoambientales. Es importante destacar que la visión ofrecida por este yacimiento no está distorsionada por actividades humanas, por lo que ofrece una mejor aproximación a la reconstrucción paleoambiental y paleoecológica.

Chapter 6

DISCUSSION

INDEX

6.1 The small vertebrate assemblage	286
6.2 Biogeography	290
6.3 Climate changes and paleoenvironmental evolution	291
6.3.1 MIS 6	292
6.3.2 MIS 5	293
6.3.3 MIS 4	293
6.3.4 MIS 3	293
6.3.5 MIS 2	294
6.3.6 MIS 1	296

Through the various chapters of this thesis, we have reiterated the importance of small vertebrate remains in reconstructing the paleoenvironment and paleoecology of archeo-paleontological sites. As pointed out in the Introduction (Chapter 1), this type of studies were not given sufficient import until the second half of the 20th century, at least as far as Quaternary deposits are concerned. Another application of these studies is biogeography. Although this practice is more common for periods prior to the Quaternary, there are numerous microvertebrate taxa in which the study of their biological distribution changes are interesting.

In this doctoral thesis, the microvertebrate associations of four sites have been presented: Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), Askondo (Mañaria, Bizkaia), and Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

The diachronic evolution of each deposit has been interpreted, covering chronologies from isotopic stage 6 (MIS 6) to MIS 1. The stratigraphic and temporal order of the fossil record is systematized below through a comparative analysis of the four deposits, as well as a comparison of these four sites with other sites in the Cantabrian region, supplying biogeographic, paleoecological, and paleoclimatic data.

6.1 The small vertebrate assemblage

The preliminary study of the origin of the microvertebrates fossil assemblage allows us to draw some initial conclusions. Regarding the biological agents of these accumulations, probably there were more than one predator categories. On the other hand, it is evident the existence of two different postdepositional processes (Figure 6.1), with Lezetxiki II, Askondo and Kiputz IX on one side and Arlanpe on the other. It is probably related with the occupational dynamic of the caves, considering that Arlanpe is the one in which more of human occupation evidence have been found. The conservation of both proximal and distal limb bones is good in all sites except in Lezetxiki II. Finally, the values that reach mandibles in Kiputz IX are significant, demonstrating the paleontological character of the site.

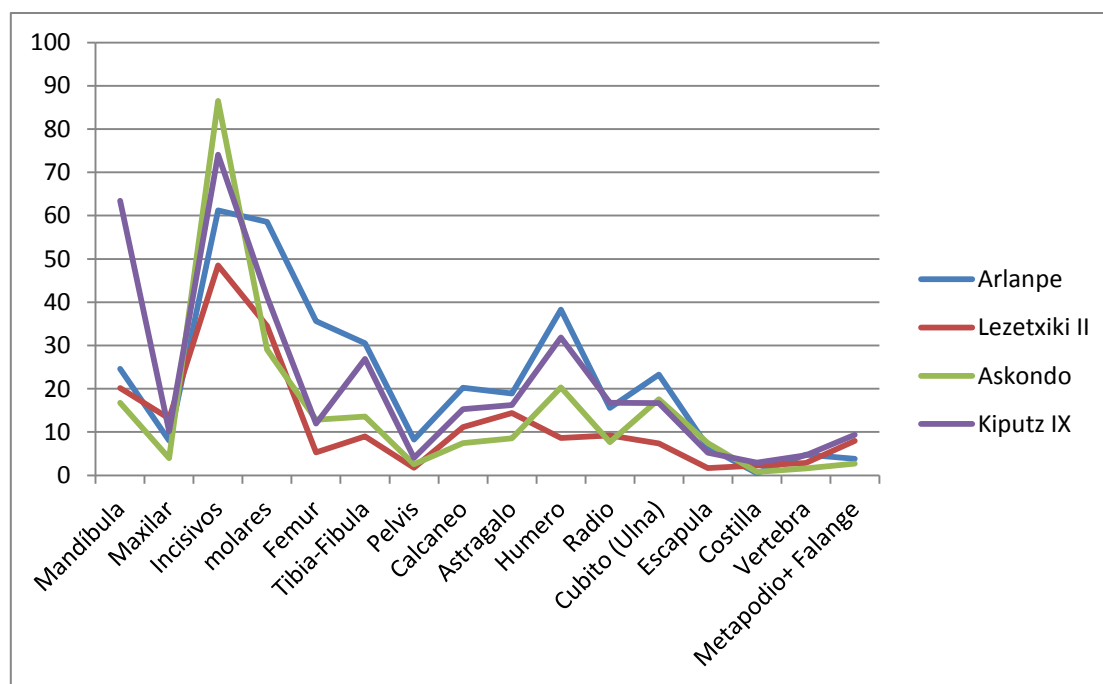


Figure 6.1 Relative abundance of small mammal skeletal elements from Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo and Kiputz IX sites.

This section first addresses the contribution of this thesis as concerns the number of taxa distinguished in the context of the same period in a wider region. We also analyse, insofar as possible, the taxonomic diversity rates calculated in the same context.

The four sites studied in this thesis contain diverse microvertebrate assemblages, although most of the 35 taxa identified are, at least, present in two of the four sites (Table 6.1). In addition, the remains of twelve species have been recorded in the four deposits, whereas five species are found in only one.

It is worth noting as well, the similarity in the assemblages of Arlanpe and Lezetxiki II, since only seven taxa on the entire taxonomic list are absent from one of the two caves. This similarity is probably due to the comparable chronology of the two deposits.

Table 6.1. Taxonomy graph of microvertebrates identified in the studied sites.

	Lezetxiki II	Arlanpe	Askondo	Kiputz IX
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	X	X		
<i>Marmota marmota</i>	X	X		
<i>Eliomys quercinus</i>	X	X		
<i>Muscardinus avellanarius</i>	X			
<i>Glis glis</i>	X	X	X	
<i>Castor fiber</i>		X		
<i>Sicista betulina</i>	X			
<i>Arvicola amphibius</i>	X	X	X	X
<i>Arvicola sapidus</i>	X	X		
<i>Chionomys nivalis</i>	X	X	X	X
<i>Clethrionomys glareolus</i>	X	X	X	
<i>Pliomys lenki</i>	X	X		X
<i>Microtus oeconomus</i>	X	X	X	X
<i>Microtus agrestis</i>	X	X	X	X
<i>Microtus arvalis</i>	X	X	X	X
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	X	X	X	X
<i>Allocricetus bursae</i>	X	X		
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	X	X	X	X
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	X	X	X	X
<i>Sorex minutus</i>	X	X		X
<i>Neomys sp.</i>	X	X		
<i>Crocidura russula</i>	X	X		
<i>Talpa cf. europaea</i>	X	X	X	X
<i>Erinaceus cf. europaeus</i>	X	X		
<i>Salamandra salamandra</i>	X	X		X
<i>Alytes obstetricans</i>		X		
<i>Bufo bufo</i>	X	X		X
<i>Bufo calamita</i>		X	X	
<i>Rana temporaria-iberica</i>	X	X	X	X
Lacertidae	X	X	X	X
<i>Anguis fragilis</i>	X	X	X	X
<i>Coronella austriaca</i>		X		
<i>Coronella girondica</i>	X	X		
<i>Natrix sp.</i>		X		
<i>Vipera cf. seoanei</i>	X	X		X

Regarding the diversity, the highest value ($H' = 2,651$) is found in the Arlanpe cave, in Level IV of the Entrance sector, ascribed to the earliest Middle Paleolithic. In contrast, the lowest diversity ($H' = 0,6365$) is found at the Askondo site in the Aurignacian Level 10.

Not many sites in the Cantabrian region have data on the diversity index and even fewer have levels that also include direct dating. Nevertheless, it is possible to compare diversity through the transverse stratigraphy sequence constructed with data from Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo, and Kiputz IX (Table 6.2), together with that from the surrounding Amalda site. Several gaps still occur in this diachronic sequence, however. Regarding the average for different chronocultural levels and different Askondo site is singular.

Table 6.2. Shannon index of some of the chrono-cultural periods of the sites of Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo, and Kiputz IX.

	Middle Paleolithic	Gravettian	Solutrean
Lezetxiki II	1,939		
Arlanpe En.	2,218		2,11
Arlanpe Ce.	2,13	2,395	
Arlanpe Ba.	1,8		
Askondo	1,364	1,332	1,668
Kiputz IX			1,8356
Amalda	1,555	2	1,623 + 2,436

For the Mousterian, identified in the archeologically sterile Level X in Amalda, the diversity index is $H' = 1.555$, representing one of the most rigorous period of the entire sequence (Pemán, 1990b). The Mousterian is a long chrono-cultural period identified in many levels examined in this work. As a result, we opted to calculate the mean values for the sequences assigned to the period. Thus, note that the index for this site is higher only than the Middle Paleolithic sequence of Askondo ($H' = 1.364$).

The Amalda site provides a value of $H' = 2.00$ for the Gravettian, one of the highest values of the glacial sequence in this cave (Pemán, 1990b). In the Gravettian at Arlanpe, $H' = 2.395$, whereas at Askondo $H' = 1.332$. Therefore, the Arlanpe site clearly had a more diverse microvertebrate community.

The Upper Solutrean at Amalda is divided into two levels, with a fairly sharp difference in the diversity index: IVb yields $H' = 1.623$ and IV yields $H' = 2.436$. The Askondo and Kiputz IX data are in agreement with the Amalda Level IVb values, analogous to fluctuating climate conditions. Diversity in the Upper Solutrean at Arlanpe provides a value of $H' = 2.11$, similar to Level IVa at Amalda.

The results found in the preparation of this PhD are noteworthy. On one hand, the first Quaternary remains of the hazel dormouse have been identified in the Lezetxiki II sequence, which is the farthest south-west that *Muscardinus avellanarius* has been found in the Quaternary. On the other hand, new individuals of *Sicista betulina* in Lezetxiki II and of *Allocricetus bursae* in Lezetxiki II and Arlanpe corroborate the first findings (Rofes et al., 2012b) of these taxa in the Cantabrian region. Finally, the assignation of *Coronella gironnica* based on numerous trunk vertebrae reinforces the presence of this species in this part of the peninsula during the Late Pleistocene, since the only prior clear reference is from the coastal site of Santa Catalina (Lekeitio, Bizkaia) (Bailon and Garcia-Ibaibarriaga, 2014).

6.2 Biogeography

As previously mentioned, not all of the 35 species identified at these four sites are found currently in the areas surrounding these caves. Some of the taxa have no current representation, whereas the geographic distribution of other species does not include the Iberian Peninsula. Finally, there are species whose habitat includes neither the zone adjacent to the site nor the Basque Country Autonomous Community.

The extinct species include *Pliomys lenki*, whose Last Appearance Datum (LAD) is under constant revision (the latest references to it correspond to Magdalenian levels at El Juyo, Las Caldas, Laminak II, and El Mirón according to Cuenca-Bescós et al., 2010). Another extinct taxon that appears in our fossil record is *Allocricetus bursae*, whose distribution range has now expanded northwards with the findings at Lezetxiki II (Rofes et al., 2012b) and Arlanpe (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2013).

Nowadays, the root vole is widely extended from north-western Europe to Alaska in the east (Linzey et al., 2008). This species seems to have persisted in the northern Iberian Peninsula until the late Roman period (Amalda, Gipuzkoa; Pemán, 1990), so its disappearance seems to be due to non-climatic factors.

Paleontologically, one of the most significant contributions of Lezetxiki II has been to expand the distribution range of the species *Sicista betulina* and *Muscardinus avellanarius*, as the fossils found here are the only record of the species on the peninsula in addition to the south-westernmost record of both species for the Late Pleistocene.

The species *Oryctolagus cuniculus*, *Eliomys quercinus*, *Arvicola amphibius*, *Microtus arvalis*, *Sorex araneus*, *Bufo calamita*, and *Vipera aspis*, although present on the Iberian Peninsula, are not found in the Autonomous Community of the Basque Country CAPV or they inhabit in other areas of the Basque Country except these sites.

6.3 Climate changes and paleoenvironmental evolution

In recent years, numerous studies have focused on the paleoenvironment and paleoclimate of fossil assemblages of small vertebrates in Upper Pleistocene and Holocene deposits in the northern Iberian Peninsula. Therefore, our results can be compared with data on other sites that they approximately coincide with in chronology and regionally.

However, this type of reconstruction has its own limitations. First, to correlate the diverse sites, it is important to take into account the location and surrounds of each site and the type of occupation (human or paleontological). Also crucial to keep in mind is that, even if the chronocultural assignment of the levels is the same, it does not mean they coincide with the same moment in time and, therefore, climate. Finally, it should be recalled (as mentioned in Chapter 2) that the location of the Iberian Peninsula (Figure 6.2), and especially of the Basque Country, implies distinct climate conditions from other areas.

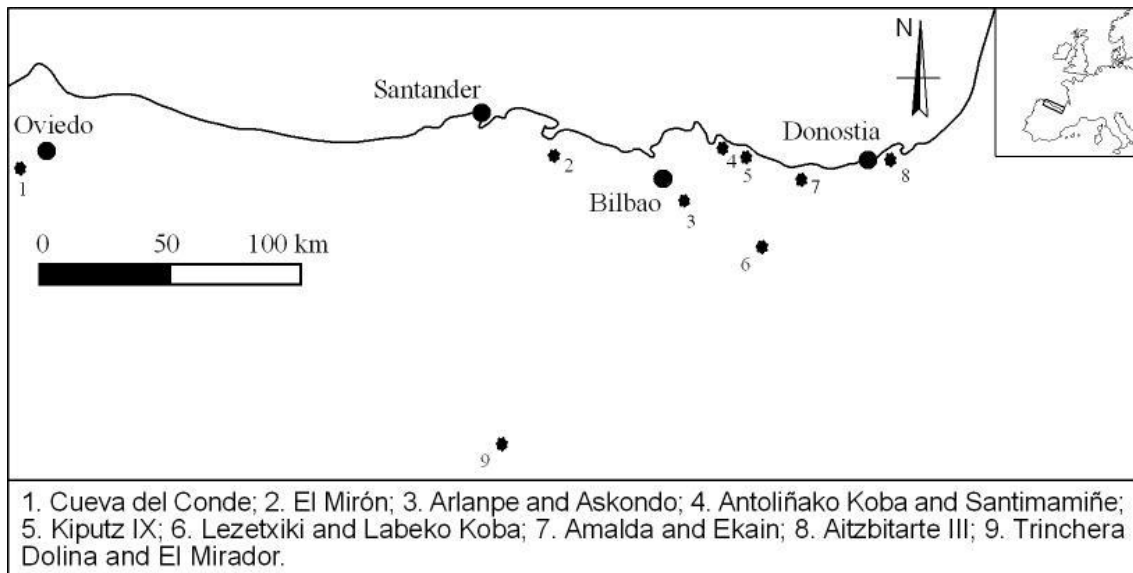


Figure 6.2 Geographic location of sites referred to in text. Map by X. Murelaga.

Second, this work compares the results from two different methods for paleoenvironmental reading, termed the Taxonomic Habitat Index and Environmental Variations Based on Eurioic vs Woodlands Species. We have confirmed that the two procedures provide disparate results, at least as far as the intensity of variations is concerned. Based on our results, we have opted to continue using the second method for the Basque Country sites. Although it offers a more limited view of the various types of ecosystems, in our opinion it provides a more accurate approach to paleoclimate reconstruction. In any case, we are aware that the specific attributes of the micropaleontological record in the region of study may steer us in this direction.

6.3.1 MIS 6

The paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction based on the four sites studied in this work begins with the base of the Arlanpe stratigraphy sequence. The speleothem capping the roof of levels VII (Entrance), 6 (Central), and E (Back) has been dated at 184,271 +34,258/-26,576 BP. The only microfaunal remains were found in Level VII in the Entrance sector. Based on the microvertebrates, the site's surroundings were dominated by woodlands, albeit with considerable meadows, especially ones with wet soil. The dating indicates a transitional period between MIS 7 and 6, in a relatively temperate and humid period.

Data on the initial phases of the Paleolithic in the Cantabrian region is fragmented, especially as regards the micropaleontological record. This problem is compounded by the fact that many deposits from this period are from open air sites that barely preserve a fossil record and for which accurate dating is difficult. Therefore, not many sites coincide in a regional perspective with Arlanpe, at least as regards the earliest middle Paleolithic levels.

Therefore, it is necessary to recur to the Atapuerca Complex (Burgos) even though those deposits are full MIS 7 chronology. *Al. obstetricans*, *Pelodytes punctatus*, *B. bufo*, *B. calamita*, *Rana* sp., Lacertidae, *N. maura*, *V. cf. aspis*, *Arvicola* sp., *Iberomys brecciansis*, *Mi. agrestis*, *Mi. aroalis*, *P. lenki*, and *Terricola atapuerquensis* are some of the microvertebrates identified in sublevels TD 10.2 and TD 10.1 at the Trinchera Dolina site (Blain et al., 2009; López Antoñanzas and Cuenca-Bescós, 2002), assigned to the earliest Middle Pleistocene. The paleoenvironmental conditions inferred for these sublevels involve a drop in humidity and one of the lowest precipitation levels compared to previous sublevels, with the conclusion the surrounding area at the time was an Open Mediterranean Woodland.

Level K of Lezetxiki II and Level VI of the Entrance sector and Level 4 of the Central sector of Arlanpe correspond to the end phase of MIS 6. In all three cases, the microvertebrate species associated with open habitats are in the majority, ranging from 53% (Level 4) and 80% (Level K). In the Cantabrian region, such values tend to be associated with cold climate phases. However, the presence of warm-loving species indicates conditions were not terribly rigorous, with the valley bottoms where these sites are located serving as a refuge for such species.

6.3.2 MIS 5

The onset of the Late Pleistocene was marked by an intense, rapid increase in temperature and the ocean level termed substage MIS 5e or the Eemian interglacial. The onset of this phase coincides with the deposits in Level J at Lezetxiki II, levels V-VI (Entrance), 3 (Central), and D (Back) of the Arlanpe stratigraphy sequence. Although the slight increase in forest mass is indicative of climatic tempering, the survival of taxa currently associated with continental steppes such as *Sicista betulina* and *Allocricetus bursae* support the assignation of these sequences to the earliest MIS 5e.

MIS 5 is an interstadial period of large climate swings, leading to its division into different phases. The changes in the faunal composition, and therefore in the paleoenvironment, identified through levels I-F at the Lezetxiki II site and in some levels of the Arlanpe Back sector (between levels D-C and C-B) could correspond to this succession, although the assignation is not always feasible. The diversity of warm-loving species, as well as the predominance of woodland habitat taxa in Level G at Lezetxiki II, could be related to a period of improving climate in the interglacial, represented by MIS 5c or MIS 5a. Direct dating of Level D at Lezetxiki II (74 Ka) places it in the end stages of MIS 5a.

Although the transition from the Middle Pleistocene to the Late Pleistocene has attracted great academic interest, the microfauna have been studied in only a few sites of this time period (at least with direct dating). In addition, these few sites are outside the Cantabrian region, mainly on the coast of Catalonia: Teixoners (López-García et al., 2012a) and Cova Gegant (López-García et al., 2012b). Any viewpoint these Mediterranean sites might supply therefore likely diverges significantly from the Cantabrian sites, for which reason we have not correlated them.

6.3.3 MIS 4

At this point, there is a gap in the evolutionary sequence based on the sites of Arlanpe, Lezetxiki II, Askondo, and Kiputz. At none of these sites have levels assignable to MIS 4 been identified. Therefore, the next isotopic stage to examine is MIS 3, a phase during which the Aurignacian culture developed.

6.3.4 MIS 3

The paleoenvironmental information available for the last phases of the Mousterian as well as for the transition from the Middle Paleolithic (Mousterian) to the Late Paleolithic (Aurignacian) is both quantitatively and qualitatively greater.

The cold peak noted in Level 10 at Askondo (dated at around 35,300 cal BP) could correspond to the colder trend identified after the GI-7 warm event in the NGRIP-GICC05 isotope curve. Level 9 of the same site can be related to the cooling at the start of HE 3, and Level 8 (dated at circa 29,600 cal BP) with the improving trend after this climatic event.

The other site that also has an Aurignacian sequence is Lezetxiki II. The assemblage of small mammals in Level C is scarce, although clearly indicating a woodlands domain (80%). Therefore, it can be related with the interpretation for Level 8 at Askondo.

Although the transition from the Middle Pleistocene to the Late Pleistocene has attracted great academic interest, the microfauna have been studied in only a few sites of this time period. One of the few sites to be mentioned is the now disappeared site of Labeko Koba (Arrasate, Gipuzkoa), where levels VII to IV were assigned to different stages of the Aurignacian period. In the microvertebrates, Peman (2000) pointed out the complete lack of cold-related taxa and the relatively large presence of *Glis glis*. These results are at odds with data obtained for the same site with other paleoenvironmental proxies. However, they do coincide with the data for the Lezetxiki II site, where most of the fossil remains represent woodland-habitat taxa.

At the Mirón Cave (valley of the Asón River, Ramales de la Victoria, Cantabria), the sequence base has been radiocarbon dated to around 41,000 cal BP. The paleoenvironmental reconstruction with small mammals (Cuenca-Bescós et al., 2009) yields an open landscape with high humidity, in a similar pattern to the Askondo habitat.

MIS 3 has also been recorded in the Cueva del Conde, a large cavity 180 masl in the valley of the Nalón River (Santo Adriano, Asturias). The small vertebrate assemblage indicates a mixed landscape dominated by humid meadows and wooded areas, with slightly lower temperatures and precipitation that currently in this zone (López-García et al., 2011b). In this case, the sequence differs slightly from Askondo, which had a very rigorous climate.

6.3.5 MIS 2

The start of MIS 2 is represented by Askondo Level 7, where microvertebrates indicate somewhat more temperate climate conditions than in the previous phase. In turn, Level 2 at the Arlanpe Central sector has yielded a date of circa 27,371 cal BP, placing it just after Greenland Interstadial 3 (dated at 27.7 cal Ka BP). In this case, the microfauna record shows a landscape dominated by open spaces and with scant wooded areas, indicating a period after the temperate GI3 event.

The Cantabrian Gravettian micropaleontological and paleobotanical record has been analysed in around 50% of the 14 sites with well-known Gravettian levels. Despite the many limitations inherent to each discipline, the sequences are clearly dominated by open landscapes, with deciduous tree taxa at some sites suggesting more varied conditions there. As at Arlanpe, the scarcity of warm-loving species such as *Ap. sylvaticus-flavicolis* and the lack or near-lack of the *Arvicola* genus in levels correlated with the Gravettian at Aitzbitarte III (Pemán, 2011), Amalda (Pemán, 1990b), Antoliñako Koba (Zubeldia et al., 2007a) or Santimamiñe (Rofes et al., 2014), indicate an open, quite cold environment with relatively low humidity. At Mirón, Level 128 has a Gravettian chronology. In this period, small mammals indicate shrinking wet meadows and expanding montane and grassland habitats.

The chrono-cultural period analysed herein that provides the greatest paleoclimatic information is the Solutrean, coinciding with the second half of MIS 2. It has been identified in three of the four sites studied. As with the other isotopic stages, this period has also had several events defined, with the most noteworthy being the Last Glacial Maximum (LGM). Therefore, the trend towards an open landscape characteristic of a cold climate identified in Askondo levels 6-5 could correspond to H2 2, dated at about 23,700 cal BP. The dating, the clear predominance of open-habitat species, and the near absence of warm-loving species in the sedimentary sequences of Arlanpe (Level II) and Kiputz IX (levels 39-35) situate them in the middle of the Last Glacial Maximum.

There are several sites of similar chronology or chrono-cultural ascription (Solutrean), but not all have microfaunal studies. Micropaleontological data for the period of 25,000 to 20,000 cal BP evidence a predominance of open spaces with the practical absence of forest species (Garcia-Ibaibarriaga et al., 2012a). Nearby, in the paleontological levels Lsm-Sa to Lsr-As of Santimamiñe (Kortezubi, Bizkaia), open-habitat species predominate, particularly meadow species (44%) and wet meadow species (37%) in the only sample with a similar chronology (24,956–24,170 cal BP) (Rofes et al., 2014). Another reference site for this period is the Mirón Cave, with no records of taxa indicative of woodlands during the Solutrean (Cuenca-Bescós et al., 2009).

However, the climate was not rigorous enough to allow the expansion of steppe taxa or the complete absence of warm-loving species. These results are similar to the conclusions of the Arlanpe small vertebrate assemblage study where, despite 90% of the assemblage representing open-habitat species, some remains of *G. glis*, *P. lenki*, and *Ap. sylvaticus flavicollis* were identified.

The end phase of MIS 2 is only documented in the Arlanpe Middle Magdalenian occupations, dated at 17,010–18,546 cal BP. Woodlands were minor in the landscape surrounding the site, although the climate was not as rigorous as in previous stages. Near Arlanpe there are various sites with micropaleontological studies with similar characteristics attributed to the Magdalenian, such as Ekain, Santimamiñe, Antoliñako Koba, and El Mirón, among others. At Ekain, levels VII to VI have been identified as Magdalenian. Although we are unaware of the method used to process those samples, none of the species identified is a representative of a woodlands habitat. Consequently, the assemblage is indicative of cool, humid soils (Zabala, 1984), similar to the Arlanpe results.

At Santimamiñe, the Magdalenian record is better preserved. At the start of the Lower Magdalenian (Level Csn-Camr), conditions were cold, with humid meadows reaching their peak to the detriment of grasslands and rocky habitats (Rofes et al., 2014). During the transition from the Middle to Late Magdalenian (Level Almp), there was general warming. However, the landscape in the Late Magdalenian (Level Slnc) was mixed, with humid meadows still predominating, but now associated with well-represented forest and meadows. Arlanpe Level I has been assigned to the Middle Magdalenian, and the paleoenvironmental reconstruction based on small vertebrates is consistent with that described for Santimamiñe.

6.3.6 MIS 1

Finally, microvertebrate fossil remains have been analysed from three of the sites (with the exception of Kiputz IX) and assigned to protohistoric periods, both Calcolithic and Bronze Age. In both cases, the results coincide in a Holocene climate, with a warm, wet climate similar to the current one. Woodlands were the dominant landscape as in many archaeological sites of similar chronology (El Mirón, Cuenca-Bescós et al., 2009; Santimamiñe, Rofes et al., 2014; El Mirador, Bañuls-Cardona et al., 2013).

Chapter 7

CONCLUSIONS

This study on the microvertebrates from four archaeo-paleontological sites from the Late Pleistocene (from MIS 7 and MIS 6 transition to MIS 1) provides data for the climate and environmental reconstruction of the Basque Country and increases our knowledge of the northern third of the peninsula.

The sites of Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), Askondo (Mañaria, Bizkaia), and Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) have yielded more than 200.000 small vertebrate identifiable and non identifiable fossil remains. A systematic review of these remains has identified 35 species of microvertebrates: a lagomorph (*Oryctolagus* cf. *cuniculus*), a Sciuridae (*Marmota marmota*), three Gliridae (*Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius*, and *Glis glis*), a Castoridae (*Castor fiber*), a Dipodidae (*Sicista betulina*), 10 Cricetidae (*Aroicola amphibius*, *Aroicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomicus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Terricola) sp.*, and *Allocrietus bursae*), a Muridae (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), four Soricidae (*Sorex araneus-coronatus*, *Sorex minutus*, *Neomys sp.*, and *Crocidura russula*), a Talpidae (*Talpa* cf. *europaea*), an Erinaceidae (*Erinaceus* cf. *europaeus*), a Salamandridae (*Salamandra salamandra*), an Alytidae (*Alytes obstetricians*), two Bufonidae (*Bufo bufo* and *Bufo calamita*), a Ranidae (*Rana temporaria-iberica*), two Sauria (Lacertidae indet. and *Anguis fragilis*), and four snakes (*Coronella austriaca*, *Coronella girondica*, *Natrix sp.*, and *Vipera* cf. *seoanei*).

Muscardinus avellanarius has been identified for the first time in a Quaternary site on the Iberian Peninsula. In addition, the finding of new individuals of *Sicista betulina* and *Allocrietus bursae* at Lezetxiki II and Arlanpe confirms the presence of these taxa in the Cantabrian region during the Late Pleistocene.

The preliminary taphonomic analysis to establish the origin of these accumulations indicates that the majority of the fossil assemblages from the four sites have a mixed origin. Nocturnal birds of prey may have been the main biological agents of these accumulations, although in some cases the remains are of individuals that died in situ in the cave. Some of the more fragmented deposits with greater signs of digestion are the work of small carnivores. The post-depositional processes show signs of transportation and weathering, although a more detailed study is warranted before drawing broader conclusions.

This doctoral thesis has examined the differences between the two common methods used in the paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of Quaternary deposits. For reasons mentioned above, we prefer the option of comparing the representation of the estenoic taxa with those associated with more than one habitat.

In addition, the inclusion in the same study of micromammal as well as herpetofauna fossils allows a more global approach to the ecosystems surrounding these deposits as it covers both the immediate habitat and that in a radius of several kilometres around the zone of primary deposition.

The results of the four sites have been correlated with each other and with other sites in the Cantabrian region to discern broader biogeographic, paleoecological, and paleoclimatic data. It has not always been possible to establish analogies, due either to the lack of sites of the same timeline (especially for the final phases of the Middle Pleistocene and onset of the Late Pleistocene) or to the methodology used in the other studies (particularly in the case of older excavations).

Generally, open-habitat species predominate during stadials, when meadows are the dominant habitat. Environmental humidity varies according to the isotope stages, though in this area they tend to be high. During the interstadials, warm-loving species associated with woodland habitats predominate, although meadows continue to be significant (especially wet ones). Characteristics of each site, such as proximity to constant bodies of water and elevation, make each deposit unique.

In short, this doctoral thesis makes a relevant contribution to the reading and interpretation of the microvertebrate record of the northern third of the peninsula during the Late Pleistocene. The four sequences studied from the dual viewpoint of micromammals and herpetofauna considerably increase the regional analytical database. In addition, we have made a considerable effort to accurately reconstruct the paleoenvironment and paleoclimate reigning when the first prehistoric societies developed their cultures in this area. Obviously, new avenues of research had been left pending for the future:

-The sedimentary sequences of both new and previously excavated archeo-paleontological sites should be sampled following standardized criteria.

-We propose generalizing joint studies of fossil microvertebrates and comparing the data obtained with other paleoenvironmental proxies.

-The origin of the formation of these and future sites should be studied in detail in order to establish the limitations of fossil assemblages as regards their application in paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction.

-In short, we need to continue delving into the paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the Basque Country. In recent years, it has become clear this was an important area serving as a natural corridor connecting western Iberia with the rest of Europe during the Pleistocene. Therefore, new fossils absent until now from the record of the Iberian Peninsula are expected to be identified.

Conclusiones

Este estudio de los microvertebrados de cuatro yacimientos arqueopaleontológicos del Pleistoceno Superior, que abarcan desde la transición del MIS 7 al MIS 6, hasta el MIS 1, aporta información para la reconstrucción climática y medioambiental del País Vasco, e incrementa la información del tercio Norte Peninsular.

En los yacimientos de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), Askondo (Mañaria, Bizkaia) y Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) se han recuperado cerca de 200.000 restos fósiles identificables y no identificables de pequeños vertebrados. Así, la revisión sistemática de estos restos ha permitido la identificación de 35 especies de microvertebrados: un lagomorfo (*Oryctolagus* cf. *cuniculus*), un esciúrido (*Marmota marmota*), tres glíridos (*Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius* y *Glis glis*), un Castoridae (*Castor fiber*), un dipódido (*Sicista betulina*), 10 cricétidos (*Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomicus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Terricola) sp.*, y *Allocricetus bursae*), un múrido (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), cuatro sorícidos (*Sorex araneus-coronatus*, *Sorex minutus*, *Neomys sp.* y *Crocidura russula*), un tálpido (*Talpa* cf. *europaea*), un Erinaceidae (*Erinaceus* cf. *europaeus*), un salamándrido (*Salamandra salamandra*), un Alytidae (*Alytes obstetricians*), dos bufónidos (*Bufo bufo* y *Bufo calamita*), un ránido (*Rana temporaria-iberica*), dos saurios (Lacertidae indet. y *Anguis fragilis*), y cuatro serpientes (*Coronella austriaca*, *Coronella girondica*, *Natrix sp.* y *Vipera cf. seoanei*).

Muscardinus avellanarius ha sido identificado por primera vez en un yacimiento cuaternario de la Península Ibérica, mientras que el hallazgo de nuevos individuos de *Sicista betulina* y *Allocritus bursae* en Lezetxiki II y Arlanpe, confirma la presencia de estos taxones en la Cornisa Cantábrica durante el Pleistoceno Superior.

El análisis tafonómico preliminar realizado a fin de establecer el origen de estas acumulaciones indica que los conjuntos fósiles de estos cuatro yacimientos presentan, en la mayoría de los casos, un origen mixto. Las aves rapaces nocturnas pueden haber sido los principales agentes biológicos de estas acumulaciones, si bien en algunos casos los restos responde a individuos muertos *in situ* en la propia cavidad. Por otro lado, algunos depósitos más fragmentados y con mayores marcas de digestión responden a la acción de pequeños carnívoros. En cuanto a los procesos postdeposicionales, se han detectado algunos indicios de transporte y meteorización, si bien consideramos preciso un estudio más detallado antes de sacar mayores conclusiones.

En esta tesis doctoral hemos planteado la divergencia existente entre las dos metodologías comúnmente empleadas en la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática de los depósitos cuaternarios. Por motivos ya reseñados, preferimos la opción de comparar la representación de los taxones estenoicos con los relacionados con más de un tipo de hábitat.

Asimismo, la integración en un mismo estudio de los fósiles de micromamíferos, y de la herpetofauna permite una aproximación más global a los ecosistemas circundantes a los depósitos analizados, al englobar la perspectiva tanto del hábitat inmediato, como del existente en un radio de varios kilómetros alrededor de la zona primaria de depósito.

A partir de los datos disponibles, los resultados de los cuatro depósitos se han correlacionado entre sí, así como con otros yacimientos de la Cornisa Cantábrica, a fin de aportar datos biogeográficos, paleoecológicos y paleoclimáticos. No siempre ha sido posible establecer analogías, bien por la falta de yacimientos de esas cronologías (especialmente para las últimas fases del Pleistoceno Medio e inicios del Pleistoceno Superior), bien por la metodología empleada en el estudio (sobre todo en el caso de las excavaciones antiguas).

En general, en las fases estadiales dominan las especies de espacios abiertos, en los que las praderas representan el medio dominante. La humedad ambiental varía en función de los estadios isotópicos, si bien en este área suele mostrar valores altos. En los interestadiales, las especies termófilas relacionadas con hábitats de bosque son mayoritarias, aunque la presencia de las praderas, especialmente las húmedas, seguirá siendo significativa. Las características propias de cada yacimiento como la cercanía a masas de agua constantes, así como la altitud, conferirán unas singularidades propias a cada depósito.

En resumen, consideramos que la aportación de esta Tesis Doctoral es relevante en la lectura e interpretación del registro de microvertebrados durante el Pleistoceno Superior y el tercio norte peninsular. Las cuatro secuencias estudiadas desde la perspectiva conjunta de los micromamíferos y la herpetofauna incrementan de modo considerable la base analítica regional. Además, hemos desplegado un esfuerzo importante para dar notas de precisión a la reconstrucción del paleoambiente y del paleoclima vigente en el escenario en el que desarrollaron sus culturas las primeras sociedades prehistóricas en este área. Obviamente, también han quedado pendientes nuevas líneas de investigación, con proyección hacia el futuro:

-Deben ser muestreadas las secuencias sedimentarias tanto de nuevos, como ya excavados, yacimientos arque-paleontológicos, siguiendo criterios estandarizados.

-Proponemos generalizar los estudios conjuntos de los microvertebrados fósiles, así como su comparación con los datos obtenidos mediante otros *proxies* paleoambientales.

-Sería preciso estudiar en detalle el origen de la formación de estos y futuros yacimientos a fin de establecer las limitaciones del conjunto fósiles de cara a su aplicación en la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática.

-En definitiva, quisiéramos seguir ahondando en la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática del País Vasco. En los últimos tiempos ha quedado patente la importancia de esta área como corredor natural de conexión entre la Iberia occidental y el resto de Europa durante el Pleistoceno, por lo que cabe esperar la identificación de nuevos fósiles ausentes hasta el momento del registro de la Península Ibérica.

Ondorioak

Doktorego Tesi honetan MIS 7-6 trantsiziotik MIS 1 arte doazen Goi Pleistozenoko lau aztarnategi arkeo-paleontologikoko mikroornodunen ikerketa gauzatu da, Euskal Herriko zein Iberiar Penintsula iparraldeko klima eta paisaiaren berreraiketarako informazioa gehituz.

Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa), Askondo (Mañaria, Bizkaia) eta Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) aztarnategietan 200.000 ornodun txikiren aztarna identifikagarri eta ez identifikagarriak berreskuratu dira. Azterketa sistematikoaren ondoren 35 mikroornodun espezie identifikatu dira: lagomorfo bat (*Oryctolagus* cf. *cuniculus*), esziurido bat (*Marmota marmota*), hiru muxar (*Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius* eta *Glis glis*), Castoridae bat (*Castor fiber*), dipodido bat (*Sicista betulina*), 10 krizetido (*Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus oeconomus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Terricola)* sp., eta *Allocricetus bursae*), murido bat (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*), lau satitsu (*Sorex araneus-coronatus*, *Sorex minutus*, *Neomys* sp. eta *Crocidura russula*), talpido bat (*Talpa* cf. *europaea*), erinazeido bat (*Erinaceus* cf. *europaeus*), salamandrido bat (*Salamandra salamandra*), Alytidae bat (*Alytes obstetricians*), Bufonidae bi (*Bufo bufo* eta *Bufo calamita*), igel bat (*Rana temporaria-iberica*), bi saurio (Lacertidae indet. eta *Anguis fragilis*), eta lau suge (*Coronella austriaca*, *Coronella girondica*, *Natrix* sp. eta *Vipera* cf. *seoanei*).

Muscardinus avellanarius lehen aldiz antzeman da Iberiar Penintsulako kuartenario garaiko aztarnategi batean, eta bai *Sicista betulina* bai *Allocritus bursae* taxoi en aurkikuntza berriak Lezetxiki II eta Arlanpen espezie hauek Goi Pleistozenoan Kantauriar ertzean bizi izan zirela baieztatzen dute.

Metaketa hauen jatorria ezagutzeko egindako lehen ikerketa tafonomikoek lau aztarnategietako materialaren gehiengoak jatorri mistoa duela adierazten du. Hegazti harrapari gautarrak izan daitezke metaketa hauen eragile biologiko nagusiak, nahiz eta haitzuloan bertan hildako indibuen aztarnak ere badiren. Bestalde, puskatuta eta digestio marka gehiago dituzten multzoak haragijale txikiek eragindakoak izan daitezke. Deposizio-ondoko prozesuei dagokionez, garraio eta meteorizazio zantzuak antzeman dira, baina ikerketa sakonago bat beharrezkoa da ondorio gehiago ateratzeko.

Doktorego tesi honetan iraganeko ingurunea eta klima berreraikitze gehien erabiltzen diren bi metodologiaren arteko desadostasuna plazaratu dugu. Aurretiaz adierazitako arrazoiak medio, taxoi estenoikoek habitat anitzetan bizi diren espezieekiko duten proportzioa eraginkorragoa iruditzen zaigu.

Halaber, analisi berdinean mikrougaztunak eta herpetofauna bateratuta lantzeak ikertutako aztarnategien hurbileko inguruneko zein kilometro batzuetako eremu barneko ekosistemei hurbilketa globalago bat ahalbidetzen du.

Lau aztarnategietatik ortutako emaitzak elkarrekin alderatu dira, eta baita ere Kantauriar ertzeko beste aztarnategi batzuekin ere datu biogeografiko, paleoekologiko eta paleoklimatikoak lortzeko asmoz. Beti ez da posible izan alderaketa hauek egitea, bai kronologia hauetako aztarnategi falta dela eta (batez ere Erdi Pleistozeno bukaerako eta Goi Pleistozeno hasierako kronologietarako) zen metodologia arazoak direla eta (batez ere antzinako indusketen kasuan).

Orokorrean estadio aldietan ingurune zabaleko espezieak dira nagusi, belardiak direlarik ingurune nabarienak. Inguruneko hezetasuna desberdina izango da estadio bakoitzean, nahiz eta orokorrean lurralde honetan balio altuak izaten dituen. Estadio-arte garaietan, aldiz, basoarekin lotutako espezie termofiloak izango dira nagusi, nahiz eta belardien presentzia, batez ere lursoru hezekoena, oraindik esanguratsua izango den. Aztarnategi bakoitzaren ezaugarri propioek, hala nola ur egonkorrekiko hurbiltasunak edo altitudeak, izaera propioa emango diote.

Laburbilduz, Doktorego Tesi honen ekarpena esanguratsua dela deritzogu Goi Pleistozenoko eta penintsula iparraldeko mikroornodunen metaketaren interpretaziorako. Ugaztun txikiak eta herpetofauna bateratua ikertzen den lau sekuentzia hauek nabarmenki areagotzen dute eskualdeko informazioa. Gainera, esparru honetan bizi izan ziren historiaurreko lehen taldeen paleoingurunea eta paleoklima ezagutzeko ahalegin nabariak egin ditugu. Ezbairik gabe, etorkizunean landu daitezkeen ikerketa lerro desberdinak zintzilik geratu dira:

-Aztarnategi arkeo-paleontologikoetako sekuentzia estratigrafiko berriak zein aurretiaz ezagutzen zirenak irizpide estandarren arabera laginduak izan behar dira.

-Mikroornodun fosilen ikerketa bateratuak orokortzea proposatzen dugu, eta baita ere hauen alderaketa beste *proxie* batzuetatik lortutako informazioarekin ere.

-Beharrezkoa litzateke metaketa hauen eta etorkizuneko jatorria sakonki ikertzea, antzinako paisaia eta klima berreraikitze orduan multzo hauek dituzten mugak ezarri ahal izateko.

-Laburbilduz, Euskal Herriko antzinako ingurunea eta klimaren berreraikitzean sakontzen jarraitu nahiko genuke. Azken aldian agerian gelditu da zonalde honek mendebaldeko Iberia eta gainontzeko Europa arteko korridore natural bezala izandako garrantzia, beraz, itxarotekoa litzateke orain arte Iberiar Penintsulako erregistro fosilean falta ziren fosil berrien identifikazioa.

Chapter 8

BIBLIOGRAFÍA

A

- Agirrezabala, L.M., 1996. *El Aptiense-Albiense del Anticlinorio nor-vizcaino entre Gernika y Azpeitia*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco, Bilbao.
- Agustí, J., Freudenthal, M., Lacomba, J.I., Martín-Suárez, E., Nägeli, C., 1990. Primeros micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Cuenca de Mula (Murcia, España). *Revista Sociedad Geológica España*, 3: 289–293.
- Alcalde, G., 1988. Els Rosegadors en l'arqueologia catalana. *Cota Cero. Mètodes científics aplicats a la reconstrucció paleoambiental de la Prehistòria*, 4: 65–69.
- Almera, J., 1896. *Reconocimiento de la presencia del primer piso mediterráneo en el Panadés*. Memoria de la Real Academia de las Ciencias y de las Artes de Barcelona 3ª época tomo.
- Altuna, J., 1965. Las marmotas del yacimiento prehistórico de Lezetxiki (Guipúzcoa). *Munibe*, 17: 65–71.
- Altuna, J., 1970. Fauna de Mamíferos del Yacimiento Prehistórico de Aitzbitarte IV (Rentería-Guipúzcoa). *Munibe*, 22: 3–41.
- Altuna, J., 1971. Los mamíferos del yacimiento prehistórico de Morín (Santander), in: González Echegaray, J., Freeman, L.G. (Eds.), *Cueva Morín. Excavaciones 1966-1968*. Publicaciones del Patronato de las Cuevas prehistoricas de la Provincia de Santander, Santander, pp. 369–383.
- Altuna, J., 1972. Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catálogo de los mamíferos Cuaternarios del Cantábrico y Pirineo Occidental. *Munibe*, 24: 1–464.
- Altuna, J., 1973. Fauna de mamíferos del yacimiento prehistórico de Los Casares (Guadalajara), in: Barandiaran, I. (Ed.), *La cueva de Los Casares*. Excavaciones Arqueológicas en España, 76, Madrid, pp. 97–116.
- Altuna, J., 1976. Los mamíferos del yacimiento prehistórico de Tito Bustillo, in: Moure Romanillo, J.A., Cano Herrera, M. (Eds.), *Excavaciones en la cueva de "Tito Bustillo" (Asturias)*. Instituto de Estudios Asturianos.
- Altuna, J., 1981. Restos óseos del yacimiento prehistórico de Rascaño, in: *El Paleolítico Superior de La Cueva de Rascaño (Santander)*. Centro de Investigación y Museo de Altamira. Monografías, 3, pp. 224–247.
- Altuna, J., 1986. The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera, in: Straus, L.G., Clark, G.A. (Eds.), *La Riera Cave. Stone Age Huntergatherer Adaptations in Norther Spain*. Anthropological Research Papers, Arizona, pp. 237–274 315–321.

- Altuna, J., 1992. El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región Cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos. *Munibe*, 43: 13–29.
- Álvarez, J., Bea, A., Faus, J.M., Castián, E., Mendiola, I., 1985. *Atlas de los Vertebrados Continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz.
- Álvarez-Alonso, D., Arrizabalaga, Á., 2012. La secuencia estratigráfica inferior de la cueva de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Una reflexión necesaria. *Zephyrus*, 69: 15–39.
- Álvarez-Lao, D.J., García, N., 2010. Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 212: 120–128.
- Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Meinig, H., Juškaitis, R., 2008. *Muscardinus avellanarius*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. 2008, <www.iucnredlist.org>.
- Andrews, P.J., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London.
- Andrews, P., 1995. Experiments in Taphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 22: 147–153.
- Andrews, P.J., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241: 572–589.
- Andrews, P., Cook, J., 1985. Natural Modifications to Bones in a Temperate Setting. *Man*, 20: 675–691.
- Andrews, P., Nesbit Evans, E.M., 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9: 289–307.
- Andrews, P., Lord, J.M., Evans, E.M.N., 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11: 177–205.
- Andrews, P., O'Brien, E.M., 2000. Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *Journal of Zoology*, 251: 205–231.
- Andrews, P., Whybrow, P., 2005. Taphonomic observations on a camel skeleton in a desert environment in Abu Dhabi. *Palaeontologia Electronica*, 8: 17.

- Arceredillo, D., Gómez-Olivencia, A., San Pedro, Z., 2013. La fauna de macromamíferos de los niveles pleistocenos de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 123-160.
- Arribas, O., 2004. *Fauna y Paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar*. Lynx Edicions, Capellades.
- Arriolabengoa, M., Iriarte, E., Aranburu, A., Yusta, I., Arrizabalaga, A., 2015. Provenance study of endokarst fine sediments through mineralogical and geochemical data (Lezetxiki II cave, northern Iberia). *Quaternary International*, 364: 231-243.
- Arrizabalaga, A., 2000. Cueva de Lezetxiki. IV Campaña, in: *Arkeoikuska 1999*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 85-87.
- Arrizabalaga, A., 2001. Cueva de Lezetxiki. V Campaña, in: *Arkeoikuska 2000*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 79-81.
- Arrizabalaga, A., 2002. Cueva de Lezetxiki. VI Campaña, in: *Arkeoikuska 2001*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 121-123.
- Arrizabalaga, A., 2003. Cueva de Lezetxiki. VII Campaña, in: *Arkeoikuska 2002*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 105-107.
- Arrizabalaga, A., 2004. Cueva de Lezetxiki. VIII Campaña, in: *Arkeoikuska, 2003*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 108-110.
- Arrizabalaga, A., 2005a. Las primeras ocupaciones humanas en el Pirineo Occidental y Montes Vascos. Un estado de la cuestión en 2005. *Munibe*, 57: 53-70.
- Arrizabalaga, A., 2005b. Cueva de Lezetxiki. IX Campaña, in: *Arkeoikuska 2004*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 116-118.
- Arrizabalaga, A., 2006. Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Nuevas preguntas acerca de un antiguo yacimiento., in: Cabrera Valdés, V., Bernaldo de Quiros Guidotti, F., Maíllo Fernández, J.M., (Eds.), *En el Centenario de La Cueva de El Castillo: El Ocaso de Los Neandertales*. Centro Asociado de la UNED en Santoña, pp. 293-309.

- Arrizabalaga, A., 2008. Cueva de Lezetxiki. XII Campaña, in: *Arkeoikuska, 2007*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 320–322.
- Arrizabalaga, A., Altuna, J., Areso, P., Falguerès, C., Iriarte-Chiapusso, M.J., Mariezkurrena, K., Pemán, E., Ruiz-Alonso, M., Tarriño, A., Uriz, A., Vallverdú, J., 2005. Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): nuevas perspectivas de la investigación, in: Santonja, M., Pérez-González, A., Machado, M.J., (Eds.), *Geoarqueología y patrimonio en la Península Ibérica y el entorno Mediterráneo*. ADEMA, Madrid, pp. 81–91.
- Arrizabalaga i Blanch, A., Montagud i Blas, È., Gosàlbez i Noguera, J., 1986. *Introducció a la Biologia i Zoogeografia dels petits mamífers (Insectívors i Rosegadors) del Montseny (Catalunya)*.
- Arrizabalaga Blanch, A., Torre Coromines, I., Catzefflis, F., Renaud, F., Santalla Quilles, F., 1987. Primera citació d' *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) al Montseny. Determinació morfològica i genètica, in: *II I IV Trobada d'Estudiosos Del Montseny*. Diputació de Barcelona, pp. 193–195.
- Aseginolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverria, M.R., Uribe-Echebarria, P.M., 1989. *Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Bilbao.
- Aseginolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverria, M.R., Uribe-Echebarria, P.M., Alexandre, J.A., 1985. *Catálogo Florístico de Alava, Vizcaya y Guipuzcoa*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz.
- Ayala, F.J., Rodríguez, J.M., Del Val, J., Duran, J.J., Prieto, C., Rubio, J., 1986. *Mapa y Memoria del Karst de España 1: 1.000.000*. Instituto Geológico y Minero de España.
- Ayarzagüena, J., López Martínez, N., 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. *Acta Vertebrata*, 3: 181–204.
- Ayerbe, E., 2008. *Fauna del País Vasco III: Mamíferos*. Etor Ostoa, Basauri.
- Ayerbe, E., 2009. *Euskal Herria Emblemática. Paisajes y Especies Vegetales*. Etor Ostoa, Basauri.

B

- Baena, J., Carrión, E., Ruiz, B., Ellwood, B., Sesé, C., Yravedra, J., Jordá, J., Uzquiano, P., Velázquez, R., Manzano, I., Sánchez Marco, A., Hernández, F., 2005. Paleoeología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: La secuencia de la Cueva de El Esquilleu (Occidente de Cantabria, España), in: Montes, R., Lasheras, J.A., (Eds.), *Neandertales Cantábricos, Estado de La Cuestión*. Monografías del Centro de Investigación y Museo de Altamira, pp. 461–487.
- Bailon, S., 1991. *Amphibiens et reptiles du Pliocene et du Quaternaire de France et Espagne*. Universite Paris VII.
- Bailon, S., 1996. La taphonomie des amphibiens et des reptiles squamates: etat de la question, in: Laroulandie, V., Malleye, J.N., Denys, C., (Eds.), *Taphonomie Des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts Aux Fossiles*. British Archaeological Reports, International Series 2269, Oxford, pp. 33–41.
- Bailon, S., 1999. *Différenciation Ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France*, Fiches d'osteologie animale pour l'archeologie. Centre de Recherches Archéologiques du CNRS, APDCA, Paris.
- Bailon, S., Garcia-Ibaibarriaga, N., (En prensa). Herpetofauna tardiglaciario y Holoceno de Santa Catalina (Lekeitio, Vizcaya), in: Kobia. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 4, pp. 99–2014.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Vergès, J.M., 2013. Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic approach of the Bronze Age (Level MIR 4) from the Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire*, 24: 217–223.
- Barahona, F., Barbadillo, L.J., 1997. Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología*, 11: 47–62.
- Barahona, F., López-Jurado, L.F., Mateo, J.A., 1998. Estudio anatómico del esqueleto del género *Gallotia* (Squamata: Lacertidae). *Revista Española de Herpetología*, 12: 69–89.
- Barbault, R., 1994. *Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité*. Masson, Paris.
- Barisone, G., Argenti, P., Kotsakis, T., 2006. Plio-Pleistocene evolution of the genus *Castor* (Rodentia, Mammalia) in Europe: *C. fiber plicidens* of Pietrafitta (Perugia, Central Italy). *Geobios*, 39: 757–770.
- Barnolas, A., Pujalte, V., 2004. La Cordillera Pirenaica: Definición, Límites y División, in: Vera, J.A. (Ed.), *Geología de España*. Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 233–241.

- Barroso-Ruíz, C., Bailon, S., 2003. Los anfibios y los reptiles del Pleistoceno superior de la cueva del Boquete de Zafarraya, in: Barroso Ruiz, C. (Ed.), *El Pleistoceno Superior de La Cueva Del Boquete de Zafarraya*. Junta de Andalucía, pp. 267–276.
- Bartolomei, G., Chaline, J., Fefjar, O., Jánossy, D., Jeannet, M., Koenigswald, W. von, Kowalski, K., 1975. *Pliomys lenki* (Heller, 1930) en Europe. *Acta zoologica cracoviensia*, 31: 394–466.
- Basabe, J.M., 1966. El húmero premusteriense de Lezetxiki (Guipúzcoa). *Munibe*, 18: 13–32.
- Basabe, J.M., 1970. Dientes humanos del Paleolítico de Lezetxiki (Mondragón). *Munibe*, 22: 113–134.
- Bataller, J.R., 1918. Mamífers fòssils de Catalunya. *Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural*, 4: 111–272.
- Batbold, J., Batsaikhan, N., Shar, S., Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Palomo, L.J., 2008. *Castor fiber*, in: *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1*.
- Behrensmeyer A. K., Gordon, K.D., Yanagi, G.T., 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*, 319: 768–771.
- Behrensmeyer A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150–162.
- Behrensmeyer, A.K., Kindwell, S.M., 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105–119.
- Bennàsar Serra, M., 2010. *Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina*. Universitat Rovira i Virgili. Tesis Doctoral.
- 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 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., Agustí, J., 2008a. Amphibians and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Cueva Victoria (Murcia, southeastern Spain, SW Mediterranean): Paleobiogeographic and paleoclimatic implications. *Geological Acta*, 6: 345–361.

- Blain, H.A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., 2008b. The Early–Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261: 177–192.
- Blain, H.A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Bennàsar Serra, M., Rofes, J., López-García, J.M., Huguet, R., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Science Reviews*, 29: 3034–3044.
- Blain, H.A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of human evolution*, 56: 55–65.
- Blain, H.A., 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.
- Blanco, J.C., 1998. *Mamíferos de España. Insectívoros, Quirópteros, Primates y Carnívoros de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. II Tomos*. Barcelona.
- Blois, J.L., McGuire, J.L., Hadly, E.A., 2010. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change. *Nature*, 465: 771–774.
- Bodego, A., Mendia, M., Aranburu, A., Apraiz, A. (Eds.), 2014. *Gelología de la Cuenca Vasco-Cantábrica*. Servicio Editorial Universidad del País Vasco, Bilbao.
- Bourlière, F., 1975. Mammals, small and large: The ecological implications of size, in: Golley, F.B., Petrusevicz, K., Ryszkowski, L., (Eds.), *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–8.
- Bright, P., Morris, P., Mitchell-Jones, T., 1996. *The dormouse conservation handbook*. English Nature., Peterborough.

C

- Cadee, G.C., 1991. The history of taphonomy, in: Donovan, S.K. (Ed.), *The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, New York, pp. 3–21.
- Carretero, M.A., Ayllón, E., Llorente, G., 2011. Lista patrón de los anfibios y reptiles de España (Actualizada a julio de 2011). [www.herpetologica.es/attachments/article/112/Nueva Lista Patrón 2011.pdf](http://www.herpetologica.es/attachments/article/112/Nueva%20Lista%20Patrón%202011.pdf).

- Carretero, M.A., Martínez-Solano, I., Ayllón, E., Llorente, G., 2014. *Lista patrón de los anfibios y reptiles de España (actualizada a diciembre de 2014)*. http://www.herpetologica.es/attachments/article/137/Nueva_Lista_Patron_2014.pdf, Barcelona.
- Casanovas-Vilar, I., 2007. *The rodent assemblages from the Late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain)*. Universitat Autònoma de Barcelona. Tesis Doctoral.
- Castaños, J., 2014. *Grandes faunas esteparias del Cantábrico Oriental. Estudio isotópico y paleontológico de los macrovertebrados del Pleistoceno Superior de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)*.
- Castaños, J., Castaños, P., Murelaga, X., 2006. Estudio osteométrico preliminar de los restos de ciervo (*Cervus elaphus*) del yacimiento paleontológico del Pleistoceno Superior de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). *Geogaceta*, 40: 163–166.
- Castaños, J., Castaños, P., Murelaga, X., Alonso-Olazabal, A., 2012. Kiputz IX: un conjunto singular de Bisonte estepario (*Bison priscus* Bojanus, 1827) del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana*, 49: 247–261.
- Castaños, J., Castaños, P., Murelaga, X., Alonso-Olazabal, A., Ortega, L.Á., Zuluaga, M.C., 2014a. Osteometric analysis of scapula and humerus for *Rangifer tarandus* and *Cervus elaphus*: A contribution to cervid discrimination (Late Pleistocene, Southern Pyrenees). *Acta Palaeontologica Polonica*, 59: 779–786.
- Castaños, J., Murelaga, X., Ortega, L.Á., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, P., 2014b. Kiputz IX: un conjunto singular de ciervo rojo (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. *Ameghiniana*, 51: 451–465.
- Castaños, J., Zuluaga, M.C., Ortega, L.Á., Murelaga, X., Alonso-Olazabal, A., Rofes, J., Castaños, P., 2014c. Carbon and nitrogen stable isotopes of bone collagen of large herbivores from the Late Pleistocene Kiputz IX cave site (Gipuzkoa, north Iberian Peninsula) for palaeoenvironmental reconstruction. *Quaternary International*, 339-340: 131–138.
- Castaños, P., 2005. Cueva de Kiputz IX (Mutriku). I Campaña, in: *Arkeoikuska 2004*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 141–143.
- Castaños, P., 2006. Cueva de Kiputz IX (Mutriku) II Campaña, in: *Arkeoikuska 2005*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 136–138.
- Castaños, P., 2007. Cueva de Kiputz IX (Mutriku) III Campaña, in: *Arkeoikuska 2006*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 190–192.

- Castaños, P., 2008. Cueva de Kiputz IX (Mutriku) IV Campaña, in: *Arkeoikuska 2007*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 376–378.
- Castaños, P., Castaños, J., Villaluenga, A., 2012. Estudio arqueozoológico de los macromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 51–64.
- Castaños, P., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.J., 2011. First evidence of *Macaca sylvanus* (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pleistocene of Lezetxiki II cave (Basque Country, Spain). *Journal of human evolution*, 60: 816–20.
- Caublot, G., Melbeck, D., 2011. *Pelotes! Décortiquer et déterminer le contenu des pelotes de réjection*. Fédération des clubs CPN, Vouziers.
- Chaline, J., 1965. Observaciones preliminares sobre los terrenos cuaternarios en los alrededores de Arredondo (Santander). *Cuadernos de Espeleología*, 1: 21–26.
- Chaline, J., 1970. *Pliomys Lenki*, forme relique dans la Microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa, Espagne). *Munibe*, 22: 43–49.
- Chaline, J., 1972. *Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie)*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Chaline, J., 1977. Les rongeurs au pilori? Analyse critique des reconstitutions paléoécologiques en microthériodontologie, in: Renault-Miskovsky, J., Laville, H., (Eds.), *Approche Écologique de L'homme Fossile*. Supplément au Bulletin de l'AFEQ, 47, pp. 75–81.
- Chaline, J., 1983. Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène Moyen de Vergranne (Doubs). *Géologie*, 5: 31–45.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint Girons, M.C., 1974. *Les Proies des rapaces: petits mammifères et leur environnement*. Doin, Paris.
- Cleef-Rodgers, J.T. van den, Hoek Ostende, L.W. van den., 2001. Dental morphology of *Talpa europaea* and *Talpa occidentalis* (Mammalia: Insectivora) with a discussion of fossil *Talpa* in the Pleistocene of Europe. *Zoologische Mededelingen*, 75: 51–68.
- Coard, R., 1999. One Bone, Two Bones, Wet Bones, Dry Bones: Transport Potentials Under Experimental Conditions. *Journal of Archaeological Science*, 26: 1369–1375.
- Couzi, L., 2011. *Identifier les petits mammifères non-volant Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia d'Aquitaine*. LPO, Aquitaine/www.faune-aquitaine.org.

- Crusafont Pairó, M., 1930. El jaciment fósilífer de Can Llobateres. *Butlletí del Centre Excursionista "Sabadell,"* 2: 13.
- Cuenca-Bescós, G., 1988. Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán. *Scripta geológica,* 87.
- Cuenca-Bescós, G., 2003. Análisis filogenético de *Allocricetus* del Pleistoceno (Cricetidae, Rodentia, Mammalia). *Coloquios de Paleontología,* Vol. Ext.: 95–113.
- Cuenca-Bescós, G., García, N., 2007. Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg,* 259: 99–110.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Rofes, J., Martínez, I., Arsuaga, J.L., Blain, H.A., López-García, J.M., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2011. The Early-Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human expansion in Western Europe: A case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of human evolution,* 60: 481–91.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.A., De Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M.A., Bennàsar Serra, M., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010a. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International,* 212: 109–119.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., García Pimienta, J.C., González Morales, M.R., López-García, J.M., 2010b. Late Quaternary small mammal turnover in the Cantabrian Region: The extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, Mammalia). *Quaternary International,* 212: 129–136.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2008. Paleoclima y Paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: los pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Revista Española de Paleontología,* 23: 91–126.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science,* 36: 947–955.

D

- Daams, R., 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontological Bulletins, Special Publication,* 3: 1–115.
- Daams, R., Freudenthal, M., 1987. Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975–1986. *Scripta Geologica, Spec. Issu:* 3–18.

- Daams, R., Freudenthal, M., 1988. Cricetidae (Rodentia) from the type-Aragonian; the genus *Megacricetodon*. *Scripta Geologica, Spec.*: 39–132.
- Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.A., Sánchez Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J., 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the “Ebro frontier” and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 60: 26–48.
- De Villalta, J.F., 1972. Presencia de la Marmota y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. *Acta Geológica Hispánica*, 7: 170–173.
- Delany, M.J., 1974. *The ecology of small mammals*. Edward Arnold, London.
- Denys, C., 1997. Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa: an attempt to evaluate predation and fossilisation biases on paleodiversity. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23: 73–94.
- Denys, C., Geraads, D., Hublin, J.J., Haiyan Tong, 1987. Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia*, 2: 53–82.
- Denys, C., Williams, C.T., Dauphin, Y., Andrews, P., Fernandez-Jalvo, Y., 1996. Diagenetical changes in pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126: 121–134.
- Dodson, P., 1973. The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contributions to Geology*, 12: 15–19.
- Dodson, P., 1980. The Progress of Taphonomy. *Science*, 210: 631–632.
- Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, 5: 275–284.
- Dorado, J., Maeztu, J.J., Moreno, J., 2013. La catalogación de cavidades en la CAPV. *Karaitza*, 21: 22–35.
- Dueñas Santero, M.E., Peris Alvarez, S.J., 1985. *Clave para los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) del Centro y Sur de la Península Ibérica*. Departamento de Zoología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca, Salamanca.

E

- Edeso Fito, J.M., 1993. Itinerario N° 5: Valle de Lastur. *Lurralde: Investigación y espacio*, 16: 195–214.
- Esteban, M., Sanchiz, B., 1985. Herpetofauna de Erralla. *Munibe*, 37: 81–86.

F

- Falguerès, C., Yokoyama, Y., Arrizabalaga, A., 2006. La geocronología del yacimiento pleistocénico de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Crítica de las dataciones existentes y algunas nuevas aportaciones. *Munibe*, 57: 93–106.
- Felix, J., Montori, A., 1986. Determinación de las especies de anfibios anuros del Nordeste Ibérico mediante el hueso Ilion. *Miscel·lània Zoològica*, 10: 239–246.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P.J., 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19: 407–428.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2003. Experimental Effects of Water Abrasion on Bone Fragments. *Journal of Taphonomy*, 1: 147–164.
- Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y., Humphrey, L., 1998. Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*, 34: 137–172.
- Fernández-Jalvo, Y., Sanchez-Chillon, B., Andrews, P.J., Fernandez-Lopez, S., Alcalá Martínez, L., 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry*, 44: 353–361.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., Andrews, P., 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30: 1296–1302.
- Fernández Rodríguez, C., 2007. De humanos y carnívoros: la fauna de macromamíferos de la cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo), in: Maillo, J.M., Baquedano, E., (Eds.), *Miscelánea En Homenaje a Victoria Cabrera*. Zona Arqueológica, 7 (Vol. I), pp. 290–303.
- Fleming, T.H., 1973. Numbers of mammal species in north and central American forest communities. *Ecology*, 54: 555–563.
- Francis, E.T.B., 1934. *The Anatomy of the Salamander*. The Clarendon Press, Oxford.
- Furió Bruno, M., 2007. *Los insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno Superior del Levante Ibérico*. Universitat Autònoma de Barcelona. Tesis Doctoral.

G

- Gálvez Cañero, A., 1912. *Nota acerca de las cavernas de Vizcaya*. Boletín Instituto Geológico de España, 33, Madrid.

- Garate, D., Bourrillon, R., Rios-Garaizar, J., Karampaglidis, T., 2013. Una representación femenina esquemática sobre un bloque decorado de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 267-276.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., 2011. La grotte ornée d'Askondo (Pays basque): nouvelle découverte dans le Golfe de Gascogne. *International Newsletter on Rock Art*, 61: 3-9.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., 2012. *La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., 2013. El arte parietal paleolítico de la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: De las Heras, C., Lasheras, J.A., Arrizabalaga, A., De la Rasilla, M., (Eds.), *Pensando el Gravetiense: nuevos datos para la Región Cantábrica en su contexto Peninsular y Pirenaico*. Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, n.º 23., Madrid, pp. 512-525.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., Ugarte, A., 2012. Historia de la investigación de la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): Arte Parietal Y Ocupación Humana Durante La Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 7-12.
- García, A., 2012. El territorio de la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 23-30.
- García, C., 1979. Los roedores de Cueva Horá (Darro, Granada). Nuevos datos sobre la fauna del Pleistoceno Superior de Andalucía, in: Botella, M.C., Martínez, C., (Eds.), *El Yacimiento Musteriense de Cueva Horá (Darro, Granada). Primeros Resultados*. Antropología y Paleoecología Humana, Granada, pp. 79-83.
- García-Ibaibarriaga, N., Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M.J., Rofes, J., Murelaga, X., 2015a. The return to the Iberian Peninsula: first Quaternary record of *Muscardinus* and a palaeogeographical overview of the genus in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 119: 106-115.
- García-Ibaibarriaga, N., Iriarte-Chiapusso, M.J., Murelaga, X., 2012a. El registro micropaleontológico del Solutrense en la Región Cantábrica (España): estado de la cuestión. *Espacio, Tiempo y Forma, Actas del Congreso Internacional "El Solutrense - Centenario de las excavaciones en La Cueva del Ambrosio" vol. 5*, 273-284.

- Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Ordiales, A., 2013. Estudio de los microvertebrados de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 81–210.
- Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Rofes, J., Castaños, P., 2012b. Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores e Insectívoros) coetáneos al Solutrense en la cueva de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa, España). *Espacio, Tiempo y Forma*, 5: 285–295.
- Garcia-Ibaibarriaga, N., Rofes, J., Bailon, S., Garate, D., Rios-Garaizar, J., Martínez-García, B., Murelaga, X., 2015b. A palaeoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates. *Quaternary International*, 364: 244–254.
- García-Moreno, A., 2013. Análisis del territorio del yacimiento de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 55–66.
- García-París, M., Montori, A., Herrero, P., 2004. *Amphibia. Lissamphibia. Fauna Ibérica, vol. 24*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Gil, E., 1996a. Precisiones bioestratigráficas y evolutivas sobre *Terricola subterraneus* (Arvicolidae, Rodentia) en el Pleistoceno de Atapuerca (Burgos, España), in: *II Reunión de Tafonomía Y Fosilización*.
- Gil, E., 1996b. Consideraciones bioestratigráficas sobre *Allocricetus bursae* (Cricetidae, Rodentia) en el Pleistoceno inferior y medio de Atapuerca (Burgos, España). *Boletín geológico y minero*, 107: 145–152.
- Gilbert, A.S., Singer, B.H., 1982. Reassessing Zooarchaeological Quantification. *World Archaeology*, 14: 21–40.
- Gleed-Owen, C.P., Price, C., 2011. Amphibians and reptiles from Gorham's Cave, in: Barton, R.N.E., Finlayson, J.C., Stringer, C.B., (Eds.), *Amphibians and Reptiles from Gorham's Cave*. Oxford University School of Archaeology Monographs, pp. 102–111.
- Gómez Piñeiro, F.J., Sola Bueno, A., Seguro Lázaro, Carmen Eguizabal, L., Lozano, P., Sáez García, Juan Antonio Martínez, A., Altuna, I., 2000. *Guía de espacios de interés lúdico-naturalístico de Gipuzkoa*. Instituto Geográfico Vasco, San Sebastian.
- Gómez-Olivencia, A., 2012. Estudio de los restos humanos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J. (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 71–76.

- Gómez-Olivencia, A., 2013. Estudio de los restos humanos del yacimiento de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 161-175.
- Gómez-Olivencia, A., Arceredillo, D., Álvarez-Lao, D.J., Garate, D., San Pedro, Z., Castaños, P., Rios-Garaizar, J., 2014. New evidence for the presence of reindeer (*Rangifer tarandus*) on the Iberian Peninsula in the Pleistocene: An archaeopalaeontological and chronological reassessment. *Boreas*, 43: 286-308.
- Gómez-Olivencia, A., Arceredillo, D., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Iriarte, E., Pedro, Z.S., 2013. Dental Anomalies in the Mandible of *Capra pyrenaica*: Presence of Two Permanent Fourth Premolars in a Pleistocene Wild Goat from Arlanpe Cave (Bizkaia, Northern Spain). *International Journal of Osteoarchaeology*, 23: 737-745.
- Gómez-Orellana, L., 2002. El último Ciclo Glaciar-Interglaciar en el litoral del NW ibérico: Dinámica climática y paisajística. 2002, Tesis Doctoral, Universidad de Santiago de Compostela, Lugo, Spain.
- Gosá, A., Bergerandi, A., 1994. Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe*, 46: 109-189.
- Gosálbez i Noguera, J., 1987. *Insectívors i Rosegadors de Catalunya. Metodologia d'estudi i catàleg faunístic*, Primera. ed. Barcelona.
- Grayson, D., 1984. *Quantitative Zooarchaeology. Topics in the Analysis of Archaeological Faunas*. Academic Press, London.
- Grimm, R.J., Whitehouse, W.M., 1963. Pellet formation in a Great horned Owl: a roentgenographic study. *The Auk*, 80: 301-306.
- Guillem Calatayud, P.M., 1999. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia Holocena de la Cova de Les Cendres y Cova de Bolomini. *Saguntum*, 2: 31-36.
- Gutiérrez, I., 2013. Moluscos marinos y terrestres de los niveles paleolíticos de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia): consideraciones culturales y paleoambientales, in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, pp. 111-122.

H

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.

- Hanquet, C., 2011. *Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères*. Université Montpellier III-Paul Valéry. Thèse de Doctorat.
- Heinrich, W.D., 1978. Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkundliche Informationen*, 2: 3–21.
- Hernández Fernández, M., 2000. *Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno Ibérico*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Hernández Pacheco, E., 1919. *La caverna de la Peña de Candamo (Asturias)*. Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas. Memória N° 24, Madrid.
- Herrero, J., Canut, J., García-Ferre, D., García-González, R., Hidalgo, R., 1992. The Alpine marmot in the Spanish Pyrenees. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57: 211–215.
- Heusner, A.A., 1991. Size and power in mammals. *Journal of Experimental Biology*, 160: 25–54.
- Higham, T., Douka, K., Wood, R., Ramsey, C.B., Brock, F., Basell, L., Camps, M., Arrizabalaga, A., Baena, J., Barroso-Ruíz, C., Bergman, C., Boitard, C., Boscato, P., Caparrós, M., Conard, N.J., Draily, C., Froment, A., Galván, B., Gambassini, P., Garcia-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., Ronchitelli, A., Santamaria, D., 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.
- Hodrová, M., 1984. Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia). *Acta Universitatis Carolinae-Geologica*, 4: 331–352.

I

- Iriarte, E., Aranburu, A., Arriolabengoa, M., 2013. Geoarqueología de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., D. Garate, A. Gómez-Olivencia (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones Humanas Desde El Paleolítico Medio Antiguo Hasta La Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 37–48.
- Iriarte, E., Santos, E., González, J., 2012. Los rasgos y procesos kársticos de la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 13–21.

- Iriarte-Chiapusso, M.J., 2011. Polen y vegetación en la secuencia estratigráfica de Santimamiñe (Kortezubi, Bizkaia), in: López-Quintana, J.C. (Ed.), *La Cueva de Santimamiñe: revisión y actualización (2004-2006)*. Bizkaiko Foru Aldundia, Bilbao, pp. 321-342.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., 2013. El estudio paleopalinológico de la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 67-80.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., Gómez-Orellana, L., Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Arrizabalaga, A., 2005. La dinámica de la vegetación en el NW peninsular durante la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior, in: Montes Barquín, R., Lasheras Corruchaga, J., (Eds.), *Neandertales Cantábricos, Estado de La Cuestión*. Ministerio de Educación, Cultura y Deporte, pp. 231-253.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., Murelaga, X., 2012. El registro microfaunístico y paleobotánico en la región cantábrica durante el Gravetiense. Reconstrucción paleoambiental, in: De las Heras, C., J.A. Lasheras, A. Arrizabalaga, M. De la Rasilla (Eds.), *Pensando El Gravetiense: Nuevos Datos Para La Región Cantábrica En Su Contexto Peninsular Y Pirenaico*. Ministerio de Educación, Cultura y Deporte, pp. 302-312.
- IUCN, 2014. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*. <http://www.iucnredlist.org>.
-
- K**
-
- Kerr, J.T., Packer, L., 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 1997.
- Kimura, Y., 2011. The earliest record of birch mice from the Early Miocene Nei Mongol, China. *Die Naturwissenschaften*, 98: 87-95.
- Korth, W.W., 1979. Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of the Carnegie Museum*, 48: 235-285.
- Kowalski, K., 1990. Some problems of the taphonomy of small mammals, in: Fefjar, O., Heinrich, W.D., (Eds.), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, pp. 285-296.
- Kowalski, K., 1992. Remarks on the zoogeography of Quaternary Rodents in Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153: 197-203.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, 72: 3-389.

L

- Laplana, C., Sevilla, P., López Martínez, N., Corchón Rodríguez, M.S., 2006. Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores, Insectívoros, Quirópteros y Lagomorfos) del Solutrense (Pleistoceno Superior final) de la Cueva de Las Caldas (Oviedo, Asturias), in: *XXII Jornadas de La Sociedad Española de Paleontología Y Simposios de Los Proyectos PICG 493, 503, 499, Y 467*. Universidad de León, pp. 137–139.
- Laudet, F., Denys, C., Senegas, F., 2002. Owls, multirejection and completeness of prey remains: implications for small mammal taphonomy. *Acta zoologica cracoviensis*, 45: 341–355.
- Laudet, F., Selva, N., 2004. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226: 272–286.
- Linzey, A.V., Shar, S., Lkhagvasuren, D., Juškaitis, R., Sheftel, B., Meinig, H., Amori, G., Henttonen, H., 2008. *Microtus oeconomus*, in: *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*. www.iucnredlist.org.
- López Antoñanzas, R., Cuenca-Bescós, G., 2002. The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186: 311–334.
- López Borobia, K., 1985. Vegetación en el País Vasco, in: *Cuadernos de Sección. Historia-Geografía*. Eusko Ikaskuntza, Donostia-San Sebastián, pp. 137–154.
- López-García, J.M., 2008. *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios Paleoambientales durante el Pleistoceno Superior*. Universitat Rovira i Virgili. Tesis Doctoral.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales Hidalgo, J.I., Rodríguez Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012a. 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., 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., Blain, H.A., Cuenca-Bescós, 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: 1151–1155.

- 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., 2010. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 453–464.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Morales Hidalgo, J.I., Lorenzo, C., Bañuls-Cardona, S., Cuenca-Bescós, G., 2013. Small-mammal diversity in Spain during the late Pleistocene to early Holocene: Climate, landscape, and human impact. *Geology*, 41: 267–270.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Sanz, M., Daura, J., 2012b. 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., 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: 108–16.
- López-García, J.M., Morales Hidalgo, J.I., 2007. Análisis preliminar de los roedores (Mammalia) del nivel Nb del Abric Romaní (Capellades, Barcelona), in: *Actas Del III Encuentro de Jóvenes Investigadores En Paleontología*.
- López Martínez, N., 1989. *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España*. Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, 3, Zaragoza.
- López-Quintana, J.C., Castaños, P., Guenaga-Lizasu, A., Murelaga, X., Areso, P., Uriz, A., 2001. La cueva de Atxagakoa (Forua, Bizkaia): Ocupación humana y guarida de carnívoros durante el Musteriense en Urdaibai. *Illunzar*, 5: 11–24.
- Lowe, J.J., Walker, M.J.C., 1997. *Reconstructing Quaternary Environments*. Longman.
- Lyman, R.L., 1994a. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lyman, R.L., 1994b. Quantitative Units and Terminology in Zooarchaeology. *American Antiquity*, 59: 36–71.
- Lyman, R.L., 2008. *Quantitative paleozoology*. Cambridge University Press, Cambridge.

M

- Margalef, R., 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- Marquet, J.C., 1989. *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Université de Bourgogne. Thèse Doctorat.
- Marshall, F., Pilgram, T., 1993. NISP vs. MNI quantification of body-part representation. *Society for American Archaeology*, 58: 261–269.
- Mayhew, D.F., 1977. Avian predator as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6: 25–31.
- Meaza, G., 1997. *Geografía de Euskal Herria. Suelos, vegetación y fauna*. Etor Ostoa, Basauri.
- Meaza, G., Ainz, M.J., Arriola, P.M., Galdos, M.R., Juaristi, J., Ormaetxea, O., Porcal, M.C., Ruiz, E., Ugalde, A., 1994. *Euskal Herria en sus paisajes*. Etor Ostoa, Basauri.
- Meinig, H., Zagorodnyuk, I., Henttonen, H., Zima, J., Coroiu, I., 2008. *Sicista betulina*, in: *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*. <www.iucnredlist.org.
- Mellett, J.S., 1974. Scatological Origin of Microvertebrate Fossil Accumulations. *Science*, 185: 349–350.
- Menéndez, M., Ayarzagüena, M., Fano, M.A., García, E., Jordá, J., Mas, M., Mingo, A., Quesada, J.M., Rosas, A., 2012. *Prehistoria Antigua de la Península Ibérica*. Universidad Nacional de Educación a Distancia, Basauri.
- Montuire, S., 1995. Evolution climatique et diversité chez les mammifères en Europe centrale depuis le Pliocène. *Geobios*, 18: 313–327.
- Muñoz, M., Sanchez-Goñi, M.F., Ugarte, F.M., 1989. El entorno geo-ambiental del yacimiento arqueológico de Kurtzia. Sopela-Barrika. Costa occidental de Bizkaia. *Munibe*, 41: 107–115.
- Murelaga, X., Bailon, S., Castaños, P., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizasua, A., Sáez de Lafuente, X., Zubeldia, H., 2007a. La fauna de vertebrados del Dolmen de Errekatxuetako Atxa (Holoceno (Zeanuri, Bizkaia)). *Geogaceta*, 43: 123–126.
- Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., 2012. Estudio arqueozoológico de los micromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 65–70.

Murelaga, X., López-Quintana, J.C., Castaños, P., Guenaga-Lizasu, A., Bailon, S., Zubeldia, H., 2007b. Vertebrados del yacimiento Holoceno de Kobeaga II (Ispaster, Bizkaia). *Geogaceta*, 41: 147-150.

Murelaga, X., Mujika Alustiza, J.A., Bailon, S., Castaños, P., Saez de Lafuente, X., 2008. La fauna de vertebrados del yacimiento Holoceno (Aziliense) de Aizkoltxo (Mendaro, Gipuzkoa). *Geogaceta*, 45: 71-74.

Murelaga, X., Saez de Lafuente, X., Castaños, P., Ruiz Idarraga, R., D'Errico, F., Zubeldia, H., 2007c. Estudio de los micromamíferos del Pleistoceno superior de Ventalaperra (Karrantza, Bizkaia). *Geogaceta*, 42: 95-98.

N

Nesbit Evans, E.M., Van Couvering, J.A.H., Andrews, P.J., 1981. Palaeoecology of Miocene Sites in Western Kenya. *Journal of Human Evolution*, 10: 99-116.

Niethammer, J., Krapp, F., 1982. *Handbuch der Säugetiere Europas. Band III.* Akademische Verlagsgesellschaft, Darmstadt.

Nolte, E., 1968. *Catálogo de simas y cuevas de la provincia de Vizcaya.* Diputación Foral de Vizcaya, Bilbao.

Nores, C., 1988. Diferenciación biométrica de *A.sylvaticus* y *A.flavicollis* en la Cordillera Cantábrica. Primeros resultados. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo*, 6: 109-116.

O

Obermaier, H., 1925. *El Hombre Fósil.* Museo Nacional de Ciencias Naturales.

P

Palacios Arribas, F., López Martínez, N., 1980. Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Acta Vertebrata*, 7: 61-81.

Palomo, L.J., Gisbert, J., 2005. *Atlas de los mamíferos terrestres de España.* Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.

Pasquier, L., 1974. *Dynamique évolutive d'un sous genre de Muridae, Apodemus (Sylvaemus).* Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Thèse de Doctorat.

Pemán, E., 1985. Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 27-57.

- Pemán, E., 1990a. Los micromamíferos en el Pleistoceno Superior del País Vasco. *Munibe*, 42: 259–262.
- Pemán, E., 1990b. Los micromamíferos de la cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia), in: Altuna, J., Baldeón, A., Marezkurrena, K., (Eds.), *Ocupaciones Paleolíticas Y Postpaleolíticas*. Eusko Ikaskuntza, Donostia, pp. 225–238.
- Pemán, E., 1994. Los micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). *Kobie*, 21: 225–233.
- Pemán, E., 2000. Los micromamíferos de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe*, 52: 183–185.
- Pemán, E., 2011. Los micromamíferos del yacimiento de Aitzbitarte III (zona de la entrada) (Renteria, Gipuzkoa), in: Altuna, J., Mariezkurrena, K., Ríos, J., (Eds.), *Ocupaciones Humanas En Aitzbitarte III (País Vasco). 33.600-18.400 BP (Zona de Entrada a La Cueva)*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 481–489.
- Perkins, D., 1973. A critique on the methods of quantifying faunal remains from archaeological sites, in: Matolcsi, J. (Ed.), *Domestikationsforschung Und Geschichte Der Haustiere*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 367–369.
- 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.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M., 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza y Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Poitevin, F., 1984. *Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés), Crocidura russula (Hermann, 1780) et Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)*, Mémoires et travaux de l'École Pratique des Hautes Etudes. Institut de Montpellier, 14.
- Pokines, J.T., 1998. *The Paleocology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain*. BAR International Series 713, Oxford.
- Pucek, Z., 1982. *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) – Steppenbirkenmaus, in: Niethammer, J., Krapp, F., (Eds.), *Handbuch Der Säugetiere Europas, Bd 2/1, Rodentia II*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 501–215.

R

- Rage, J.C., 1974. Les batraciens des gisements quaternaires europeens. Détermination osteologique. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 43: 276–289.

- Rat, P., 1959. *Les Pays crétacés basco-cantabriques (Espagne)*.
- Reed, C.I., Reed, B.P., 1928. The mechanism of pellet formation in the Great Horned Owl (*Bubo virginianus*). *Science*, 68: 359–360.
- Reumer, J.W.F., 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73: 1–173.
- Reumer, J.W.F., 1985. The paleoecology of Soricidae (Insectivora, Mammalia) and its application to the debate on the Plio- Pleistocene boundary. *Revue de Paléobiologie*, 4: 211–214.
- Rey, J.M., Sanchiz, B., 2005. Differential anuran bone preservation in a taphocenotic sample of Barn owl pellets. *Munibe*, 57: 505–509.
- Rios-Garaizar, J., 2013. Industria lítica de los niveles del Paleolítico Medio Antiguo y Paleolítico Superior de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 177–253.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., 2012a. Dataciones de radiocarbono en el yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J. (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 39–44.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., 2012b. Evaluación de la excavación arqueológica del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J. (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 89–98.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., 2013a. Ocupaciones humanas prehistóricas en el yacimiento de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 277–293.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A. (Coords), 2013b. *La cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., Arceredillo, D., Iriarte, E., García, A., Garrido, D., San Pedro, Z., 2013c. El final del solutrense en el oriente Cantábrico a través de las ocupaciones de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Vizcaya). *Zephyrus*, 72: 15–38.

- Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., Iriarte, E., 2013d. Investigaciones arqueológicas en la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 5–36.
- Rios-Garaizar, J., Garate, D., Regalado, E., 2012. Excavación arqueológica en la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J. (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 31–39.
- Rios-Garaizar, J., Garate Maidagan, D., Gómez-Olivencia, A., Iriarte, E., Arceredillo-Alonso, D., Iriarte-Chiapusso, M.J., Garcia-Ibaibarriaga, N., García-Moreno, A., Gutierrez-Zugasti, I., Torres, T., Aranburu, A., Arriolabengoa, M., Bailón, S., Murelaga, X., Ordiales, A., Ortiz, J.E., Rofes, J., San Pedro, Z., 2015. Short-term Neandertal occupations in the late Middle Pleistocene of Arlanpe (Lemoa, northern Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol.*
- Rios-Garaizar, J., Mozota, M., 2012. Estudio de la industria lítica, ósea y cerámica del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J. (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 77–88.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez-González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennàsar Serra, M., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 30: 1396–1412.
- Rofes, J., 2009. *Los sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de la sierra de Atapuerca*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza.
- Rofes, J., Bover, P., Cuenca-Bescós, G., Alcover, J., 2012a. *Nesiotites refelinensis* sp. nov., the earliest shrew (Mammalia, Soricidae) from the Balearic Islands, Spain. *Paleontologia Electronica*, 15: 12p.
- Rofes, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.J., Cuenca-Bescós, G., Villaluenga, A., 2012b. The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348-349: 67–73.
- Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizasu, A., Ortega, L.Á., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., Castaños, P., 2014. The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000 years of small mammal record from the

latest Late Pleistocene to the middle Holocene. *Quaternary International*, 339-340: 62-75.

Rofes, J., Zuluaga, M.C., Murelaga, X., Fernández Eraso, J., Bailon, S., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Ortega, L.Á., Alonso-Olazabal, A., 2013. Paleoenvironmental reconstruction of the early Neolithic to middle Bronze Age Peña Larga rock shelter (Álava, Spain) from the small mammal record. *Quaternary Research*, 79: 158-167.

Rolland, C., 2008. *Clé d'identification des micro-mammifères de Rhône Alpes*. CORA Faune Sauvage.

Román, J., 2010. *Manuales de Mastozoología. Manual de campo para un sondeo de rata de agua (Arvicola sapidus)*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos, Universidad de Málaga, Málaga.

Ruiz Bustos, A., García Sanchez, M., 1977. Las condiciones ecológicas del musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la cueva de la Carigüela (Piñar, Granada). *Cuadernos de prehistoria y arqueología de la Universidad de Granada*, 2: 7-17.

Ruiz, E., Galdos, R., 2008. *Geografía del País Vasco*. Nerea, Donostia-San Sebastián.

Rümke, C.G., 1985. A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). *Utrecht Micropaleontological Bulletins*, 4: 1-241.

Rzebik-Kowalska, B., 1995. Climate and history of European shrews (family Soricidae). *Acta zoologica cracoviensia*, 38: 95-107.

S

Saint Girons, M.C., Fons, R., Nicolau-Guillaumet, P., 1979. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43: 511-518.

Salvador, A., 1998. *Reptiles. Fauna Iberica. Vol. 10*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid.

Sanchiz, B., 1977a. La familia Bufonidae en el Terciario Europeo. *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario*, 8: 75-111.

Sanchiz, B., 1977b. Catálogo de los anfibios fósiles de España. *Acta Geológica Hispánica*, 12: 103-107.

Sanchiz, B., 1980. Anfibios fósiles de la Cueva de la Paloma (Pleistoceno Terminal. Asturias), in: Hoyos, M., Martínez, M.I., Chapa, T., Castaños, P., Sanchiz, B., (Eds.), *Excavaciones Arqueológicas de España: La Cueva de La Paloma, Soto de Las Regueras (Asturias)*. pp. 102-108.

- Sanchiz, B., 1984a. Herpetofauna de Ekain, in: Altuna, J., Merino, J.M., (Eds.), *El Yacimiento Prehistórico de La Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)*. Eusko Ikaskuntza, Donostia, pp. 345-346.
- Sanchiz, B., 1984b. Análisis filogenético de la tribu Alytini mediante el estudio de su morfoestructura ósea, in: Hemmer, H., Alcover, J.A., (Eds.), *Historia Biológica Del Ferret (Baleaphrine Muletensis)*. Ed. Moll, pp. 61-108.
- Sanchiz, B., 1991. Algunas herpetofaunas de yacimientos del Pleistoceno Medio Iberico. *Revista Española de Herpetología*, 5: 9-13.
- Sanchiz, B., Adrover, R., 1977. Anfibios fósiles del Pleistoceno de Mallorca. *Acta Vertebrata*1, 4: 5-25.
- Sanchiz, B., Barbadillo, L.J., 2007. Herpetofauna tardiglaciaria de la Peña de Estebanvela (Segovia), in: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S., Muñoz Ibañez, F.J., (Eds.), *La Peña de Estebanvela: Grupos Magdalenenses en el sur del Duero*. Conserjería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla León Arqueología, Valladolid, pp. 381-410.
- Sanchiz, B., Esteban, M., 1994. Herpetofauna del Pleistoceno terminal de Laminak II. *Kobie (Serie Paleontológica)*, 21: 235-242.
- Sesé, C., 1994. Paleoclimatical interpretation of the Quaternary Small Mammal of Spain. *Geobios*, 27: 753-767.
- Sesé, C., 2005a. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis, in: Lasheras, J., Montes, R., (Eds.), *Neandertales Cantábricos, Estado de La Cuestión*. Museo y Centro de Investigación de Altamira, Monografías, 20, Madrid (España), pp. 167-200.
- Sesé, C., 2005b (En prensa). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Covalejos (Cantabria): Paleontología e interpretación paleoambiental, in: Sanguino, J., Montes, R. (Eds.), *La Cueva de Covalejos (Velo de Piélagos, Cantabria)*. Actuaciones Arqueológicas 1997-2002.
- Sesé, C., 2009. Los micromamíferos (rodentia, insectivora y lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Cobrante, in: Rasines del Río, P. (Ed.), *Arqueología en La Cueva de Cobrante (Cantabria, España)*. Sautuola, XV. pp. 85-100.
- Sesé, C., 2014. Micromamíferos (insectívoros, quirópteros, roedores y lagomorfos) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Amutxate (Aralar, Navarra, Norte de España): sistemática y paleoclimatología, in: Torres, T. (Ed.), *La historia del Oso de las cavernas: vida y muerte de un animal desaparecido*. Grupo de Estudios Ambientales, pp. 172-201.

- Sesé, C., Panera, J., Rubio-Jara, S., Pérez-González, A., 2011. Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, 67: 131–151.
- Sesé, C., Ruiz-Bustos, A., 1992. Nuevas faunas de micromamíferos del Pleistoceno del Norte de la Provincia de Madrid (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 87: 115–139.
- Sesé, C., Sevilla, P., 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, N° Extraor: 278–287.
- Sesé, C., Soto, E., 1981. Hallazgo de *Castor fiber* L. en el Cuaternario de Asturias. Nuevos datos sobre la distribución de la especie en España, Sociedad Española de Ecología y Biogeografía. Diputación Provincial de Guadalajara, pp. 244–248.
- Sesé, C., Soto, E., 1988. Los Micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha), in: Ripoll López, S. (Ed.), *La Cueva de Ambrosio (Almería, Spain) y su posición cronoestratigráfica en el Mediterráneo Occidental*. BAR International Series, 462, Archeopress, Oxford, pp. 157–168.
- Sevilla, P., 1988. Estudio paleontológico de los quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució*, 22: 113–233.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Shipman, P., 1981. *Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Harvard University Press, Massachusetts.
- Szyndlar, Z., 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, 28: 1–156.

T

- Terry, R.C., 2004. Owl Pellet Taphonomy: A Preliminary Study of the Post-Regurgitation Taphonomic History of Pellets in a Temperate Forest. *Palaios*, 19: 497–506.
- Tesakov, A., Lebedev, V.S., Bannikova, A.A., Abramson, N.I., 2010. *Clethrionomys Tilesius*, 1850 is the valid generic name for red-backed voles and *Myodes Pallas*, 1811 is a junior synonym of *Lemmus* Link, 1795. *Russian Journal of Theriology*, 9: 83–86.
- Toni, I., Molero, G., 1990. Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid), in: Civis, J., Flores, J.A., (Eds.), *Actas de las IV Jornadas de Paleontología*. Universidad de Salamanca, Salamanca, pp. 359–373.

- Tormo Cuñat, C., 2010. Los roedores e insectívoros de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Teulad-Moraria, Alicante). *Archivo de Prehistoria Levantina*, XXVIII: 47-71.
- Torres, T., Ortiz, J.E., 2012. Datación mediante racemización de aminoácidos de restos de *Ursus spelaeus* del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 45-49.
- Torres, T., Ortiz, J.E., Sánchez-Palencia, Y., 2013. Dataciones mediante racemización de aminoácidos en la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 49-53.
- Trejo, A., Guthmann, N., 2003. Owl Selection on Size and Sex Classes of Rodents: Activity and Microhabitat Use of Prey. *Journal of Mammalogy*, 84: 652-658.

U

- Uriarte, A., 1996. Clima, in: *Geografía de Euskal Herria. Clima Y Aguas*. Etor Ostoa, Lasarte-Oria, pp. 8-83.

V

- Valentine, J.W., 1973. *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall Inc., New Jersey.
- Van der Meulen, A., 1973. Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orviedo, Italy), with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17: 1-144.
- Villaluenga, A., 2013. *La evaluación de los úrsidos en medios karsticos de la Cornisa Cantábrica. Estudio tafonómico de conjuntos arqueológicos y paleontológicos del Pleistoceno Superior y Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco.
- Villaluenga, A., Castaños, P., Arrizabalaga, A., Alustiza Mujika, J.A., 2012. Cave Bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller Heinroth, 1794) and Humans During the Early Upper Pleistocene (Lower and Middle Palaeolithic) in Lezetxiki, Lezetxiki II and Astigarragako Koba. *Journal of Taphonomy*, 10: 521-543.
- Viñas, R., Villalta, J.F., 1975. El depósito cuaternario de la Cova del Gegant. *Speleon*, 1: 19-33.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pleistocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology, University of Wyoming*, Special Pa: 1-69.

VV.AA, 1989. *Euskal Autonomia Elkarteko Ornodunak-Vertebrados de la Comunidad Autónoma del País Vasco*.

VV.AA, 1999. *Lur Entziklopedia Tematikoa. Geografia*. Lur Argitaletxea, Donostia.

VV.AA, 2008. *Fauna del País Vasco I: Invertebrados, anfibios y reptiles*. Etor Ostoa, Basauri.

W

Waddell, P., Okada, N., Hasegawa, M., 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology*, 48: 1-5.

White, T.E., 1953. A Method of Calculating the Dietary Percentage of Various Food Animals Utilized by Aboriginal Peoples. *American Antiquity*, 19: 396-398.

Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. John Hopkins University Press, Baltimore.

Wilson, M.V.H., 1988. Taphonomic Processes: Information Loss and Information Gain. *Geoscience Canada*, 15: 131-148.

Y

Yravedra, J., Baena, J., Arrizabalaga, A., Iriarte, M.J., 2005. El empleo de material óseo como combustible durante el Paleolítico Medio y Superior en el Cantábrico. Observaciones experimentales. *Museo de Altamira. Monografías*, 20: 369-383.

Z

Zabala, J., 1984. Los micromamíferos del yacimiento prehistorico de Ekain (Guipuzcoa), in: Altuna, J., Merino, J.M., (Eds.), *El Yacimiento Prehistórico de Ekain (Deba, Guipuzcoa)*. Eusko Ikaskuntza, Donostia, pp. 317-330.

Zubeldia, H., Murelaga, X., Bailon, S., Aguirre, M., Saez de Lafuente, X., 2007a. Microvertebrados del Pleistoceno Superior del yacimiento de Antoliñako Koba (Gautegiz-Arteaga, Bizkaia). *Kobie*, 27: 5-49.

Zubeldia, H., Murelaga, X., Bailon, S., Aguirre, M., Saez de Lafuente, X., 2007b. Microvertebrados del Pleistoceno Superior del yacimiento de Antoliñako Koba (Gautegiz-Arteaga, Bizkaia), in: *Resúmenes XII Reunión Nacional de Cuaternario*. pp. 63-64.

Anexos

A lo largo de los años de redacción de esta Tesis Doctoral, han salido a la luz diversas publicaciones relacionadas con los yacimientos presentados en este trabajo, bien en forma de capítulo de monográfico, bien como artículo. Asimismo, algunos de estos resultados han sido presentados en Congresos de carácter nacional e internacional. Algunos de los capítulos expuestos se basan en estas publicaciones integra o parcialmente, si bien han sido modificados a fin de aportar la información que en su día quedo fuera de las mismas. Además, todos ellos son fruto de la labor de numerosos especialistas en diversas materias, por lo que la autoría de estos trabajos es compartida. A continuación, detallamos, por orden cronológico, estas publicaciones:

- Garcia-Ibaibarriaga, N., 2012. El registro de micromamíferos del nivel basal de Lezetxiki II (Arrasate, País Vasco). *CKQ, Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies*, 2: 71-84.
- Rofes, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.J., Cuenca-Bescós, G., Villaluenga, A., 2012b. The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348-349: 67–73.
- Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., 2012. Estudio arqueozoológico de los micromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), in: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Eds.), *La Cueva de Askondo (Mañaria): arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 2, Bilbao, pp. 65–70.
- Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Rofes, J., Castaños, P., 2012. Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores e Insectívoros) coetáneos al Solutrense en la cueva de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa, España). *Espacio, Tiempo y Forma*, 5: 285–295.
- Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Ordiales, A., 2013. Estudio de los microvertebrados de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia), in: Rios-Garaizar, J., Garate, D., Gómez-Olivencia, A., (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria*. Kobie. Bizkaiko Arkeologi Indusketak, 3, Bilbao, pp. 81–210.

- Garcia-Ibaibarriaga, N., Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M.J., Rofes, J., Murelaga, X., 2015. The return to the Iberian Peninsula: first Quaternary record of *Muscardinus* and a palaeogeographical overview of the genus in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 119: 106–115.

- Garcia-Ibaibarriaga, N., Rofes, J., Bailon, S., Garate, D., Rios-Garaizar, J., Martínez-García, B., Murelaga, X., 2015. A palaeoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates. *Quaternary International*, 364: 244–254.

CKQ Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies	nº 2	71-84	LEIOA	2012	ISSN 2174-0585
--	------	-------	-------	------	----------------

El registro de micromamíferos del nivel basal de Lezetxiki II (Arrasate, País Vasco)

Small mammals record from the lowest layer of Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country)

PALABRAS CLAVES: Microfauna, Paleoambiente, Pleistoceno, Paleolítico, Cornisa Cantábrica.
KEY WORDS: Microfauna, Paleoenvironment, Pleistocene, Paleolithic, Cantabrian Area.

Naroa GARCIA IBAIBARRIAGA⁽¹⁾

RESUMEN

Este trabajo recoge los resultados obtenidos del análisis de los restos de micromamíferos presentes en 11 capas del nivel basal (K) de Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). Han sido identificados once taxones, nueve pertenecientes al Orden Rodentia y dos al Orden Soricomorpha. La asociación de micromamíferos sugiere que el entorno del yacimiento estaba formado por bosques y praderas con alternancia de espacios abiertos y que el clima sería notablemente más frío que el actual.

ABSTRACT

This paper presents the results obtained from the analysis of the remains of small mammals found in 11 semi-spits of the lowest layer (K) of Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). Eleven taxa have been identified, nine belonging to the Order Rodentia and two to the Order Soricomorpha. The association of small mammals suggests that the archaeobotanical environment of the site includes forests and meadows alternating with open habitat and the weather would be colder than today.

1.- INTRODUCCIÓN

Los micromamíferos se han convertido en un elemento clave a la hora de reconstruir las condiciones ambientales registradas en los yacimientos, tanto arqueológicos, como paleontológicos. Y es que, al ser animales estrechamente ligados a unas características ambientales determinadas, si éstas se ven alteradas, la microfauna presente también manifiesta cambios considerables. Por otra parte, la mayoría de la fauna de micromamíferos del Pleistoceno Superior está compuesta por taxones que podemos encontrar actualmente en la Cornisa Cantábrica, lo cual hace posible un acercamiento a sus afinidades ecológicas desde un punto de vista actualista. En este sentido, el País Vasco ha constituido un referente peninsular en los estudios de este tipo, con trabajos como el de Chaline (1970) en el que se constata por primer vez la presencia de *Pliomys lenki* en el País Vasco. En la primera mitad de los años 70 del siglo pasado salieron a la luz los primeros trabajos de micromamíferos a nivel peninsular, destacando los trabajos de Altuna en relación con la fauna de los yacimientos de Marizulo (Altuna, 1967) y Aitzbitarte IV (Altuna, 1970). Aun así, en el País Vasco no será hasta los años 80 cuando se publiquen estudios de especialistas como J. Zabala (1984) y E. Pemán (1985) enfocados hacia reconstrucciones paleoecológicas y climáticas. En 1990, Pemán publica un estudio general sobre los micromamíferos del Pleistoceno Superior del País Vasco (Pemán, 1990). Ya en el siglo XXI, aumenta el número de contribuciones, entre las cuales merecen especial mención los análisis de los pequeños mamíferos de Kobeaga II (Murelaga *et al.*, 2005) o Ventalaperra (Murelaga *et al.*, 2007).

En el presente trabajo se estudian los micromamíferos del nivel basal de la cueva de Lezetxiki II, que se localiza en el mismo sistema kárstico que el clásico yacimiento de Lezetxiki. Ambos se encuen-

⁽¹⁾Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología. Universidad del País Vasco. Tomás y Valiente s/n. 01006 Vitoria-Gasteiz. Email: naroa.garcia.ibaibariaga@gmail.com

Directores: Dr. Álvaro Arrizabalaga y Dr. Xabier Murelaga

tran en la ladera oriental de la colina de Bostate, en el barrio Garagarza de Arrasate (Gipuzkoa; **Figura 1**), a una cota de unos 345 m.s.n.m. Situado en un entorno geológico de calizas arrecifales del Aptiense/Albiense, está rodeada por tres cinturones orográficos compuesto el primero por Atzabal, Olasu y Karraskagain (unos 400m de altitud); por Udalaiz (1090), Tellamendi (830) y Murugain (775) el segundo y Anboto (1268) y Kurtzebarri (1155) el último. Aunque el depósito clásico de Lezetxiki fue descubierto en 1927 por J. Jáuregui, y excavado primero por J.M de Barandiaran entre 1956 y 1968 y por Á. Arrizabalaga y M^o. J. Iriarte desde 1996 hasta la actualidad, la cueva de Lezetxiki II, conectada físicamente con la de Lezetxiki, no fue identificada hasta 1999, año en el que se comenzó a excavar con el objetivo de dotar de un contexto más claro al resto de húmero humano encontrado en 1964. El yacimiento ha dado lugar a una cuantiosa bibliografía, aunque algunas citas son particularmente sintéticas (Arrizabalaga, Á., 2006; Arrizabalaga, Á. *et al.*, 2005; Falgueres *et al.*, 2006).

Es necesario destacar la importancia que tienen los niveles basales de Lezetxiki II, tanto en lo referente al País Vasco como a la Cornisa Cantábrica. Y es que en el nivel J se ha encontrado el primer resto fósil de

Macaca sylvanus de la Región Cantábrica, que a la vez es uno de los macacos más recientes de toda Europa (Castaños *et al.*, 2011). La primera mención de *Sicista cf. betulina* de la Península Ibérica (Rofes *et al.*, In prep.) ha sido registrada en este trabajo. Las recientes excavaciones arqueológicas atribuyen a estos niveles basales (J y K) el contexto del conocido húmero de Lezetxiki.

Los objetivos de este trabajo han sido varios. Por una parte hemos pretendido conocer la metodología empleada

en los estudios de microfauna y aplicarla a un estudio de caso, constituyendo esta memoria el resultado. Otra de las finalidades ha sido la de realizar la determinación sistemática de los restos fósiles de Lezetxiki II, ya que a partir de las afinidades ecológicas de los taxones presentes es posible reconstruir las condiciones ambientales del entorno del yacimiento del momento en el que se dio el depósito de los niveles estudiados. Así, disponemos de otra herramienta para el conocimiento del contexto de los grupos humanos que de forma puntual visitaban el lugar.

2- MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales estudiados pertenecen a las semitallas (capas artificiales de unos 5-8cm de grosor) 62-72 del nivel basal de la cueva de Lezetxiki II (nivel K). Debido al reducido tamaño de los micromamíferos, todo el sedimento extraído de los lechos fosilíferos excavados durante la campaña 2010 fue recogido para su posterior tratamiento en el laboratorio. Antes de comenzar con el proceso de lavado en las instalaciones de la Universidad del País Vasco en Vitoria-Gasteiz, se calculó la cantidad de sedimento de cada sector/capa en litros, para poder calcular la riqueza en restos fósiles por muestra. En total, fueron lavados unos 266 l de sedimento con máquina de flotación, como las utilizadas en los muestreos carpológicos, sin que fuera necesario el uso de ningún tipo de ácido para la desfloculación de las arcillas. La malla utilizada fue de 0.5mm.

En el presente estudio no hemos analizado la totalidad de las muestras de la serie estratigráfica, debido a la gran cantidad de concentrado obtenido. Este trabajo se centra exclusivamente en los sectores

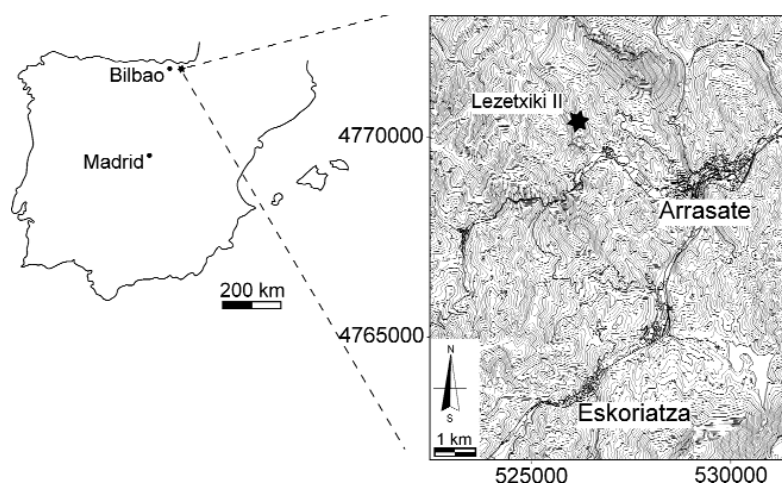


Figura 1. Situación geográfica de la cueva de Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). Modificada de Castaños *et al.* (2011).
Figure 1. Geographical situation of Lezetxiki II (Arrasate, Gipuzkoa). Modified from Castaños *et al.* (2011).

1, 4, 8 y 9 del Cuadro M15, lo cual corresponde a unos 92 l de sedimento antes de su lavado. Una vez libre de arcillas y limos, el residuo fue separado en fracciones de distinto tamaño para facilitar el triado de los fósiles. En este caso, ha sido fraccionado en tres series: >2mm, 2-0.5mm y <0.5mm.

Para el triado de la fracción >2mm no ha sido necesario el uso de ningún dispositivo óptico, operándose *de visu*. No es el caso de las fracciones menores, que han sido triadas utilizando una lupa estereoscópica modelo Nikon Smz 1500 10x del Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología de la UPV/EHU. Una vez separados todos los restos fósiles del resto del material mineral, el siguiente paso es agruparlos según criterios anatómicos. Para la determinación taxonómica se han tenido en cuenta los elementos dentarios (los que resultan más diagnósticos), en tanto que el resto de los huesos ha sido almacenado para otros estudios.

La nomenclatura sistemática de las especies estudiadas en este trabajo se ha realizado según los trabajos de Wilson y Reeder (2005). En las descripciones y la determinación taxonómica, la nomenclatura de la dentición sigue las propuestas de Van de Meulen (1973) y Heinrich (1978) para los arvicólidos, y para los sorícidos, la de Reumer (1984). En el caso de los Arvicolinae, la sistemática se ha establecido a partir del primer molar inferior o m1 (a excepción de los molares rizodontos de *P. lenki*). Para los géneros *Apodemus*, *Cricetulus* y *Sicista* hemos utilizado el molar más representado, mientras que en los Insectívoros ha sido según el elemento anatómico mejor representado. Los taxones identificados se han comparado con datos publicados de otros yacimientos pleistocénicos.

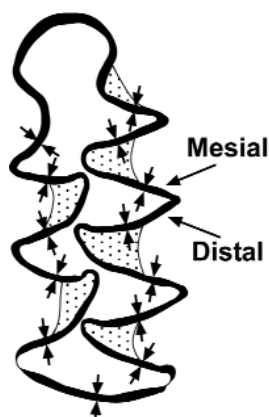


Figura 2. Esquema de las mediciones SDQ. Modificado de Heinrich (1982).
Figure 2. Sketch of SDQ measures. Modified from Heinrich (1982).

En el caso de los restos pertenecientes al género *Arvicola*, ha sido necesario realizar mediciones para poder establecer la taxonomía específica. Y es que *A. terrestris* y *A. sapidus* son dos especies con una morfología y un tamaño muy parecidos, además de tener el mismo número y distribución de los triángulos. Para diferenciarlos se utiliza el Índice SDQ, que consiste en medir el grosor del esmalte que rodea la dentina de los triángulos, tanto en el lado mesial como en el distal (Figura 2). La fórmula utilizada (Heinrich, 1982) es la siguiente:

$$SDQ = (\Sigma P / \Sigma A) * 100$$

Donde: ΣP es el grosor del esmalte en el lado distal de los triángulos y ΣA es el grosor del esmalte en el lado mesial

Si el resultado es mayor de 100, el diente pertenece a la especie *A. sapidus*, ya que en este caso el grosor es mayor en la cara distal. Si, por el contrario, es menor de 100, el material pertenece a *A. terrestris*, cuyos triángulos presentan mayor grosor en la cara mesial.

La mayoría de los taxones presentes en Lezetxiki II perviven en la actualidad, aún cuando no estén presentes en el entorno de la cavidad. Por este motivo, siguiendo la perspectiva del Actualismo, podemos estimar el tipo de hábitat y las afinidades ecológicas de cada uno de los taxones estudiados. Para interpretar en clave ecológica las asociaciones de micromamíferos, hemos empleado los trabajos de Blanco (1998), Cuenca-Bescós (1998), Cuenca-Bescós (2008), János (1997), Kalthoff (2007), López-García *et al.* (2011), Oppligier (2010), Palomo y Gisbert (2002), Pemán (1985), Sesé (2005) y Sesé *et al.* (2011).

La abundancia relativa de los taxones se ha calculado teniendo en cuenta el Número Mínimo de Individuos (NMI), contabilizado a partir del elemento anatómico más representado según la posición del elemento en el esqueleto (derecho o izquierdo). Dependiendo de la representación porcentual del NMI por especie y capa y su afinidad ecológica, hemos establecido las curvas de variaciones paleoambientales del nivel basal de Lezetxiki II.

Por último, todos los elementos dentarios identificados se han fotografiado con una lupa Nikon Smz-U que tiene incorporada una cámara Nikon Digital Sight Ds-L1, perteneciente al Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU.

3.- SISTEMÁTICA

Orden RODENTIA Bodwich, 1821

Familia **Cricetidae** Fischer, 1817

Subfamilia Arvicolinae Gray, 1821

Los arvicolinos son roedores excavadores que habitan en medios abiertos con suelos profundos (Cuenca Bescós *et. al*, 2008). Su determinación sistemática se establece a partir de la morfología y biometría de los dientes yugales o molares, los cuales sobresalen por su hipsodoncia o corona alta. Las diferentes especies de arvicolinos se diferencian por el tamaño y la morfología oclusal, la presencia/ausencia de raíces y de cemento en los entrantes, la altura de la corona, el grosor del esmalte y el número de entrantes y salientes o triángulos. El análisis morfométrico se basa sobre todo en la superficie oclusal del primer molar inferior o m1.

Género *Arvicola* Lacépède, 179

Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rata de agua mediterránea)

Material:

Se ha encontrado un único resto perteneciente a esta especie, un fragmento de hemimandíbula derecha con el primer molar.

Discusión:

Especie semiacuática típica de las orillas de los ríos y acequias, es necesario recurrir al Índice SDQ para su diferenciación de *Arvicola terrestris*. Y es que en el caso de *A. sapidus*, el esmalte que rodea la dentina de los triángulos tiene más grosor en la cara distal que en la mesial, a diferencia de su congéneres. En la actualidad, su presencia está ligada a cursos constantes de agua con abundante vegetación herbácea o de matorral en la orilla. Aunque en la Península Ibérica aparece en el Pleistoceno Medio, aún no se conoce cuando hizo su entrada en la Cornisa Cantábrica. Por ejemplo, se encuentra en Las Caldas (Corchón *et al.*, 1981), Rascaño (Altuna, 1981), La Riera (Altuna, 1986) y El Mirón (Cuenca Bescós *et al.*, 2008).

Género *Microtus* Schrank, 1798

Subgénero *Microtus* (*Microtus*) Shrank 1798

Microtus (*Microtus*) *agrestis* (Linnaeus, 1761) (Topillo agreste)

Material:

Han sido identificados 15 primeros molares inferiores pertenecientes a esta especie, que se reparten por casi todas las semitallas estudiadas.

Discusión:

M. (Microtus) agrestis presenta grandes similitudes con *M. (Microtus) arvalis*, lo cual complica muchas veces su identificación. Se diferencia de esta por la disposición asimétrica y alternante de los triángulos t4 y t5 y especialmente t6-t7, además de por la fuerte alternancia de los ángulos entrantes (Cuenca-Bescós, 2008). Es una especie que, en la Península Ibérica, se considera indicadora de clima atlántico al preferir zonas de bosque, aunque también puede vivir en zonas abiertas con cierta cobertura vegetal, como praderas húmedas y herbazales. Se distribuye según el gradiente de precipitación, prefiriendo áreas de altitud menor. En la Península Ibérica y en la Cornisa Cantábrica hace su aparición en el Pleistoceno Superior en yacimientos como Amalda (Pemán, 1990) o Lamiñak II (Pemán, 1994)

Microtus (*Microtus*) *arvalis* (Pallas, 1778) (Topillo campesino)

Material:

Diecinueve de las 75 piezas dentarias identificadas son asignadas a esta especie.

Discusión:

Aunque es una especie semejante a *M. (Microtus) agrestis*, presenta una repartición más extensa y menos discontinua, ya que es una especie más oportunista. Aún cuando requiere de cierta humedad, vive en zonas abiertas con abundante vegetación herbácea o arbustiva, coincidiendo su distribución con el piso bioclimático supramediterráneo (inviernos largos y fríos y precipitaciones anuales entre 600 y 1200 mm). A pesar de ello, al ser una especie cavadora, su presencia está más limitada por las características del suelo que por las condiciones climáticas. Está presente en Amalda (Pemán, 1990) y Lamiañak II (Pemán, 1994) entre otros sitios.

Subgénero *Microtus* (*Alexandromys*) Ognev, 1914

Microtus (Alexandromys) oeconomus (Pallas, 1776) (Topillo ártico)

Material:

Los m1 identificados como *M. (Alexandromys) oeconomus* (cinco en total) presentan una distribución poco homogénea a lo largo de la estratigrafía analizada.

Discusión:

Especie no citada hasta el Pleistoceno Superior en la Cornisa Cantábrica, es un habitante de los llanos húmedos, turberas y pantanos de la Tundra y Taiga Holártica, aún cuando también se ha registrado en niveles menos fríos del Holoceno. Y es que, aunque su desaparición en Europa se da probablemente a comienzos del Holoceno, ha sido detectado en niveles holocenos de Amalda (Pemán, 1989) o El Mirón (Cuenca-Bescós, 2008). También se encuentra en yacimientos como Lezetxiki (Chaline, 1970), Aitzbitarte IV y Ermitia (Altuna, 1972), La Riera (Altuna, 1986) o Covalejos (Sesé, 2005).

Subgénero *Microtus* (*Terricola*) (Fatio, 1867)

Microtus (Terricola) sp.

Material:

Se han identificado once m1 pertenecientes a este subgénero.

Discusión:

Para poder diferenciar las especies pertenecientes a este subgénero es necesario disponer de un material amplio, por lo que al no ser nuestro caso, la clasificación no alcanza la determinación de género. Los *Terricola* son especies cavadoras, propias de praderas húmedas y de suelos profundos, aunque también viven en zonas montañosas próximas a ríos y arroyos situados a cierta altitud montañosa. Han sido citados en Rascaño (Altuna, 1981), Amalda (Pemán, 1989), Covalejos (Sesé, 2005) o Esquilleu (Baena *et al.*, 2005).

Género *Pliomys* Méhely, 1914

Pliomys lenki Heller, 1930

Material:

Cuatro piezas dentarias han sido adscritas a este género desaparecido en la actualidad, de las cuales ninguno es m1 (tres M3 y un M2).

Discusión:

Especie extinta hoy en día y relacionada con las actuales *Dinaromys bogdanovi* (Martino, 1922) y *Chionomys nivalis* (Martins, 1842), es posible que sus preferencias ecológicas se parecieran a las de éstas, es decir, la alta montaña. Así, es una especie que se relaciona con medios esteparios de sustrato rocoso, abiertos, montañosos y fríos. Hace su aparición durante el Pleistoceno Inferior y, aunque en Europa desaparece a finales del Pleistoceno Medio/comienzos del Superior, en la Península Ibérica y sur de Francia perdura hasta comienzos del Holoceno, encontrándose en yacimientos como Lezetxiki (Chaline, 1970), Ekain (Zabala, 1984), Covalejos (Sesé, 2005) o Esquilleu (Baena *et al.*, 2005). De esta forma, las últimas revisiones (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010) la definen como una especie más ligada a la necesidad de sustrato estéril de piedra caliza que a unas condiciones climáticas específicas.

Subfamilia Cricetinae Fischer, 1817

Los Cricetidos tienen el tubérculo anterior de los primeros molares superiores dividido en dos. En los molares superiores, los ángulos externos son más importantes que los internos.

Género *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867*Cricetulus (Allocricetus) bursae* Schaub, 1930 (Hámster migrador)

Material:

Una hemimandíbula derecha con los tres molares que presentan gran desgaste.

Discusión:

Especie hoy en día, sus preferencias ecológicas se establecen a partir de *Cricetulus migratorius*, especie actual más cercana filogenéticamente. Esta última, es una especie que se puede encontrar en gran variedad de hábitats, desde colinas abruptas y boscosas hasta zonas desérticas y semidesérticas, aunque sus preferencias ecológicas están más relacionadas con las estepas arbustivas y los lugares pedregosos con vegetación dispersa y las praderas secas (Sesé *et al.*, 2011). *C. (Allocricetus) bursae* es, junto con otras especies del mismo género, un elemento común en toda Europa a lo largo del Plioceno y del Pleistoceno. Se registra en la Península Ibérica desde finales del Pleistoceno Inferior, aunque no es habitual durante el Pleistoceno Medio y el Superior. Ha sido detectado en Atapuerca (Gil, 1996), Cueva Victoria (Agustí, 1982) o en el Valle del Jarama (Sesé, 2011). La primera mención de esta especie en la Región Cantábrica se ha dado en este mismo yacimiento de Lezetxiki II (Rofes *et al.*, In prep.).

Familia Muridae Illiger, 1811

Subfamilia Murinae Illiger, 1811

Los miembros de la familia Murinae presentan dientes yugales radiculados y con coronas bajas. Además, la superficie oclusal del lado labial de los molares está formada por cuatro-seis cúspides principales y un número variable de cúspides secundarias.

Género *Apodemus* Kaup, 1829*Apodemus sylvaticus-flavicollis* (Linnaeus, 1758; Melchior, 1834)

(Ratón de campo, Ratón leonado)

Material:

Hemos encontrado un m1 y un m3 izquierdos atribuibles a este grupo.

Discusión

Debido a la gran similitud morfológica y dentaria presentada por los miembros pertenecientes a este subgénero, la discriminación de las especies es complicada. Son especies de distribución amplia, pero indicativas de cobertura arbórea, ya que son más propias de zonas de vegetación diversa, tanto descubiertas como forestales. Este subgénero se conoce desde el Plioceno Inferior, siendo frecuente su presencia en yacimientos del Pleistoceno Superior: Aitzbitarte IV (Altuna, 1972), Tito Bustillo (Altuna, 1976), Erralla (Pemán, 1985) o Covalejos (Sesé, 2005).

Familia Dipodidae Fischer, 1817

Subfamilia Sicistinae Allen, 1901

Género *Sicista* Gray, 1827*Sicista cf. betulina* (Pallas, 1779) (Ratón listado nórdico)

Material:

A falta de confirmación, un único fragmento de molar ha sido adscrito a este grupo.

Discusión:

Desde el Pleistoceno Medio, se conocen dos especies del género *Sicista* en Europa: *S. betulina* y *S. subtilis*. Su diferenciación se realiza a partir de la morfología de la cara oclusal de los molares, que en *S. betulina* es más compleja, y el tamaño de los dientes, más pequeño en la primera especie. Este roedor cubre una gran variedad de hábitats, desde bosques boreales y montañosos, hasta prados subalpinos y tundra. Así, la reconstrucción paleoambiental a partir de *S. betulina* corresponde a un paisaje relativamente húmedo y abierto, parcialmente cubierto por arbustos y árboles, comparable a una estepa arbustiva con áreas boscosas. La primera mención de restos fosilíferos pertenecientes a esta especie en la Península Ibérica se ha dado en este mismo yacimiento (Rofes *et al.* In prep.).

Orden SORICOMORPHA Gregory, 1910

Familia **Soricidae** Fischer, 1814

Subfamilia Soricinae Fischer, 1814

Los Sorícidos, los predadores más pequeños dentro de los mamíferos, presentan una dentición muy especializada para la captura de sus presas (Rofes, 2009). Los incisivos superiores poseen un ápice en forma de gancho (falciforme), mientras que los inferiores suelen ser muy largos y rectos, con una superficie dorsal aserrada en algunos casos (cúspulas). Los antemolares son pequeños y unicúspides, a diferencia de los premolares y molares grandes de varios cúspides y crestas afiladas en forma de "W" (dilambdodoncia).

Género *Sorex* Linnaeus, 1758

Subgénero *Sorex* (*Sorex*) Linnaeus, 1758

Sorex grupo araneus-coronatus Linnaeus, 1758 Millet, 1828

(Musaraña bicolor-Musaraña tricolor)

Material:

El material atribuible a este grupo de Sorícidos está formado por incisivos, molares y hemimandíbulas registradas en todas las semitallas (excepto la 71). En total, un mínimo de 13 individuos.

Discusión:

La diferenciación de las especies del género *Sorex* es difícil basándonos en dientes y hemimandíbulas aisladas, por lo que se opta por agruparlas. En general son especies de afinidades climáticas continentales, asociadas a ambientes de gran humedad. Por lo tanto, están vinculadas a biotopos forestales o de prado. En la Península Ibérica, las dos especies están presentes desde el Pleistoceno Superior: Aitzbitarte IV (Altuna, 1972), Erralla (Pemán, 1985), Amalda (Pemán, 1989) o Covalejos (Sesé, 2005).

Familia **Talpidae** Fischer, 1814

Subfamilia Talpinae Fischer, 1814

Los topos, caracterizados por tener una mandíbula alargada y grácil, presentan una dentición poco especializada. Mientras que la apófisis angular y el proceso coronoide son robustos, el cóndilo articular es simple. Las coronas de los molares superiores son bajas y el paracono y el metacono están situados cerca de la mitad de la corona, llegando a formar un aparato cortante muy efectivo.

Género *Talpa* Linnaeus, 1758

Talpa sp.

Material:

Los restos de topo son muy escasos, ya que únicamente se han encontrado un húmero derecho fragmentado y varios molares.

Discusión:

Las especies del género *Talpa* son animales cavadores que requieren de suelos profundos en los que excavar galerías, siendo presas difíciles para los predadores habituales. Aunque viven en bosques y praderas, requieren de cierta humedad. Se registran en yacimientos prehistóricos del Cantábrico como Tito Bustillo (Altuna, 1976) sin determinación específica, y en Urtiaga (Altuna, 1972), Ekain (Zabala, 1984) o Covalejos (Sesé, 2005) como *T. europaea*.

4.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Consideraciones tafonómicas

En la mayoría de los casos, las acumulaciones de microrestos suelen producirse por la acción de depredadores como rapaces o pequeños mamíferos (Andrews, 1990). Estos depredadores suelen dejar huellas, tanto físicas, como químicas en los huesos, que pueden ser de utilidad a la hora de identificar al autor de la acumulación. En nuestro caso, la escasez de marcas de corrosión producidas por jugos gástricos apunta a que el agente biológico productor de la tanatocenosia primaria debió de ser algún depredador de la Categoría 1 definida por Andrews (1990), posiblemente aves rapaces. De todas formas, no se puede descartar la presencia de otro tipo de depredadores como pequeños carnívoros, ya que en casos puntuales hemos identificado corrosión química producida por la digestión.

Hemos podido observar que el número de restos se distribuye de manera aleatoria entre los diferentes sectores a lo largo de las diversas capas. Esto es indicativo de que no existe un patrón de deposición focalizado que podría indicarnos la/s ubicación/es del/los agente/s de la acumulación. Lo más probable es que la concentración de los restos se diera en otro punto, y que posteriormente fuesen diseminados por algún flujo de baja energía (agua, fango...). De todas maneras, el transporte debió de ser mínimo, puesto que la proporción de hemimandíbulas con respecto a dientes (molares e incisivos) es bastante alta, con valores del orden del 20% de hemimandíbulas respecto al 80% de dientes sueltos¹. También hemos podido observar que las semitallas 66 y 67 son las que presentan una mayor riqueza de restos por volumen de sedimento lavado, lo que podría ser indicativo de una mayor actividad de los depredadores en el intervalo representado en esas capas, bien por tratarse de un momento de mejoría climática, bien por no registrarse actividad humana significativa en la cueva en este nivel.

4.2. Taxonomía y paleoecología

En función de sus preferencias ecológicas, los pequeños mamíferos presentes en Lezetxiki II pueden agruparse en seis tipos de hábitat (Figura 3).

1. Ribera: requieren de cualquier tipo de medio acuoso en su entorno: *A. sapidus*, *M. (Microtus) agrestis* o *M. (Alexandromys) oeconomicus*.
2. Praderas húmedas: especies que viven en suelos poco profundos con cierta humedad. Se incluyen en este grupo *M. (Alexandromys) oeconomicus*, *M. (Terricola) sp.*, *Talpa sp.* y los Soricidae.
3. Pradera: *M. (Microtus) arvalis* es una especie que prefiere medios abiertos, no muy húmedos, con alta vegetación.
4. Montaña: el único representante de este medio en Lezetxiki II es *P. lenki*.
5. Bosque y matorral: especies de amplia distribución que requieren de grandes masas herbáceas: *M. (Microtus) agrestis* y *A. sylvaticus-flavicollis*.
6. Estepas secas: especies como *C. (Allocricetus) bursae* o *S. cf. betulina* requieren de medios abiertos con vegetación arbustiva.

Cuando realizamos este tipo de clasificaciones, es necesario tener en cuenta que existen especies capaces de adaptarse a más de un tipo de hábitat. También es cierto que las especies fósiles pueden no

¹ En nidos actuales se han medido valores que oscilan entre el 50 y el 20%, mientras que en yacimientos situados en puntos alejados de lo que podría ser la zona de acúmulo suelen encontrarse valores inferiores al 3% para las mandíbulas.

Especies de micromamíferos		Ribera	Praderas húmedas	Pradera	Montaña	Bosque y matorral	Estepas secas
Nombre científico	Nombre común						
<i>Arvicola sapidus</i>	Rata de agua mediterránea	X					
<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	Topillo agreste	X				X	
<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	Topillo campesino			X			
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	Ratón de campo, Ratón leonado					X	
<i>Cricetulus (Allocricetus) bursae</i>	Hámster migrador						X
<i>Sicista.cf.betulina</i>	Ratón listado nórdico						X
<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	Topillo ártico	X	X				
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>		X					
<i>Pliomys lenki</i>				X			
<i>Talpa sp.</i>	Topos		X			X	
<i>Sorex.gr.araneus-coronatus</i>	Musaraña bicolor, Musaraña tricolor		X			X	

Figura 3: Afinidades ecológicas de las especies de micromamíferos presentes en el nivel basal de Lezetxiki II.

Figure 3: Ecological affinity of the small mammal species present in the lowest layer of Lezetxiki II.

haber tenido los mismos requerimientos ecológicos que sus representantes actuales, lo que implicaría que su distribución y relación con el hábitat actual fueran un efecto biogeográfico.

En todo caso, dependiendo de si las especies presentes en el yacimiento son de apetencias climáticas frías o templadas, es posible agruparlas y así establecer las variaciones de la temperatura que hayan tenido lugar a lo largo de la serie estratigráfica.

Las semitallas estudiadas pertenecen a un mismo nivel, que en general sería de un clima notablemente más frío que el actual. Y es que la presencia de especies que prefieren un clima templado (*A. sylvaticus-flavicollis* y *P. lenki*) es muy reducida. Además, tampoco están presentes las especies propiamente atemperadas como los Glíridos. Aún cuando tampoco tengamos muchas especies de clima frío, a excepción de *M. (Alexandromys) oeconomus*, *Cricetulus* y *Sicista*, es posible indicar que el tipo de medio en el periodo en el que se formó el registro analizado sería bastante más frío que el actual. De todas formas, es necesario señalar que en una zona como la Cornisa Cantábrica no se han registrado las condiciones climáticas extremas que se dieron en otros sitios del resto de Europa. La propia orografía del entorno (Lezetxiki II se ubica a 345m del altitud, sobre un valle en torno a los 200 m.s.n.m y próximo a las faldas de Udalaiz, de 1117m) debió de aportar también considerables matices ecológicos al zoograma, al incluir biotopos muy diversos (muestra de ello es la coexistencia de especies de montaña como *P. lenki* y especies de pradera como *M. (Microtus) arvalis*).

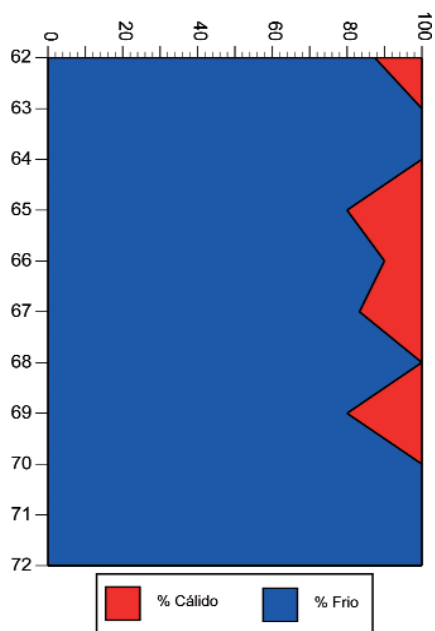


Figura 4. Variaciones relativas de la Temperatura por semitallas según el NMI.

Figure 4. Relative variation of Temperature in semi-cuts based on the NMI.

Aun así, podemos apreciar pequeñas variaciones de unas capas a otras (Figura 4). En las capas más antiguas, de la 72 a la 68, se aprecia una clara tendencia al enfriamiento, lo cual también implica una disminución, tanto de la diversidad, como del NMI. La excepción viene a ser la semitalla 69, que representa un atemperamiento y aumento de la diversidad de especies presentes en el yacimiento. Las capas 67-65 constituyen el periodo templado de mayor continuidad, siendo además, las que mayor diversidad de taxones tienen (están presentes todos los taxones identificados en este estudio, a excepción de *A. sapidus*). Las capas 64-63 constituyen un intervalo de tiempo frío, en el que la diversidad de los taxones es relativamente alta (entre cinco y seis), mientras que el NMI alcanza algunos de los valores más altos gracias a la presencia de especies que requieren de cierta humedad (como *M. (Microtus) agrestis* o los Soricidos). Por su parte, la capa más reciente (62) representa un momento templado.

Desde un punto de vista cuantitativo (Figura 5), el Topillo agreste y el Topillo de campo (*M. (Microtus) agrestis* y *M. (Microtus) arvalis*, respectivamente) son muy abundantes en este registro. De los 75 molares identificados, 15 (20%) pertenecen al primero y 19 (25.3%) al segundo. La presencia de las especies euritermas *Sorex* gr. *araneus-coronatus* y *M. (Terricola)* sp. es casi constante. *M. (Alexandromys) oeconomus* y *Talpa* sp. tienen un reparto menos continuo, al igual que *P. lenki*. Por último, se han identificado dos únicos restos de *A. sylvaticus-flavicollis* y uno de *A. sapidus* y *C. (Allocricetus) bursae*. En cuanto a *S. cf. betulina*, el fragmento de molar identificado no permite establecer una determinación específica, por lo que la muestra no ha sido tomada en cuenta a la hora de realizar los gráficos (Figura 6).

A partir de toda esta información, la reconstrucción paleoambiental nos indica que el entorno de la cueva estaría constituido por bosques y matorrales, con praderas húmedas y zonas de ribera, si bien la existencia de taxones propios de estepas y pastizales secos indica la presencia de zonas de apertura vegetal (Figura 7).

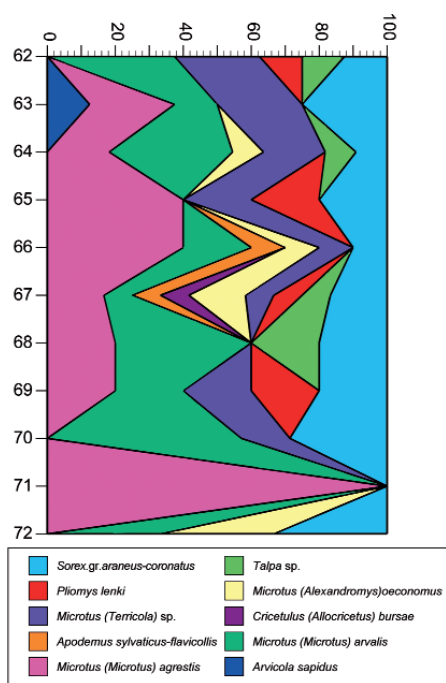


Figura 5. Variación cuantitativa de los Taxones (NMI) por semitallas del nivel basal de Lezetxiki II.

Figure 5. Quantitative variation of the Taxa (MNI) in semi-cuts from the lowest layer of Lezetxiki II.

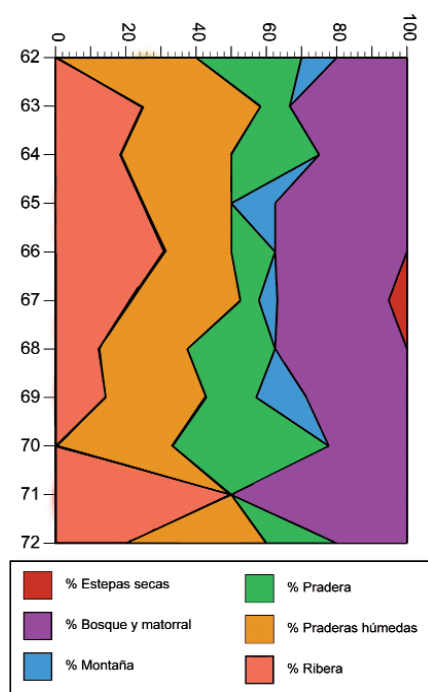


Figura 7. Reconstrucción ecológica de las semitallas 62-72 del nivel basal de Lezetxiki II según el NMI.

Figure 7. Ecological reconstruction of 62-72 semi-cuts from the lowest layer of Lezetxiki II according to the MNI.

Taxones	Semitallas										
	Capa 62	Capa 63	Capa 64	Capa 65	Capa 66	Capa 67	Capa 68	Capa 69	Capa 70	Capa 71	Capa 72
<i>A. sapidus</i>		X									
<i>M. (Microtus) agrestis</i>		X	X	X	X	X	X	X		X	
<i>M. (Microtus) arvalis</i>	X	X	X		X	X	X	X	X	X	
<i>A. sylvaticus-flavicollis</i>					X	X					
<i>C. (Allocricetus) bursae</i>					X	X					
<i>M. (Alexandromys) oeconomus</i>			X		X	X					X
<i>M. (Terricola) sp.</i>	X	X	X	X	X	X		X	X		
<i>P. lenki</i>	X			X		X		X			
<i>Talpa sp.</i>	X		X			X	X				
<i>S. gr. araneus-coronatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X

Figura 6. Representación de los Taxones (según el Numero de Restos) por semitallas del nivel basal de Lezetxiki II.

Figure 6. Representation of Taxa (according to the Number of Rest) in semi-cuts from the lowest layer of Lezetxiki II.

5.- CONCLUSIONES

La conservación diferencial de los elementos anatómicos apunta hacia un enterramiento rápido de los mismos, lo cual ha facilitado su preservación. Si ha habido algo de transporte, éste no ha debido ser muy importante, teniendo en cuenta la integridad de los restos. A su vez, la ligera corrosión química parece indicar que el principal agente biológico acumulador de los restos sería alguna rapaz nocturna.

Entre los restos estudiados hemos identificado once taxones de micromamíferos, perteneciendo nueve de ellos al Orden Rodentia y el resto, al Orden Soricomorpha. La presencia de especies más abundantes en zonas de clima frío, junto con la ausencia de especies indicadoras de clima cálido, nos hace pensar que, en el momento del depósito del Nivel K, el entorno de Lezetxiki II sería significativamente más frío que en el nivel superior (J) y que en la actualidad. Los resultados de la interpretación paleoambiental realizada mediante el análisis de los restos de micromamíferos nos permiten hablar de una situación climática considerablemente más húmeda y fría que la actual, con preponderancia de un ecosistema vegetal de tipo bosque y matorral alternado por espacios abiertos de tipo estepa.

De esta forma, es posible dotar de un mejor contexto al húmero de *H. heidelbergensis* hallado junto al techo de la cueva de Leibar, en un punto desplazado hacia su pared oriental, cerca del contacto con Lezetxiki II. En los estratos J y K de esta última cavidad, adscritos al nivel del húmero, se han constatado indicios de actividad humana. Tal actividad, como se deduce del presente estudio, sería esporádica. Aunque no disponemos de una datación absoluta que indique la edad del nivel estudiado en este trabajo, el resto de *Macaca* hallado en el nivel superior (J) ha sido situado en las primeras fases del OIS5 (Castaños *et al.*, 2011). Por lo tanto, y teniendo en cuenta el resultado paleoambiental obtenido a partir de los micromamíferos, el Nivel K puede ser asignado probablemente al OIS 6. En consecuencia, nos encontraríamos en un momento de transición del Pleistoceno Medio al Pleistoceno Superior, que equivaldría desde un punto de vista cronocultural a un Musteriense Antiguo o un Achelense Reciente.

6.- AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los Doctores Álvaro Arrizabalaga y Xabier Murelaga la oportunidad que me han brindado al aceptar dirigir y supervisar este trabajo. Gracias también al Doctor Juan Rofes por su inestimable ayuda con los Insectívoros y a los investigadores del laboratorio 1.18A del Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología por sus constantes consejos. El proyecto de investigación de Lezetxiki está parcialmente financiado por la Cantera de Kobate. La autora de este trabajo disfruta de una Beca Predoctoral del Gobierno Vasco (BFI-2010-289).

7.- BIBLIOGRAFÍA

AGUSTÍ, J.

1982 Los roedores (Mammalia) del Pleistoceno Inferior de la "Cueva Victoria" (Murcia, España). *Endins*, 9: 49-55

ALTUNA, J.

1967 Fauna de mamíferos del yacimiento prehistórico de Marizulo. *Munibe*, 19: 271-297

1970 Fauna de mamíferos del yacimiento prehistórico de Aitzbitarte IV (Rentería, Guipúzcoa). *Munibe*, 22: 3-41.

1972 Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Con catálogo de los Mamíferos Cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo Occidental. *Munibe*, 24: 1-464.

1976 Los mamíferos del yacimiento prehistórico de Tito Bustillo (Asturias). In: *Excavaciones en la cueva de "Tito Bustillo" (Asturias). Trabajos de 1975*. Moure, J.A., Cano, M. (Eds.): 146-194 Boletín del Instituto de Estudios Asturianos. Oviedo.

1981 Restos óseos del yacimiento prehistórico del Rascaño. In: *El Paleolítico Superior de la Cueva del Rascaño*. Echeagaray, J., Barandiarán, I. (Dir.): 221-269. Monografías del Centro de Investigación y Museo de Altamira, 3. Santander.

1986 The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera. In: *La Riera Cave*. Straus, L.G., Clark, G.A. (Dir.). *Anthropological Research Papers*, 36: 237-274.

ANDREWS, P.

1990 *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications. London. 231 p.

ARRIZABALAGA, Á.

2006 Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Nuevas preguntas acerca de un antiguo yacimiento. In: *En el centenario de la Cueva de El Castillo: el ocaso de los Neandertales*. Cabrera, V., Bernaldo de Quiros, F., Maillo, J.M (Eds.): 291-310. Centro Asociado de la UNED-Cantabria, Santander.

ARRIZABALAGA, Á., ALTUNA, J., ARESO, P., FALGUERES, C., IRIARTE, M. J., MARIEZKURRENA, K., PEMÁN, E., RUIZ-ALONSO, M., TARRINO, A., URIZ, A., VALLVERDÚ, J.

2005 Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): nuevas Perspectivas de la investigación. In: *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. Santonja, M., Pérez-González, A., Machado, M^o. J (Eds.): 81-98, Madrid.

BAENA, J., CARRIÓN, E., RUIZ, B., ELLWOOD, B., SESÉ, C., YRAVEDRA, J., JORDÁ, J., UZQUIANO, P., VELÁZQUEZ, R., MANZANO, I., SÁNCHEZ-ARCO, A., HERNÁNDEZ, F.

2005 Paleoeología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: La secuencia de la Cueva de El Esquilleu (Occidente de Cantabria, España). In: *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*. Lasheras, J.A., Montes, R (Coord.). Monografías del Centro de Investigación y Museo de Altamira, 20: 461-487

BLANCO, J.C.

1998 *Mamíferos de España*. II Tomos. Planeta S.A. Barcelona. 840 p.

CASTAÑOS, P., MURELAGA, X., ARRIZABALAGA, A., IRIARTE, M^o. J.

2011 First evidence of *Macaca sylvanus* (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pleistocene of Lezetxiki II cave (Basque Country, Spain). *Journal of Human Evolution*, 60 (6): 816-820.

CHALINE, J.

1970 *Pliomys lenki*, forme relique dans la Microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa-Espagne). *Munibe*, 22: 43-49.

CORCHÓN, M^o.S., HOYOS, M., SOTO, E.

1981 *La Cueva de Las Caldas (San Juan de Priorio, Oviedo)*. Ministerio de Cultura. Excavaciones Arqueológicas en España, Vol. 115. Madrid.

CUENCA-BESCÓS, G., CANUDO, J.I., LAPLANA, C.

1998 Importancia biocronológica y paleoclimática de los roedores en los yacimientos de homínidos del Pleistoceno Inferior y medio de Atapuerca (Burgos). In: *Atapuerca y la Evolución Humana*. Aguirre, E. (Ed.): 75-96. Fundación Ramón Areces. Madrid.

CUENCA-BESCÓS, G., STRAUS, L.G., GONZÁLEZ-MORALES, R., GARCÍA-PIMIENTA, J.C.

2008 Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: Los pequeños mamíferos de la cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Revista Española de Paleontología*, 23(1): 91-126.

CUENCA-BESCÓS, G., STRAUS, L.G., GARCÍA-PIMIENTA, J.C., GONZÁLEZ-MORALES, R., LOPEZ-GARCÍA, J.M.

2010 Late Quaternary small mammal turnover in the Cantabrian Region: The extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, Mammalia). *Quaternary International*, 212: 129-136.

FALGUÉRES, C., YOKOYAMA, Y., ARRIZABALAGA, Á.

2006 La Geocronología del yacimiento pleistocénico de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Crítica de las dataciones existentes y algunas nuevas aportaciones. *Munibe*, 57 (2): 93-106.

GIL, E.

1996 Consideraciones bioestratigráficas sobre *Allocricetus bursae* (Cricetidae, Rodentia) en el Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca (Burgos, España). *Boletín geológico y minero*, 107 (2): 145-152

HEINRICH, W-D.

1978 Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Saugetierkundliche Informationen*, 2: 3-21.

1982 Ein Evolutionstrend bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) und seine Bedeutung für die Biostratigraphie im Pleistozän Europas; Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, XXXI (3).

JÁNOS, H.

1997 A short scetch of the evolution and stratigraphy of the Plio-Pleistocene cricetids (Rodentia, Mammalia) in Hungary. *Folia historic Naturalia Musei Matraensis*, 22: 43-49.

KALTHOFF, D.C., MÖRS, T., TESAKOV, A.

2007 Late Pleistocene small mammals from the Wannenköpfe volcanoes (Neuwied basin, western Germany) with remarks on the stratigraphic range of *Arvicola terrestris*. *Geobios*, 40: 609-623.

LÓPEZ-GARCÍA J.M., BLAIN, H.A., MARFÀ, R. de., GARCÍA, A., MARTINELL, J., BENNÀSAR, M.LL., CUENCA-BESCÓS, G.

2011 Small-mammals from the Middle Pleistocene layers of the Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, northwestern Spain). *Geologica Acta*, 9 (1): 29-43.

MEULEN, A. J. van der.

1973 Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17: 1-144.

MURELAGA, X., LOPEZ, J.C., CASTAÑOS, P., GUENAGA, A., ZUBELDIA, H.

2005 Micromamíferos del yacimiento Holoceno de Kobeaga II (Ispaster, Bizkaia). *Illunzar*, 5: 49-55.

MURELAGA, X., SAEZ DE LAFUENTE, X., CASTAÑOS, P., D'ERRICO, F., ZUBELDIA, H.

2007 Estudio de los micromamíferos del Pleistoceno Superior de Ventalaperra (Karrantza, Bizkaia). *Geogaceta*, 42: 95-98.

OPPLIGIER, J., BECKER, D.

2010 Morphometrical analyses of northern Birch Mouse (*Sicista betulina*, Pallas, 1779; Mammalia; Rodentia) discovered in a rich locality from the Late Pleistocene of northwestern Switzerland. *Comptes Rendus Palevol*, 9 (3): 113-120.

PALOMO, L.J., GISBERT, J.

2002 *Atlas de Mamíferos Terrestres de España*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. DGNA-MIMAM. Madrid. 585 p.

PEMÁN, E.

1985 Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 49-57.

1989 Los micromamíferos de la Cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia). In: *La Cueva de Amalda (Zestoa, País Vasco). Ocupaciones paleolíticas y postpaleolíticas*. Altuna, J. Baldeón, A., Mariezkurrena, K.: 225-238 Fundación J.M. de Barandiaran. Donostia.

1990 Los micromamíferos en el Pleistoceno Superior del País Vasco. *Munibe*, 42: 259-262.

1994 Los micromamíferos de Lamiñak II (Beriartua, Bizkaia). *Kobie*, XXI: 225-233.

REUMER, J.W.F.

1984 Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73: 1-173.

ROFES, J., GARCÍA-IBAIBARRIAGA, N., MURELAGA, X., ARRIZABALAGA, A., IRIARTE, M^o. J., CASTAÑOS, P., VILLALUENGA, A., CUENCA-BESCÓS, G.

In prep. The Southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia, Dipodidae) in the Pleistocene of Europe, with a review of the biostratigraphy and biogeography of the genus.

SESÉ, C.

2005 Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno. Nuevos datos y síntesis Superior en la Región Cantábrica. *Monografías del Centro de Investigación y Museo de Altamira*, 20: 167-200.

SESÉ, C., PANERA, J., RUBIO-JARA, S., PÉREZ-GONZÁLEZ, A.

2011 Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, 67 (1): 131-151.

WILSON, D.E., REEDER, D.M.

2005 *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. John Hopkins University Press.

ZABALA, J.

1984 Los micromamíferos del yacimiento prehistórico de Ekain (Guipúzcoa). In: *La Cueva de Ekain. El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain*. Altuna, J., Merino, J.M. (Dir.): 317-330. Eusko Ikaskuntza B1, San Sebastián.

8.- ANEXOS

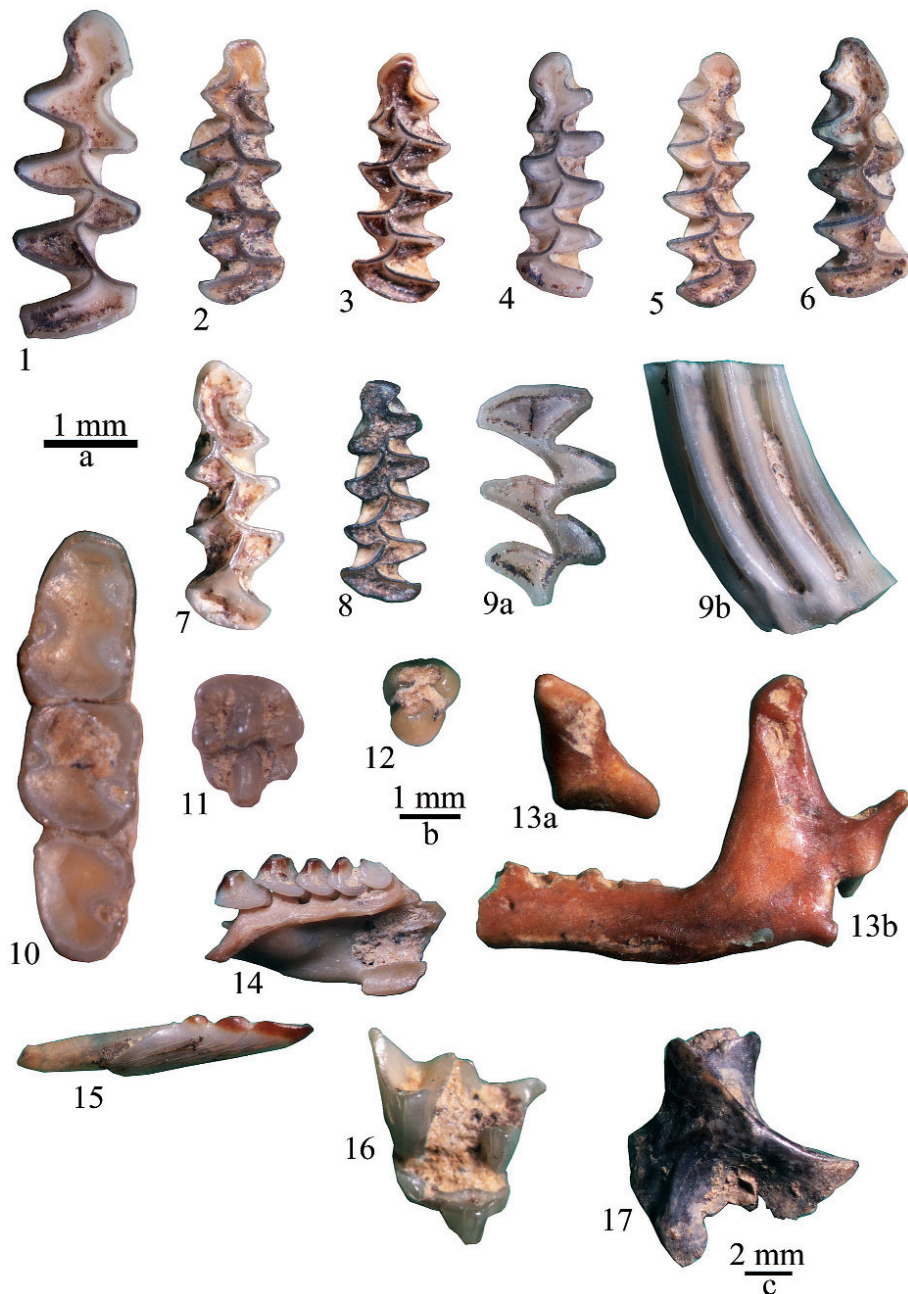
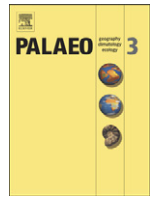


Figura 8. *Arvicola sapidus* 1 m1 derecho, vista oclusal; *Microtus (Microtus) agrestis* 2 m1 derecho, vista oclusal. 3 m1 izquierdo, vista oclusal; *Microtus (Microtus) arvalis* 4 m1 izquierdo, vista oclusal. 5 m1 derecho, vista oclusal; *Microtus (Alexandromys) oeconomus* 6 m1 derecho, vista oclusal. 7 m1 izquierdo, vista oclusal; *Microtus (Terricola)* sp. 8 m1 izquierdo, vista oclusal; *Pliomys lenki* 9a M2 derecho, vista oclusal. 9b M2 derecho, vista lingual; *Cricetulus (Allocricetetus) bursae* 10 m1, m2, m3 derecho, vista oclusal; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* 11 M2 izquierdo, vista oclusal. 12 m3 derecho, vista oclusal; *Sorex* grupo *araneus-coronatus* 13a cóndilo mandibular, vista posterior. 13b mandíbula izquierda, vista lateral. 14 fragmento de maxilar izquierdo, vista antero lingual. 15 incisivo inferior derecho; *Talpa* sp. 16 M1, izquierdo. 17 húmero derecho. Barra de escala a para las Figuras 1-9, 10, 13 y 16; b para las Figuras 13b-15 y c para la Figura 17.

Figure 8. *Arvicola sapidus* 1 right m1, occlusal view; *Microtus (Microtus) agrestis* 2 right m1, occlusal view; *Microtus (Microtus) arvalis* 4 left m1, occlusal view. 5 right m1, occlusal view; *Microtus (Alexandromys) oeconomus* 6 right m1, occlusal view. 7 left m1, occlusal view; *Microtus (Terricola)* sp. 8 left m1, occlusal view; *Pliomys lenki* 9a right M2, occlusal view. 9b right M2, lingual view; *Cricetulus (Allocricetetus) bursae* 10 right m1, m2, m3, occlusal view; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* 11 left M2, occlusal view. 12 right m3, occlusal view; group *Sorex araneus-coronatus* 13a mandibular condyle, posterior view. 13b left jaw, lateral view. 14 fragment of left maxilla, anterior lingual view. 15 lower right incisor; *Talpa* sp. 16 left M1. 17 right humerus. Scale bar a for Figures 1-9, 10, 13 and 16; b to Figures 13b-15 and c for Figure 17.



The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe

Juan Rofes ^{a,*}, Naroa García-Ibaibarriaga ^b, Xabier Murelaga ^a, Álvaro Arrizabalaga ^b, María-José Iriarte ^b, Gloria Cuenca-Bescós ^c, Aritza Villaluenga ^b

^a Universidad del País Vasco UPV/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, E-48080 Bilbao, Spain

^b Universidad del País Vasco UPV/EHU, Facultad de Letras, Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología, E-01006 Vitoria-Gasteiz, Spain

^c Grupo Aragosaurus-IUCA, Universidad de Zaragoza, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, E-50009 Zaragoza, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 April 2012

Received in revised form 14 June 2012

Accepted 16 June 2012

Available online 27 June 2012

Keywords:

Lezetxiki II

Neanderthals

Sicista betulina

Palaeobiological associations

Sicista subtilis

Iberian Peninsula

ABSTRACT

We describe the southwesternmost specimen of *Sicista betulina* (Mammalia; Dipodidae) and of the genus *Sicista* found to date in Eurasia, which comes from the early Late Pleistocene (MIS 5) site of Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, Spain), in the north of the Iberian Peninsula. *Sicista* is a relatively common taxon in Quaternary deposits, although not numerically abundant due to ecological and taphonomical reasons. In the light of the new discovery, we briefly but comprehensively review the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. Average colder and drier conditions during the Pleistocene allowed *Sicista* to get as far south as Chios Island in the Aegean Sea, and as far west as Lezetxiki in the Iberian Peninsula. A cold, moderately humid environment, with dominant grasslands and coniferous forests, inferred from the palaeobiological associations (including human remains) at Lezetxiki II, was ideal for *S. betulina* given its current ecological requirements.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Sicista is the only living genus of the Sicistinae clade (Mammalia; Rodentia; Dipodidae). It has thirteen species currently living in northern parts of Eurasia (Holden and Musser, 2005), but only two of them have inhabited the European subcontinent since the Middle Pleistocene, namely, *Sicista betulina* Pallas, 1779 (northern Birch Mouse) and *Sicista subtilis* Pallas, 1773 (southern Birch Mouse). Another species, *Sicista praeloriger* Kormos, 1930, from the Early Pleistocene in Europe, is similar to *S. subtilis* and may represent its ancestral form (Kowalski, 2001).

The status of *Sicista vinogradovi* Topachevsky, 1965, from the Early and Early/Middle Pleistocene at Nogajsk (Ukraine) and neighboring sites (Rekovets and Nadachowski, 1995) needs confirmation; Kowalski (2001) does not consider it a valid taxon. *Sicista montana* Méhely, 1913, reported from a few Late Pleistocene sites in Italy, Austria, Switzerland and Germany, is a synonym of *S. betulina* (Kowalski, 2001; Holden and Musser, 2005).

Dental and bone remains of *Sicista* are relatively common but not especially abundant when found in European Quaternary sites. Their

tiny dimensions together with their scarcity in owl pellets, as recently testified by the extensive fieldwork of Balčiauskas et al. (2011) in Lithuania, are the main reasons why they are always recovered in small numbers, with the exception of the relatively rich sample of *S. betulina* (MNI = 14) from the Late Pleistocene locality of Vâ Tche Tchâ, in northwest Switzerland (Oppliger and Becker, 2010). This factor together with the quite problematic distinction between *S. betulina* and *S. subtilis* using dental characters, led many scholars to identify their materials as *Sicista* sp. or *Sicista* ex gr. *betulina*–*subtilis*.

Here we present the first record of *S. betulina* from the Iberian Peninsula, which also happens to be the southwesternmost record of the genus in the Eurasian continent. It comes from the early Late Pleistocene site of Lezetxiki II, in the Basque Country (north Spain).

The recent geographic distribution of the *Sicista* species in Europe is reasonably well known (e.g., Chaline, 1972; Pucek, 1982a, b; Kryštufek et al., 2008; Meinig et al., 2008; Balčiauskas et al., 2011), but the distribution in the Pleistocene is limited to what can be inferred from isolated reports and major site compilations (e.g., Chaline, 1972; Jánossy, 1986; Maul, 1990, 2002; Nadachowski, 1990; Rekovets and Nadachowski, 1995; Koenigswald and Heinrich, 1999; Kowalski, 2001; Kalthoff et al., 2007; Oppliger and Becker, 2010). No systematic analysis of the palaeogeography of the genus has been carried out.

The aim of this paper is, through a detailed morphological and morphometrical comparison, to characterize and safely allocate the Lezetxiki II specimen to *S. betulina*, and to briefly but comprehensively review the palaeogeographic evolution of the genus during the

* Corresponding author. Tel.: +34 94 601 5962.

E-mail addresses: juan.rofes@ehu.es (J. Rofes), naroa.garcia.ibaibarriaga@gmail.com (N. García-Ibaibarriaga), xabier.murelaga@ehu.es (X. Murelaga), alvaro.arrizabalaga@ehu.es (Á. Arrizabalaga), mariajose.iriarte@ehu.es (M.-J. Iriarte), cuenca@unizar.es (G. Cuenca-Bescós), aritzavillaluenga@ehu.es (A. Villaluenga).

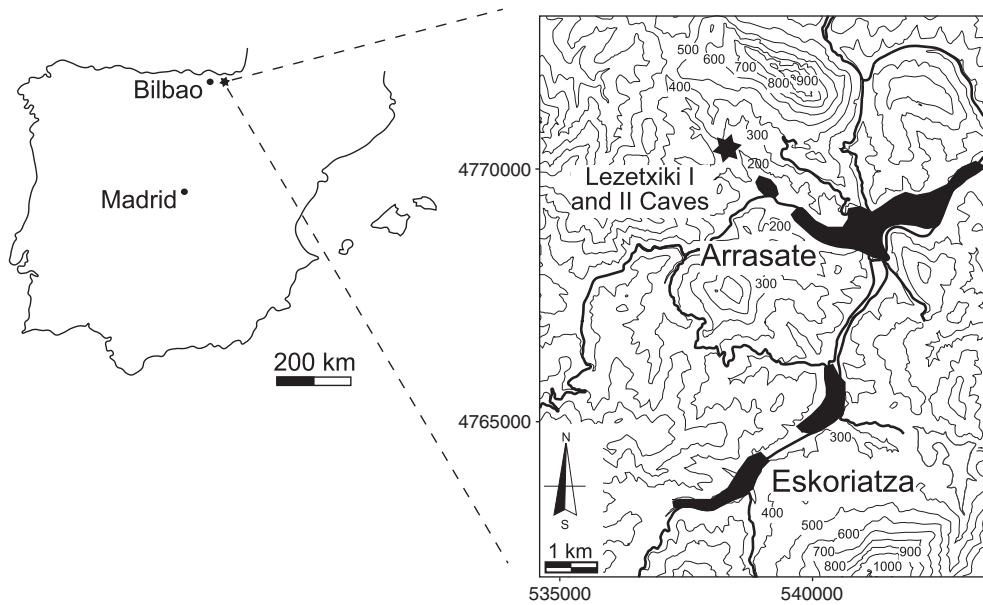


Fig. 1. Location of Lezetxiki I and II caves (star) near the village of Arrasate (Basque Country, Spain). Black areas in the right picture represent small towns.

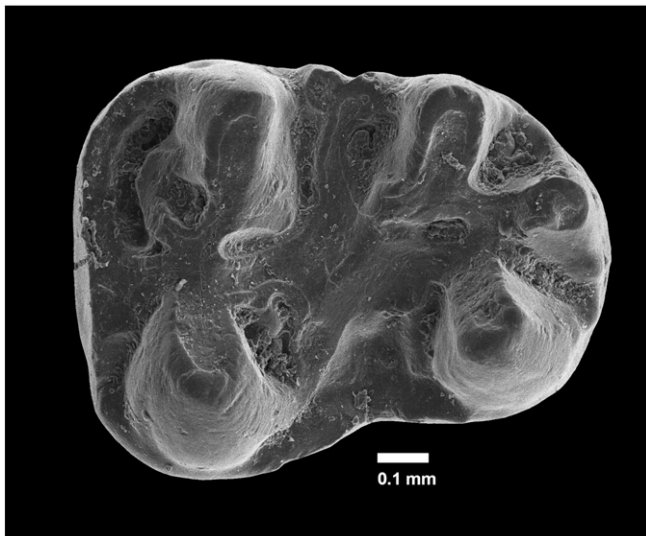


Fig. 2. Right first lower molar (m1) of *Sicista betulina* from Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, Spain).

Pleistocene in Europe in the light of the new discovery, and also discuss some significant palaeoecological points.

In spite of the fact that we focus our study in Europe, we must take into account that the origin and early dispersion of *Sicista* took place in Asia, the earliest species of birch mouse, *Sicista primus*, being recently recovered from the 17-Ma-old (late Early Miocene) locality of Gashunynadge, in central Nei Mongol, China (Kimura, 2011). In this sense, our study could be more properly understood as one documenting the spread of the genus into Europe from a center of diversity in Asia.

2. Lezetxiki II, context and chronology

The cave site of Lezetxiki (Arrasate, Basque Country) is located in the central sector of northern Iberia (Fig. 1) in the upper valley of the River

Deba, near the end of the Bay of Biscay. The classic deposit of Lezetxiki I has been excavated in two different series of excavations: 1956–1968, under the supervision of J.M. de Barandiarán, and since 1996, by A. Arrizabalaga and M.J. Iriarte. During the first series, an extensive sequence of Late Pleistocene levels was excavated and three human fossil remains were recovered, namely, two Neanderthal teeth from Level IV and a humerus from Level VIII (Arrizabalaga et al., 2005). To provide a better context for the human fossils and other finds from this site, excavations were resumed using updated methodology (Arrizabalaga and Bernaldo de Quirós, 2006). The new research has been carried out on the southern side of the classic deposit, and also in the neighboring cave of Lezetxiki II, which is physically connected with Lezetxiki I precisely in the place where the human humerus was found and which may provide its stratigraphic context.

The main reference to interpret the geochronology of the infill at Lezetxiki II is a Th/U date of 74 ka BP (Falguerès et al., 2005–2006), obtained for a speleothem located about 150 cm above the position of the *Sicista* molar. Two dates have also been obtained by amino acid racemisation of *Ursus* teeth found in the same stratigraphic level. The individual results are 70.0 ka and 86.8 ka, which give a mean value of 78.4 ± 8.4 ka BP. These results enable the *Sicista* specimen to be dated to the very last phase of MIS 5.

Evidence of human activity has been detected in both caves, in levels also attributed to MIS 5 (base of the stratigraphic sequences in Lezetxiki I and Lezetxiki II). It is scarce and consists of a few rough flakes made of raw materials other than flint, i.e., limonite, quartzite, lutite, vulcanite and even limestone (Arrizabalaga, 2005–2006).

The *Sicista* molar from Lezetxiki II was found in the sediment from the boundary between the M15 and N15 quadrats, at a depth of approximately –271 cm below the current cave datum level. This was just below a recently described macaque mandible (*Macaca sylvannus*), which is the first record of its species in the northern Iberian Peninsula, and one of the youngest macaque specimens in all Europe (Castaños et al., 2011). The first record of wolverine (*Gulo gulo*) in the Iberian Peninsula also came from Lezetxiki (Altuna, 1963).

Besides *Macaca*, the *Sicista* specimen was found in association with the following large mammal taxa (Castaños et al., 2011): Bovini

Fig. 3. Palaeogeographic distribution of the different species of *Sicista* in Europe during the Early, Middle and Late Pleistocene. The data were taken from the same sources as in Table 1. Early/Middle Pleistocene boundary locations (see Table 1) were included in both Early and Middle Pleistocene maps.

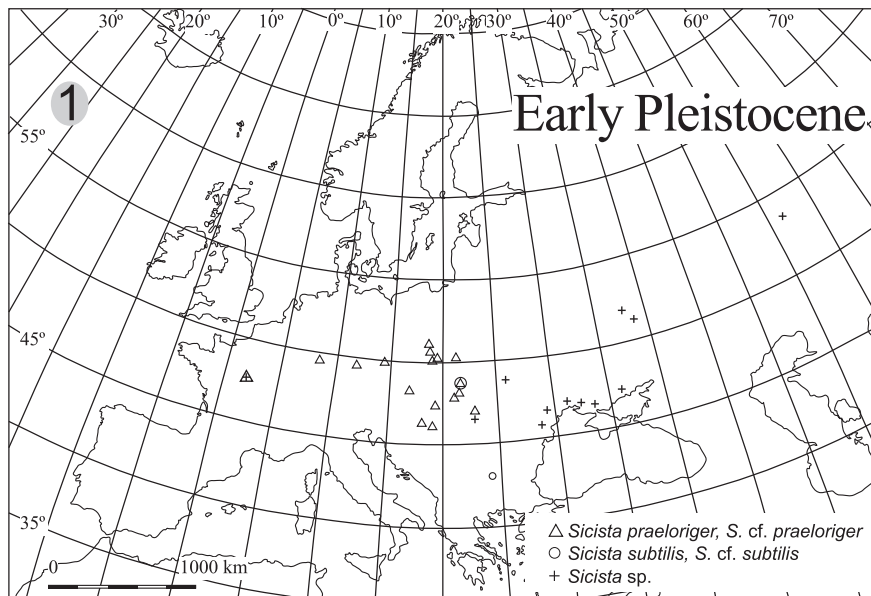
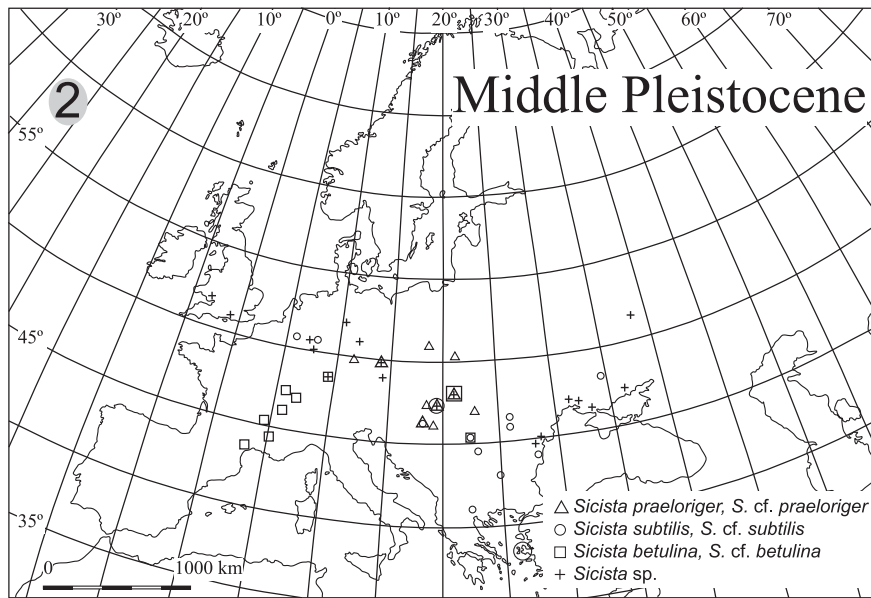
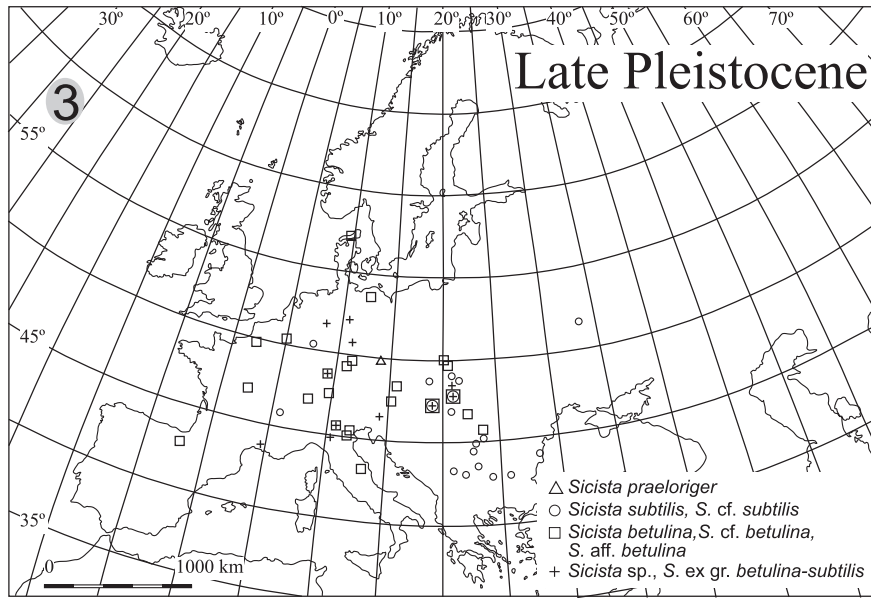


Table 1

Detailed list of European locations with the different *Sicista* species during the Early, Middle and Late Pleistocene. The data were taken from Chaline (1972), Mayhew (1978), Jánosy (1986), Marquet (1989), Nadachowski (1990), Maul (1990, 2002), Rekovets and Nadachowski (1995), Koenigswald and Heinrich (1999), Kowalski (2001), Kalthoff et al. (2007), and Oppliger and Becker (2010).

Stage	Country	Site	Species	
Early Pleistocene	Austria	Deutsch-Altenburg	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Bulgaria	Temnata Cave	<i>Sicista subtilis</i>	
	Czech Rep	Mladeč-1	<i>Sicista</i> sp.	
	France	Les Valerots 4	<i>Sicista</i> sp.	
	France	Les Valerots	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Germany	Sackdilling	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Germany	Hohen-Sülzen	<i>Sicista</i> sp.	
	Hungary	Nagyharsanyhégy 4	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Hungary	Ujlaki-hegy	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Hungary	Osztramos-8	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Hungary	Osztramos-2	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	
	Hungary	Osztramos 14	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Hungary	Beremend 11	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	
	Moldova	Tanatary	<i>Sicista</i> sp.	
	Moldova	Čišmikiuj	<i>Sicista</i> sp.	
	Poland	Zamkowa Dolna Cave C	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Poland	Kamyk	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Poland	Zabia Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	
	Romania	Betfia-XIII	<i>Sicista</i> sp.	
	Romania	Betfia VIII	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	
	Romania	Betfia-IX, Chişcău-1	<i>Sicista</i> sp.	
	Romania	Betfia-II, Betfia-VII	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Russia	Akkulaevo 2–3, Novotroickoe, Il'inka	<i>Sicista</i> sp.	
	Slovakia	Včeláre 5	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	
	Slovakia	Včeláre	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>	
	Ukraine	Čerevičnoe-2	<i>Sicista</i> sp.	
	Ukraine	Zhevakhova Gora 5	<i>Sicista</i> sp.	
	Ukraine	Kryžanovka, Tiligul, Čortkov, Bol'sevik-2, Nogajsk ^a , Kairy ^a	<i>Sicista</i> sp.	
	Late Early/Early Middle Pleistocene	Czech Rep	Chlum	<i>Sicista</i> sp.
		Czech Rep	Koněprusy-C 718	<i>Sicista praeloriger</i>
		Hungary	Villany-6, Villany-8, Nagyarsanyhegy-4, Somssich Hill-2, Kövesvarad, Villany8/9-11, Villany 8/12	<i>Sicista praeloriger</i>
		Poland	Rębielice Królewskie, Zalesiaki-1A, Kozi Grzbiet-2	<i>Sicista praeloriger</i>
Romania		Betfia-VII, Betfia V, Subpiatră	<i>Sicista praeloriger</i>	
Russia		Korotoak	<i>Sicista</i> sp.	
Ukraine		Čerevičnoe-1 ^a	<i>Sicista</i> sp.	
Ukraine		Tiligul, Nogajsk ^a , Kairy ^a	<i>Sicista</i> sp.	
Ukraine		Kotovka	<i>Sicista</i> sp.	
Ukraine		Morozovka-2	<i>Sicista</i> sp.	
Bulgaria		Morovitsa Cave	<i>Sicista subtilis</i>	
Czech Rep		Dobrkovice-2	<i>Sicista</i> sp.	
France		Abri de Rochedane	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>	
France		Vergranne	<i>Sicista betulina</i>	
France		Orgnac	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>	
France		Baume Moula-Guercy	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>	
France		Vaufrey, Aldène	<i>Sicista betulina</i>	
Germany		Miesenheim-1, Kärlich	<i>Sicista</i> sp.	
Germany		Sudmer Berg-2	<i>Sicista</i> sp.	
Germany		Weimar-Ehringsdorf, Osteifel Volcanoes, Genkingen-2	<i>Sicista</i> sp.	
Middle Pleistocene	Germany	Hunas	<i>Sicista praeloriger</i>	
	Germany	Plaidter Hummerich A im Neuwieder Becken	<i>Sicista subtilis</i>	
	Germany	Erkenbrechtsweiler bei Kirchheim	<i>Sicista betulina</i>	
	Greece	Arnissa	<i>Sicista subtilis</i>	

Table 1 (continued)

Stage	Country	Site	Species
Late Pleistocene	Greece	Latomi-1	<i>Sicista subtilis</i>
	Hungary	16 Országház Str.	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	25 Fortuna Str.	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Hungary	21 Országház Str.	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Uppony-1, layers 4, 6	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Tarkö	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Hungary	Castle Hill-Hilton	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Hórvölgy cave	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>
	Hungary	Uppony-1, layers 1, 2, 3	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>
	Hungary	Vertesszölös	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Nagyarsanyhegy-6	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Solymar	<i>Sicista subtilis</i>
	Netherlands	Maastricht-Belvedere (Fauna 2–4)	<i>Sicista subtilis</i>
	Poland	Rębielice Królewskie 1B	<i>Sicista praeloriger</i>
	Romania	Casian Cave, Gura Dobrogei 1, 2	<i>Sicista</i> sp.
	Romania	Retbav-Dealul Tigalinor	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Romania	Sindomonic	<i>Sicista subtilis</i>
	Romania	Cave 10 in Lupsa Valley	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	La Adam cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Romania	Cave 10 in Lupsa Valley, Cave in the Părului Valley	<i>Sicista subtilis</i>
	UK	Boxgrove	<i>Sicista</i> sp.
	UK	La Cotte St.-Brelade	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Bolshaya Kamyshevakhka 1	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Demidovka	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Austria	Tunnelhöhle	<i>Sicista betulina</i>
	Austria	Teufelslucken ^b , Grosse Badlhöhle	<i>Sicista betulina</i>
	Belgium	Marie-Jeanne Cave	<i>Sicista betulina</i>
	Belgium	Scladina Cave	<i>Sicista betulina</i>
	Bulgaria	Temnata Cave, Bacho Kiro, Mecha Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Czech Rep	Zlaty Kun C718	<i>Sicista praeloriger</i>
	Denmark	Allerød: Nørre Lyngby	<i>Sicista betulina</i>
	France	Gigny	<i>Sicista subtilis</i>
France	Arcy-sur-Cure, La Garenne	<i>Sicista betulina</i>	
France	Salpêtrière	<i>Sicista</i> sp.	
Germany	Wannenköpfe volcanoes	<i>Sicista subtilis</i>	
Germany	Ilsehöhle	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>	
Germany	Gutendorf	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>	
Germany	Steinheim an der Murr "Deckschichten", Villa Seckendorff, Burgtonna	<i>Sicista</i> sp.	
Germany	Stuttgart-Untertürkheim ^b	<i>Sicista betulina</i>	
Germany	Biedensteg	<i>Sicista</i> sp.	
Germany	Kemathenhöhle	<i>Sicista betulina</i>	
Germany	Fuchsloch im Krockstein	<i>Sicista</i> sp.	
Germany	Fuchsloch (near Sigmansbrunn)	<i>Sicista betulina</i>	
Germany	Pisede	<i>Sicista betulina</i>	
Hungary	Kalman-Lambrecht Cave layer V	<i>Sicista</i> sp.	
Hungary	Süttö-6, Suttö 9 ^b	<i>Sicista</i> aff. <i>betulina</i>	
Hungary	Süttö-6	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>	
Hungary	Porlyuk	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>	
Hungary	Poroslyuk of Ballavölgy	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>	
Hungary	Remete Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>	
Hungary	Tarkö	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>	
Hungary	Subalyuk Cave, Erd	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>	
Hungary	Subalyuk Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>	
Hungary	Rejtek-1	<i>Sicista</i> sp.	
Italy	Averla cave ^b	<i>Sicista betulina</i>	
Italy	Broion Cave ^b , Ponte di Veja Cave A ^b	<i>Sicista betulina</i>	
Italy	Mezzena rock-shelter, Tagliente rock-shelter	<i>Sicista</i> sp.	
Italy	Ferrovia Cave ^b	<i>Sicista betulina</i>	
Poland	Mamutowa Cave	<i>Sicista betulina</i>	

Table 1 (continued)

Stage	Country	Site	Species
	Poland	Oblazowa Cave-2	<i>Sicista betulina</i>
	Poland	Oblazowa Cave-1	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	Scocul Scorotei	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	La Adam Cave	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Romania	Dealul Burzău	<i>Sicista cf. betulina</i>
	Romania	Hotilor Cave	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Romania	Climente-1 Cave	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Romania	Cioarei Cave, Movile Cave, Borsucilor Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Serbia	Vrelska Cave, Smolucka Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Slovakia	Skalka at Hôrka-Ondrej	<i>Sicista subtilis</i>
	Slovakia	Bojnice	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Slovakia	Mašťalná Cave	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Slovenia	Potočka Zijalka	<i>Sicista sp.</i>
	Spain	Lezetxiki II	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Petersfels ^b	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Vâ Tche Tchâ	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Ettingen	<i>Sicista betulina</i>
	Ukraine	Novgorod Seversk	<i>Sicista cf. subtilis</i>

^a Originally defined as *Sicista vinogradovi*.

^b Originally defined as *Sicista montana*.

(*Bos/Bison*), *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Ursus spelaeus*, *Ursus arctos*, *Vulpes vulpes* and *Mustela putorius*. The assemblage consists mainly of eurythermal species and cannot be used as an effective palaeoclimate indicator. However, the co-occurrence of large bovines and ibex indicates both open landscapes and rocky biotopes in the proximity of the site.

In addition to *Sicista*, we identified the following small mammalian taxa in the same context: *Allocrietus bursae*, *Arvicola sapidus*, *A. terrestris*, *Pliomys sp.*, *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. gr. agrestis/arvalis*, *Terricola sp.*, *Apodemus gr. sylvaticus-flavicolis* and *Sorex sp.* The species currently associated with grasslands (*M. agrestis* and *M. arvalis*) and water-courses (*A. sapidus*) are the most abundant, and they reflect open landscapes with flowing streams near the site. The *A. bursae* from Lezetxiki II is the first representative of this taxon to be found in the Cantabrian region.

The palynological study (included in Castaños et al., 2011) shows that the woodland biotope was well represented, consisting mainly of *Pinus* and *Tilia*. These were accompanied by *Corylus*, *Quercus robur* tp., *Quercus ilex* tp., and *Betula*. Gramineae and Juncaceae species predominated in the herbaceous stratum, with a discrete proportion of fern spores (particularly *Polypodium*). This association suggests a moderately humid, cold environment.

3. Material and methods

The small mammal sample from Lezetxiki II was obtained by concentrating the sediment after a process of washing and sieving the sedimentary materials acquired from the excavations. Two superimposed sieves of decreasing mesh diameter were used in the washing/sieving process: 3 mm and 0.5 mm. Subsequently, the fossils were separated from the concentrates using a stereo-microscope (magnification: 20×, 40×).

For the classification and nomenclature of the *Sicista* specimen, we used bibliographic support (Pucek, 1982a, b; Kalthoff et al., 2007; Oppliger and Becker, 2010). Metric values were recorded using a stereo-microscope (Nikon SMZ-U) connected to a video camera (DS-5 m).

4. Systematic palaeontology

Order RODENTIA Bowdich, 1821
 Family DIPODIDAE Fischer von Waldheim, 1817
 Subfamily SICISTINAE Allen, 1901
 Genus *Sicista* Gray, 1827

Sicista betulina Pallas, 1779

Fig. 2

Stratigraphic range: From the Middle Pleistocene to the present. Distribution: For the geographic distribution in Europe during the Pleistocene see Fig. 3 and Table 1.

Studied locality: Lezetxiki II (Basque Country, north Spain).

Material: A right first lower molar (m1).

Dimensions (mm): Length, 1.05; width, 0.74.

Description: The molar is two-rooted and moderately worn. The occlusal outline is rounded with the hypoconid more prominent than the protoconid on the labial side. There is a distinct emargination or concavity labially at the ectoflexid. The protoconid and the hypoconid are the highest cusps. The anteroconid, metaconid and entoconid are also well developed. The mesolophid is low but clearly visible; it reaches the lingual margin of the tooth. The posterolophid is low and tenuous. The entoconid exhibits two spurs near the base, both directed away from the hypolophid, one pointing to the mesolophid, and the other to the posterolophid.

5. Morphology and morphometry

The molar from Lezetxiki meets the two basic requirements or diagnostic features to be regarded as *S. betulina*, i.e., small size and relative complexity of the crown (Pucek, 1982a). The Lezetxiki m1 dimensions fall within the range of variation for recent Polish specimens of *S. betulina* reported by Pucek (1982a: 518), and clearly below the range of *S. subtilis* given by the same author (Pucek, 1982b: 506). The molar is also close to the minimum values recorded for the specimens of *S. betulina* from Vâ Tche Tchâ (Oppliger and Becker, 2010: 117). It is also smaller than the only m1 of *S. subtilis* recovered from the Late Pleistocene deposits of the Wannenköpfe volcanoes in western Germany (Kalthoff et al., 2007: 614), and those of Holocene age from two sites in the northeast of Bulgaria (Mitev, 2004: 136).

The m1 crown of *S. betulina* is more complex than that of *S. subtilis* in having anterior and posterior spurs on the entoconid, a character observed in most of the seventeen specimens from Vâ Tche Tchâ (Oppliger and Becker, 2010), and in the only one from Lezetxiki II. Kalthoff et al. (2007) proposed a new character to discriminate between the first lower molars of *S. betulina* and *S. subtilis*, namely, the general outline of the latter is not as oval and rounded as in the former. The outline of the *S. subtilis* m1 converges anteriorly markedly and exhibits a more prominent protoconid in the labial side (occlusal view), the concavity between the protoconid and the hypoconid being therefore deeper than in *S. betulina* (Kalthoff et al., 2007: Fig. 5). The Lezetxiki specimen also meets this criterion and can be safely allocated to *S. betulina*.

6. Palaeogeographic evolution of *Sicista* in Europe

Fig. 3 shows the distribution of the different species of *Sicista* in the European subcontinent during the Early, Middle and Late Pleistocene stages. For a detailed list of sites and countries, see Table 1.

The earliest remains of *Sicista* (identified as *Sicista sp.*) in Europe come from the localities of Betfia-XIII (Romania) and Čerevičnôe-2 (Ukraine), both older than 1.8 Ma (Kowalski, 2001). Dental elements reliably assigned to *S. praeloriger* first appeared in the second third of the Early Pleistocene in both central Europe and France (Fig. 3.1) (Jánossy, 1986; Maul, 1990; Nadachowski, 1990; Kowalski, 2001). The single locality with *S. praeloriger* in France (Les Valerots) marks the western limit of the genus during this time. The eastern range reached the site of Akkulaevo in Russia (Fig. 3.1), all the specimens from the European zone of this country and from Ukraine being classified as *Sicista sp.* (Rekovets and Nadachowski, 1995; Kowalski, 2001). Also from the Early Pleistocene is the first record of *S. subtilis*, at the Bulgarian locality of Temnata Cave (Kowalski, 2001), which

establishes the southern boundary of the genus (Fig. 3.1). There is another record of *S. cf. subtilis* from the Slovakian site of Včeláre (Kowalski, 2001), but it may be treated with caution given the presence of *S. cf. praeloriger* in the same location.

During the Middle Pleistocene, the population of *S. praeloriger* decreases notably, and is concentrated in central Europe (Fig. 3.2). In contrast, specimens of *S. subtilis* are to be found from the southern Netherlands (Maastricht-Belvedere) in the north, to Chios Island (Latomi-1, Greece) in the south (Mayhew, 1978; Kowalski, 2001). The record from Maastricht-Belvedere is also the westernmost for the species, and that from Demidovka in Ukraine, is the most to the east (Kowalski, 2001). The northernmost records for the genus (*Sicista* sp.) are from La Cotte St. Brelade in the United Kingdom, and Korotoâk in Russia (Kowalski, 2001). Remarkable is the appearance of a new species, *S. betulina*, at this time, its distribution being mostly concentrated to the west, especially in modern France (Fig. 3.2), with a few other records from Germany, Hungary and Romania (Jánosy, 1986; Marquet, 1989; Koenigswald and Heinrich, 1999; Kowalski, 2001). The south- and easternmost record of *S. betulina* is from Aldène in France, and the northernmost from Erkenbrechtsweiler bei Kirchheim in south Germany (Koenigswald and Heinrich, 1999; Kowalski, 2001). The westernmost record for the genus is that from La Cotte St. Brelade (Kowalski, 2001).

The Late Pleistocene witnessed the extinction of *S. praeloriger*, with a last record from the site of Zlaty Kun in the Czech Republic (Fig. 3.3) (Chaline, 1972); it was finally completely replaced by the two extant species. *S. subtilis* slightly expanded to the west, into Gigny (eastern France) (Kowalski, 2001), and *S. betulina* greatly expanded in every direction from its Middle Pleistocene core-area in southeast France (compare Fig. 3.2 and 3.3). It reached Allerød in Denmark to the north, Ferrovía Cave in Italy to the south, Scocul Scorotei in Romania to the east, and Lezetxiki II in north Spain to the west (Kowalski, 2001; this paper). In terms of the genus, the northernmost limit of *Sicista* is again Allerød; the westernmost, Lezetxiki II; the easternmost, Novgorod Seversk in north Ukraine, and the southern boundary is defined by the records in Serbia and Bulgaria (Fig. 3.3) (Kowalski, 2001; this paper).

With the arrival of the Holocene Climatic Optimum, the distribution of *Sicista* in Europe became considerably reduced and pushed eastwards in comparison with in the Pleistocene. Today, the populations of *S. betulina* are mainly located in forested areas (taigas) of the eastern Palearctic: from Lithuania, Poland and the Czech Republic to Lake Baikal, and from the southern Arctic Circle to the Carpathians (Chaline, 1972; Pucek, 1982a; Balčiauskas et al., 2011). In central Europe, few relic populations persist in restricted refuge areas of Scandinavia, northern Germany, and Austria (Pucek, 1982a; Meinig et al., 2008). Regarding *S. subtilis*, its populations inhabit rather open environments (steppes) and its geographical range spreads from Ukraine to northwestern China and Lake Baikal (Chaline, 1972; Pucek, 1982b). Some isolated populations are present in Hungary, Romania, Bulgaria, and southeastern Poland (Kryštufek et al., 2008).

7. Discussion

Given the current distribution of *Sicista*, from Eastern Europe to Lake Baikal (a zone mostly associated with taigas and steppes), during the warm global conditions of the Holocene, it is not difficult to infer a harsher environmental scenario for Europe during the Pleistocene, at least during the periods of southwestern expansion of the genus. Little is known about the climatic and ecological requirements of *S. praeloriger*, but if Kowalski (2001) is right in suggesting a close relation with *S. subtilis*, then wide distribution during the Early Pleistocene in Europe (Fig. 3.1) reflects colder and drier conditions than today, but not as pronounced as in the next two stages.

During the Middle Pleistocene, *Sicista* arrived as far south as Chios Island in the Aegean Sea, and, during the Late Pleistocene, as far west as Lezetxiki in the north Iberian Peninsula. The distribution of *S. subtilis* and *S. betulina* in these stages, despite overlapping in central Europe, evidences some degree of polarization, namely, *S. betulina* occurring more to the northwest and *S. subtilis* more to the southeast (Fig. 3.2–3). This tendency continued into the Holocene, although both species have been pushed north- and eastward due to environmental factors.

Today, the northern birch mouse (*S. betulina*) inhabits cold steppes adjoining the Arctic seas which merge southward with the coniferous forest zone (taiga). These conditions are roughly similar to those inferred from the faunal and botanical associations of Lezetxiki II, where the westernmost Eurasiatic specimen of *S. betulina* has been discovered. The latter site includes a mixture of woodland and open landscapes which indicate moderately humid, cold environment.

Climatic constraints could be responsible for the northern birch mouse not spreading further south than the Cantabrian Cordillera in the Iberian Peninsula.

8. Conclusions

The southwesternmost specimen of *S. betulina* and of the genus *Sicista* in Eurasia has been discovered in the early Late Pleistocene site of Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, Spain), in the north of the Iberian Peninsula. It is a right first lower molar indisputably attributed to *S. betulina* on the basis of diagnostic morphological and morphometrical features.

There are three valid species of *Sicista* that inhabited the European subcontinent since the Early Pleistocene, two living, *S. betulina* and *S. subtilis*, and one extinct, *S. praeloriger*. Current Palearctic distribution of the genus, from Eastern Europe to Lake Baikal, evidences its preference for taigas and steppes.

Average colder and drier conditions during the Pleistocene allowed *Sicista* to get as far south as Chios Island in the Aegean Sea (Middle Pleistocene), and as far west as Lezetxiki in the Iberian Peninsula (Late Pleistocene). Cold, moderately humid environmental conditions, with dominant grasslands and coniferous forests, inferred from the palaeobiological associations (including human remains) at Lezetxiki II, were ideal for *S. betulina*, which inhabited the Basque Country during the last phase of MIS 5.

Acknowledgements

Juan Rofes has a “Juan de la Cierva” postdoctoral contract (JCI-2010-06148) of the Ministerio de Economía y Competitividad de España. Naroa García-Ibaibarriaga has a “Beca de Formación de Investigadores” (BFI-2010-289/AE) of the Basque Country Government. The English editing of Peter Smith is acknowledged. We received economic support from the following projects: UNESCO 09/01, EHU 08/01 and EHU 10/32 (Universidad del País Vasco UPV/EHU), HAR2010-22013, CTP10-R03, the Atapuerca Project CGL2009-12703-C03-03, and the Cantera de Kobate.

References

- Altuna, J., 1963. Primer hallazgo de glotón (*Gulo gulo* Linnaeus) en la Península Ibérica. *Munibe* 15, 128.
- Arrizabalaga, A., 2005–2006. Las primeras ocupaciones humanas en el Pirineo Occidental y Montes Vascos. Un estado de la cuestión en 2005. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 57 (2), 53–70.
- Arrizabalaga, A., Bernaldo de Quirós, F., 2006. Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Nuevas preguntas acerca de un antiguo yacimiento. In: Cabrera, V., Maillo, J.M. (Eds.), *En el Centenario de la Cueva de El Castillo: El Ocaso de los Neandertales*. UNED, Santander, pp. 291–310.
- Arrizabalaga, A., Altuna, J., Areso, P., Falguères, C., Iriarte, M.J., Mariezkurrena, K., Pemán, E., Ruiz-Alonso, M., Tarrío, A., Uriz, A., Vallverdú, J., 2005. Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): nuevas perspectivas de la investigación. In: Santonja, M., Pérez-González, A., Machado, M.J. (Eds.), *Gearqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Madrid, pp. 81–91.

- Balciauskas, L., Balciauskienė, L., Alejunas, P., 2011. Northern Birch mouse (*Sicista betulina*) in Lithuania, findings in the diet of tawny owl (*Strix aluco*). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 57 (3), 277–289.
- Castañón, P., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte, M.J., 2011. First evidence of *Macaca sylvanus* (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pleistocene of Lezetxiki II cave (Basque Country, Spain). *Journal of Human Evolution* 60, 816–820.
- Chaline, J., 1972. Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie). Cahiers de Paléontologie Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Arrizabalaga, A., 2005–2006. La geocronología del yacimiento pleistocénico de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Crítica de las dataciones existentes y algunas nuevas aportaciones. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 57 (2), 93–106.
- Holden, M.E., Musser, G.G., 2005. Family Dipodidae. In: Wilson, D.E., Reeder, D.A.M. (Eds.), *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, third ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 871–893.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. *Akadémiai Kiadó, Budapest*.
- Kalthoff, D.C., Mörs, T., Tesakov, A., 2007. Late Pleistocene small mammals from the Wannenköpfe volcanoes (Neuwied Basin, western Germany) with remarks on the stratigraphic range of *Arvicola terrestris*. *Geobios* 40, 609–623.
- Kimura, Y., 2011. The earliest record of birch mice from the Early Miocene Nei Mongol, China. *Naturwissenschaften* 98, 87–95.
- Koenigswald, W., Heinrich, W.-D., 1999. Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa – der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. *Kaupia* 9, 53–112.
- Kormos, T., 1930. Diagnosen neuer Säugetiere aus der oberpliozänen Fauna des Somlyóberges bei Püspökfürdő. *Annales Musei Nationalis Hungarici* 27, 237–246.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria* 72, 3–389.
- Kryštufek, B., Zagorodnyuk, I., Amori, G., 2008. *Sicista subtilis*. IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species, version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22 March 2012.
- Marquet, J.-C., 1989. Paléoenvironnement et Chronologie des sites du domaine Atlantique français d'âge Pleistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. Ph.D. Thesis, Université de Bourgogne, France.
- Maul, L., 1990. Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. *Quartärpaläontologie* 8, 153–191.
- Maul, L., 2002. The Quaternary small mammal faunas of Thuringia (Central Germany). In: Meyrick, R.A., Schreve, D.C. (Eds.), *The quaternary of Central Germany (Thuringia and Surroundings) Field Guide*. Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft / Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar, pp. 79–96.
- Mayhew, D.F., 1978. Late Pleistocene small mammals from Arnisa (Macedonia, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 81 (3), 302–321.
- Méhely, L., 1913. Die Streifenmäuse (Sicistinae) Europas. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 11, 220–256.
- Meinig, H., Zagorodnyuk, I., Henttonen, H., Zima, J., Coroiu, I., 2008. *Sicista betulina*. IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species, version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22 March 2012.
- Mitev, I., 2004. New data on the Holocene distribution of the Southern Birch Mouse (*Sicista subtilis* (Pallas, 1773)) in Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica* 16, 133–138.
- Nadachowski, A., 1990. Lower Pleistocene rodents of Poland: faunal succession and biostratigraphy. *Quartärpaläontologie* 8, 215–223.
- Oppliger, J., Becker, D., 2010. Morphometrical analysis of northern Birch Mice (*Sicista betulina* Pallas, 1779; Mammalia; Rodentia) discovered in a rich locality from the Late Pleistocene of northwestern Switzerland. *Comptes Rendus Palevol* 9, 113–120.
- Pucek, Z., 1982a. *Sicista betulina* (Pallas, 1778) – Waldbirkenmaus. In: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas, Bd 2/1, Rodentia II*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 516–538.
- Pucek, Z., 1982b. *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) – Steppenbirkenmaus. In: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas, Bd 2/1, Rodentia II*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 501–515.
- Rekovets, L., Nadachowski, A., 1995. Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i Evolució* 28–29, 145–245.
- Topachevsky, V.A., 1965. Insectivores and Rodents of the Late Pliocene fauna of Nogajsk (in Russian). *Akademia Nauk Ukrainskoj SSR, Institut Zoologii, Naukova Dumka, Kiev*.

KOBIE SERIE BIZKAIKO ARKEOLOGI INDUSKETAK - EXCAVACIONES ARQUEOLOGICAS EN BIZKAIA, nº 2: 65-70
Bizkaiko Foru Aldundia-Diputación Foral de Bizkaia
Bilbao - 2012
ISSN 0214-7971

ESTUDIO ARQUEOZOOLOGICO DE LOS MICROMAMIFEROS DEL YACIMIENTO DE ASKONDO (MAÑARIA, BIZKAIA)

Archeozoological analysis of micromammal assemblage from Askondo site (Mañaria, Bizkaia)

Xabier Murelaga Bereikua¹
Salvador Bailón²
Juan Rofes Chávez³
Nerea Garcia-Ibaibarriaga⁴

Palabras clave: Pleistoceno superior. Microvertebrados. Cornisa Cantábrica. Bizkaia.

Gako-Hitzak: Goi Pleistozenoa. Mikrornodunak. Kantauri itsasoko ertza. Bizkaia.

Key words: Upper Pleistocene. Microvertebrates. Cantabrian Range. Bizkaia.

RESUMEN

En el desarrollo de la excavación realizada en el 2011 en el yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia), se encontraron numerosos restos de microvertebrados. Los micromamíferos se encuentran representados en este yacimiento por 9 roedores y dos insectívoros, mientras que los reptiles por dos saurios y un ofidio y los anfibios por tres anuros. La asociación de microvertebrados encontrada sugiere que en los niveles más modernos (1, 2 y 3) y en los más antiguos (12 y 13) se dieron importantes masas boscosas en los alrededores del yacimiento, lo que se podría interpretar como que los momentos climáticamente más benignos se dieron en el momento del depósito de estos niveles.

LABURPENA

Askondo aztarnategian (Mañaria, Bizkaia) 2011 egindako indusketan zenbait mikrornodunen aztarnak aurkitu dira. Mikrougaztunak 9 karraskari eta bi intsektiboroen espeziez osatuta daude, narrastiak bi saurio eta suge espezie batez eta anfibioak berriz 3 anuroez. Mikrornodunen multzoak maila zaharretan (12 eta 13) eta berrietan (1, 2, 3) basoez betetako ingurunea, heze eta epela, zegoela iradokitzen du

1 Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea
2 UMR 7209 - UMR 7194, CNRS Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité (EGB), MNHN
3 Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea
4 Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología. Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea

ABSTRACT

During the excavation of the site of Askondo (Mañaria, Bizkaia) in 2011 several microvertebrate remains were found. Micromammal species are represented in the site by nine rodents and two insectivores, the reptilians by two saurians and one ophidian and the amphibians by three anurans. The microvertebrate assemblage indicates a humid temperate climate in the youngest levels (1, 2 and 3) and in the oldest ones (12 and 13), with an important development of forest.

1. METODOLOGÍA.

Para obtener las muestras de microvertebrados se seleccionó el sedimento de un cuadrante de cada cuadro de excavación. El cuadro O13 es el único del que se han recogido muestras de los 13 niveles estudiados, excepto del nivel 9, mientras que del resto de los cuadros se han recogido las muestras correspondientes a los niveles 1 al 3. El sedimento de los niveles Holocenos ha sido sometido a un proceso de flotación en cuba de agua y el del resto de las muestras a un lavado tamizado. En los dos casos se ha utilizado como tamiz inferior el de 0,5 mm de luz de malla.

Los requisitos ambientales de cada uno de los taxones de micromamíferos que se han descrito en el yacimiento de Askondo se han obtenido de los trabajos de Eduardo Pemán (1985), Carmen Sesé (2005), James Pokines (1998) y Gloria Cuenca Bescós *et al.* (2008).

Para determinar las variaciones relativas de temperatura se ha utilizado la relación de abundancia, calcu-

lada en base al número mínimo de individuos, entre las especies de roedores indicativas de un medio boscoso, húmedo y cálido (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Glis glis* y *Eliomys quercinus*) con respecto a las de medios más abiertos como praderas (todos los *Arvicolinae* descritos en este trabajo a excepción de *Clethrionomys glareolus*).

2. RESULTADOS.

En las muestras estudiadas de Askondo se han contabilizado un total de 271 restos de peces, 194 de anfibios y reptiles y 2724 de micromamíferos. Los mamíferos (fig. 1) están representados por 8 roedores (*Apodemus* gr. *sylvaticus-flavicollis*, *Glis glis*, *Arvicola terrestris*, *Microtus (Terricola) sp.*, *Chionomys nivalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus (Alexandromys) oeconomus*, *Microtus (Microtus) arvalis/agrestis*, , *Talpa sp.* y *Sorex gr. araneus-coronatus*), los reptiles (fig. 2) por 2 saurios (*Lacertidae indet* y *Anguis fragilis*) y un ofidio (*Colubridae indet*) y los anfibios por dos anuros (*Bufo sp.* y *Rana sp.*).

Nivel	<i>Glis glis</i>	<i>Apodemus gr. sylvaticus-flavicollis</i>	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Microtus (Microtus) arvalis/agrestis</i>	<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	<i>Chionomys nivalis</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	<i>Talpa sp.</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>
1	3	6	1	2	1		3	0	1	3
2	2	9	5	8	2		3	4	2	5
3	4	1	3	9			1	2		1
4	1	3	1	5	1		0	1	2	1
5				2					4	
6			1	3						1
7		1		1				1	1	1
8		1	1	3					1	1
9			3	2	1			1	1	1
10				2		1				
11		1	2	2						
12		1	2						1	
13	1	1	1						1	

Tabla I. NMI de las diferentes especies de micromamíferos identificados.

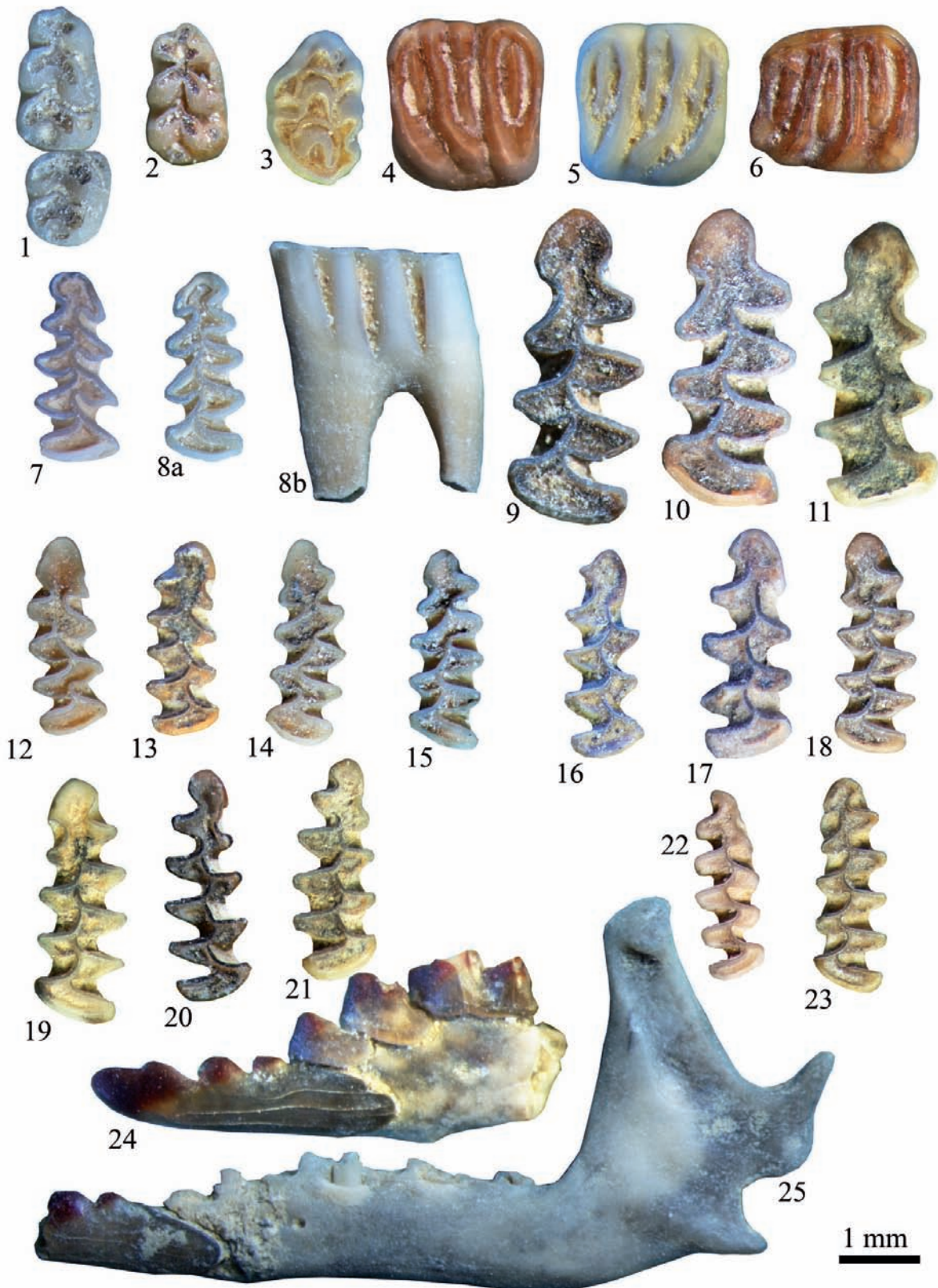


Figura 1 *Apodemus sylvaticus-flavicolis* 1 M/1-2 derechos; 2 M/1 derecho; 3 M1/ izquierdo; *Glis glis* 4 M1,2/ derecho; 5 M1,2/ izquierdo; 6 M/1,2 izquierdo; *Clethrionomys glareolus* 7 M/1 izquierdo; 8a M/1 derecho; 8b ídem, vista labial; *Arvicola terrestris* 9 M/1 izquierdo; 10 M/1 izquierdo; 11 M/1 derecho; *Microtus (Terricola)* sp. 12 M/1 derecho; 13 M/1 derecho; 14 M/1 izquierdo; 15 M/1 izquierdo; 16 *Microtus (Alexandromys) oeconomus* M/1 derecho; *Chionomys nivalis* 17 M/1 derecho; 18 *Microtus agrestis-arvalis* M/1 izquierdo; 19 M/1 izquierdo; 20 M/1 derecho; 21 M/1 derecho; 22 M/1 derecho; 23 M/1 izquierdo; *Sorex* grupo *araneus-arcticus* 24 fragmento mandíbula derecha; 25 mandíbula derecha.



Figura 2. *Anguis fragilis* 1 osteoderma; Lacertidae indet 2 vértebra troncal; *Bufo bufo*, 3 escápula derecha; *Bufo* cf. *calamita*, 4 ilion derecho; *Rana* sp. 5 ilion izquierdo. Barra de escala a para figuras 1-2 y b para figuras 3-5.

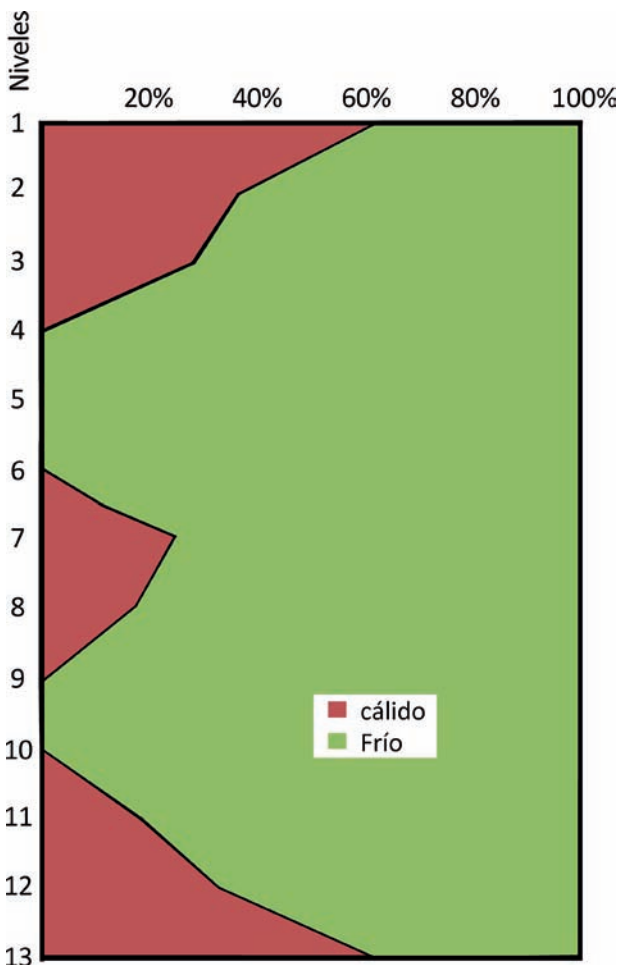


Figura 3. Variaciones relativas de temperatura obtenidas en base a la abundancia relativa del NMI de las especies más abundantes en zonas de bosque con respecto a las más abundantes en praderas.

3. CONCLUSIONES.

Teniendo en cuenta las afinidades autoecológicas de los taxones de micromamíferos encontrados y la proporción en la que se encuentran representados los mismos en la tafocenosis podemos reconstruir una curva de las variaciones relativas de las condiciones ambientales a lo largo del registro estratigráfico (fig. 3).

De esta manera desde los niveles más antiguos a los más modernos se puede observar que el nivel 13 comienza con unas condiciones ambientales benignas pero que paulatinamente se van haciendo más extremas, de manera que ya en el nivel 10 nos encontramos con niveles más bien fríos. Estas condiciones ambientales extremas se mantienen hasta los niveles 8 y 7 donde parece que debió darse una mejoría de las condiciones ambientales. Del nivel 7 al 6 se da un empeoramiento que continuaría hasta el nivel 3 donde comienza una mejoría hasta el nivel 1.

En el caso de los reptiles se puede observar que la presencia del lacertidae *Anguis fragilis* se encuentra asociado al último óptimo climático preservado en Askondo (niveles 1 al 3). La presencia de los anfibios representados por los géneros *Rana* y *Bufo* también coinciden con la interpretación obtenida con los micromamíferos ya que de los dos taxones *Rana* sp., que es el que mejor aguanta las temperaturas más bajas, se encuentra prácticamente en todos los niveles y sin embargo *Bufo* solamente en los cálidos de los niveles 1, 2 y 3.

4. BIBLIOGRAFÍA.

Bailón, S.

1991 *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse Université Paris VI, Paris.

Balcells E.

1975 "Observaciones en el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de estación vegetativa", *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología experimental* 7(2), 55-153.

Bea Sánchez, A.

1981 "Herpetofauna de Guipúzcoa. Estudio faunístico y relaciones con la climatología", *Munibe* 1-2, 115-154.

Bea Sánchez, A., Rodríguez Teijeiro, J.A., Jover Armengol, L.

1986 "Relations between meteorological variables and the initiation of the spawning period in

populations of *Rana temporaria* L. in the Atlantic region of the Basque Country”, *Amphibia-Reptilia* 7, 23-31.

Cuenca-Bescós, G., Straus, L. G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C.

2008 “Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: los pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria)”, *Revista Española de Paleontología* 23 (1), 91-126.

Galán Regalado, P.

2002 *Anguis fragilis*, 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-A.H.E., Madrid, 157-159.

Pemán Monterde, E.

1985 “Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla”, *Munibe* 37, 49-57.

Pokines, J.T.

1998 *The paleoecology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain*. Bar International series 713, London.

Salvador Milla, A.

1997 *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758, Salvador Milla, A. (coord.): *Fauna Ibérica, Reptiles*, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid, 10, 327-332.

Sesé Benito, C.

2005 “Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior de la Región Cantábrica: nuevos datos y síntesis”, *Monografía del Museo Nacional y Centro de investigación de Altamira* 20, 167-200.

Szyndlar Z.

1984 “Fossil Snakes from Poland”, *Acta Zoologica Cracoviensia* 28 (1), 1-156.

K O B I E [®]

**BIZKAIKO ARKEOLOGI INDUSKETAK
EXCAVACIONES ARQUEOLOGICAS EN BIZKAIA**

La cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria Reciente.



Joseba Rios-Garaizar, Diego Garate Maidagan, Asier Gómez-Olivencia (Coords.)

Con la colaboración de:

Arantza Aranburu Artano, Diego Arceredillo Alonso, Martín Arriolabengoa Zubizarreta, Salvador Bailon, Raphaëlle Bourrillon, Naroa Garcia-Ibaibarriaga, Alejandro García Moreno, Daniel Garrido Pimentel, Igor Gutiérrez Zugasti, Eneko Iriarte Avilés, María José Iriarte-Chiapusso, Theodoros Karampaglidis, Millán Mozota Holgueras, Xabier Murelaga Bereikua, Amaia Ordiales Castrillo, José Eugenio Ortiz Menéndez, Juan Rofes Chávez, Ziortza San Pedro-Calleja, Yolanda Sánchez-Palencia González, Trinidad Torres Pérez-Hidalgo

BAI 3

Bilbao 2013



Bizkaiko Foru Aldundia
Diputación Foral de Bizkaia

KOBIE



®

Revista KOBIE

Kultura Ondarearen Zerbitzua.
Bizkaiko Foru Aldundia
Servicio de Patrimonio Cultural.
Diputación Foral de Bizkaia
María Díaz de Haro, 11 - 6ª planta.
48013 Bilbao (Bizkaia)
e-mail: kobie@bizkaia.net

Teléfonos

Intercambio: 0034.94.4067723
Coordinador: 0034.94.4066957

ARGITARAZLEA - EDITOR



Bizkaiko Foru Aldundia
Diputación Foral de Bizkaia

ZUZENDARIA - DIRECTOR

Ernesto Nolte y Aramburu

KOORDINATZAILEA - COORDINADOR - MANAGING EDITOR

Mikel Unzueta Portilla. Kultura Ondarearen Zerbitzua BFA / Servicio de Patrimonio Cultural DFB

NOTA DEL EDITOR

Este trabajo ha sido financiado gracias a la Beca de Investigación José Miguel de Barandiaran del año 2010, siendo su título original: *Las ocupaciones humanas de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia)*.

La Diputación Foral de Bizkaia subvencionó los trabajos de excavación (2007-2011) y los estudios complementarios (2012) que hicieron posible este trabajo.

KOBIE DIGITALA - KOBIE DIGITAL - DIGITAL KOBIE

Kobie aldizkariaren (1969-2013) sail eta edizio monografiko guztiak eskura daude helbide honetan: <http://www.bizkaia.net/kobie>

La Revista Kobie (1969-2013) puede ser consultada, en todas sus series y ediciones monográficas, acudiendo a la dirección: <http://www.bizkaia.net/kobie>

All series and monographic editions of Kobie Magazine (1969-2013) can be looked up in the following e-mail address: <http://www.bizkaia.net/kobie>

Depósito Legal:

BI-1340 - 1970

ISBN:

978-84-7752-470-X.

Título clave:

KOBIE

ISSN:

0214 - 7971

MAQUETACIÓN E IMPRESIÓN:

Flash Composition SL

www.flashcomposition.com

KOBIE SERIE BIZKAIKO ARKEOLOGI INDUSKETAK - EXCAVACIONES ARQUEOLOGICAS EN BIZKAIA, n° 3: 81-110
 Bizkaiko Foru Aldundia-Diputación Foral de Bizkaia
 Bilbao - 2013
 ISSN 0214-7971

ESTUDIO DE LOS MICROVERTEBRADOS DE LA CUEVA DE ARLANPE (LEMOA, BIZKAIA)

Study of small vertebrates from Arlanpe cave (Lemoa, Biscay)

Naroa Garcia-Ibaibarriaga¹
 Xabier Murelaga Bereikua¹
 Salvador Bailon²
 Juan Rofes Chávez¹
 Amaia Ordiales Castrillo¹

Palabras clave: Microvertebrados. Pleistoceno. Cuaternario. Cornisa Cantábrica.

Gako-Hitzak: Mikroornodunak. Pleistozenoa. Kuaternarioa. Kantauriar Erlaitza.

Key words: Small vertebrates. Pleistocene. Quaternary. Cantabrian Range.

RESUMEN

En el presente trabajo se presentan los resultados del estudio de los restos de microvertebrados (anfibios, reptiles y mamíferos) del yacimiento de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). Los anfibios se encuentran representados por cinco taxones (*Salamandra salamandra*, *Alytes obstetricans*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita* y *Rana* gr. *temporaria-iberica*) y los reptiles por seis (*Lacerta* sp., *Anguis fragilis*, *Coronella* cf. *austriaca*, *Coronella* cf. *gironnica*, *Natrix* sp. y *Vipera* cf. *seoanei*). Por su parte, se han identificado 23 especies de micromamíferos (*Oryctolagus cuniculus*, *Castor fiber*, *Marmota marmota*, *Cricetulus* (*Allocrietus*) cf. *bursae*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Myodes glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus* (*Alexandromys*) *oeconomus*, *Microtus* (*Microtus*) *arvalis*, *Microtus* (*Microtus*) *agrestis*, *Microtus* (*Terricola*) sp., *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Sorex* aff. *coronatus-araneus*, *Sorex* aff. *minutus*, *Neomys* spp., *Crocidura russula*, *Talpa* cf. *europaea*, *Erinaceus* cf. *europaeus* y Chiroptera indet.). La asociación encontrada en el sector de la entrada sugiere que las condiciones ambientales más cálidas registradas en este sector se dieron en los niveles anteriores al Solutrense y en los posteriores al Magdalenense. En el sector central hay dos enfriamientos coincidentes con la talla 7 (Paleolítico Medio Antiguo) y la talla 4 (nivel Gravetiense reciente). El sector del fondo comienza con un nivel del Paleolítico Medio Antiguo frío que deriva en unas condiciones más cálidas hacia la talla 12. Este enfriamiento perdura hasta la talla 6.

1 Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Euskal Herriko Unibertsitatea, UPV-EHU. Barrio Sarriena s/n 48940 Leioa. naroa.garcia@ehu.es
 2 UMR 7209 - UMR 7194, CNRS, Département EGB du MNHN de Paris, 55 rue Buffon, CP 55, 75005, Paris.

LABURPENA

Lan honetan Arlanpe aztarnategiko (Lemoa, Bizkaia) mikroornodunen (anfibio, narrasti eta ugaztunak) ikerketaren emaitzak aurkezten dira. bost anfibio (*Salamandra salamandra*, *Alytes obstetricans*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita* eta *Rana temporaria-iberica*) eta sei narrasti taxoi desberdin (*Lacerta* sp., *Anguis fragilis*, *Coronella* cf. *austriaca*, *Coronella* cf. *girondica*, *Natrix* sp. eta *Vipera* cf. *seoanei*) identifikatu dira. Bestalde, 23 mikrougaztun espezieren (*Oryctolagus cuniculus*, *Castor fiber*, *Marmota marmota*, *Cricetulus (Allocricetus)* cf. *bursae*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Myodes glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus (Alexandromys) oeconomicus*, *Microtus (Microtus) arvalis*, *Microtus (Microtus) agrestis*, *Microtus (Terricola)* sp., *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Sorex* aff. *coronatus-araneus*, *Sorex* aff. *minutus*, *Neomys* spp., *Crocidura russula*, *Talpa* cf. *europaea*, *Erinaceus* cf. *europaeus* eta Chiroptera indet.) aztarnak ere badaude. Sarreran aurkitutako elkarketaren arabera zonalde honetan erregistratutako egoera klimatikorik epelenak Solutre Aldiaren aurreko mailetan eta Magdalen Aldiaren ondorengoetan emandakoak izan ziren. Erdialdeko eremuan 7. taila (Erdi Paleolito Zaharra) eta 4. taila (Gravetiari Berria) hozte uneak izango dira. Azkenik, aztarnategiaren barnealdeko eremua Erdi Paleolito Zaharraren amaieran hotz batekin hasten bada ere, 12. tailarantz egoera epelagoa aurkituko dugu. Ondoren emango den hotzaldiak gutxienez 6. tailara arte iraungo du.

ABSTRACT

This paper provides the study of the microvertebrates assemblage (amphibians, reptiles and mammals) from the site of Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). Amphibians are represented in the site by five taxa, (*Salamandra salamandra*, *Alytes obstetricans*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita* and *Rana temporaria-iberica*) and the reptiles by six (*Lacerta* sp., *Anguis fragilis*, *Coronella* cf. *austriaca*, *Coronella* cf. *girondica*, *Natrix* sp. and *Vipera* cf. *seoanei*). A total of 23 different small mammal taxa have been successfully identified (*Oryctolagus cuniculus*, *Castor fiber*, *Marmota marmota*, *Cricetulus (Allocricetus)* cf. *bursae*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Arvicola amphibius*, *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Myodes glareolus*, *Pliomys lenki*, *Microtus (Alexandromys) oeconomicus*, *Microtus (Microtus) arvalis*, *Microtus (Microtus) agrestis*, *Microtus (Terricola)* sp., *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Sorex* aff. *coronatus-araneus*, *Sorex* aff. *minutus*, *Neomys* spp., *Crocidura russula*, *Talpa* cf. *europaea*, *Erinaceus* cf. *europaeus* and Chiroptera indet.). The warmest environmental conditions recorded in the entrance sector, occurred in the levels underlying the Solutrean and in those above the Magdalenian period. In the central sector there are two cooling episodes coincident with the end of the Early Middle Palaeolithic one of them and with the Recent Gravettian level the other. At the back sector of the site, slightly harsher climatic conditions are dominant at the formation of the lowermost levels (Early Middle Palaeolithic). The conditions became warmer in the middle part of this level. Finally a subsequent cooling lasted, at least, until the spit number six.

1. INTRODUCCIÓN.

En la mayoría de los yacimientos (exceptuando trampas naturales, p.ej.) de la Cornisa Cantábrica los restos de macromamíferos acumulados están asociados a la actividad humana o a la de grandes carnívoros, y por lo tanto, su presencia relativa estará en muchas ocasiones condicionada por las apetencias cinegéticas y depredadoras de estos. Por su parte, las acumulaciones de microvertebrados son comúnmente el resultado de la caza de mamíferos de pequeño tamaño, aves diurnas y aves nocturnas (Andrews 1990), además de algunos casos en los que se ha identificado su consumo por parte de los humanos (Bailon y Rage 2005; Lloveras 2011). De estos tres grupos, las aves nocturnas son las que menos daño causan a los restos, por lo que la mayoría de los restos conservados en los yacimientos son acumulados por estos agentes biológicos. Además, estas rapaces son las más generalistas a la hora de cazar, lo cual hace que la tanatocenosis que generan, se acerque bastante a la biocenosis existente en el momento de la formación del depósito.

Los microvertebrados son mucho más sensibles que los macrovertebrados a los cambios ambientales. Por esta razón, el estudio de los microvertebrados en la Cornisa Cantábrica está resultando ser de gran utilidad a la hora de realizar las reconstrucciones ambientales del entorno de los yacimientos, tanto arqueológicos como exclusivamente paleontológicos (Antoliñako Koba, Zubeldia *et al.* 2007; Kobeaga, Murelaga *et al.* 2007; Askondo, Murelaga *et al.* 2012; Peña Larga, Rofes *et al.* 2013a; Santimamiñe, Rofes *et al.* 2013b; El Mirón, Cuenca-Bescós *et al.* 2008; Erralla, Peman 1985; Cobrante, Sesé 2009; etc.). Las interpretaciones ambientales realizadas se pueden comparar por niveles y así obtener las curvas de variación ambiental a lo largo del registro sedimentario conservado en los yacimientos.

En algunos casos, la ocupación humana en estos yacimientos suele limitar la presencia de las rapaces nocturnas, por lo que disminuye la cantidad de restos acumulados por los mismos. De esta manera, los momentos en los que desciende de forma acuciada el número de restos se pueden interpretar como periodos de importante ocupación humana, mientras que los aumentos importantes reflejarían una disminución (o inexistencia) de la ocupación humana (Rofes *et al.* 2013a, b).

En el presente trabajo se presentan los resultados del estudio de los restos de microvertebrados (anfibios, reptiles y mamíferos) del yacimiento de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). Este estudio se ha dividido por sectores: sector Entrada, sector Central y sector Fondo. En total se han contabilizado alrededor de 39.900 restos óseos correspondientes a un número mínimo de 977 individuos (154 anfibios, 23 reptiles y 800 micromamíferos) identificados a nivel de género y/o especie.

2. METODOLOGÍA.

Los 39.900 restos de microvertebrados de este estudio consisten en fragmentos de huesos desarticulados y piezas dentarias provenientes, en su mayoría, del lavado-tamizado del sedimento realizado durante las campañas de excavación de 2008 a 2011. Todo el sedimento extraído fue cribado con agua o flotado, utilizando para ello un tamiz inferior de 0,5 de luz de malla. Posteriormente, y para facilitar el triado, el poso resultante fue tamizado en tres fracciones (0,5/1-2 mm, 2-4 mm, >4 mm). La separación de los restos a estudiar de la muestra estéril y el fotografiado de los mismos, se han realizado con la ayuda de una lupa binocular Nikon SMZ-U, que tiene acoplada una cámara digital Nikon DIGITAL SIGHT DS-L1 perteneciente al Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Facultad de Ciencia y Tecnología de la UPV/EHU. Para este trabajo se han seleccionado, de todos los concentrados obtenidos del lavado de sedimento, aquellas muestras que estuvieran más completas y que reflejasen la estratigrafía de las tres zonas excavadas (zona de entrada, central y fondo) (tab. I y II) (fig. 1).

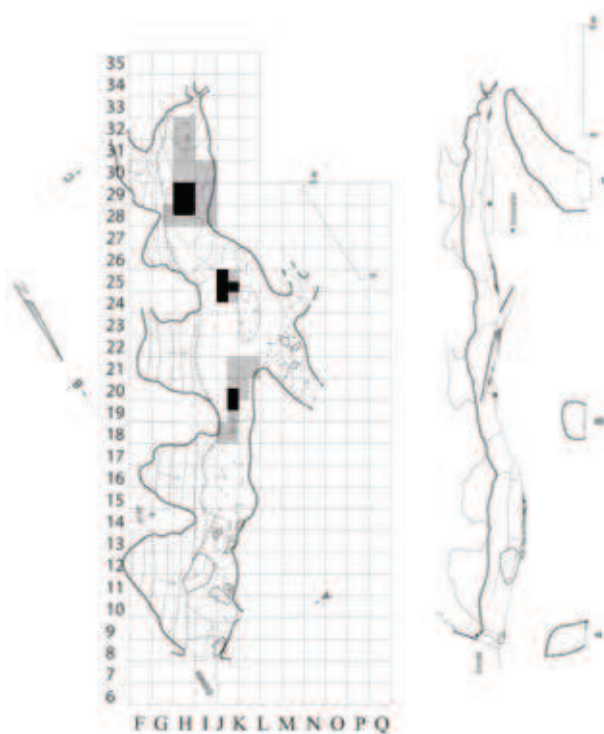


Figura 1. Planimetría de Arlanpe. En negro los cuadrantes y/o cuadros de los que se ha recogido sedimento para este estudio microfaunístico.

Cuadro	Talla	Nivel	Adscripción Cronocultural
J19.2	1	Sup	Revuelto superficial
J19.2	2	Sup	Revuelto superficial
J19.2	4	Sup	Revuelto superficial
J19.2	5	Fosa	Tardorromano
J19.2	7	I	Magdaleniense Medio
J19.2	9	I	Magdaleniense Medio
J19.2	11	I	Magdaleniense Medio
J19.2	12	I-II	Magdaleniense Medio-Solutrense Superior
J19.2	13	II	Solutrense Superior
J19.2	14	II	Solutrense Superior
J19.2	15	II	Solutrense Superior
J19.2	16	II	Solutrense Superior
J19.2	17	II-IV sup	Paleolítico Superior indet.
J19.2	18	II-IV sup	Paleolítico Superior indet.
J19.2	19	Madriguera	Paleolítico Superior indet.
J19.2	20	II-IV sup	Paleolítico Superior indet.
J19.2	21	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	22	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	23	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	24	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	25	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	26	Madriguera	
J19.2	27	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	28	Madriguera	
J19.2	29	V	Paleolítico Medio Antiguo
J19.2	30	Madriguera	
J19.2	31	Madriguera	
J19.2	32	V	Paleolítico Medio Antiguo
J20.4	26	IV	Paleolítico Medio Antiguo
J20.4	27	Madriguera	
J20.4	28	Madriguera	
J20.4	29	Madriguera	
J20.4	30	V	Paleolítico Medio Antiguo
J20.4	31	V-VI	Paleolítico Medio Antiguo
J20.4	32	VI	Paleolítico Medio Antiguo
J20.4	34	VII	Esteril Base de la secuencia
J20.4	35	VII	Esteril Base de la secuencia
J20.4	36	VII	Esteril Base de la secuencia

Tabla I. Adscripción crono-cultural de las tallas del sector de entrada analizadas en este trabajo.

Cuadro	Talla	Nivel	Cronocultural
Central			
J25	4	2	Gravetiense reciente
J25	5	3	Paleolítico Medio Antiguo
J25	6	3	Paleolítico Medio Antiguo
J24	7	3	Paleolítico Medio Antiguo
J24	8	3/4	Paleolítico Medio Antiguo
J25	9	4	Paleolítico Medio Antiguo
Fondo			
H29	1	A	Revuelto superficial
H29	2	A-B	Revuelto superficial
H29	3	B	Revuelto
H29	4	B	Revuelto
H29	5	B	Revuelto
H29	6	C	Paleolítico Medio Antiguo
H29	7	C-D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	8	C-D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	9	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	10	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	11	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	12	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	13	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	14	D	Paleolítico Medio Antiguo
H29	15	D	Paleolítico Medio Antiguo

Tabla II. Adscripción crono-cultural de las tallas de los sectores central y fondo analizadas en este trabajo.

En el caso de los micromamíferos, la presencia de los diferentes taxones se ha estimado en base a todas las piezas dentarias conservadas, a excepción de los miembros de la subfamilia Arvicolinae, para los que solamente se ha utilizado el primer molar inferior. La determinación sistemática se ha realizado a partir de la morfología y talla de los dientes. La nomenclatura sistemática sigue los trabajos de Wilson y Reeder (2005). Las descripciones de los dientes de arvicolinos sigue los trabajos de van der Meulen (1973) y de Heinrich (1978), para los insectívoros el de Reumer (1984), para los lagomorfos el de López-Martínez (1989), para los esciúridos el de Cuenca-Bescós (1988) y para los glíridos el de Daams (1981). Para diferenciar entre las especies del género *Arvicola* se ha utilizado el índice SDQ de Heinrich (1982).

Los restos de herpetofauna han sido identificados siguiendo los criterios generales en micropaleontología (Bailón 1991, 1999; Blain 2009; Szyndalar 1984)

y la clasificación taxonómica se ha realizado siguiendo a Carretero *et al.* (2011). La atribución específica del material se ha basado principalmente en los elementos diagnósticos: vértebra troncal para el caudado, el lacértido y las serpientes; vértebras, elementos dentarios y osteodermos en el lución, y húmero, ilion y escápula en el caso de los anuros. Los fósiles han sido agrupados usando el método del número mínimo de individuos (NMI), contabilizando el elemento diagnóstico y teniendo en cuenta, siempre que haya sido posible, la lateralidad y el sexo (anuros) (tab. III-VI).

La información corológica y los datos ecológicos de las especies presentes en el yacimiento (hábitat, biología, depredadores, etc.) proceden principalmente de los trabajos de Peman (1985), Sesé (2005), Pokines (1998), Rofes *et al.* (2013a, b), Cuenca-Bescós *et al.* (2009), García-París *et al.* (2004), Salvador (1998) y Pleguezuelos *et al.* (2004).

Las familias o grupos con especies que tienen aptitudes ecológicas opuestas (como los lacértidos), no se han tenido en cuenta a la hora de las reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas. Por otra parte, debido a que el hallazgo de los seis molares de marmota y el único molar de castor no corresponde con los sectores y tallas en los que se estaba recogiendo el sedimento para el estudio de la microfauna, y que por lo tanto, no se conoce la representatividad del resto de los pequeños vertebrados de esas zonas, estos taxones tampoco han sido tenidos en cuenta a la hora de realizar las estimaciones de las variaciones ambientales.

Las variaciones relativas de temperatura inferidas a partir de los restos de microvertebrados han sido calculadas en base al número mínimo de individuos. En el caso de los micromamíferos se coteja la relación de abundancia de las especies de roedores indicativas de un medio boscoso (tab. VII) (*Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Myodes glareolus*, *Glis glis* y *Eliomys quercinus*) con respecto a las de medios más abiertos como praderas (tab. VII) (*Cricetulus (Allocricetus) cf. bursae* y todos los Arvicolinae descritos en este trabajo a excepción de *Myodes glareolus*). El descenso proporcional de los roedores indicativos de masa boscosa corresponderá con un enfriamiento de las condiciones ambientales del entorno del yacimiento, mientras que la mejoría de las mismas conllevará un aumento de la proporción de estas especies. La presencia de *Bufo calamita* y las dos especies de *Coronella* identificadas en el yacimiento son indicativas de ambiente cálido, mientras que el resto de las especies herpetológicas son marcadoras de medios húmedos (tab. VII).

3. CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS.

Por lo general, las acumulaciones de microvertebrados que solemos encontrar en los yacimientos cársticos suelen estar generadas por la actividad de aves rapaces nocturnas y en menor medida por pequeños mamíferos. En función del tipo de corrosión química que presentan los restos, se puede diferenciar si se trata de una rapaz nocturna, la cual suele producir una

corrosión química ligera a moderada, o si se trata de un pequeño mamífero, en cuyo caso la alteración es mucho mayor al sufrir los restos el ataque de los jugos gástricos del depredador. En el caso de Arlanpe, a excepción de unos pocos restos, los molares de micromamíferos presentan muy poca corrosión química, por lo que, en base al trabajo de Andrews (1990), el depredador que generó la acumulación de los micromamíferos se podría incluir dentro de la categoría 1 definida por este autor.

Algunos huesos largos como el urostilo, ilion o húmero de los anfibios de Arlanpe presentan trazas de digestión y fracturación (Pinto-Llona y Andrews 1999). Teniendo en cuenta que los ránidos suelen tener las articulaciones perfectamente osificadas, es de resaltar la digestión de algunos húmeros pertenecientes a este grupo, de los que en muchos casos solo se ha conservado la parte del cóndilo. Por su parte, la mayoría de las vértebras de las serpientes muestran ligeras trazas de digestión, aunque hay alguna con trazas de digestión gástrica y corrosión considerables. En lo que respecta a los restos de lución (*Anguis fragilis*), no se aprecian signos de digestión a destacar.

Por lo tanto, a partir de estos dos parámetros, parece que el origen de la acumulación de los restos de microfauna de Arlanpe podría ser mixto. El elevado número de restos post-craneales de *Anguis fragilis*, en los que además apenas se aprecian signos de digestión, correspondería a individuos muertos *in situ*. La mayoría de los restos de anfibios y de micromamíferos probablemente fueron acumulados por una rapaz nocturna (categoría 1 *sensu* Andrews 1990) como la lechuza común (*Tyto alba*), mientras que los reptiles y algunos ránidos parecen proceder de la depredación y consumo por parte de pequeños carnívoros.

4. SISTEMÁTICA.

En total se han identificado 39900 restos, pudiéndose determinar 34 taxones diferentes de microvertebrados. De los taxones descritos en este trabajo, 23 son mamíferos, 5 anfibios y 6 reptiles.

Cuadro	Talla	Nivel	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Arvicola sapidus</i>	<i>Chionomys nivalis</i>	<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	<i>Pliomys lenky</i>	<i>Myodes glareolus</i>	<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	<i>Glis glis</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	<i>Cricetulus (Allocrietus) cf. bursae</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	<i>Talpa cf. europaea</i>	<i>Sorex aff. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex aff. minutus</i>	<i>Neomys spp.</i>	<i>Crociodura cf. russula</i>	<i>Erinaceus cf. europaeus</i>	Chiroptera indet	
J19	1	SUP									2	1				1	1	1			1			
J19	2	SUP	2			1		1				3	1				1					2		
J19	4	SUP	1			1	1	1				2	1				2	1						
J19	5	FOSA							3			2					3							
J19	7	I		1		1	2	2	2			3				3	1	1						
J19	9	I	3				2	4	1															
J19	11	I	7		1	1	3	4	2			1					3	1						
J19	12	I-II	2		1		1	1	1										1					
J19	13	II	1		1	1	1	6	1			1	1			1	2	2						
J19	14	II	7				4	2	3			1					3							
J19	15	II	5		1	1	4	1	2			1					2	2						
J19	16	II	6				2	4	1								2	1	1					
J19	17	II-IV sup	5		1	1	3	3									2							
J19	18	II-IV sup	3		1	1	3	8	3	1						1	1	2		1				
J19	19	II-IV sup	4		1		4	7	1							1	1	2	1				1	
J19	21	IV	4		1	1	2	6	1			3					2	1						
J19	22	IV	2		1	2	1	2	1			1					1	1						
J19	23	IV	2					6	2			1	1		1	1	1	1						
J19	24	IV				1	1	1	2			2	1		1		1	1						
J19	25	IV	3			1		2	2			1	1				2			1				
J19	27	V	1					1	1			2		1			2	1	1					
J19	28	MADRI												1			1		1					
J19	30	MADRI	3					6	1	1		1	1	1		1	3	1						
J19	31	MADRI	1									1					2							
J19	32	V	1						2			1		1			1	1						
J20	26	IV	1				2	1		1		1				2	1							
J20	27	MADRI	4			2	3	4	1								3	1						
J20	28	MADRI			1											1	1	2						
J20	29	MADRI	5		3	1	2	10	1			1					3	2				1		
J20	30	V	4				1	2	1			1	1				1	2						
J20	31	V-VI	2				1	3	2			1					1	2				1		1
J20	32	VI	2					3	1	1		2					1	1						
J20	34	VII	1							1							1	2				1		
J20	35	VII	1														1	2				1		
J20	36	VII	1														1	3				1		

Tabla III. Número Mínimo de Individuos (NMI) por Nivel de cada taxón encontrado en zona de la Entrada (J19 y J20) del yacimiento de Arlanpe.

Cuadro	Talla	Nivel	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Arvicola sapidus</i>	<i>Chionomys nivalis</i>	<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	<i>Microtus (Alexandromys) oeconomus</i>	<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>	<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>	<i>Pliomys lenky</i>	<i>Myodes glareolus</i>	<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	<i>Glis glis</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	<i>Cricetulus (Allocricetus) cf. bursae</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	<i>Talpa cf. europaea</i>	<i>Sorex aff. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex aff. minutus</i>	<i>Neomys spp.</i>	<i>Crocidura cf. russula</i>	<i>Erinaceus cf. europaeus</i>	Chiroptera indet
Central																							
J25	4	2	4		1	2	1	11	4	1		1	1	1			1	2					
J25	5	3	6		2	3	2	8	4	3		3	6	2	1		2	3				1	
J25	6	3	3				1		2	1		1	1	1	1		1						
J24	7	3	4		1	3	5	11	5	1		1	1				1	3					
J24	8	3			1	1	2	3	2	1		2					1						
J25	9	4	6			1	1	7	1	2		2	1	1			1	1					
Fondo																							
H29	1	A	2		1			3	2	1		2	1			1	2	1					
H29	2	A-B			2		1	4				1	1			1	1						
H29	3	B						1				1	1			1	1	1					
H29	4	B				1		1			1	3	1				1	1					
H29	5	B	1					2	1			2					1						
H29	6	C	2					3					1				1						
H29	7	C-D	2	1	1			2	1	1		1	1	1			1	2				1	
H29	8	C-D	2		1	1		2	2	1		1	1				1	1				1	
H29	9	D	5			2		8	3	1		4	2	1			3		2				
H29	10	D	3					3	3	1		2	1	2	1		1	1					
H29	11	D	2			2		3	1	1		3	1	1	1		2	1				1	
H29	12	D								1		4	1	1			2	1					
H29	13	D								1		2						1					
H29	14	D										2		1				2					
H29	15	D																1					

Tabla IV. Número Mínimo de Individuos (NMI) por Nivel de cada taxón encontrado en zona Central (J24 y J25) y zona del Fondo (H28 y H29) del yacimiento de Arlanpe.

Cuadro	Talla	Nivel	<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bufo calamita</i>	<i>Rana gr. temporaria-iberica</i>	<i>Anguis fragilis</i>	<i>Coronella cf. austriaca</i>	<i>Coronella cf. girondica</i>	<i>Natrix sp.</i>	<i>Vipera cf. seoanei</i>
J19	1	SUP						1			0	
J19	2	SUP						1			0	
J19	3	SUP						1	1		0	
J19	4	SUP						2		1	1	1
J19	5	FOSA						1		1	0	1
J19	6	I	1				1	2	1		1	
J19	7	I					1	1			1	
J19	8	I					1	1		1	0	
J19	9	I						1			0	
J19	10	I					1	1			0	
J19	11	I						1			0	
J19	12	I-II					1	1			0	
J19	13	II					1	1			0	
J19	14	II					1				0	
J19	15	II					1				0	
J19	16	II					1				0	
J19	18	II-IV sup					1	1			1	
J19	19	MADRI			1	2	3	1			0	
J19	20	II-IV sup			2		2				0	
J19	21	IV			4		2	2			0	
J19	22	IV						1			0	
J19	23	IV					1	1			0	
J19	24	IV				1	1	1			0	1
J19	25	IV						1			0	
J19	26	MADRI					1	1			1	
J19	27	V						1			0	
J19	28	MADRI					1	1			1	1
J19	29	V						1			0	
J19	30	MADRI					1	1		1	1	
J19	31	MADRI					1	1			0	
J19	32	V						1			0	
J20	26	IV					1	1	1	0		
J20	27	MADRI					3	1				
J20	28	MADRI					1	1				
J20	29	MADRI			1		1	1				
J20	30	V					2	1				
J20	31	V-VI					1	1				
J20	32	VI					1	1				
J20	34	VII			1		2					
J20	35	VII			1		1					
J20	36	VII			1							

Tabla V. Número Mínimo de Individuos (NMI) por Nivel de cada taxón encontrado en zona de la Entrada (J19 y J20) del yacimiento de Arlanpe.

Cuadro	Talla	Nivel	<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bufo calamita</i>	<i>Rana gr. temporaria-iberica</i>	<i>Anguis fragilis</i>	<i>Coronella cf. austriaca</i>	<i>Coronella cf. girondica</i>	<i>Natrix sp.</i>	<i>Vipera cf. seoanei</i>
Central												
J25	4	2			1		1	1	1			
J25	5	3			1		1	3				
J25	6	3					1	1				
J24	7	3			1			1				
J24	8	3						1				
J25	9	4					1	1				
J25	9	4						1				
Fondo												
H28	1	A			1			1				
H28	2	A					1	1				
H28	3	B					1	1				1
H28	4	B					1	1				1
H28	5	B			1			1		1		
H28	6	C					1	1				
H28	7	C					1					
H28	9	D						1				
H28	10	D					1	1				
H28	11	D					1					
H28	12	D					1	1				
H28	13	D					1					
H28	15	D	1				2	1				
Fondo												
H29	1	A			1		1	2		1		
H29	2	A-B					1	1				
H29	3	B						1				
H29	4	B					2	1				
H29	5	B		1			1	1				
H29	6	C					1	1				
H29	7	C-D					1	1				
H29	9	D					2					
H29	10	D			1		3					
H29	11	D					3					

Tabla VI. Número Mínimo de Individuos (NMI) por Nivel de cada taxón encontrado en zona Central (J24 y J25) y zona del Fondo (H28 y H29) del yacimiento de Arlanpe.

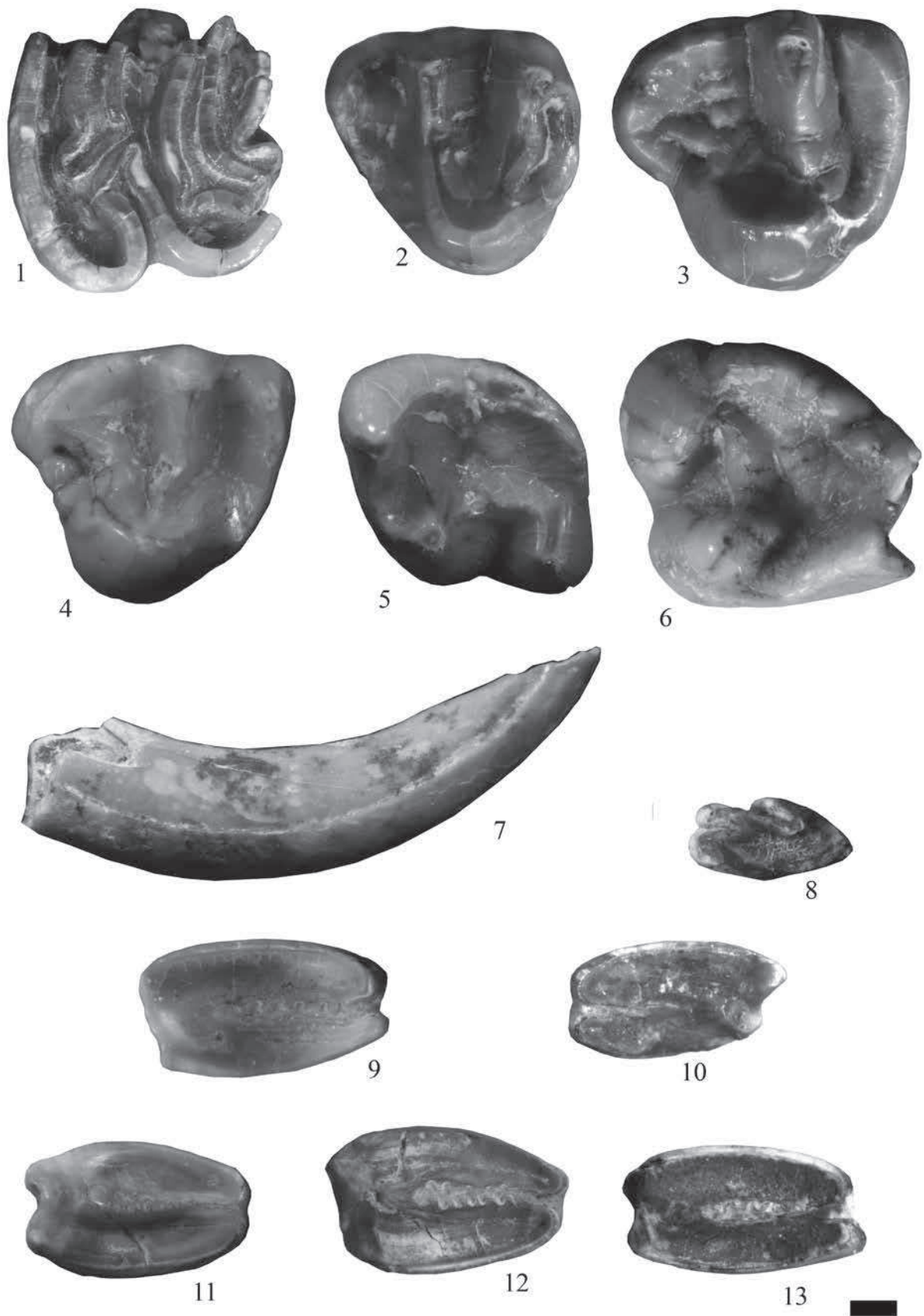


Figura 2. *Castor fiber* 1 M1-2/ derecho; *Marmota marmota* 2 D4/ izquierdo; 3 M3/ derecho; 4 M3/ derecho; 5 M1-2 izquierdo; 6 M3 izquierdo; 7 Incisivo; *Oryctolagus cuniculus* 8 P2 izquierdo; 9 M1/ derecho; 10 M2/ izquierdo; 11 P4/ derecho; 12 M1/ derecho; 13 P4/ derecho. Barra de escala= 1mm.

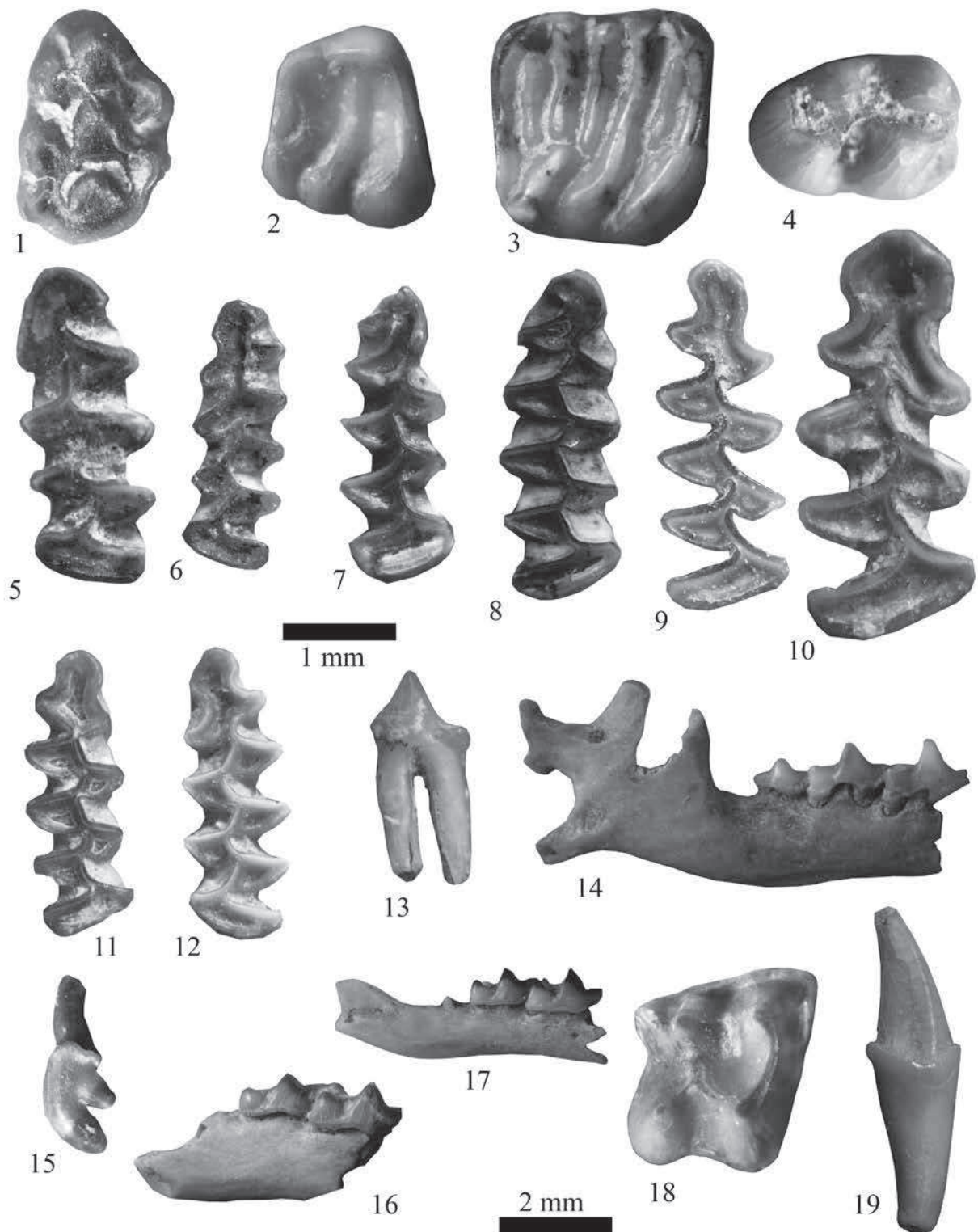


Figura 3. *Apodemus sylvaticus-flavicollis* 1 M1/ derecho; *Eliomys quercinus* 2 M1 izquierdo; *Glis glis* 3 M2 izquierdo; *Cricetulus (Allocricetus)* cf. *bursae* 4 M/3 derecho; *Chionomys nivalis* 5 M/1 izquierdo; *Microtus (Terricola)* sp. 6 M/1 derecho; *Microtus (Alexandromys) oeconomus* 7 M/1 derecho; *Microtus (Microtus) agrestis* 8 M/1 derecho; *Pliomys lenki* 9 M/1 derecho; *Arvicola amphibius* 10 M/1 derecho; *Microtus (Microtus) arvalis* 11 M/1 derecho; 12 M/1 izquierdo; *Talpa cf. europaea* 13 P/1 izquierdo; *Crocidura russula*; 14 mandíbula derecha; *Sorex* aff. *coronatus-araneus* 15 I1/ izquierdo; 16 fragmento de mandíbula con M/1-M/2; *Sorex* aff. *minutus* 17 fragmento de mandíbula derecha; *Erinaceus* cf. *europaeus* 18 M2/ derecho; Chiroptera indet. 19 canino. Barra de escala= 1mm para 1-13 y 2 mm para 14-19.

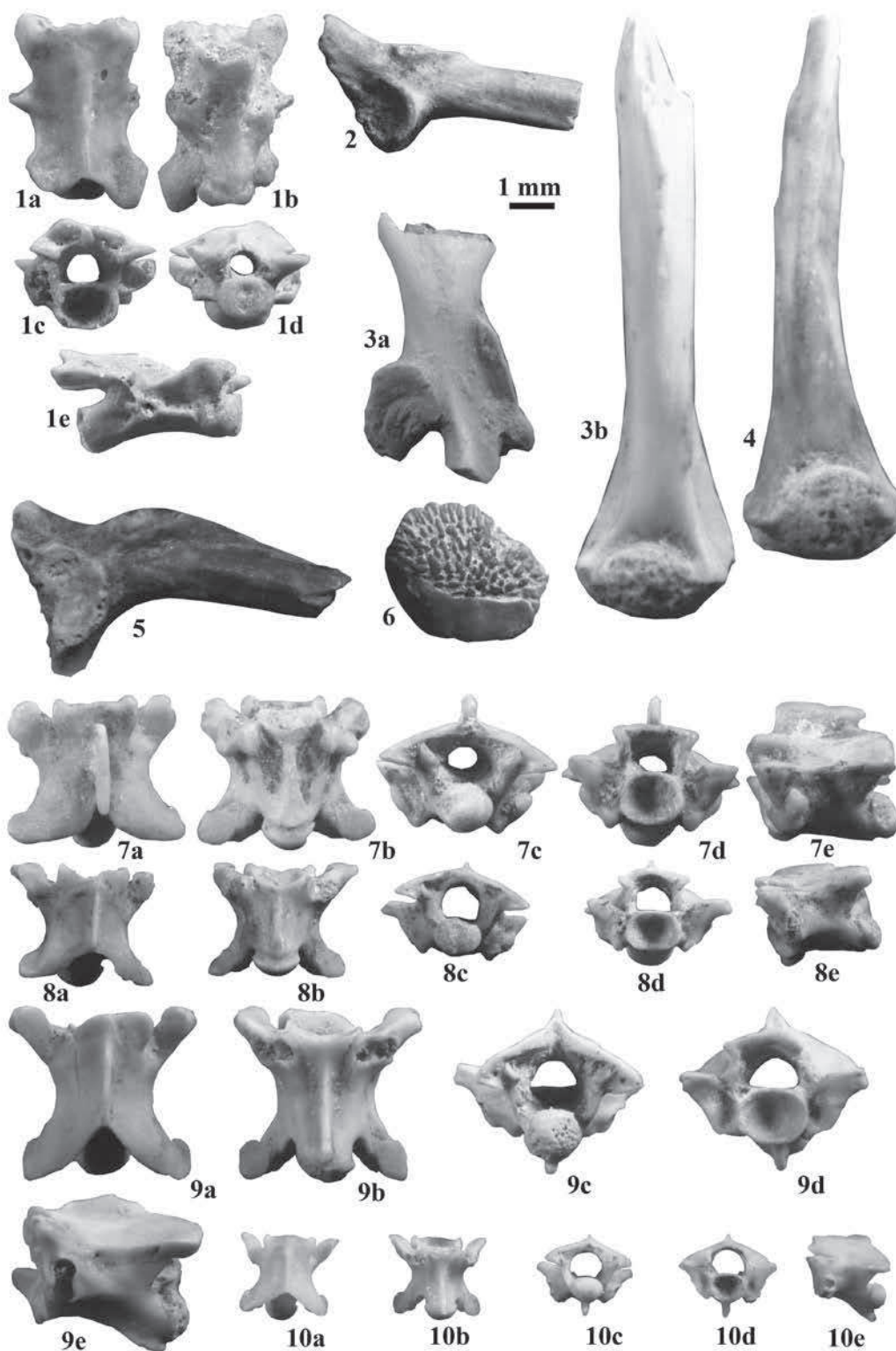


Figura 4. *Salamandra salamandra* 1a Vértebra troncal vista dorsal; 1b Ídem vista ventral; 1c Ídem vista anterior; 1d Ídem vista posterior; 1e Ídem vista lateral derecha; *Alytes obstetricans* 2 Ilión derecho; *Bufo bufo* 3a Escápula derecha; 3b Húmero derecho; *Bufo calamita* 4 Húmero izquierdo; *Rana gr. temporaria-iberica* 5 Ilión derecho; *Anguis fragilis* 6 Osteodermo; *Coronella cf. austriaca* 7a Vértebra troncal vista dorsal; 7b Ídem vista ventral; 7c Ídem vista posterior 7d Ídem vista anterior ; 7e Ídem vista lateral izquierda; *Coronella girondica* 8a Vértebra troncal vista ventral; 8b Ídem vista dorsal; 8c Ídem vista posterior; 8d Ídem vista anterior; 8e Ídem vista lateral izquierda; *Natrix* sp. 9a Vértebra troncal vista dorsal; 9b Ídem vista ventral; 9c Ídem vista posterior; 9d Ídem vista lateral izquierda anterior; 9e Ídem vista lateral; *Vipera cf. seoanei* 10a Vértebra troncal vista dorsal ventral; 10b Ídem vista ventral; 10c Ídem vista posterior; 10d Ídem vista anterior; 10e Ídem vista lateral izquierda. Barra de escala= 1mm.

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Lagomorpha Brandt, 1855

Familia Leporidae Fischer, 1817

Género *Oryctolagus* Lilljeborg, 1873.

Oryctolagus cuniculus Linnaeus, 1758 (fig. 2. 8-13) (tab. III -IV) Conejo común

Los restos de conejo son escasos, y la mayoría de ellos provienen de los concentrados gruesos obtenidos en la excavación y no de las muestras de microfauna.

Se trata de una especie exigua en la región cantábrica y muy abundante en toda la cuenca mediterránea. Actualmente el conejo común (no doméstico) no se encuentra en la zona Norte de la Península Ibérica ni en zonas frías de alta montaña (Sesé 2005). Por otro lado no descartamos la presencia de la liebre fuera de los cuadros muestreados por microfauna.

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Castoridae Hemprich, 1820

Género *Castor* Linnaeus, 1758

Castor fiber Linnaeus, 1758 (fig. 2. 1) Castor europeo

Descripción y discusión:

Solamente se ha encontrado un molar en la talla 17 del cuadro K21 que se pueda atribuir al castor. Los molares hipsodontos, lofodontos y de gran talla de esta especie asociada a zonas de vegetación densa y de ribera, son fácilmente distinguibles.

Aun cuando el castor europeo ha sido muy abundante en Europa, en la actualidad se encuentra sobre todo en Europa oriental. En el registro fósil de la zona atlántica de la Cornisa Cantábrica es muy escaso, citándose solamente en el nivel Auriñaciense (IIIb) de Lezetxiki (Altuna 1972). En la vertiente Mediterránea no son mucho más abundantes sus citas, puesto que solo se ha registrado en Coscobillo (Ruiz de Gaona 1941) y en los niveles Azilienses de Zatoya (Altuna y Mariezkurrena 2001).

Familia Sciuridae Fischer de Waldheim, 1817

Género *Marmota* Blumenbach, 1779.

Marmota marmota (Linnaeus, 1758) (fig. 2. 2-7) Marmota alpina

Descripción y discusión:

Seis piezas dentarias halladas en los cuadros J24 (tallas 5 y 9) y J25 (tallas 5, 12 y 13) pertenecen a la marmota. Los molares son braquiodontos y lofodontos. Aunque morfológicamente sean similares a los de las ardillas (*Sciurus vulgaris*) su tamaño notablemente superior hace que sean fáciles de diferenciar.

En la actualidad la marmota habita en la zona alpina, por encima de la zona de bosque, en prados abiertos y a altitudes entre los 1.800 y 2.400 metros. Normalmente la presencia de este taxón se ha asociado a momentos climáticos fríos.

Familia Cricetidae Murray, 1866

Subfamilia Cricetinae Fischer, 1817

Género *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867

Cricetulus (Allocricetus) cf. bursae (Schaub, 1930) (fig. 3. 4) (tab. III-IV)

Descripción y discusión:

Aunque se trate de una especie muy común en los yacimientos de la Península Ibérica desde el final del Pleistoceno inferior (Gran Dolina de Atapuerca, Cuenca-Bescós *et al.* 2010) hasta su último registro en la Cueva Ambrosio ca. 17.000 BP (Sesé y Soto 1988), no hay constancia de ella en la región Pirenaica (Arribas 2004), mientras que en la Cornisa Cantábrica solamente se ha encontrado en el yacimiento de Lezetxiki II (Rofes *et al.* 2012). Según Kowalski (2001) *Allocricetus bursae* sería sinónima de la especie actual *Cricetulus migratorius* (hámster migratorio), por lo que no se habría extinguido en el Pleistoceno superior. A falta de que se realice un estudio en detalle para resolver esta cuestión, hay autores que proponen seguir diferenciando estos dos taxones (Sesé *et al.* 2011a). En el presente trabajo hemos seguido esa última propuesta.

Cricetulus (Allocricetus) bursae fue una especie muy común en toda Europa, especialmente durante los periodos más áridos del Pleistoceno, siendo indicativa de estepa y clima seco (Kowalski 2001; Sesé 2005).

Familia Gliridae Muirhead, 1819

Género *Glis* Brisson, 1762

Glis glis (Linnaeus, 1766) (fig. 3. 3) (tab. III-IV) Lirón gris

Descripción y discusión:

La complejidad de la morfología dentaria con crestas accesorias permiten atribuir algunas piezas dentarias a la especie *Glis glis*.

El lirón gris es una especie de bosque cálido que en el País Vasco actualmente sólo habita en bosques caducifolios del área cantábrica y pirenaica. No se han encontrado restos de *Glis glis* en los niveles fríos del Pleistoceno superior y Holoceno inferior, por lo que su presencia suele ser indicativa de climas templados, además de masas arbóreas importantes (Peman 1985).

Género *Eliomys* Wagner, 1840

Eliomys quercinus (Linnaeus, 1766) (fig. 3. 2) (tab. III-IV) Lirón careto

Descripción y discusión:

La morfología dentaria, sencilla, sin crestas accesorias, y de menor talla que *Glis glis*, permiten adscribir las piezas a *Eliomys quercinus*.

El lirón careto se adapta a distintos hábitats, y aunque también aparece en zonas más bajas y pedregosas de matorrales (Sesé 2005), es muy numeroso en los

bosques caducifolios y de coníferas, tanto de Pirineos como de los Alpes, en altitudes de hasta 2.000 metros. Considerada como especie termófila, su presencia durante el Pleistoceno está relacionada con bosques de clima templado (Sesé 2005).

Familia Cricetidae Murray, 1866

Subfamilia Arvicolinae Gray, 1821

Género *Arvicola* Lacépède, 1799

Arvicola amphibius (Linnaeus, 1758) (fig. 3. 10) (tab. III-IV) Rata topera

Descripción y discusión:

Los molares arvizodontos desarrollan cemento en los entrantes que hay entre los triángulos. Los M/1 están constituidos por cuatro triángulos linguales y tres labiales. El complejo posterior de estas piezas dentarias presenta tres triángulos no comunicados o débilmente comunicados entre ellos, mientras que el complejo anterior está compuesto por dos triángulos comunicados (t4-t5), que a su vez, se unen con el lóbulo anterior. El esmalte tiene continuidad en todo el perímetro del molar, siendo más grueso en el lado mesial de los triángulos que en el distal. Los valores de SDQ calculados han proporcionado valores inferiores a 100.

La rata topera actualmente posee una amplia distribución paleártica, encontrándose en casi toda Eurasia, desde la costa mediterránea hasta el Océano Glacial Ártico (Sesé 2005). En la Península Ibérica vive en poblaciones aisladas en el Norte: en los Pirineos, el Norte de Gipuzkoa, y empezando desde el Norte de Bizkaia hasta la Sierra de los Ancares de Lugo, y el Norte de Portugal.

Necesita suelos profundos y húmedos para sobrevivir, habitando en alta montaña y en praderas, a distintas altitudes. También aparece cerca de los ríos y arroyos, pero nunca en bosques densos (Sesé 2005). En simpatria con *A. sapidus*, suele ocupar zonas más alejadas de los ríos y arroyos (Cuenca-Bescós *et al.* 2008).

Arvicola sapidus Miller, 1908 (tab. III-IV) Rata de agua

Descripción y discusión:

Solamente se han encontrado dos M/1, uno en el nivel I del cuadro J19 y el otro en el nivel C-D del cuadro H29, atribuibles a esta especie. Estas piezas presentan un índice SDQ mayor de 100, lo cual los separaría, *a priori*, de *A. amphibius*.

La rata de agua vive en la mayor parte de Francia y en toda la Península Ibérica. Suele encontrarse en zonas húmedas, cerca de circulaciones constantes de agua y en zonas de vegetación herbácea y matorrales.

Género *Chionomys* Miller, 1908

Chionomys nivalis (Martins, 1842) (fig. 3. 5) (tab. III-IV) Topillo nival

Descripción y discusión:

El M/1 presenta cuatro triángulos y entrantes en el lado lingual y tres en el lado labial. Este molar no tiene raíces y desarrolla cemento en los entrantes. El elemento más característico es el lóbulo anterior, que tiene una morfología de hongo inclinado hacia el lado labial.

Los topillos nivales viven en poblaciones aisladas de Europa y Asia, y en la Península Ibérica solo se encuentra en Sierra Nevada y en los montes del Norte. A pesar de que ha sido citada cerca del nivel del mar, en la localidad de Ramales de la Victoria (Cantabria) (Sesé 2005), normalmente habitan en laderas orientadas al sur, abiertas, pedregosas y con poca vegetación de la alta montaña. Teniendo en cuenta la distribución de la especie durante el Cuaternario y su distribución actual, Kowalski (1992) relaciona la presencia de este taxón más con la existencia de zonas abiertas que con zonas de alta montaña.

Género *Myodes* Pallas, 1811

Myodes glareolus Schreber, 1780 (tab. III-IV) Topillo rojo

Solo ha aparecido un molar atribuible a esta especie en el nivel B del cuadro H29. La presencia de raíces y de cemento en los entrantes, junto con el hecho de que el esmalte tenga el mismo grosor en todo el perímetro oclusal, sitúa el material dentro de la especie *Myodes glareolus*.

El topillo rojo se encuentra asociado a zonas boscosas o con abundante vegetación, sobre todo en climas templados. Aunque su proporción relativa es alta en climas templados, también se puede encontrar en climas más fríos, siempre en una menor proporción (Peman 1985; Peman 1990a).

Género *Pliomys* Méhely, 1914

Pliomys lenki Heller, 1930 (fig. 3.9) (tab. III-IV)

Descripción y discusión

Especie caracterizada por la presencia de raíces, la ausencia de cemento en los entrantes y por que el grosor del esmalte en los triángulos es mayor en el lado mesial que en el posterior. *Pliomys* es un género extinto cuyo último registro en Europa corresponde a niveles del Musteriense. Pero en la Península Ibérica se mantuvo a lo largo del Pleistoceno superior (Sesé 2005), siendo su cita más moderna la de niveles del Magdalenense superior de la Cueva del Mirón (Cantabria) (Cuenca-Bescós *et al.* 2009).

Normalmente en la Península Ibérica se ha encontrado asociada a especies más propias de ambientes

cálidos, por lo que se cree que fueron estas condiciones climáticas más benignas de esta zona las que contribuyeron a que se mantuviera durante un lapso temporal mayor que en el resto de Europa (Sesé 1994 y 2005).

Género *Microtus* Schrank, 1798

Subgénero *Alexandromys* Ognev, 1914

Microtus (Alexandromys) oeconomus (Pallas, 1776) (fig. 3. 7) (tab. III-IV) Topillo ártico

Descripción y discusión:

Los molares no tienen raíces y presentan cemento entre los triángulos. Al apenas desarrollarse el triángulo 6 en el M/1, carácter diagnóstico propio de esta especie, el lóbulo anterior presenta una marcada asimetría, con cinco triángulos en el lado labial y tres en el lingual. Los triángulos t5-t7 se encuentran comunicados entre ellos, mientras que el triángulo t5 hace lo propio con el lóbulo anterior.

Actualmente, el topillo ártico habita en las zonas septentrionales de Eurasia (Holanda, Alemania, Polonia, Escandinavia y toda Siberia), pero está ausente en la Península Ibérica. Especie muy común en zonas de Taiga y Tundra, suele encontrarse en zonas muy húmedas como praderas, juncales y zonas pantanosas (Sesé 2005). Debido a su reparto periártico, algunos autores (Chaline 1972; Peman 1985), relacionan el incremento de sus poblaciones durante el Pleistoceno con las etapas climáticas más frías. De todas maneras, también aparece en las etapas climáticas más templadas, aunque siempre en proporciones mucho más pequeñas.

Subgénero *Microtus* Schrank, 1798

Microtus (Microtus) arvalis (Pallas 1778) (fig. 3. 11 y 12) (tab. III-IV) Topillo campesino

Los M/1 presentan una morfología similar a la especie *M. (Microtus) agrestis*, de la cual se diferencian al presentar una disposición casi simétrica y en paralelo de t4-t5 y de t6-t7. Los ángulos entrantes tienen una disposición similar a los salientes, lo que hace que el complejo anterior sea más redondeado que en su congénere.

El topillo campesino, al ser una especie más oportunista que *M. (Microtus) agrestis*, presenta una distribución geográfica más diversa (Cuenca-Bescós *et al.* 2008). Vive en muchas zonas de Europa, y en la Península Ibérica su distribución alcanza el Sistema Ibérico, Sistema Central, Meseta Norte y Norte de la Península, pero nunca la zona mediterránea. Aunque vive en zonas abiertas, también habita algunas áreas con abundante vegetación arbustiva y herbácea (Sesé 2005).

Microtus (Microtus) agrestis (Linnaeus, 1761) (fig. 3. 8) (tab. III-IV) Topillo agreste

Descripción y discusión:

Los M/1 tienen un complejo anterior con 4 triángulos casi cerrados, y tanto los triángulos t4 y t5, como t6 y t7, son asimétricos y alternantes. También los ángulos entrantes presentan una fuerte alternancia.

Aunque su congénere presente una mayor distribución en Europa, el topillo agreste alcanza latitudes más altas. En la Península Ibérica solo aparece en la zona Norte, por lo que es indicador del clima Atlántico (Arrizabalaga *et al.* 1986). Habita los espacios donde predomina el clima centroeuropeo, desde bosques hasta zonas abiertas de poca vegetación, como praderas húmedas y juncales (Sesé 2005).

Subgénero *Terricola* Fatio, 1867

Microtus (Terricola) sp. Fatio, 1867 (fig. 3. 6) (tab. III-IV)

Descripción y discusión:

Los molares no presentan raíces, pero si cemento en los entrantes. Los M/1 se caracterizan por la presencia de cuatro triángulos en el lado lingual y cinco en el lado labial. Los triángulos t4-t5 se encuentran totalmente comunicados entre ellos, dibujando un rombo, llamado “el primer rombo Pitimiano”. Los triángulos t6-t7 también se encuentran comunicados entre ellos y forman “el segundo triángulo Pitimiano”.

Actualmente coexisten en la Cornisa Cantábrica dos especies de este género: *M. (T.) lusitanicus* y *M. (T.) pyrenaicus*, las cuales es muy difícil diferenciar debido a su gran parecido morfológico. Es por ello por lo que el material estudiado se ha determinado como *M. (Terricola) sp.* Las especies de este género están presentes en zonas de suelos profundos y húmedos, o en zonas de pradera con abundante vegetación.

Familia Muridae Illiger, 1811

Subfamilia Murinae Illiger, 1811

Género *Apodemus* Kaup, 1829

Grupo *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) ***-flavicollis*** (Melchior, 1834) (fig. 3. 1) (tab. III-IV) Ratón de campo-Ratón leonado

Descripción y discusión:

Los representantes de este género se caracterizan por tener dientes braquiodontos. La superficie oclusal está formada por seis cúspides en los primeros molares (tanto superior como inferior), y cuatro en los molares segundo y tercero. En la cara labial el M/1 tiene tres cúspides accesorias, de dos a una el M/2, y el M/3 esta reducido y con la parte posterior estrechada (Cuenca Bescós *et al.* 2008).

En la Península Ibérica coexisten dos especies del género: *A. sylvaticus* y *A. flavicollis*. Diferenciarlas utilizando las características de los molares es muy

difícil y por esa razón, han sido agrupadas y descritas dentro del grupo *A. sylvaticus-flavicollis*.

Este grupo es abundante tanto en Europa, como en la Península Ibérica. *A. flavicollis* posee una distribución más restringida, sobre todo en la Península Ibérica, donde sólo se cita en la zona Norte, desde los Pirineos hasta Asturias. Por su parte, el ratón de campo ocupa la totalidad de la Península, siendo más abundante en la zona mediterránea (Alcántara de la Fuente 1992).

Aunque en el Pleistoceno y Holoceno de la Cornisa Cantábrica se pueden encontrar tanto en periodos templados, como en más fríos, las poblaciones suelen ser más abundantes cuando las temperaturas son suaves, hay una elevada humedad y las masas boscosas presentan un desarrollo importante. Es por ello por lo que se las considerada como indicadoras de climas cálidos (Peman 1990a).

Orden Eulipotyphla Waddell, Okada y Hasegawa, 1999

Familia Soricidae Fischer, 1814

Subfamilia Soricinae Fischer, 1814

Género *Sorex* Linnaeus, 1758

Grupo *Sorex aff. araneus* Linnaeus, 1758- **aff. coronatus** Millet, 1882 (fig. 3. 15-16) (tab. III-IV) Musaraña bicolor-Musaraña tricolor

Descripción y discusión:

El color rojo de las cúspides de los dientes es un claro indicativo de la subfamilia Soricinae. La pequeña talla, y la presencia de incisivos inferiores con tres cúspulas en la superficie oclusal, permiten incluir este material dentro del género *Sorex*.

Hoy en día coexisten en la Península Ibérica las especies *S. araneus*, *S. granarius*, *S. coronatus* y *S. minutus*. Diferenciar estas especies en Arlanpe utilizando elementos dentarios y oseos sueltos resulta muy difícil, así que los especímenes se incluyen en dos grupos: *Sorex araneus-coronatus* y *Sorex minutus*. El tamaño general de los dientes y el esqueleto del segundo es pequeño, característica que lo diferencia del primero. El primero guarda semejanzas con el grupo *Neomys fodiens-anomalus*, pero se diferencia de este último en el tamaño de los molares, en la cantidad de cúspulas del lado oclusal de los incisivos inferiores, en la cantidad de antemolares superiores y en la forma del cóndilo articular.

Las especies de este grupo habitan en la zona norte de la Península Ibérica. *S. araneus* vive al Norte de Cataluña, desde los Pirineos hasta el Prepirineo Catalán, mientras que *S. coronatus* está presente desde los Pirineos hasta Galicia, y al sur hasta el Sistema Ibérico (López-Fuster y Ventura 1996). Se encuentran en zonas húmedas con abundante vegetación tipo herbácea, arbustiva o arbórea (Pokines 1998; Cuenca-Bescós *et al.* 2008).

Sorex aff. minutus Linnaeus, 1766 (fig. 3.17) (tab. III-IV) Musaraña enana

Descripción y discusión:

Debido a la coloración rojiza de las piezas dentarias el material se incluye dentro de la subfamilia Soricinae. El pequeño tamaño de los elementos estudiados se incluye dentro del rango de variación existente en el grupo *S. minutus*.

La musaraña enana vive en ambientes húmedos y fríos, asociada sobre todo a zonas con densa cobertera vegetal, en pastizales y bosques (Sesé 2005).

Género *Neomys* (Kaup, 1829)

Neomys spp. (tab. III-IV)

Descripción y discusión:

La morfología del cóndilo y el tamaño separan este material del resto de los miembros de la familia Soricidae. A falta de un estudio en detalle y de la revisión de más material, no podemos precisar la especie. El hallazgo de especímenes de dos tamaños diferentes podría deberse tanto a la presencia de individuos adultos y juveniles de la misma especie como a la presencia de dos especies distintas de este género en Arlanpe.

Neomys sp. aparece en los yacimientos de la Cornisa Cantábrica del Pleistoceno superior de Antoliñako Koba (Zubeldia *et al.* 2007), Amalda (niveles IV y VI) (Peman 1990b) y Laminak II (en el nivel II) (Peman 1994). *Neomys* es un género semiacuático, por lo que su presencia se suele asociar con cursos de agua en las cercanías de los yacimientos (Sesé 2005).

Subfamilia Crocidurinae Milne-Edwards, 1872

Género *Crocidura* Wagler, 1832

Crocidura russula Hermann, 1870 (fig. 3. 14) (tab. III-IV) Musaraña gris

Descripción y discusión:

El cóndilo subtriangular y la ausencia de pigmento en los dientes son propios del género *Crocidura*. La morfología del cíngulo en los M/1,2 y la forma general de la mandíbula, sitúan el material dentro de la especie *Crocidura russula*.

La musaraña gris es una especie que prefiere los biotopos secos y descubiertos, aunque también se puede encontrar en bosques y zonas arbustivas (Sesé 2005; Peman 1985).

Familia Talpidae Fischer, 1814

Género *Talpa* Linnaeus, 1758

Talpa cf. europaea Linnaeus, 1758 (fig. 3. 13) (tab. III-IV) Topo común

Descripción y discusión:

El tamaño y la morfología de los molares, y lo característico del esqueleto postcranial de los tálpidos, permiten su adscripción, aunque con reservas, a la especie *Talpa europaea*.

Talpa es un género muy extendido en Europa. En la Península Ibérica aparece en el noreste del territorio, entre Asturias y Cataluña, y hasta el Sistema Central hacia el sur (Sesé 2005).

Los topos son euritermos y cavadores. Habitan praderas húmedas, necesitando de suelos profundos para sobrevivir (Cuenca-Bescós *et al.* 2008). Por esa razón, la presencia del género puede tomarse como indicativa de humedad.

Familia Erinaceidae Fischer, 1814

Género *Erinaceus* Linnaeus, 1758

Erinaceus cf. europaeus Linnaeus, 1758 (fig. 3. 18) (tab. III-IV) Erizo común

Descripción y discusión:

Entre el material analizado en Arlanpe se ha encontrado un único molar en el nivel 3 del cuadro J25. Actualmente el erizo común presenta una amplia distribución por toda la Península Ibérica, aunque siempre en altitudes inferiores a los 1.600 metros. En la Cornisa Cantábrica se encuentra tanto en zonas boscosas, como abiertas, siempre que haya vegetación arbustiva. Por lo general, prefiere las zonas de tránsito entre los bosques y los espacios abiertos con escasa vegetación (Sesé *et al.* 2011b).

Orden Chiroptera Blumenbach, 1779.

Chiroptera indet. Blumenbach, 1779. (fig. 3. 19) (tab. III-IV)

Descripción y discusión:

Se han encontrado cinco restos dentarios que se atribuyen a quirópteros, sin poder llegar a realizar una determinación más precisa.

Clase Amphibia Gray, 1825

Orden Caudata Fischer von Waldheim, 1813

Familia Salamandridae Goldfuss, 1820

Género *Salamandra* Laurenti, 1768

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) (fig. 4. 1a-1e) (tab. V-VI) Salamandra común

Descripción y discusión:

Esta especie únicamente se registra en el nivel D del H28.2 del sector de la Entrada y en el nivel magdalenense del J19.2 del sector del Fondo. Las vértebras dorsales, aunque parcialmente fragmentadas por su parte ventral, presentan rasgos característicos de

esta especie. El arco neural esta aplanado dorso-ventralmente, mientras que la neuroespinia, alargada y baja, no alcanza el límite posterior del arco neural. Los dos procesos transversales que forman los soportes costales, son cilíndricos y están unidos por una lámina ósea. Ventralmente el foramen subcentral presenta un surco lateral (Bailon 1991).

La salamandra común es una especie ligada principalmente a las zonas húmedas y sombrías de los bosques caducifolios, aunque puede habitar otro tipo de comunidades vegetales siempre que la humedad sea elevada. Es una especie totalmente terrestre que prefiere los suelos con sustrato poco compacto, desde el nivel del mar hasta los VI00m. Es poco resistente a la desecación, por lo que suele ser indicativa de climas no muy secos (García-París *et al.* 2004; Pleguezuelos *et al.* 2004).

Orden Anura Fischer von Waldheim, 1813

Familia Alytidae Fitzinger, 1843

Género *Alytes* Wagler, 1829

Alytes cf. obstetricans (Laurenti, 1768) (fig. 4. 2) (Tab V-VI) Sapo partero común

Descripción y discusión:

Solamente disponemos de un ilion en el nivel B del Sector del Fondo, el cual parece corresponder a una tejonera que ha excavado materiales de los niveles inferiores. El ilion es una de las piezas óseas más características de este taxón. El hueso, desprovisto de ala dorsal, presenta una *pars ascendes* claramente alargada, mientras que la *pars descendes* está menos expandida que en otros Alytidae (Félix y Montori 1986). La tuberosidad es claramente alargada, mientras que la *pars descendes* está menos expandida que en otros Alytidae. La tuberosidad superior, situada sobre gran parte de la cavidad acetabularia y con un perfil lateral claramente rectangular, está bien desarrollada, aunque sin sobresalir lateralmente (Blain 2009).

El sapo partero común es una especie abundante en el tercio norte peninsular que se distribuye principalmente por zonas de alta pluviosidad. Debido a su prolongado desarrollo larvario, requiere de puntos de agua casi permanentes. Aunque ocupa multitud de hábitats, desde el nivel del mar hasta los 2400m en los Pirineos, normalmente está relacionado con praderas húmedas. Tiene la habilidad de enterrarse a bastante profundidad, por lo que su presencia en algunos yacimientos arqueológicos se puede deber a muertes *in situ* (García-París *et al.* 2004; Pleguezuelos *et al.* 2004).

Familia Bufonidae Gray, 1825

Descripción y discusión:

Hay numerosos fósiles identificados como pertenecientes a la familia Bufonidae, sobre todo en el sector de Entrada, cuya determinación específica no es posi-

ble debido a la fragmentación y digestión que presentan. Es por ello por lo que no han sido tenidos en cuenta a la hora de la reconstrucción paleoambiental y climática.

Género *Bufo* Laurenti, 1768

Bufo bufo (Linnaeus, 1758) (fig. 4. 3a-3b) (tab. V-VI) Sapo común

Descripción y discusión:

El sapo común ha sido identificado en las tres zonas excavadas, aunque su repartición a lo largo de la secuencia estratigráfica es variable. La mayoría de los individuos se hallan en el sector de Entrada, con al menos 11 individuos representados en los cuadrantes J19.2 y J20.4. Al igual que para las ranas, los elementos más diagnósticos son el ilion, el húmero y la escápula (Sanchiz 1977). El Ilión, sin cresta dorsal, presenta una tuberosidad superior unilobular bien desarrollada cuyo borde dorsal es redondeado, lo cual lo diferencia de *Bufo calamita*. Por su parte la escápula es alargada y de borde sinuoso. Tiene una apófisis glenoidea robusta y visible en vista dorsal. La ausencia de fosa supraglenoidea hace que el material sea adscrito a *Bufo bufo*. En cuanto al húmero, se han identificado piezas pertenecientes tanto a machos como a hembras. El húmero de los machos presenta una diáfisis recta en vista ventral. Tanto la cresta radial, como el epicóndilo, están moderadamente desarrollados, y el cóndilo, bien osificado, se encuentra desplazado en referencia al eje de la diáfisis. Por su parte, las hembras presentan un húmero con diáfisis robusta y curvada, sin cresta paraventral y fosa cubital cerrada (Bailon 1999).

Es una especie euroasiática de amplia distribución, presente desde el nivel del mar hasta los 2.600m en el Pirineo. Tolerante a una amplia variedad de hábitats, su presencia puede estar condicionada por la existencia de aguas constantes y de cierta profundidad, preferentemente con vegetación. En el País Vasco presenta una marcada preferencia por los bosques caducifolios con ríos y torrentes (García-París *et al.* 2004; Pleguezuelos *et al.* 2004).

Bufo calamita (Laurenti, 1768) (fig. 4. 4) (tab. V-VI) Sapo corredor

Descripción y discusión:

El sector de Entrada es el único en el que se ha constatado la presencia del sapo corredor, con un mínimo de tres individuos. La asignación específica se ha basado en un ilion y dos humeros, uno de macho y otro de hembra. La tuberosidad superior del ilion es prominente, unilobulada y picuda. Además, el ilion presenta una lámina postero-ventral denominada "lámina calamita" (Sanchiz 1977). En cuanto al húmero, la diáfisis es netamente más curvada y más robusta que el resto de los Bufonidos, además de que las dimensiones relativas del epicóndilo y del cóndilo son

más grandes. En los machos el húmero suele ser más robusto, además de presentar un esbozo de cresta paraventral (Bailon 1999).

En la Península Ibérica el sapo corredor es una especie muy ubicua, ocupando todo tipo de hábitats, aunque su distribución en la región Eurosiberiana está limitada a regiones costeras o relativamente secas (García-París *et al.* 2004; Pleguezuelos *et al.* 2004). Su hábitat característico lo constituyen las zonas abiertas y secas, de vegetación escasa y baja, con sustrato suelto o rocoso (Blain *et al.* 2010).

Familia Ranidae Rafinesque-Schmaltz, 1814

Género *Rana* Linnaeus, 1758

Grupo *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 - *iberica* Boulenger, 1879 (fig. 4. 5 (tab. V-VI) Rana bermeja - Rana patilarga

Descripción y discusión:

Es uno de los taxones predominantes en Arlanpe, aun cuando no está presente en todas las muestras analizadas. Restos de este grupo de ranas se han encontrado en los tres sectores diferenciados a lo largo de la cueva, aunque es llamativa su amplia presencia en el sector del Fondo. Los restos muestran la morfología típica de los representantes del grupo de las ranas pardas, que en la zona de estudio son la *Rana temporaria* y la *Rana iberica*. Al no ser posible especificar más, optamos por incluir los restos dentro del grupo *Rana gr. temporaria-iberica*.

La asignación al género de las ranas pardas se basa en la escápula, ilion y húmero (Bailon 1999). La escápula, alargada y aplanada y con la superficie articular glenoidea bien delimitada, presenta una cresta glenoidea encorvada que llega hasta el borde anterior del hueso en la superficie interna, característica típica de las ranas pardas. Por su parte, el ilion tiene la cresta dorsal baja e inclinada medialmente que se prolonga posteriormente por la tuberosidad posterior, propia del género *Rana*. Pero la pieza ósea más característica de este género es el húmero, cuya diáfisis, recta, presenta un cóndilo esférico bien osificado situado en la prolongación del eje. Se han identificado humeros tanto de machos como de hembras, al presentar los de estos una cresta mesial en la cara dorso-ventral que remonta por la diáfisis de forma curvada y una cresta radial más desarrollada y curvada en el plano dorso-ventral.

Tanto la rana ibérica, como la rana bermeja presentan un amplio rango latitudinal, desde casi el nivel del mar hasta más de los 2.400 m. La *Rana iberica* es la especie de mayor aptitud acuática dentro de las ranas pardas ibéricas, mientras que la rana bermeja presenta hábitos bastante terrestres. Las ranas pardas son características de zonas húmedas y umbrías de alta pluviosidad, como los bosques de hoja caduca con pequeños cursos de agua permanentes o los prados húmedos con pasto denso (Blain *et al.* 2010).

Clase Reptilia Laurenti, 1798

Orden Squamata Opperl, 1811

Suborden Sauria MacCarthney, 1802

Familia Lacertidae Opperl, 1811

Género cf. *Lacerta* Linnaeus, 1758

Descripción y discusión:

Se ha identificado un número mínimo de seis individuos pertenecientes a este género, tres en el sector de Entrada y tres en el Fondo. El dentario muestra los caracteres típicos de la familia: canal de Meckel abierto y dientes pleurodontos, cilíndricos, monocuspidados o bicuspidados. Los maxilares presentan un amplio desarrollo de la proyección anterior de la apófisis dorsal (Barahona y Barbadillo 1997). Las vértebras, procelas, tienen cuerpo neural corto, convexo en sección transversal (Bailon 1991). La carena hemal es prominente y fina, mientras que el cótilo y el cóndilo son circulares. Las dimensiones y la morfología de estos elementos son comparables a los de los actuales representantes del género *Lacerta*.

Familia Anguillidae Linnaeus, 1758

Género *Anguis* Linnaeus, 1758

Anguis fragilis Linnaeus, 1758 (fig. 4. 6) (tab. V-VI) Lución

Descripción y discusión:

El lución es, junto con el grupo *Rana temporaria-iberica* la especie dominante entre los microvertebrados de Arlanpe. Aun cuando está presente en todos los sectores excavados, el sector de Entrada es donde se da mayor acumulación de este ánguilo, con un mínimo de 31 individuos identificados. La determinación específica se ha basado en las vértebras, osteodermos y algunas piezas mandibulares, todos ellos elementos bien caracterizados (Bailon 1991). Las vértebras dorsales, procelas y aplanadas dorso-ventralmente, presentan un cuerpo vertebral más largo que ancho. La neuroespinia es alargada y moderadamente alta, mientras que el cóndilo y cótilo están aplanados dorso-ventralmente. En el dentario, el canal de Meckel se estrecha hacia la parte anterior, mientras que la lámina horizontal presenta una espina esplenial característica de la familia Anguillidae. Los dientes subpleurodontos tienen forma de gancho y están encorvados hacia atrás.

El Lución, es un reptil higrófilo de costumbres semi-subterráneas, puesto que suele enterrarse entre la hojarasca. Está presente en diversos hábitats de la región Eurosiberiana, siempre que cuenten con estrato herbáceo más o menos denso. Prefiere enclaves relativamente húmedos y sombríos con cierta cobertura vegetal, principalmente bosques caducifolios y mixtos, matorrales y herbazales húmedos (Pleguezuelos *et al.* 2004; Salvador 1998).

Suborden Serpentes Linnaeus, 1758

Familia Colubridae Opperl, 1811

Entre el material, tres individuos registrados en el sector de Entrada y en el Fondo se han atribuido sólo a nivel de la familia.

Subfamilia Colubrinae Opperl, 1811

Género *Coronella* Laurenti, 1768

Coronella cf. *austriaca* Laurenti, 1768 (fig. 4. 7a-7e) (tab. V-VI) Culebra lisa europea

Descripción y discusión:

Las tres vértebras troncales asignadas a esta especie son parte del material del sector de Entrada, las cuales presentan las características típicas de este género: arco neural aplanado dorso-ventralmente, centrum convexo en corte transversal y no mayor de 5mm de longitud, carena hemal, poco definida, muy aplanada y alargada, procesos prezigapofisarios cortos y cóndilo y cótilo pequeños y circulares. La diferenciación de su congénere *C. girondica* se basa en las dimensiones de la prezigapófisis en su parte proximal (más robusta en *C. austriaca*), y en que la culebra lisa europea tiene la parapófisis más alargada que la diapófisis (Szyndalar 1984).

Esta culebra se encuentra amplia y homogéneamente distribuida por la región eurosiberiana, mayoritariamente en los macizos montañosos y relativamente húmedos. Ocupa una gran variedad de hábitats, generalmente de buena cobertura arbustiva o de matorral. Cuando está en simpatria con la culebra lisa meridional, *C. austriaca* suele ocupar zonas con mayor grado de cobertura vegetal y mayor humedad ambiental (Pleguezuelos *et al.* 2004; Salvador 1998).

Coronella cf. *girondica* (Daudin, 1803) (fig. 4. 8a-8e) (tab. V-VI) Culebra lisa meridional

Descripción y discusión:

Los restos adscritos a esta especie están repartidos en los tres sectores del yacimiento, aunque es en el nivel magdalenense de la Entrada donde se da la mayor acumulación. Las vértebras presentan las características típicas de este género (ver más arriba). La prezigapófisis de estas vértebras es más estrecha en su parte proximal y además la parapófisis y la diapófisis presentan el mismo tamaño, por lo que han sido adscritas a esta especie (Szyndalar 1984).

En el norte peninsular la culebra lisa meridional está presente en zonas despejadas, en claros de bosque y matorral mediterráneo, en zonas de media montaña. Donde convive con *C. austriaca* se muestra mucho más termófila, y ocupa zonas más cálidas, secas y soleadas y con menos cobertura vegetal (Pleguezuelos *et al.* 2004; Salvador 1998).

Subfamilia Natricinae Bonaparte, 1838

Género *Natrix* Laurenti, 1768

Natrix sp. (fig. 4. 9a-9e) (tab. V-VI)

Descripción y discusión:

En el nivel superior y en las tallas inferiores coincidentes con canales de madrigueras de la zona de la Entrada se ha constatado la presencia de natricinos. La morfología general de las vértebras corresponde al modelo de *Natrix* (Szyndalar 1984). Así, las vértebras troncales se caracterizan por tener centrum vertebral más largo que ancho y una superficie ventral no convexa transversalmente. La hipapófisis, de forma sigmoidal, es corta, al igual que los procesos parapofisarios. Por su parte, el arco neural es convexo en vista posterior, mientras que el cóndilo y el cótilo, de dimensiones reducidas, son circulares. Desgraciadamente, el estado de conservación de estas vértebras no permite una asignación específica precisa.

Actualmente habitan en la zona de estudio tanto la culebra de collar (*N. natrix*), como la culebra viperina (*N. maura*). Son serpientes cuya vinculación con el agua es clara, aun cuando *N. natrix* es menos dependiente que su congénere. Se hallan en gran variedad de hábitats forestales, como bordes o zonas aclaradas de bosques o formaciones de matorral, siempre que haya un grado importante de humedad (Pleguezuelos *et al.* 2004; Salvador 1998).

Familia Viperidae Opperl, 1811

Género *Vipera* Laurenti, 1768

Vipera cf. *seoanei* Lateste, 1879 (fig. 4. 10a-10e) (tab. V-VI) Víbora de Seoane

Descripción y discusión:

Seis vértebras troncales han sido identificadas en el sector de Entrada y del Fondo de Arlanpe. Estas vértebras muestran las características típicas del género (Szyndalar 1984): hipapófisis recta, arco neural aplinado en vista posterior, espina neural bien desarrollada sin que sobresalga posteriormente, y cóndilo y cótilo bien desarrollados. Aunque las similitudes morfológicas de las vértebras troncales dificultan en gran medida la asignación específica, asignamos las víboras presentes en Arlanpe a *Vipera* cf. *seoanei* por cuestiones biogeográficas.

La víbora de Seoane es una especie endémica de la Península Ibérica, cuya área de distribución se extiende por las regiones costeras del Cantábrico, y las partes de montaña no mediterráneas de las regiones limítrofes. Ocupa zonas con cobertura de vegetación basal como zarzales y setos, las formaciones de matorral bajo o bordes de praderas y bosques, pero en las que sea posible una buena insolación (Pleguezuelos *et al.* 2004; Salvador 1998).

5. PALEOECOLOGÍA.

Para la estimación de las variaciones ambientales hemos separado el yacimiento en tres zonas: entrada, central y fondo. En la zona de entrada se dispone de dos columnas, una de ellas del cuadro J19 y la otra del cuadro J20 (tab. III y V). En la zona central se han utilizado las muestras de los cuadros J24 y J25 y en la de fondo de los cuadros H28 y H29 (tab. IV y VI). En la zona de entrada se estima que la talla 27 del cuadro J19 podría ser equivalente a la talla 30 del cuadro J20, siendo por lo tanto esta columna compuesta la que representa el mayor intervalo temporal del registro estudiado para la microfauna de Arlanpe.

5.1. Sector Entrada:

En base a las afinidades ecológicas de la asociación de roedores en los niveles más antiguos (tallas 35 y 36 del nivel VII del cuadro J20) del sector de la entrada las condiciones ambientales están dominadas por zonas abiertas, lo que en la Cornisa Cantábrica suele ser indicativo de periodos más fríos (fig. 5). Posteriormente, y hasta la talla 32 del nivel VI, se da una mejora marcada por el aumento de las masas boscosas. Aunque al final del nivel VI y comienzo del V (talla 31) las condiciones se deterioran, la talla 30 del cuadro J20 y la 27 del J19 (nivel V) nos indican una vuelta a condiciones ambientales más benignas. El cambio hacia condiciones más frías observado en el nivel IV se mantiene hasta la talla 15 del nivel II, donde comienza una pequeña mejora climática que llega hasta la talla 12 del mismo nivel. Posteriormente, a lo largo del nivel I, se observa un nuevo recrudescimiento de las condiciones ambientales (fig. 5). Los niveles superficiales, posiblemente holocenos, nos muestran una vuelta a una situación climática más benigna que las del Magdaleniense y Solutrense (fig. 5).

La secuencia paleoclimática del sector de Entrada reconstruida a partir de la herpetofauna (Figura 6) comienza en el nivel VII, el cual corresponde a unos momentos climáticamente benignos. Dominaría en el entorno de Arlanpe un paisaje boscoso con un grado de humedad elevado.

Por encima, se sitúa un nivel atribuido a una facies antigua del Paleolítico medio, por las características de la industria lítica, en la que se da una alternancia de tallas de madriguera entre los dos cuadrantes de los que disponemos muestras (J19.2 y J20.4). En lo que se refiere a los anfibios y reptiles, en este paquete se alternan tallas en las que únicamente hay taxones relacionados con el bosque, con otras en las que las especies de pradera y las relacionadas con masas de agua aumentan en detrimento de la masa boscosa. Coincidiendo con estas últimas tallas, disminuye la humedad, tal como lo indica la presencia de las cule-

	Rocoso	Pradera Húmeda	Pradera	Rivera	Bosque	Cueva
<i>Arvicola amphibius</i>		X				
<i>Arvicola sapidus</i>				X		
<i>Chionomys nivalis</i>	X					
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>		X				
<i>Microtus (Alexandromys) oeconomicus</i>		X		X		
<i>Microtus (Microtus) arvalis</i>			X			
<i>Microtus (Microtus) agrestis</i>			X			
<i>Pliomys lenky</i>						
<i>Myodes glareolus</i>					X	
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>					X	
<i>Glis glis</i>					X	
<i>Eliomys quercinus</i>					X	
<i>Allocricetus cf. bursae</i>						
<i>Castor fiber</i>					X	
<i>Marmota marmota</i>			X			
<i>Oryctolagus cuniculus</i>			X			
<i>Talpa cf. europaea</i>		X				
<i>Sorex aff. araneus-coronatus</i>		X				
<i>Sorex aff. minutus</i>		X				
<i>Neomys spp.</i>				X		
<i>Crocidura cf. russula</i>			X		X	
<i>Erinaceous cf. europaeus</i>			X		X	
Chiroptera indet.						X
<i>Salamandra salamandra</i>					X	
<i>Alytes obstetricans</i>		X				
<i>Bufo bufo</i>					X	
<i>Bufo calamita</i>			X			
<i>Rana gr. temporaria-iberica</i>					X	
<i>Anguis fragilis</i>					X	
<i>Coronella cf. austriaca</i>		X				
<i>Coronella cf. girondica</i>			X			
<i>Natrix sp.</i>				X		
<i>Vipera cf. seoanei</i>			X			

Tabla VI. Estimaciones de las afinidades ecológicas utilizadas para cada uno de los taxones de microvertebrados presentes en la cueva de Arlanpe

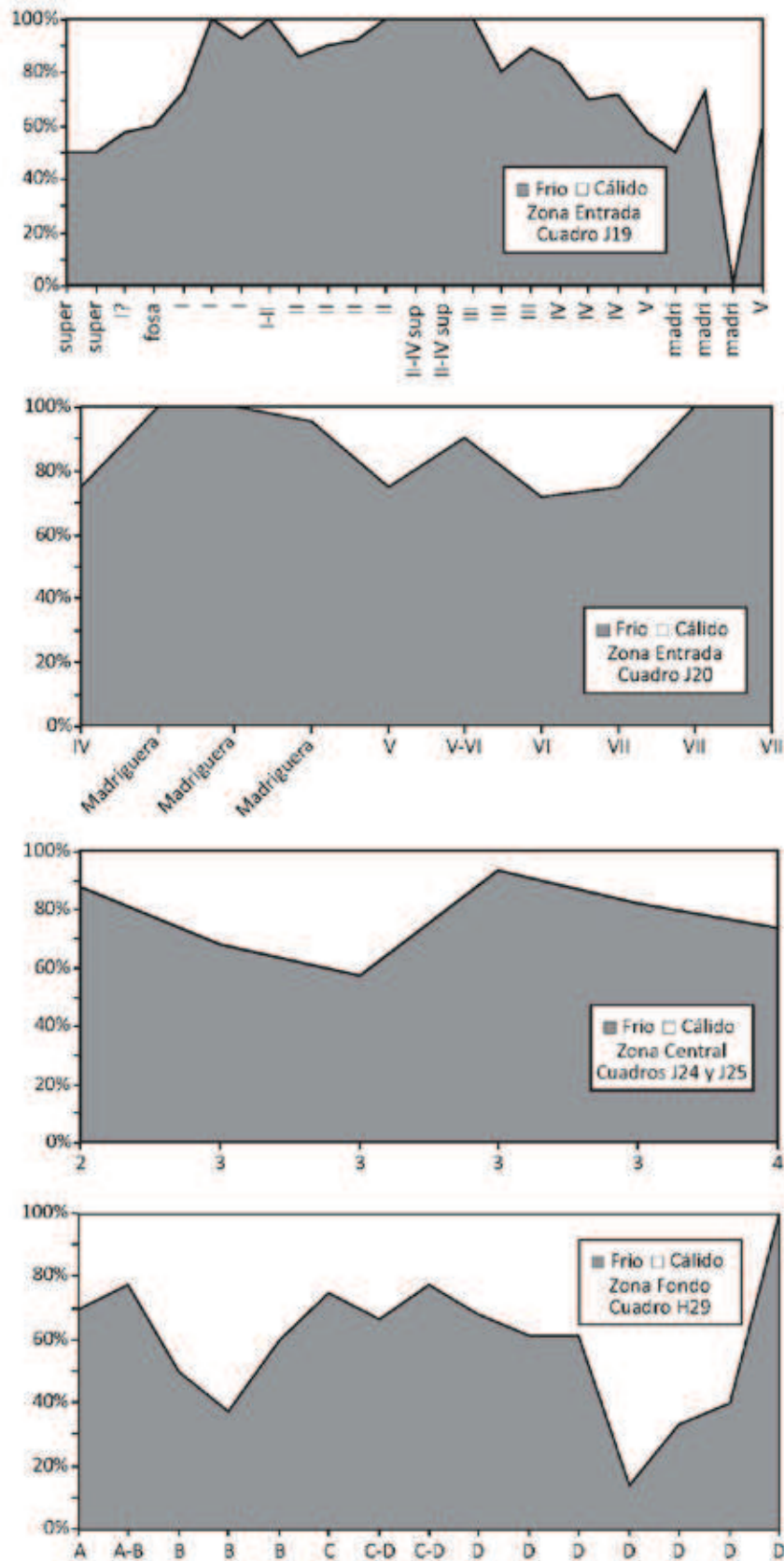


Figura 5. Variación relativa de la temperatura estimada en base a las afinidades ecológicas de los roedores de Arlanpe.

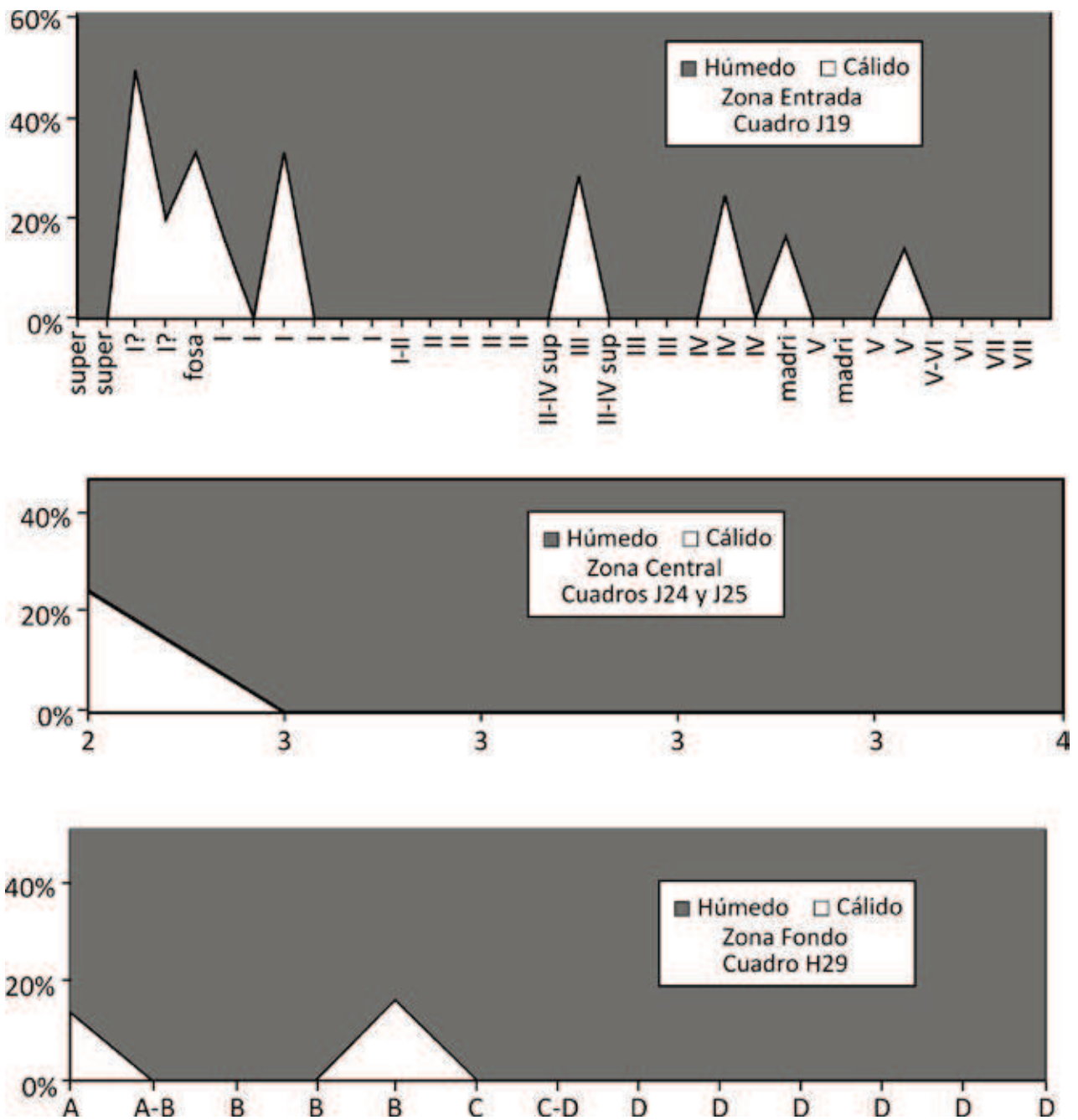


Figura 6. Variación relativa de la temperatura estimada en base a las afinidades ecológicas de la herpetofauna de Arlanpe.

bras lisas. La dinámica varía en la talla 24, en la que las especies asociadas a pradera llegan a constituir el 50% de la muestra, volviendo a aumentar la humedad.

Tras un hiato, por encima del nivel IV se producen ocupaciones de atribución cultural solutrense. El primer conjunto correspondería al nivel III, el cual está también alterado debido a la presencia de madrigueras. La herpetofauna de este nivel vuelve a indicar un momento húmedo en el que predomina la masa boscosa. Tras una pequeña recuperación de los espacios abiertos y regresión de la humedad en las tallas 19 y 18, la dinámica de los taxones del segundo conjunto solutrense (Solutrense superior) parece sugerir unas condiciones climáticas húmedas en las que las especies que indican cubierta arbórea rondan el 100%.

Esta dinámica continua durante las primeras tallas magdalenenses, aunque a partir de la talla 8 se dará una disminución de la cubierta forestal respecto a las tallas precedentes. En la medida en la que las especies relacionados con los espacios abiertos vayan aumentando, la humedad irá disminuyendo.

5.2. Sector Central:

Los roedores del sector central nos indican que en la base de la secuencia los espacios abiertos debían de ser limitados, hecho que se iría acentuando hacia la talla 7 del nivel 3 debido al recrudescimiento de las condiciones ambientales (fig. 5). Tras una pulsación más benigna que dura hasta la talla 6, la secuencia termina con un progresivo deterioro de las condiciones ambientales (fig. 5).

Los restos de anfibios y reptiles identificados en el sector central son escasos. Sin embargo, los datos disponibles confirman la existencia de variaciones paleoambientales a lo largo de la secuencia sedimentaria (fig. 6). El lución es la única especie constatada a lo largo de toda la secuencia, siendo además el taxón dominante.

La característica común de los niveles III y IV es la ausencia de biotopos no forestales y el elevado grado de humedad. Por su parte, en el nivel de cronología cultural Gravetiense reciente se detecta una mejoría climática en el que se recuperan las especies de espacios abiertos y disminuye la humedad.

5.3 Sector Fondo:

La variación ambiental estimada con los roedores nos muestra un arranque de la secuencia con condiciones abiertas pero que sufrirá un fuerte cambio hasta llegar a la talla 12 (nivel D) (fig. 5). El posterior enfriamiento del ambiente conllevará el aumento de la masa boscosa, pero sin llegar a los valores de la base (talla 15, nivel D) (fig. 5). Esta situación se mantiene

con un par de picos fríos (tallas 8 y 6) hasta la talla 4 (nivel B), cuando se produce un importante cambio hacia condiciones más benignas (talla 4, nivel B) (fig. 5). A partir de este momento, y ya hasta el final de la secuencia, la situación será similar a la observada entre las tallas 11 y 6 (fig. 5).

Aunque los diversos procesos de alteración conlleven que la secuencia estratigráfica de esta zona sea compleja, la presencia de anfibios y reptiles ha sido constatada en todos los niveles, sin que se haya identificado ningún taxón relacionado con masas de agua (fig. 6).

Aun cuando los niveles D y C presentan huellas de erosión, han dado dataciones asignables al Paleolítico Medio Antiguo. En ellos el único biotopo representado por la herpetofauna es el bosque. Éstos corresponden a la mitad de los individuos identificados en este sector, siendo la talla 10 del nivel D el más abundante (6 individuos).

Desde el momento en el que pasamos al nivel B, cambia la dinámica paleoclimática. Los espacios forestales pasan a representar entre en 67-84% de la muestra, mientras que se constata la presencia de taxones relacionados con espacios abiertos. Dentro de este nivel se da una pequeña pulsación de regresión de la humedad. Destaca la única mención del sapo partero común (*Alytes obstetricans*) de toda la secuencia.

Tras una recuperación del bosque al inicio del nivel A, su límite superior corresponde a un momento en el que se vuelve a extender el paisaje abierto y las condiciones son relativamente más cálidas.

6. CONCLUSIONES.

Se han estudiado cerca de 39.900 restos de microvertebrados, habiéndose identificado 34 taxones diferentes: 23 son de micromamíferos, 5 de anfibios y 6 de reptiles.

La reconstrucción medioambiental en base a las afinidades ecológicas de los roedores nos informa de los diferentes cambios ambientales acaecidos y registrados en el yacimiento de Arlanpe. En base a este estudio se ha podido observar que en la zona de la entrada los niveles con las condiciones ambientales más adversas son los del Solutrense Superior y los del Magdaleniense, mientras que en la base del Paleolítico Medio Antiguo y en los niveles superficiales observamos una mejoría de las mismas. Los picos fríos de la zona central coinciden con los niveles del Paleolítico Medio Antiguo y el nivel Gravetiense del final de la secuencia. En la zona del fondo la situación climática es en general adversa, a excepción de dos picos cálidos que se dan en la talla 12 y en la 4.

Los restos de anfibios y reptiles de Arlanpe constituyen un amplio recurso para el estudio de la paleoecología del área adyacente al yacimiento. A pesar de no disponer de una secuencia continua, es posible correlacionar los tres sectores de excavación a partir de las características sedimentológicas y el contenido arqueológico. El predominio de los espacios forestales es constante, llegando a ser superado por otro biotopo únicamente en niveles de cronología histórica. Aunque los taxones higrófilos puedan sufrir algún retroceso puntual, estos prevalecen ante los taxones considerados como centroeuropeos (*B. calamita*, *C. austriaca* y *C. girondica*).

El hecho de que la información paleoambiental derivada del estudio de los micromamíferos y de la herpetofauna no siempre sea concurrente, nos plantea la posibilidad de que la formación de estas dos asociaciones puede deberse a procesos diferentes. Esperamos poder ahondar en ello en futuros estudios.

7. AGRADECIMIENTOS.

Para la realización del presente trabajo se ha contado con la inestimable ayuda de la dirección y del equipo de excavación, a los que queremos agradecer el esfuerzo y tiempo que han dedicado al muestreo del sedimento para la microfauna. Este estudio ha sido subvencionado por la Diputación Foral de Bizkaia, La Fundación Barandiarán y el grupo de investigación GIU 12/35 de la Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea. Naroa García-Ibaibarriaga es receptora de una beca de formación de investigadores (BFI-2010-289) del Gobierno Vasco. Por su parte, Juan Rofes disfruta de una beca del programa de Juan de la Cierva (JCI-2010-06148) del Ministerio de Economía y Competitividad de España.

8. BIBLIOGRAFÍA.

Alcántara de la Fuente, M.

1992 *Distribución y preferencias de hábitat de los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) de la Sierra de Guadarrama*. Tesis Doctoral inédita. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Altuna, J.

1972 "Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Con catálogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo Occidental". *Munibe* 24, 1-464.

Altuna, J.; Mariezkurrena, K.

2001 "Restos de Macromamíferos del yacimiento de Zatoya (Navarra)", *Trabajos de Arqueología Navarra* 15, 101-113.

Andrews, P. J.

1990 *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London.

Arribas, O.

2004 *Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar*. Lynx, Barcelona.

Arrizabalaga I Blanch, A., Montagud I Blas, E. y Gosálbez I Noguera, J.

1986 *Introducció a la Biologia i Zoogeografia dels petits mamífers (Insectívors i Rosegadors) del Montseny (Catalunya)*. Papers de Treball, Generalitat de Catalunya, CIRIT.

Bailon, S.

1991 *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne mise en place et évolution des faunes*. Thèse 3ème cycle. Université de Paris VII, France.

1999 "Clés de détermination ostéologique des amphibiens anoures de France", Desse, J.; Desse-Berset, N. (eds.); *Fiches d'ostéologie animale pour L'Archéologie, Varia*. Centre de Recherches Archéologiques du CNRS, Paris, 1-38.

Bailon, S; Rage, J.C.

1992 "Amphibiens et reptiles du Quaternaire. Relations avec l'Homme", *Mémoires de la Société Géologique de France* 160, 95-100.

Barahona, F.; Barbadillo, L.J.

1997 "Identification of some Iberian lacertids using skull characters", *Revista Española de Herpetología* 11, 47-62.

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.; Cuenca-Bescós, G.; Bennàsar, M.; Rofes, J.; López-García, J.M.; Hugue, R.; Arsuaga, J.L.; Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E.

2010 "Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain", *Quaternary Science Reviews* 29, 3034-3044.

Carretero, M.A.; Ayllón, E.; Llorente, G.

2011 *Lista patrón actualizada de los anfibios y reptiles de España*.

www.herpetologica.es/attachments/article/112/Nueva Lista Patrón 2011.pdf.

Chaline, J.

1972 *Les rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France*. Cahiers de Paleontologie, C.N.R.S. 1-410.

Cuenca-Bescós, G.

1988 "Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán". *Scripta Geologica* 87, 116 pp.

Cuenca-Bescós, G.; Rofes, J.; López-García, J.M.; Blain, H.-A.; De Marfá, R.J.; Galindo-Pellicena, M.A.; Bennásar-Serra, M.L.; Melero-Rubio, M.; Arsuaga, J.L.; Bermúdez de Castro, J.M.; Carbonell, E.

2010 "Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas", *Quaternary International* 212, 109-119.

Cuenca-Bescós, G.; Straus, L. G.; González Morales, M.R.; García Pimienta, J.C.

2008 "Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria Los pequeños mamíferos del Mirón (Ramales de la Victoria)", *Revista Española de Paleontología* 23 (1), 91-126.

2009. "The reconstruction of past environments through small mammals from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain)", *Journal of Archaeological Science* 36, 947-955.

Daams, R.

1981 *The dental pattern of the dormice Dryomys, Myomimus, Microdryomys and Peridyromys*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Utrecht, Utrecht

Felix, J.; Montori, A.

1986 "Determinación de las especies de anfibios anuros del Nordeste Ibérico mediante el hueso Ilion", *Miscel·lània Zoològica* 10, 239-426.

García-París, M.; Montori, A.; Herrero, P.

2004 *Amphibia. Lissamphibia. Fauna Ibérica, vol. 24*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

Heinrich, W.-D.

1978 "Biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei Arvicola (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens", *Säugetierk. Infor* 2, 3-21.

1982 "Ein Evolutionstrend bei Arvicola (Rodentia, Mammalia) und seine Bedeutung für die Biostratigraphie im Pleistozän Europas", *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, XXXI (3).

Kowalski, K.

1992 "Remarks on the zoogeography of Quaternary Rodents in Europe", *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 197-203.

2001 "Pleistocene rodents of Europe". *Folia Cuaternaria* 72, 3-389.

López-Fuster, M. J.; Ventura, J.

1996 "A morphometrical review of the Sorex araneus-arcticus species group from the Iberian Peninsula (Insectivora, Soricidae)", *Bonner Zoologische Beiträge* 46, 327-337.

Lloveras, L.; Moreno-García, M.; Nadal, J.; Zilhão, J.

2011 "Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean

leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal)", *Journal of Archaeological Science* 38, 2434-2449.

López-Martínez, N.

1989 "Revisión sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España". *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 3.

Meulen, van der. A.

1973 "Middle Pleistocene smaller mammals from Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of Microtus (Arvicolidae, Rodentia)", *Quaternaria* 17, 1-144.

Murelaga, X.; López Quintana, J.C.; Castaños Ugarte, P.; Guenaga Lizasu, A.; Bailon, S.; Zubeldia Garmendia, H.

2007 "Vertebrados del yacimiento Holoceno de Kobeaga II (Ispaster, Bizkaia)", *Geogaceta* 41, 147-150.

Murelaga, X.; Bailon, S.; Rofes Chávez, J.; Garcia-Ibaibarriaga, N.

2012 "Estudio Arqueozoológico de los micromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia)", Garate, D; Rios-Garazar, J. (eds.): *La cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia). Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Kobie, Bizkaiko Arkeologi Indusketak 2, 65-70.

Peman, E.

1985 “Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla”, *Munibe* 37, 49-57.

1990a “Los micromamíferos en el Pleistoceno superior del País Vasco”, *Munibe* 42, 259-262.

1990b “Los micromamíferos de la cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia)”. Altuna, J.; Baldeón, A.; Mariezkurrena, K. (eds.): *La cueva de Amalda (Zestoa, País Vasco) ocupaciones paleolíticas y postpaleolíticas*. Eusko Ikaskuntza, San Sebastian, 225-238.

1994 “Los micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia)”, *Kobie* 21, 225-233.

Pinto-Llona, A.C.; Andrews, P.

1999 “Amphibian taphonomy and its application to the fossil record of Dolina (middle Pleistocene, Atapuerca, Spain)”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149, 411-429.

Pleguezuelos, J.M.; Márquez, R.; Lizana, M.

2004 *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.

Pokines, J.T.

1998 *The paleoecology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain. Bar International series, 713*. Archeopress. Oxford.

Reumer, J. W. F.

1984 “Rusnican and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary”, *Scripta Geologica* 73, 1-173.

Rofes, J.; Garcia-Ibaibarriaga, N.; Murelaga, X.; Arrizabalaga, A.; Iriarte, M.-J.; Cuenca-Bescós, G.; Villaluenga, A.

2012 “The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 348-349, 67-73.

Rofes, J.; Zuluaga, M.C.; Murelaga, X.; Fernández-Eraso, J.; Bailon, S.; Iriarte, M.J.; Ortega, L.A.; Alonso-Olazabal, A.

2013a “Paleoenvironmental reconstruction of the early Neolithic to middle Bronze Age Peña Larga rock shelter (Álava, Spain) from the small mammal record”, *Quaternary Research* 79, 158-167.

Rofes, J.; Murelaga, X.; Martínez-García, B.; Bailon, S.; López-Quintana, J.C.; Guenaga-Lizasu, A.; Ortega, L.A.; Zuluaga, M.C.; Alonso-Olazabal, A.; Castaños, J.; Castaños, P.

2013b “The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain) 20000 years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene”, *Quaternary International*. DOI 10.1016/j.quaint.2013.05.048

Ruiz De Gaona, M.

1941 “Un yacimiento de Mamíferos Pleistocénicos en Olazagutía (Navarra)”, *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 39, 155-160.

Salvador, A. (coord.).

1998 *Reptiles. Fauna Ibérica, Vol. 10*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

Sanchiz, B.

1977 “La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario Europeo”, *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario* 8, 75-111.

Sesé, C.

2005 “Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior de la Región Cantábrica nuevos datos y síntesis”, Montes Barquín, R., Lasheras Corrucho, J.A. (eds.): *Actas de La Reunión Científica: Neandertales Cantábricos. Estado de La Cuestión. Monografías Del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira No 20*. Ministerio de Cultura, Madrid, 167-200.

2009 “Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Cobrante”. Sautuola 15, 85-100.

Sesé, C.; Soto, E.

1988 “Los Micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha)”, Ripoll López, S. (ed.): *La Cueva de Ambrosio (Almería, Spain) y su posición cronoestratigráfica en el Mediterráneo occidental. BAR International Series, 462*, Archeopress, Oxford, 157-168.

Sesé, C.; Panera, J.; Rubio-Jara, S.; Pérez-González, A.

2011a “Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama Yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid)”, *Estudios Geológicos* 67, 131-151.

- 2011b “Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de Preresca en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno”, *Estudios Geológicos* 67, 471-494.

Szyndalar, Z.

- 1984 “Fossil snakes from Poland”, *Acta Zoologica Cracoviensia* 28, 1-156.

Wilson, D.E.; Reeder, D.M.

- 2005 *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. John Hopkins University Press, Baltimore.

Zubeldia, H.; Murelaga, X.; Bailon, S.; Aguirre, M.; Saez de Lafuente, X.

- 2007 “Microvertebrados de La Secuencia Superior de Antoliñako Koba (Pleistoceno Superior) (Gauteguiz-Arteaga, Bizkaia)”. *Kobie (Paleoantropología)* 27, 5-49.



The return to the Iberian Peninsula: first Quaternary record of *Muscardinus* and a palaeogeographical overview of the genus in Europe



Naroa Garcia-Ibaibarriaga^{a, b, *}, Álvaro Arrizabalaga^a, María-José Iriarte-Chiapusso^{a, c}, Juan Rofes^d, Xabier Murelaga^b

^a Dpto. Geografía, Prehistoria y Arqueología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, C/Tomás y Valiente s/n, 01006 Vitoria-Gasteiz, Spain

^b Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Spain

^c IKERBASQUE, Basque Foundation for Science, 48011 Bilbao, Spain

^d Archéozoologie, Archéobotanique: Sociétés, pratiques et environnements (UMR 7209), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, CP56, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 17 February 2015

Received in revised form

21 April 2015

Accepted 23 April 2015

Available online

Keywords:

Muscardinus avellanarius

Palaeogeography

Palaeoecology

Upper Pleistocene

Lezetxiki II

Iberian Peninsula

ABSTRACT

Although the earliest record of the genus *Muscardinus* dates from the Middle Miocene in Spain, no mention has been reported since the Lower Pliocene in the Iberian Peninsula. In this paper, Quaternary fossil remains of a hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) are described, for the first time, in the Iberian Peninsula. These remains constitute the south-westernmost record of the genus in the Eurasian continent during the Late Pleistocene. The fossils, one first upper molar (M1) and two second upper molars (M2), come from Lezetxiki II Cave, an early Late Pleistocene site in northern Spain. The presence of the hazel dormouse agrees with the abundance of rodent species indicative of woodland, suggesting mild climatic conditions and a landscape formed by deciduous forest. This assemblage has been arguably assigned to warm and humid conditions related to an interstadial period in MIS 5. We also present an overview of the palaeogeography of the genus in Europe. The identification of this dormouse reinforces the idea of biological corridors between western Iberia and the rest of Europe during the Pleistocene.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

As pointed out by Bright et al. (1996a p. 9), the hazel dormouse is widely known from its appealing photographs and its occurrence in children's story books, notably in *Alice's Adventures in Wonderland*. However, compared with current knowledge about extant populations, little is known about the fossil record of *Muscardinus*.

The remains of *Muscardinus* are rare in Pleistocene sites. Chaline (1972) proposes that its scarcity, probably more apparent than real, is partly due to the small size of the teeth, which easily go unnoticed in a sieve. Additionally, it should be kept in mind that the hazel dormouse is one of the smallest dormice in Europe, with an estimated body mass of 25 g (Freudenthal and Martín-Suárez, 2013a). Besides, it is a nocturnal arboreal species rarely active on

the ground and difficult to prey on (Capizzi et al., 2002). In contrast, Hanquet (2011) argued that it can be explained by the low density of this species in nature. However, as noted by Daoub (1993), the frequency of glirids found in some fossil assemblages, especially at the end of the Early Pleistocene, appears to be relatively high, while they may have suffered a decline during the Late Quaternary.

In the present study, we describe one M1 and two M2 from the early Late Pleistocene archaeological site of Lezetxiki II (Basque Country, North Spain). The aim of this paper is to present the first Quaternary record of *Muscardinus avellanarius* in the Iberian Peninsula, contributing to the general knowledge about this taxon. Additionally, in the light of this discovery, we present an updated overview of the palaeobiogeography and the evolution of the genus in Europe.

2. Lezetxiki II Cave

Lezetxiki (Arrasate, Basque Country) is a karst complex located in the central sector of northern Iberia (Fig. 1), in the upper valley of the River Deba, near the end of the Bay of Biscay. The classic deposit

* Corresponding author. Dpto. Geografía, Prehistoria y Arqueología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, C/Tomás y Valiente s/n, 01006 Vitoria-Gasteiz, Spain.

E-mail address: naroa.garcia@ehu.eus (N. Garcia-Ibaibarriaga).

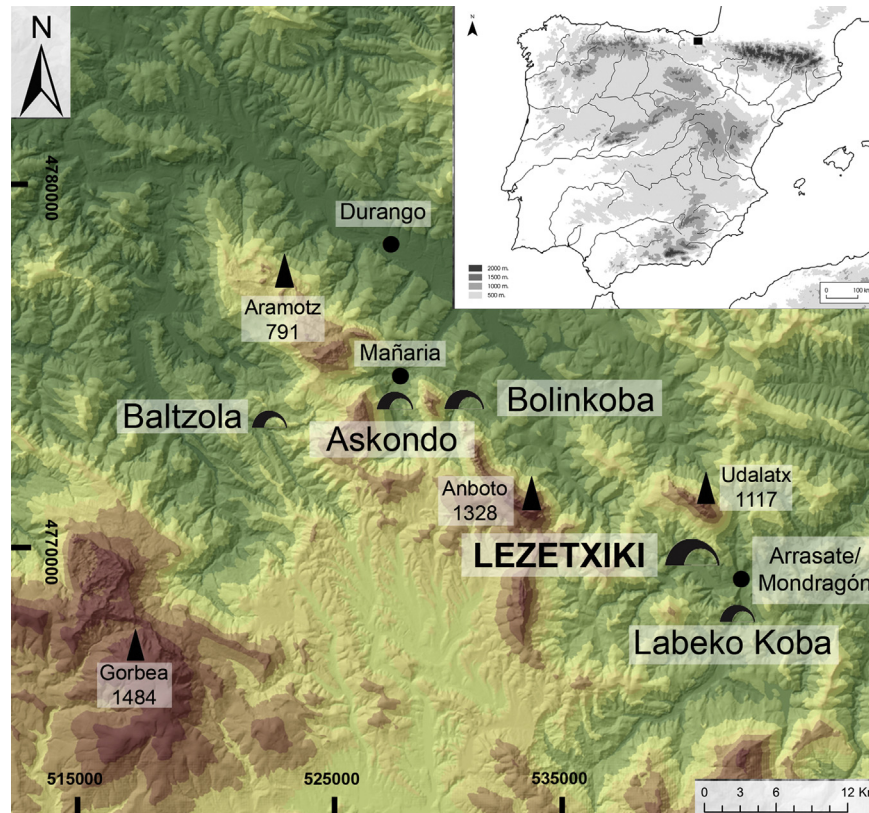


Fig. 1. Geographical location of Lezetxiki II Cave (Arrasate, Basque Country, northern Iberian Peninsula) and the location of other archaeological sites (Mdt 25 obtained from the IGN).

of Lezetxiki was first excavated from 1956 to 1968 by J.M. de Barandiarán, and an extensive sequence of Late Pleistocene levels was revealed. Three human fossil remains were also recovered, namely, a humerus from Level VIII (Basabe, 1966) and two Neanderthal teeth from Level II (Basabe, 1970), provisionally dated to MIS 6 (Arrizabalaga et al., 2005). In 1996, excavations were restarted by A. Arrizabalaga and M.J. Iriarte using updated methodology (i.e. micromorphological analysis, palynological sampling, new dating, etc.; Arrizabalaga, 2006, 2005) in order to provide a better context for the human fossils and other findings. The new research has been carried out on the southern side of the classic deposit and in the neighbouring cave of Lezetxiki II. This latter site has provided a ca. 3 m deep sedimentary sequence (Levels A–K) and is physically connected with Lezetxiki precisely in the place where the human humerus was found, providing its probable stratigraphic context. Scarce archaeological remains have been recorded in both caves, mainly rough flakes made of raw materials other than flint, i.e., limonite, quartzite, lutite, vulcanite and even limestone (Arrizabalaga, 2005).

The mammal materials from this locality document the richness of Upper Pleistocene biomes of northern Spain. They include the first fossil record in the Cantabrian region of *Allocrietus bursae* and the south-westernmost record of *Sicista betulina* in Eurasia (Rofes et al., 2012). Moreover, the first fossil remain of *Macaca sylvanus* of the Cantabrian region was identified there, which is one of the most recent macaques across Europe (Castaños et al., 2011). The first record of wolverine (*Gulo gulo*) in the Iberian Peninsula also came from the neighbouring Lezetxiki (Altuna, 1973).

A Th/U date of 74 ka BP (Falguères et al., 2006), obtained for a speleothem located about 100 cm above the position of the *Muscardinus* molars, is the primary reference to interpret the geochronology of the infill at Lezetxiki II. Consequently, the *Muscardinus*

remains from Level G have a minimum date of the very last phase of MIS 5. This result, is in accordance with the sedimentological analysis carried out by Arriolabengoa et al. (2015), which specifies that the variations in the sediment composition between levels with a predominance of allochthonous and autochthonous materials, respectively, may result from repeated environmental changes in the interstadials that characterized MIS 5.

The preliminary results of the palynological study have not provided information about the vegetation of this period, due to poor spore and pollen conservation. In addition, reference deposits for MIS 5 in northern Spain are located in the western coastal area (Gómez-Orellana, 2002; Gómez-Orellana et al., 2007), being lacustrine deposits with very different biogeographical characteristics from Lezetxiki II. Even so, there is no complete picture of the events in this isotope stage, only of certain times in Phases 5c (Longa Area, Galicia) and 5a (La Franca, Asturias). Both temperate phases are characterised by extensive forest cover (arboreal pollen >60%), with such mesophilic and thermophilic species as *Quercus robur* tp., *Corylus*, *Betula* and *Fagus*, as well as *Carpinus* and *Myrica*. In the periods of climate deterioration (MIS 5d and 5b) identified in other records in southern Europe, the herbaceous-shrub species spread to the detriment of woodland (Pons and Reille, 1988; Burjachs i Casas, 1990).

The faunal association from the studied level is given in Table 1. Due to the scarcity and lack of identifiable remains among the large mammal association (25 identifiable remains from 134 NR) they cannot be used as a palaeoclimatic indicator (Villaluenga et al., 2012). In contrast, the small vertebrate assemblage comprises at least 21 taxa, suggesting a patchy landscape dominated by wet meadows and woodland areas, with the presence of water sources in the vicinity of the cave (currently the entrance of Lezetxiki II is located 25 m above the modern Bostiturrieta river bed).

Table 1

Vertebrate faunal list from Level G in Lezetxiki II cave (Arrasate, Basque Country, northern Iberian Peninsula).

Artiodactyla Bovidae	Rodentia <i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i> <i>Muscardinus avellanarius</i> <i>Eliomys quercinus</i>	Anura <i>Bufo</i> sp. <i>Rana temporaria-iberica</i> <i>Salamandra salamandra</i>
Carnivora <i>Ursus spelaeus</i>	<i>Arvicola amphibius</i> <i>Microtus agrestis</i> <i>Microtus arvalis</i> <i>Microtus (Terricola) sp.</i> <i>Clethrionomys glareolus</i> <i>Pliomys lenki</i>	Eulipotyphla <i>Talpa</i> sp. <i>Sorex araneus-coronatus</i> <i>Crocidura</i> sp. <i>Erinaeus europaeus</i>
Lagomorpha <i>Oryctolagus cuniculus</i>		Squamata <i>Anguis fragilis</i> Colubridae indet. Viperidae indet.
Chiroptera Chiroptera indet.		

Data source: artiodactyls and carnivores (Villaluenga et al., 2012); small vertebrates (this paper).

3. Material and methods

Level G, at the entrance of the cave, yielded the *Muscardinus* molars at a depth of approximately –225 cm below the current cave datum level. The sediment from at least 0.3 m² of all the stratigraphic units in the M13 quadrant was extracted during sampling for small vertebrate remains. The sediment was water-screened using a stack of sieves of decreasing mesh size (4 mm–0.5 mm). Subsequently, the fossils were separated from the concentrates, classified and studied with a stereomicroscope (Nikon SMZ-U).

For the nomenclature used in the description of the teeth (see Fig. S1 in the Supplementary Online Information), we follow Daams (1981). The orientation of the specimens is as defined by García-Alix et al. (2008), and the method of counting series of parallel ridges, from front to back, was performed after van den Hoek Ostende (2003). The taxonomic classification follows Wilson and Reeder (2005). Measurements were taken as defined by Daams (1981) (see Fig. S1 in the Supplementary Online Information) using a stereomicroscope (Nikon SMZ-U) connected to a video camera (DS-5 m). Scanning electron microscopy was performed using a JEOL JSM-5400 Scanning Electron Microscope (SEM) at the University of the Basque Country (EHU/UPV), which belongs to the General Research Services (SGIKER).

Bivariate comparative analyses were executed by plotting the length against the width of several recent and Pleistocene hazel dormice dimensions (see Table S1 in the Supplementary Online Information). We have also used univariate plots for better characterisation of the incomplete left M2 from Lezetxiki II. Statistical analyses and graphics were performed in the R statistical environment (R Development Core Team, 2014).

4. Systematic Palaeontology

Order RODENTIA Bowdich, 1821
Family GLIRIDAE Muirhead, 1819
Subfamily LEITHIINAE Lydekker, 1895
Genus *Muscardinus* Kaup, 1829
Muscardinus avellanarius Linnaeus, 1758 (Fig. 2)

4.1. Studied locality and Horizon

Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, North Iberian Peninsula); Basque-Cantabrian Basin, early Late Pleistocene (MIS 5).

4.2. Referred specimens and measurements

The sample studied consists of a right first upper molar (LZII.M13.1666), a right second upper molar (LZII.M13.1666) and a left second upper molar (LZII.M13.1667) stored at the Departamento de Estratigrafía y Paleontología of the University of the Basque Country (EHU/UPV). Table 2.

4.3. Description of the material

M1: the molar, with a flat occlusal surface, is much longer than wide. There are five transverse enamel crests, separated by broad valleys. Due to the degree of wear on the lingual side, it is not possible to confirm if the ridges are lingually connected by an endoloph or not. No accessory ridges have been identified. The anteroloph and protoloph (first and second ridges respectively) are straight, oblique, lingually more backward than labially. The valley between the protoloph and mesoloph is wide, but it narrows towards the labial side. The metaloph and posteroloph are approximately parallel to the axis of the tooth.

M2: The dental pattern of these molars is difficult to observe due to their fragmentation. The outline of the occlusal surface is sub-square, with seven narrow transverse low ridges. All the ridges, longitudinally lingually connected by an endoloph, are approximately straight. The third ridge is interrupted in both specimens.

5. Palaeobiogeography and evolution of *Muscardinus* in Europe

The stratigraphic range of the genus spans from the Middle Miocene (European Mammal Neogene Zone 6, MN6; Serravallian) to the present day. The current distribution of dormice in Europe, including *M. avellanarius*, is well-known from the literature

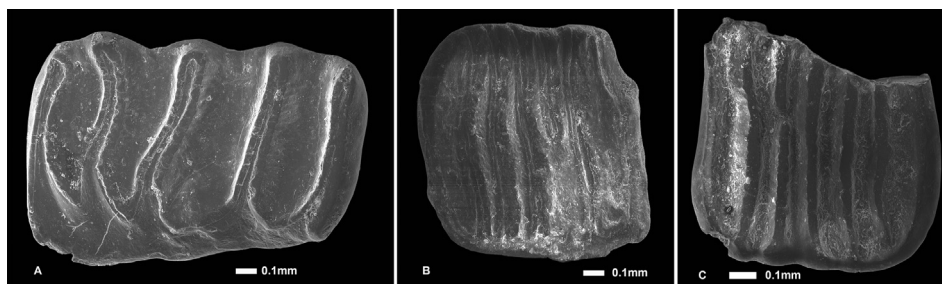


Fig. 2. Right first upper molar (M1), right second upper molar (M2) and left second upper molar (M2) of *Muscardinus avellanarius* from Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, northern Iberian Peninsula).

Table 2

Measurements (length, width) of the teeth of *Muscardinus avellanarius* Linnaeus, 1758 from Lezetxiki II Cave (Arrasate, Basque Country, northern Iberian Peninsula). Measurements are given in 0.1 mm units.

Specimen	Dental element	Length	Width
LZ.M13.1666	right M1	18.2	11.4
LZ.M13.1666	right M2	13.3	11.9
LZ.M13.1667	left M2	10.5	

(Mitchell-Jones et al., 1999; Amori et al., 2008), including studies in Croatia (Tvrtković et al., 1994), Czech Republic (Anděra, 1994), Denmark (Vilhelmsen, 2003), Germany (Büchner, 2007), Great Britain (Bright et al., 1996b), Hungary (Hecker et al., 2003), Italy (Amori et al., 1994), Lithuania (Juskaitis, 2003) and the Netherlands (Foppen et al., 2002), among others. In contrast, the distribution of this genus in the Pleistocene was apparently more restricted, according to what can be inferred from isolated reports and major site compilations (e.g. Jánossy, 1986; Nadachowski, 1990a; Terzea, 1994; Kowalski, 2001; Marcolini, 2003; Socha, 2014). Despite more than 70 fossil records are known (e.g. Jánossy, 1986; Maul, 1990; Kowalski, 2001; etc.) no palaeobiogeographical review of the genus has been carried out so far.

There is controversy as regards the origin of the genus. Daams and De Bruijn (1995) proposed that *Glirudinus* would be the ancestor of *Muscardinus*, placing the first record of the genus in the Middle Miocene (MN4B) of Spain, namely *Muscardinus thaleri* (Daams, 1985). According to them, the genus is widespread into Europe from the Iberian Peninsula since the Late Miocene onwards. In contrast, Aguilar and Lazzari (2006) considered that *Muscardinus* migrated to Europe at the MN4/MN5 transition. Therefore, according to them, the first reliable evidence of *Muscardinus* genus comes from MN4/5 at Blanquetère 1 (Pyrenees-Orientales, southern France), described as *Muscardinus sansaniensis* (Lartet, 1851). Nevertheless, Freudenthal and Martín-Suárez (2013b) question this and consider that “the fauna (of Blanquetère 1) is a mixture of various ages and that the genus does not appear before MN6”. Table 3.

Precisely, the dormice underwent a significant radiation from the Iberian Peninsula during the Miocene (i.e., in the early

Vallesian, Late Miocene according to Agustí, 1990), probably favoured by the warm climates of the epoch. Thereby, the genus was represented by *M. thaleri* in Spain and *M. sansaniensis* in France and Central Europe (Daams and De Bruijn, 1995). In the Iberian Peninsula the genus presents a restricted distribution in the south (Fig. 3), without ever going further north than the Ebro Basin (Tarazona 3; Álvarez-Sierra et al., 2006).

In this context, according to published data (Sesé, 2006), dormice suffered a drastic reduction in the Catalan basins during the Upper Vallesian (MN 10), with only two genera surviving: *Muscardinus* and *Glis*. In the inland basins of the Iberian Peninsula, the only survivors of diversity loss during the Turolian (MN11–13) were *Muscardinus* and *Eliomys*. A late Miocene insular endemism, *Muscardinus cyclopaues*, has been described on the island of Menorca (Agustí, 1990). Although the survival of the genus in the Iberian Peninsula during the Lower Pliocene should be corroborated by a more extended fossil assemblage, the latest fossil records attributed to the genus are from the earliest Ruscinian (MN 14–15; Lower Pliocene) of Cantera de Pulianas Purcal-4 (where a new species, *Muscardinus meridionalis* was described; García-Alix et al., 2008), Cañada del Castaño (as *Muscardinus* cf. *plioacaenicus*; Agustí and Martín-Suárez, 1984) and Campredó (as *Muscardinus* aff. *vireti*; Agustí et al., 1983). Since then, neither living nor fossil hazel dormice have been recorded in the Iberian Peninsula, and, therefore, the species probably became locally extinct.

As regards the Pleistocene oldest reliable European finds of hazel dormouse, and in the absence of a consensus of scholars as to whether *Muscardinus dacicus* is a synonym of *Muscardinus avellanarius* (as proposed by Kowalski, 2001), we accept that they come from the Early Biharian (1.8–1.5 ma) of Kadzielnia-1 (Nadachowski, 1990a). In fact, during the Early Pleistocene the genus is specially concentrated in Eastern Europe (Fig. 4A), although this lack of evidence could be more apparent than real. The only records of *Muscardinus plioacaenicus* of this period were provided by the sites of Rivoli Veronese (Kotsakis et al., 2003) and Montoussé 5 (Clot et al., 1976), which marks the western limit of expansion of the genus into Europe for this period. Meanwhile, the eastern range reached the sites of Chiscau and Subpiatra, both in Bihor Department, in Romania (Maul, 1990; Kowalski, 2001). Table 4.1–Table 4.3.

Table 3

List of Iberian locations with *Muscardinus* species during the Miocene and Pliocene.

Number	Site	Species	Number	Site	Species
1	Canteras de Jun	<i>Muscardinus</i> cf. <i>vireti</i>	17	Castell de Barbera	<i>Muscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i> ^a
2	PUR-24A	<i>Muscardinus meridionalis</i>	17	Castell de Barbera	<i>Muscardinus hispanicus</i> ^b
2	PUR-4 ^c	<i>Muscardinus meridionalis</i>	18	Pedregueras IIC	<i>Muscardinus hispanicus</i> ^b
3	Cañada del Castaño ^c	<i>Muscardinus</i> cf. <i>plioacaenicus</i>	19	Can Almirall	<i>Muscardinus hispanicus</i>
4	Moreda 1 ^c	<i>Muscardinus</i> sp.	20	Can Missert	<i>Muscardinus hispanicus</i>
5	Concud 3	<i>Muscardinus</i> aff. <i>hispanicus</i>	21	Els Casots	<i>Muscardinus</i> sp.
6	Masía de la Roma 6, 7, 9, 11	<i>Muscardinus hispanicus</i>	22	T. N. & S.2 Au	<i>Muscardinus</i> sp.
7	Masía del Barbo A, B	<i>Muscardinus hispanicus</i>	23	Can Petit	<i>Muscardinus hispanicus</i> ^b
8	Peralejos 4	<i>Muscardinus hispanicus</i>	24	Can Vilella	<i>Muscardinus vireti</i>
9	Puente Miner 2, 8	<i>Muscardinus hispanicus</i>	25	CR-2, 4B, 6, 8, 14, 15, 17	<i>Muscardinus</i> sp.
10	Armantes 14	<i>Muscardinus thaleri</i>	26	Juan Vich 2	<i>Muscardinus</i> cf. <i>thaleri</i>
11	Carrilanga 1	<i>Muscardinus hispanicus</i>	27	La Hornera	<i>Muscardinus vireti</i>
12	Manchones	<i>Muscardinus thaleri</i>	28	Tarazona 3	<i>Muscardinus</i> sp.
13	Abocador de Can Mata	<i>Muscardinus sansaniensis</i>	29	Sant Quirze	<i>Muscardinus hispanicus</i>
14	Barranc de Can Vila 1	<i>Muscardinus sansaniensis</i>	30	Belmonte	<i>Muscardinus</i> sp.
15	Can Llobarettes	<i>Muscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i> ^a	31	Campredó	<i>Muscardinus</i> aff. <i>vireti</i>
15	Can Llobarettes	<i>Muscardinus hispanicus</i> ^b	32	Cala Es Pou	<i>Muscardinus cyclopeus</i>
16	Can Ponsic I	<i>Muscardinus hispanicus</i> ^b			

The data were taken from Aguilar et al. (1979), Agustí (1990), Agustí et al. (2005, 1979), Alba et al. (2006), Álvarez-Sierra et al. (2006), Casanovas-Vilar et al. (2011), Daams (1985), García-Alix et al. (2008), Martín-Suárez and Freudenthal (1998), Ruiz-Sánchez et al. (2011), Sesé (2003), Van Dam et al. (2001). Abbreviations: CR, Crevillente; PUR, Canteras de Pulianas Purcal; T. N. & S.2 Au, Trinchera Norte & S.2 Autopista.

^a Originally defined as *Eomuscardinus* cf. *vallesiensis*.

^b Originally defined as *Muscardinus crusafonti*.

^c Pliocene site.

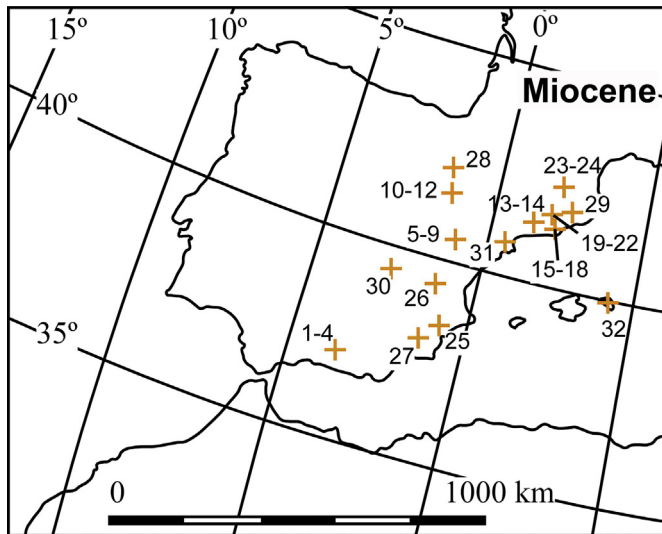


Fig. 3. Miocene and Pliocene records of *Muscardinus* in Spain. Numbers as in Table 3.

The situation during the Middle Pleistocene is quite different (Fig. 4B). The number of records decreases, from the 37 mentions in the previous period to 26. At the same time, the genus presents a wider distribution, expanding through central and southern Europe. Taking into account the proximity of Fontéchevade site (Chaline, 1972) to the coast, it is possible that *Muscardinus* ranged up to the Atlantic Ocean, although due to the incomplete fossil record, it cannot be confirmed. It was then when the genus reached its maximum expansion eastwards during the Pleistocene, with specimens recorded in the Părului site, in Romania (Kowalski, 2001). Furthermore, the only finds of the genus in the United Kingdom are from the Boxgrove and Westbury-sub-Mendip sites, which are also the northernmost fossil records for the genus during the Pleistocene. With the last record of *Muscardinus dacicus malvensis* from the site of Cave 10 in the Lupsa Valley in Romania (Kowalski, 2001), this period witnessed the extinction of other species of the genus except *Muscardinus avellanarius*, the only current representative.

According to data, there is an underlying assumption that during the Late Pleistocene the species distribution suffered a latitudinal decline to below the 50° parallel (Fig. 4C). The increase in the number of Italian references for this period is remarkable, with the only Greek fossil from Loutraki Bear-cave (Chatzopoulou et al., 2001). There is a record of *Muscardinus malatestai* at the Italian site of Grotta Vascio 'o Funno (Kotsakis, 2003), considered the descendant of *Muscardinus avellanarius*. However it should be treated with caution given that it is currently not an accepted species. The northernmost limit of hazel dormouse during the Late Pleistocene is Genkingen-2 in Germany; the southernmost, Cipolliane Cave in Italy (Kowalski, 2001); the westernmost, Lezetxiki II (this paper) and the easternmost Bacho Kiro in Bulgaria (Kowalski y Nachapowski, 1982).

Nowadays, *M. avellanarius* is a widespread species, with a range that extends from Europe to northern Asia Minor, although in continental Europe it is absent from Iberia, south-west France, and northern parts of Fennoscandia and Russia (Amori et al., 2008). Comparing the current distribution with the fossil dispersion (Fig. 4), the similarity with the Middle Pleistocene spreading is quite evident, at least as regards the geographic range boundaries. We found the opposite pattern in the Upper Pleistocene, when all the records are grouped below the 50° parallel. In any case, it is difficult to generalize since the exact chronology of each level with *Muscardinus* record it is not available.

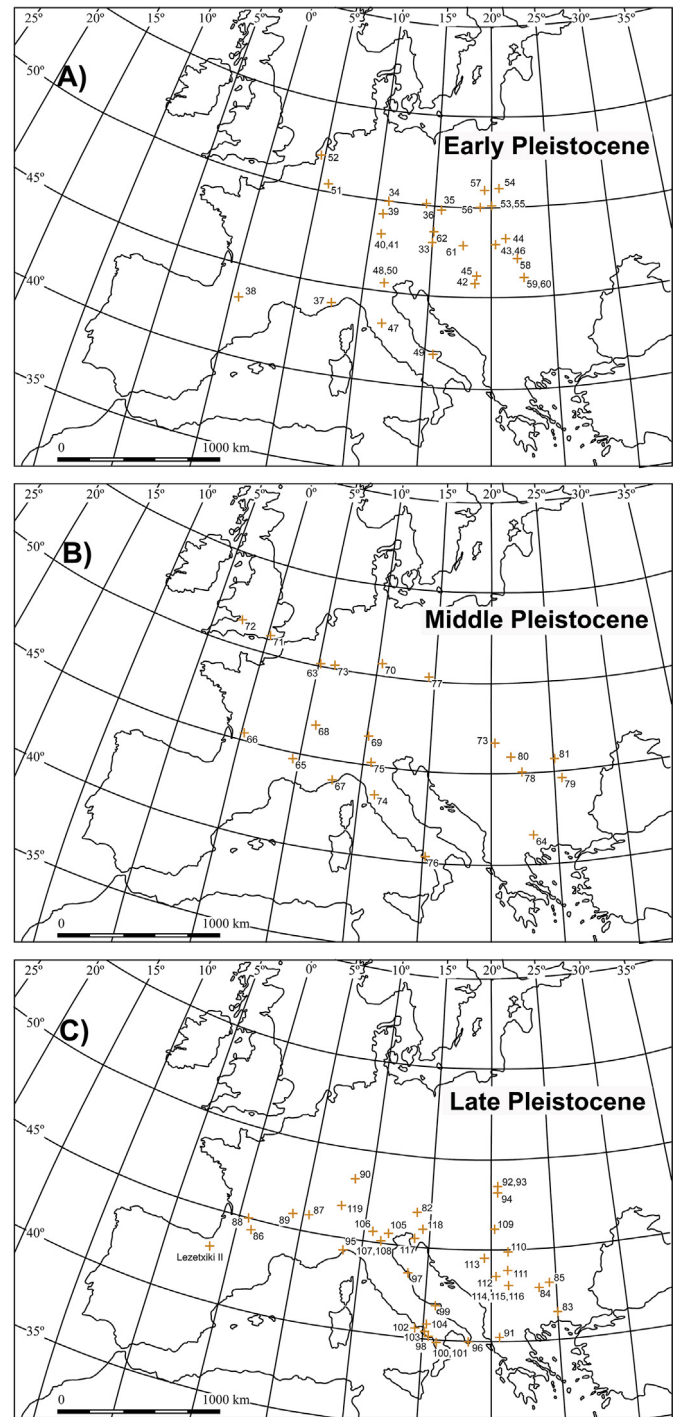


Fig. 4. Pleistocene records of *Muscardinus* in Europe. (A) Early, (B) Middle, and (C) Late Pleistocene. Numbers as in Tables 4.1–4.3.

6. Palaeoecological implications

The hazel dormouse, mainly associated with the occurrence of hazelnut bushes or trees, occurs in a broad range of wooded habitats. Even if the majority of hazel dormouse sites include *Corylus* sp., the forest composition is different in various parts of their geographic range depending on latitude and altitude; hence they can sometimes be found among other tree species, even conifers. Except for hibernation, they rarely descend to the ground and are reluctant to cross open spaces, surely due to the danger posed by

Table 4.1List of European locations with *Muscardinus* species during the Early Pleistocene.

Stage	Number	Country	Site	Species
Early Pleistocene	33	Austria	Deutsch Altenburg 2C1, 4B	<i>Muscardinus dacicus</i>
	34	Czech Rep	Chlum 6	<i>Muscardinus</i> sp.
	35	Czech Rep	Holštejn	<i>Muscardinus</i> sp.
	36	Czech Rep	Koněprusy C718	<i>Muscardinus</i> sp.
	36	Czech Rep	Koněprusy C718	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	37	France	Vallonet	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	38	France	Monteoussé 5	<i>Muscardinus</i> cf. <i>pliocenicus</i>
	39	Germany	Sackdilling	<i>Muscardinus</i> aff. <i>avellanarius</i>
	40	Germany	Schernfeld	<i>Muscardinus</i> sp.
	41	Germany	Schambach near Treuchtlingen	<i>Muscardinus</i> sp.
	42	Hungary	Csarnóta locality no. 2	<i>Muscardinus</i> sp.
	43	Hungary	Kövesvárad	<i>Muscardinus dacicus</i>
	44	Hungary	Osztramos 2	<i>Muscardinus</i> cf. <i>dacicus</i>
	45	Hungary	Somssich-hegy 2	<i>Muscardinus</i> sp.
	46	Hungary	Uppony Layer no. 10	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	47	Italy	Montagnola Senese	<i>Muscardinus</i> sp.
	48	Italy	Monte La Mesa	<i>Muscardinus</i> cf. <i>dacicus</i>
	49	Italy	Pirro Nord	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	50	Italy	Rivoli Veronese	<i>Muscardinus pliocenicus</i>
	51	Netherland	Tegelen	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	52	Netherland	Zuurland Faunas 7-9	<i>Muscardinus</i> sp.
	53	Poland	Kadzielnia-1	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	54	Poland	Kielniki-3A	<i>Muscardinus</i> sp.
	55	Poland	Kozi Grzbiet	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	56	Poland	Zabia Cave	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	57	Poland	Zalesiaki 1A	<i>Muscardinus</i> sp.
	58	Romania	Betfia IX	<i>Muscardinus</i> sp.
	58	Romania	Betfia XIII, X, XI, VII-1b-e, VII-3, II	<i>Muscardinus dacicus</i>
	59	Romania	Chiscau	<i>Muscardinus</i> sp.
	60	Romania	Subpiatra	<i>Muscardinus</i> sp.
	61	Slovakia	Skalka	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	62	Slovakia	Včeláre 5	<i>Muscardinus</i> sp.
	62	Slovakia	Včeláre 6/3.7.8.9	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>

owls and other predators (Bright et al., 1996a). Even so, *Muscardinus avellanarius* can be regarded as a “woodland edge” animal while they prefer to live in shrub layers full of undergrowth. A continuous shrub layer is ideal, especially where there are a few larger canopy trees. Its presence is indicative of temperate climate and humid forested environments.

From a palaeoecological point of view, the presence of the hazel dormouse in Level G in Lezetxiki II Cave, together with the

abundance of rodent species indicative of deciduous forest, warmer and moist environments (such as *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Eliomys quercinus*, *Pliomys lenki* and *Clethrionomys glareolus*) and the absence of strictly cold species, suggest a landscape of deciduous forest with the presence of open areas, and mild climatic conditions.

Some characteristics in common with the record from Lezetxiki II can be found at the French site of Baume Mola-Guercy (Defleur

Table 4.2List of European locations with *Muscardinus* species during the Middle Pleistocene.

Stage	Number	Country	Site	Species
Middle Pleistocene	63	Belgium	La Belle-Roche Cave	<i>Muscardinus</i> sp.
	64	Bulgary	Morovitsa Cave	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	65	France	Baume Moula Guercy (couche XVII, XV)	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	66	France	Fontéchevade	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	67	France	Lazaret	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	68	France	Vergranne	<i>Muscardinus</i> sp.
	69	Germany	Miesenheim I	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	70	Germany	Sudmer-Berg-2	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	71	Great Britain	Boxgrove	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	72	Great Britain	Westbury-sub-Mendip	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	73	Hungary	Tarko	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	46	Hungary	Uppony (layer 6, 7)	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	49	Italy	Pirro Nord	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	74	Italy	Campani Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	75	Italy	Fornace di Cornedo	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	76	Italy	Grotta Grande of Scario	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	77	Poland	Biśnik Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	78	Romania	Cave 10 in the Lupsa Valley	<i>Muscardinus dacicus malvensis</i>
	78	Romania	Cave 13 in the Lupsa Valley	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	79	Romania	Cave in the Párului Valley	<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>
	80	Romania	Magura V	<i>Muscardinus avellanarius</i>
81	Romania	Sîndomic-1	<i>Muscardinus avellanarius</i>	

Table 4.3List of European locations with *Muscardinus* species during the Late Pleistocene.

Stage	Number	Country	Site	Species
Late Pleistocene	82	Austria	Nixloch	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	83	Bulgary	Bacho Kiro	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	84	Bulgary	Mecha Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	85	Bulgary	Temnata Cave-3	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	86	France	Combe-Grenal	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	87	France	Baume de Gigny	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	88	France	Régourdou	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	89	France	Santenay	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	90	Germany	Genkingen-2	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	91	Greece	Loutraki Bear-cave	<i>Muscardinus</i> sp.
	92	Hungary	Porlyuk (layer 1)	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	93	Hungary	Poroslyuk of Ballavölgy (layer 3)	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	94	Hungary	Rejtek rock shelter 1	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	95	Italy	Arma del Manie	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	96	Italy	Cipolliane Cave	<i>Muscardinus</i> sp.
	97	Italy	Ferrovia Cave	<i>Muscardinus</i> sp.
	98	Italy	Grotta del Romito	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	99	Italy	Grotta Paglicci, Inner levels	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	100	Italy	Grotta "Vascio 'o Funno"	<i>Muscardinus malatestai</i>
	101	Italy	Praia a Mare	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	102	Italy	Grotta Cala	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	103	Italy	Grotta della Serratura	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	104	Italy	Grotta di Castelcivita	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	105	Italy	Grotta del Broion	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	106	Italy	Grotta Averla	<i>Muscardinus avellanarius</i>
	107	Italy	Riparo Mezzena	<i>Muscardinus avellanarius</i>
108	Italy	Valdiporro	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
77	Poland	Biśnik Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
109	Romania	Cioarei Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
110	Romania	Hotilor Cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
111	Serbia	Baranica Pécina	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
112	Serbia	Gradašnica Pécina	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
113	Serbia	Petnička Pécina	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
114	Serbia	Smolucka Pécina	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
115	Serbia	Vasiljska Pécina	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
116	Serbia	Vreška Pécina cave	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
117	Slovenia	Črni kal 2	<i>Muscardinus</i> sp.	
118	Slovenia	Potočka Zijalka	<i>Muscardinus avellanarius</i>	
119	Switzerland	Ettingen	<i>Muscardinus avellanarius</i>	

The data were taken from Andrews (1990), Aguilar et al. (1998), Bertolini et al. (1996), Bogicevic et al. (2011), Bon et al. (1991), Chaline (1983, 1972), Chaline et al. (1995), Chatzopoulou et al. (2001), Desclaux and Defleur (1997), Dimitrijević (1996), Gibbard et al. (1991), Hernández-Fernández (2000), Jánossy (1986), Kolfshoten (1990), Kotsakis (2003), Kotsakis et al. (2003), Kowalski (2001), Kowalski and Nadachowski (1982), Kunst (1989), López-García et al. (2014), Mais and Rabeder (1984), Marchetti et al. (2000), Marcolini (2003), Marković (2008), Marquet (1989), Maul (1990), Nadachowski (1990a, 1990b), Nadachowski et al. (2011), Paunescu (2001), Popov (1989), Radulescu and Samson (1985), Roebroeks et al. (1992), Ronchitelli et al. (2011), Socha (2014), Terzea (1994), Valensi and Abbassi (1998).

et al., 2001). The levels corresponding to the MIS 5 present a similar small mammal assemblage, with a high percentage of forest species.

7. Discussion

Dormice are characterized by having brachydont cheek teeth, with quite low crowns and well-developed roots. The dental crown pattern consists of a set of varying numbers of primary and secondary transverse ridges of enamel on the occlusal surface (lophodont dentition). The position, length and number of these ridges enable the classification of the species. It is also possible to distinguish between upper and lower teeth. In the upper teeth the hind wall of the ridges slopes gently down and has transverse grooves while the front slope is steep and smooth (García-Alix et al., 2008).

Although we do not have a large number of remains, the teeth from Lezetxiki II Cave resemble those of various recent and Pleistocene samples in its overall size and morphology. The width of the M1 is below the range of variation of most of the comparative samples (Fig. 5a), and is especially narrower than the mean value of 26 M1 from the Upper Pleistocene site of Arma delle Manie (Paunescu, 2001). However, it is within the range of variation of the Late Biharian (Calabrian) hazel dormouse remains from Kozi Grzbiet (Hoek Ostende, 2003).

In the case of the bivariate analysis of M2 (Fig. 5b), we can only take into account the right M2 from Lezetxiki II due to the incompleteness of the left one. Even if the assemblage of recent *Muscardinus avellanarius* from France (MNHN) also presents comparable values regarding the length, the most similar specimens are those from the Lower Pleistocene at Kozi Grzbiet. The width is below the range of variation of most of the samples except for the Lower Pleistocene specimens at Kozi Grzbiet.

The lengths of the two M2 from Lezetxiki II and their comparison are shown in Fig. 6. Compared to other specimens, the most remarkable feature of the left M2 is its short length, falling outside the range of variation of any of them. Right M2, in contrast, is close to the mean of the fossil samples from Kozi Grzbiet and quite close to the minimum rate obtained from the MNHN assemblage, but its value is below the range of variation of the Upper Pleistocene sample from Arma delle Manie.

This remarkable difference in the length of the left M2 at Lezetxiki II could have various explanations:

- The first is a probable sexual dimorphism, although no differences have been found between modern hazel dormice sexes concerning the morphology of bones.
- The second interpretation is based on the possibility that the left M2 belonged to an abnormally small individual. This option

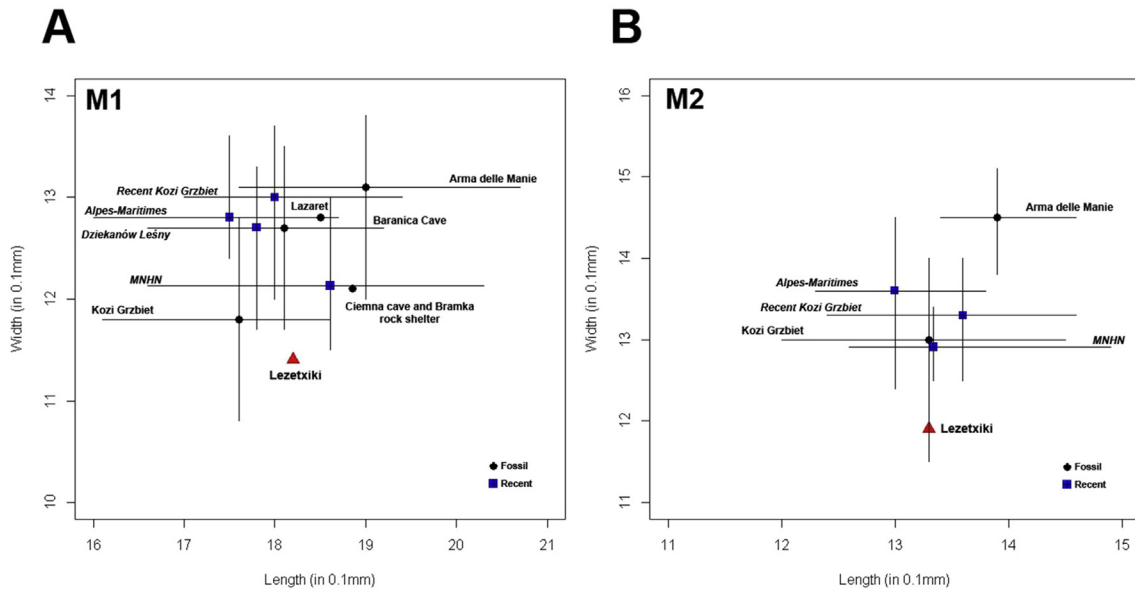


Fig. 5. A and B. Scatter diagram of the right M1 (A) and right M2 (B) of various fossil and extant populations of *Muscardinus avellanarius* (in mm). For the row data and references see Table S1 in the Supplementary Online Information.

seems improbable due to lack of morphological differences identified in the tooth.

- Another conceivable scenario is that it belongs to a subadult. The morphology of deciduous and permanent teeth is easily distinguishable with the naked eye. This is not the case of Lezetxiki II, so this hypothesis has to be dismissed.

After revision, it is clear that the teeth from Lezetxiki II can be described as narrow when compared to modern comparative samples but within the range of variation in the Kozi Grzbiet Lower Pleistocene specimens. One justification could be biogeographical and/or palaeoenvironmental. This last supposition is based on Bergmann's rule: in a warm-blooded animal species having distinct geographic populations, individuals of larger size are found in colder environments, while animals of the same species living in warm climates are of smaller size. This explanation may reflect the

existence of similar climatic conditions in Lezetxiki II (Spain) during the Upper Pleistocene and in Kozi Grzbiet (Poland) during the Lower Pleistocene. According to some recent research, the validity of this tendency in small mammals must be considered with caution (Ashton et al., 2000; Meiri and Dayan, 2003).

Besides the aforementioned explanation, another factor that may account for these differences is the chronology. However, it is known that the phylogenetic evolution of the *Muscardinus* lineage is expressed by a size increase and by a loss in the number of ridges in the cheek teeth (García-Alix et al., 2008). Therefore this trend would not explain the pattern presented by the Lezetxiki II teeth. Unfortunately, we consider that the sample is too small (three remains) to get an answer for this question.

Despite the ability of species to adapt their geographic range in response to climate change, a mountainous region can be a geographical barrier. Precisely, this is the case with the Pyrenees, located in the isthmus between the Iberian Peninsula and Atlantic provinces. As a result, both western and eastern ends would have been natural biological corridors that would allow the movements of both animals and human populations. The presence of *Muscardinus avellanarius* in Lezetxiki reinforces this idea.

8. Conclusion

The genus *Muscardinus* became probably locally extinct after the Lower Pliocene in the Iberian Peninsula. The discovery of a hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) from the early Late Pleistocene site of Lezetxiki II (Arrasate, Basque Country, northern Iberian Peninsula) represents the first Quaternary record of the Iberian Peninsula. In the light of the discovery, the range of distribution of the genus is extended, since these remains constitute the south-westernmost reference of the genus in the Eurasian continent.

Considering that today hazel dormouse inhabits a wide variety of woody environments with a substantial shrub layer, the climatic conditions during deposition in Lezetxiki II, would be hypothetically linked to warm and humid conditions associated with an interstadial period of MIS 5. A similar landscape composition is inferred by the small vertebrate association.

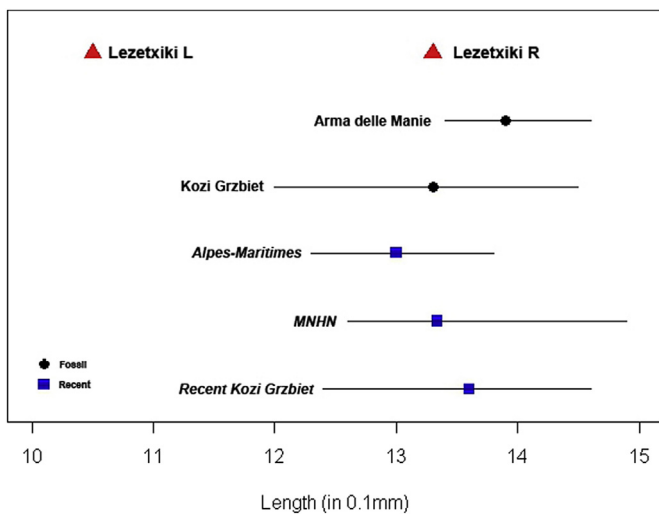


Fig. 6. Length of the second upper molar of various *Muscardinus avellanarius* (in mm). Lezetxiki L = Lezetxiki Left M2 and Lezetxiki R = Lezetxiki Right M2. For the row data and references see Table S1 in the Supplementary Online Information.

After a brief comparison, the criteria of dental pattern suggest that the dormouse teeth of Lezetxiki II are narrower than modern comparative samples and within the range of variation in the Kozi Grzbiet Lower Pleistocene specimens. We have suggested biogeographical and chronological hypotheses for explaining this singularity. Notwithstanding these explanations, the material considered here are not large enough to develop deeper conclusions. Further studies using a larger sampling will provide other inferences.

This discovery contributes to a better understanding of the palaeoecology and palaeobiogeography of the area during the Late Pleistocene. The occurrence of a new faunal element at Lezetxiki II, added to the previous discoveries, supports the existence of biological corridors between western Iberia and Europe through the westernmost Pyrenean region during the Pleistocene. Correspondingly, the idea of the existence of geographical barriers that hindered the interchange of mammal groups, including humans, must be dismissed.

Acknowledgements

We would like to thank A. Gómez-Olivencia for his useful insights that improved this paper and Peter Smith for his assistance with the English editing. We are also grateful to the two anonymous reviewers for their comments, which substantially improved the manuscript. The technical and human support provided by SGIker (UPV/EHU) is also gratefully acknowledged. N. Garcia-Ibaibarriaga has a predoctoral fellowship (BFI-2010-289) from the Basque Government while J. Rofes has a Marie Curie research Fellowship (MCA-IEF Project No. 629604) from the European Commission. The archaeological work in Lezetxiki was funded by Aranzadi Science Society, Gipuzkoako Foru Aldundia, the Municipality of Arrasate and Kobate Quarry. We also received financial support from the Research teams GIU12/35 and IT-622-13 of the Universidad del País Vasco UPV-EHU and HAR2014-53536-P funded by the Spanish Government.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.04.017>.

References

- Aguilar, J.-P., Agustí, J., Gibert, J., 1979. Rongeurs Miocènes dans le Vallès-Penedès: Les rongeurs de Castell de Barbera. *Palaeovertebrata* 9, 17–31.
- Aguilar, J.-P., Crochet, J.-Y., Krivic, K., Marandat, B., Michaux, J., Mihevč, A., Sigé, B., Šebela, S., 1998. Pleistocene small mammals from some karstic fillings of Slovenia. *Preliminary Results. Acta Carsologica* 27, 141–150.
- Aguilar, J.-P., Lazzari, V., 2006. Nouvelles espèces de gliridés du gisement karstique de Blanquaterre 1 (Miocène moyen, sud de la France). *Geodiversitas* 28, 277–295.
- Agustí, J., 1990. The miocene rodent succession in Eastern Spain: a Zoogeographical appraisal. In: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York, pp. 373–404.
- Agustí, J., Anadón, P., Julià, R., 1983. Nuevos datos sobre el Plioceno del Baix Ebre. Aportación a la correlación entre las escalas marina y continental. *Acta Geol. Hisp.* 18, 123–130.
- Agustí, J., Casanovas-Vilar, I., Furió, M., 2005. Rodents, insectivores and chiropterans (Mammalia) from the late Aragonian of Can Missert (Middle Miocene, Vallès-Penedès Basin, Spain). *Geobios* 38, 575–583.
- Agustí, J., Gibert, J., Moyá, S., Cabrera, L., 1979. Roedores e Insectívoros (Mammalia) del Mioceno superior de la Seu d'Urgell (Cataluña, España). *Acta Geol. Hisp.* 14, 362–369.
- Agustí, J., Martín-Suárez, E., 1984. El Plioceno continental de la depresión Guadix-Baza (Prov. Granada) y su fauna de micromamíferos. *Nota preliminar. Acta Geol. Hisp.* 19, 277–281.
- Alba, D.M., Moyá-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Rotgers, C., Furió, M., Angelone, C., Köhler, M., Garcés, M., Cabrera, L., Almécija, S., Obradó, P., 2006. Los vertebrados fósiles del Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, l'Anoia, Cataluña), una sucesión de localidades del Aragoniense superior (MN6 y MN7 + 8) de la cuenca del Vallès-Penedès. *Campanas 2002–2003, 2004 y 2005. Estud. Geol.* 62, 295–312.
- Altuna, J., 1973. Primer hallazgo del glotón (*Gulo gulo* L.) en la Península Ibérica. *Munibe* 15, 128.
- Álvarez-Sierra, M.A., García Paredes, I., Peláez-Campomanes, P., 2006. Middle Miocene Rodents from the Tarazona Area (Ebro Basin, Spain). *Beitr. Paläontol.* 30, 5–13.
- Amori, G., Cantini, M., Rota, V., 1994. Distribution and conservation of Italian dormice. *Hystrix* 6, 331–336.
- Amori, G., Hutterer, R., Krystufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Meinig, H., Juskaitis, R., 2008. *Muscardinus avellanarius*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3.
- Anděra, M., 1994. The present status of dormice in the Czech Republic. *Hystrix* 6, 155–160.
- Andrews, P.J., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London.
- Arriolabengoa, M., Iriarte, E., Aranburu, A., Yusta, I., Arriabalaga, A., 2015. Provenance study of endokarst fine sediments through mineralogical and geochemical data (Lezetxiki II cave, northern Iberia). *Quat. Int.* 364, 231–243.
- Arriabalaga, A., 2005. Las primeras ocupaciones humanas en el Pirineo Occidental y Montes Vascos. Un estado de la cuestión en 2005. *Munibe* 57, 53–70.
- Arriabalaga, A., 2006. Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): Nuevas preguntas acerca de un antiguo yacimiento. In: Cabrera Valdés, V., Bernaldo de Quiros Guidotti, F., Maíllo Fernández, J.M. (Eds.), *En el centenario de la Cueva de El Castillo: El caso de los neandertales*. Centro Asociado de la UNED en Santoña, pp. 293–309.
- Arriabalaga, A., Altuna, J., Areso, P., Falguerès, C., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Mariezkurrena, K., Peman, E., Ruiz-Alonso, M., Tarriño, A., Uriz, A., Vallverdú, J., 2005. Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): nuevas perspectivas de la investigación. In: Santonja, M., Pérez-González, A., Machado, M.J. (Eds.), *Geología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Madrid, pp. 81–91.
- Ashton, K.G., Tracy, M.C., Queiroz, A. De, 2000. Is Bergmann's rule Valid for mammals? *Am. Nat.* 156, 390–415.
- Basabe, J.M., 1966. El húmero premuriense de Lezetxiki (Guipúzcoa). *Munibe* 18, 13–32.
- Basabe, J.M., 1970. Dientes humanos del Paleolítico de Lezetxiki (Mondragón). *Munibe* 22, 113–134.
- Bertolini, M., Fedozzi, S., Martini, F., Sala, B., 1996. Late glacial and holocene climatic oscillations inferred from the variations in the micromammal associations at Grotta della Serratura. *Quat. Ital. J. Quat. Sci.* 9, 561–566.
- Bright, P., Morris, P., Mitchell-Jones, T., 1996a. The Dormouse Conservation Handbook. English Nature, Peterborough.
- Bright, P., Morris, P., Mitchell-Jones, A.J., 1996b. A new survey of the dormouse *Muscardinus avellanarius* in Britain, 1993–4. *Mamm. Rev.* 26, 189–195.
- Bogicevic, K., Nenadid, D., Mihailovic, D., Lazarevic, Z., Milivojevic, J., 2011. Late Pleistocene rodents (Mammalia: Rodentia) from the Baranica cave near Knjazevac (Eastern Serbia): systematics and palaeoecology. *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 117, 331–346.
- Bon, M., Piccoli, G., Sala, B., 1991. I giacimenti quaternari di vertebrati fossili nell'Italia nord orientale. In: *Mem. di Sci. Geol. dell'Università di Padova* 43, pp. 185–231.
- Büchner, S., 2007. Die Haselmaus in Hessen. Verbreitung, Nachweismethoden und Schutzmassnahmen. Hessen-Forst FENA, FB Naturschutz, Gießen.
- Burjachs i Casas, F., 1990. Evolució de la vegetació i paleoclimatologia des de fa més de 85.000 anys a la regió d'Olot. Anàlisi pollínica del Pla de l'Estany (Sant Joan les Fonts, la Garrotxa). *Vitrina* 5, 39–46.
- Capizzi, D., Battistini, M., Amori, G., 2002. Analysis of the hazel dormouse, *Muscardinus avellanarius*, distribution in a Mediterranean fragmented woodland. *Ital. J. Zool.* 69, 25–31.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Robles, J.M., Moyá-Solà, S., 2011. Registro paleontológico continental del mioceno de la cuenca del Vallès-Penedès. In: Pérez de los Ríos, M., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Bolet, A., DeMiguel, D. (Eds.), *Guía de Campo XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell, pp. 55–80.
- Castaños, P., Murelaga, X., Arriabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.-J., 2011. First evidence of *Macaca sylvanus* (Primates, Cercopithecidae) from the Late Pleistocene of Lezetxiki II cave (Basque Country, Spain). *J. Hum. Evol.* 60, 816–820.
- Chaline, J., 1972. Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie). Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Chaline, J., 1983. Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène Moyen de Vergranne (Doubs). *Géologie* 5, 31–45.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Campy, M., 1995. The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for paleoclimatic and paleoecological reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 117, 229–252.
- Chatzopoulou, K., Vasileiadou, A., Koliadimou, K., Tsoukala, E., Rabeder, G., Nagel, D., 2001. Preliminary report on the Late Pleistocene small mammal fauna from the Loutraki Bear-cave (Pella, Macedonia, Greece). *Cad. Lab. Xeol. Laxe* 26, 485–495.
- Clot, A., Chaline, J., Heintz, E., Jammot, D., Mourer-Chauviré, C., Rage, J.-C., 1976. Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées) un nouveau remplissage de fissure à faune de vertébrés du Pléistocène inférieur. *Geobios* 9, 511–514.
- Daams, R., 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyromys*. *Ultr. Micropaleontol. Bull. Special Publication*, 3, 1–115.

- Daams, R., 1985. Glirinae (Gliridae, Rodentia) from the type area of the Aragonian and adjacent areas (provinces of Teruel and Zaragoza, Spain). *Scr. Geol.* 77, 1–20.
- Daams, R., De Bruijn, H., 1995. A Classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of the dental morphology. *Hystrix* 6, 3–50.
- Daoub, A., 1993. Evolution of Gliridae (Rodentia, Mammalia) in the Pliocene and Quaternary of Poland. *Acta Zool. crac.* 36, 199–231.
- Defleur, A., Crégut-Bonnouere, E., Desclaux, E., Thion, M., 2001. Présentation paléoenvironnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoclimatiques et chronologiques. *Anthropologie* 105, 369–408.
- Desclaux, E., Defleur, A., 1997. Étude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). *Systématique, Biostratigraphie et Paléocologie*. *Quaternaire* 8 (1997), 213–223.
- Dimitrijević, V., 1996. Upper Pleistocene mammals from cave deposits in Serbia. *Acta Zool. cracoviensia* 39, 117–120.
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Arrizabalaga, A., 2006. La geocronología del yacimiento pleistocénico de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Crítica de las dataciones existentes y algunas nuevas aportaciones. *Munibe* 57, 93–106.
- Foppen, R., Verheggen, L., Boonman, M., 2002. Biology, status and conservation of the hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in the Netherlands. *Lutra* 45, 147–154.
- Freudenthal, M., Martín-Suárez, E., 2013a. Estimating body mass of fossil rodents. *Scr. Geol.* 145, 1–130.
- Freudenthal, M., Martín-Suárez, E., 2013b. New ideas on the systematics of Gliridae (Rodentia, Mammalia). *Span. J. Palaeontol.* 28, 239–252.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Martín-Suárez, E., Freudenthal, M., 2008. *Muscardinus meridionalis* sp. nov., a new species of Gliridae (Rodentia, Mammalia) and its implications for the phylogeny of *Muscardinus*. *J. Vertebr. Paleontol.* 28, 568–573.
- Gibbard, P.L., West, R.G., Zagwijn, W.H., Balson, P.S., Burger, A.W., Funnell, B.M., Jeffery, D.H., Kolfschoten, J.D.J.T., Van Lister, A.M., Meijer, T., Norton, P.E.P., Preece, R.C., Rose, J., Stuart, A.J., Whiteman, C.A., Zalasiewicz, J.A., 1991. Early and Early Middle Pleistocene correlations in southern north Sea Basin. *Quat. Sci. Rev.* 10, 23–52.
- Gómez-Orellana, L., 2002. El último Ciclo Glaciar-Interglaciar en el litoral del NW ibérico: Dinámica climática y paisajística. Universidad de Santiago de Compostela (Tesis Doctoral).
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P., Muñoz Sobrino, C., 2007. The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quat. Res.* 67, 438–452.
- Hanquet, C., 2011. Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères. Université Montpellier III-Paul Valéry. Thèse de Doctorat.
- Hecker, K., Bakó, B., Csorba, G., 2003. New data on the distribution of the Hungarian dormouse species (Gliridae). *Állatt. Közl.* 88, 57–67.
- Hernández Fernández, M., 2000. Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno Ibérico. Universidad Complutense de Madrid (Tesis Doctoral).
- Hoek Ostende, L.W. van den, 2003. Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Upper Pliocene of Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Scr. Geol.* 126, 203–215.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. Elsevier, Amsterdam.
- Juskaitis, R., 2003. New data on distribution, habitats and abundance of dormice (Gliridae) in Lithuania. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 49, 55–62.
- Kolfschoten, T. van, 1990. The evolution of the mammal faunas in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the Late Middle Pleistocene. *Meded. Rijks Geol. D* 43, 1–69.
- Kotsakis, T., 2003. Fossil glirids of Italy: the state of the art. *Coloq. Paleontol.* 1, 335–343.
- Kotsakis, T., Abbazzi, L., Angelone, C., Argenti, P., Fanfani, F., Marcolini, F., Masini, F., 2003. Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. *Deinsea* 10, 313–342.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quat.* 72, 3–389.
- Kowalski, K., Nadachowski, A., 1982. Rodentia (Bacho Kiro, Bulgaria). In: Kozłowski, J.K. (Ed.), *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria): Final report*, pp. 45–51.
- Kunst, K., Nagel, D., Rabeder, G., 1989. Erste grabungsergebnisse vom Nixloch bei Losenstein-Ternberg. *Jahrb. des Oberösterreichischen Musealvereines Gesellschaft für Landeskd* 134, 199–212.
- López-García, J.M., Berto, C., Colamussi, V., Dalla Valle, C., Vetro, L., Lo, Lo, D., Luzi, E., Malavasi, G., Martini, F., Sala, B., 2014. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene–Holocene sequence from Grotta del Romito (Calabria, southern Italy) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 409, 69–179.
- Mais, K., Rabeder, G., 1984. Das große Höhlensystem 624 im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. *Die Höhle* 35, 213–230.
- Marcolini, F., 2003. Continental Lower Valdarno rodent biochronology and two new methods for the systematics of *Mimomys* (Arvicolidae, Rodentia). *Atti della Soc. Toscana Sci. Nat. Pisa* 108, 129–136.
- Marchetti, M., Parolin, K., Sala, B., 2000. The Biharian fauna from Monte La Mesa (Verona, northeastern Italy). *Acta Zool. Cracoviensia* 43, 79–105.
- Marković, Z., 2008. Small mammals (Rodentia and Lagomorpha) from Gradašnica Cave (East Serbia). *Bull. Nat. Hist. Mus. Belgrade* 1, 65–77.
- Marquet, J.C., 1989. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. Univ. Bourgogne (Thesis).
- Martín-Suárez, E., Freudenthal, M., 1998. Biostratigraphy of the continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, SE Spain). *Geobios* 31, 839–847.
- Maul, L., 1990. Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. *Quartärpaläontologie* 8, 153–191.
- Meiri, S., Dayan, T., 2003. On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.* 30, 331–351.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralík, V., Zima, J., 1999. The Atlas of the European Mammals. Poyser Natural History, London.
- Nadachowski, A., 1990a. Review of fossil Rodentia from Poland (Mammalia). *Senckenb. Biol.* 70, 229–250.
- Nadachowski, A., 1990b. Lower Pleistocene rodents of Poland: faunal succession and biostratigraphy. *Quartärpaläontologie* 8, 215–223.
- Nadachowski, A., Stefaniak, K., Szykiewicz, A., Marciszak, A., Socha, P., Schick, P., August, C., 2011. Biostratigraphic importance of the Early Pleistocene fauna from Żabia Cave (Poland) in Central Europe. *Quat. Int.* 243, 204–218.
- Paunescu, A.C., 2001. Les rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen de trois grottes du Sud-Est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. 2001. Thèse de Doctorat. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Pons, A., Reille, M., 1988. The Holocene- and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 66, 243–263.
- Popov, V.V., 1989. Middle Pleistocene small mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Morovitsa Cave (North Bulgaria). *Acta Zool. cracoviensia* 32, 561–588.
- Radulescu, C., Samson, P., 1985. Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in South eastern Transylvania. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Emile Racovitza"* 24, 85–95.
- Roebroeks, W., Conard, N., Kolfschoten, T. van, 1992. Dense Forests, cold Steppes and the palaeolithic Settlement of Northern Europe. *Curr. Anthropol.* 33, 551–586.
- Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Cuenca-Bescós, G., Villaluenga, A., 2012. The south-westernmost record of *Sicista* (Mammalia: Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 348–349, 67–73.
- Ronchitelli, A., Boscatto, P., Surdi, G., Masini, F., Petruso, D., Accorsi, C.A., Torri, P., 2011. The Grotta Grande of Scario (Salerno, Italy): Archaeology and environment during the last interglacial (MIS 5) of the Mediterranean region. *Quat. Int.* 231, 95–109.
- Ruiz-Sánchez, F.J., Santisteban, C., Crespo-Roures, V.D., Freudenthal, M., 2011. New rodent faunas from Middle Miocene and Mio-Pliocene in the Cabriel Basin (Valencia, Spain). *J. Iber. Geol.* 37, 161–172.
- Sesé, C., 2003. Paleontología y biostratigrafía del Mioceno continental de la cuenca de Calatayud (Zaragoza): Nuevos yacimientos de Micromamíferos. *Estud. Geol.* 59, 249–264.
- Sesé, C., 2006. Los roedores y lagomorfos del Neógeno de España. *Estud. Geol.* 62, 429–480.
- Socha, P., 2014. Rodent palaeofaunas from Biśnik Cave (Kraków-Częstochowa Upland, Poland): palaeoecological, palaeoclimatic and biostratigraphic reconstruction. *Quat. Int.* 326–327, 64–81.
- Terzea, E., 1994. Fossiliferous sites and the chronology of mammal faunas at Beftia (Bihor, Romania). *Trav. Mus. Natl. d'Histoire Nat. «Grigore Antipa»* 34, 467–485.
- Tvrtković, N., Dulić, B., Grubišić, M., 1994. Distribution and habitats of dormice in Croatia. *Hystrix* 6, 199–208.
- Valensi, P., Abbassi, M., 1998. Reconstitution de paléoenvironnements quaternaires par l'utilisation de diverses méthodes sur une communauté de mammifères - Application à la grotte du Lazaret. *Quaternaire* 9, 291–302.
- Van Dam, J.A., Alcalá, L., Alonso Zarza, A., Calvo, J.P., Garcés, M., Krijgsman, W., 2001. The Upper Miocene mammal record from the Teruel-Alfambra Region (Spain). The MN system and continental stage/age concepts discussed. *J. Vertebr. Paleontol.* 21, 367–385.
- Vilhelmsen, H., 2003. Status of dormice (*Muscardinus avellanarius*) in Denmark. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 49, 139–145.
- Villaluenga, A., Arrizabalaga, A., Castaños, P., Alustiza Mujika, J.A., 2012. Cave Bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller Heinroth, 1794) and humans during the Early Upper Pleistocene (Lower and Middle Palaeolithic) in Lezetxiki, Lezetxiki II and Astigarragako Koba. *J. Taphon.* 10, 521–543.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. John Hopkins University Press, Baltimore.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

A palaeoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates



Naroa Garcia-Ibaibarriaga^{a, b, *}, Juan Rofes^c, Salvador Bailon^d, Diego Garate^e, Joseba Rios-Garaizar^f, Blanca Martínez-García^a, Xabier Murelaga^a

^a Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Spain

^b Dpto. Geografía, Prehistoria y Arqueología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, C/ Tomás y Valiente s/n, 01006 Vitoria-Gasteiz, Spain

^c UMR 7209, CNRS, «Archéozoologie, Archéobotanique», MNHN CP56, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

^d UMR 7209 – UMR 7149, CNRS Département Écologie et Gestion de la Biodiversité (EGB), MNHN Bâtiment d'Anatomie Comparée CP55, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

^e CREAP Cartailhac-TRACES-UMR 5608, Université de Toulouse-Le Mirail, 5, allées Antonio Machado, 31058 Toulouse, France

^f Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca s/n, 09002 Burgos, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Available online 22 October 2014

Keywords:

Small vertebrates
Palaeoenvironment
Upper Pleistocene
Holocene
Cantabrian Range
Iberian Peninsula

ABSTRACT

The cave of Askondo (Mañaria, Bizkaia, Spain) is an archaeological site on the western flank of Asko Mount. Archaeological excavations in 2011 have provided a prehistoric and historic sequence from the Middle Palaeolithic to the Bronze Age. Approximately 3000 microvertebrate elements (including mammals, reptiles, and amphibians) were recovered, of which 387 were identified to the genus and/or species levels. The small mammal assemblage comprises at least 17 taxa: nine species of rodents (*Glis glis*, *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Arvicola amphibius*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Terricola) sp.*, *Microtus oeconomus*, *Chionomys nivalis*, and *Clethrionomys glareolus*), two insectivores (*Sorex araneus-coronatus* and *Talpa sp.*), three amphibians (*Bufo calamita*, *Bufo bufo*, and *Rana temporaria-iberica*), and three reptiles (Lacertidae indet., *Anguis fragilis*, and Colubridae indet.). This assemblage has enabled us to roughly reconstruct the environmental conditions that prevailed in the cave's surrounding area. It evolved from a landscape with considerable woodlands to an arid one, characteristic of cold conditions, at the beginning of the Upper Palaeolithic (ca. 35,300 cal BP). After a short episode of alternating woodland expansion and contraction, the woodlands expanded again at the end of the Solutrean (ca. 21,000 cal BP). Finally, at the top of the sequence, the climate began a warming trend that has led to its current landscape.

© 2014 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

Much has been written about the Late Pleistocene and Holocene climate of the Cantabrian Range. The study of microvertebrate remains has proven to be a rich source of information on environmental and ecological conditions (e.g. Cuenca-Bescós et al., 2009; Sesé, 2009; López-García et al., 2011a; Rofes et al., 2014). However, most research in this field has focused on small mammals, with only a few attempting to include data provided by herpetological remains.

The aim of this paper is to reconstruct the palaeoenvironmental and palaeoclimatic conditions prevailing around Askondo Cave during the Upper Pleistocene and Holocene (60,000–ca. 3500 cal BP) based on the small vertebrate assemblage. This data enables us to recreate the landscape and the presence of humans during the Middle and Upper Palaeolithic in this region, work already begun at several sites such as Arlanpe (García-Ibaibarriaga et al., 2013), Baltzola, and Bolinkoba.

2. The site

Askondo Cave (also called Azkondo) is situated in Mañaria (Urkiola Nature Park), on the western flank of Asko Mount, at an elevation of 248 masl (metres above sea level; UTM coordinates of X: 527.350; Y: 4.775.430 ETRS89 30N) (Fig. 1). Geologically, it opens onto the foothills of the infra-Cretaceous limestones, which contain

* Corresponding author. Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Universidad del País Vasco UPV/EHU, Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Spain.

E-mail addresses: naroa.garcia.ibaibarriaga@gmail.com, naroa.garcia@ehu.es (N. Garcia-Ibaibarriaga).

rudists and corals. The observable karst cavity throughout Askondo Cave has a linear development of 302 m and a total drop of 9 m.

Askondo is one of the few sites with Palaeolithic rock art in the easternmost provinces of the Bay of Biscay (Garate and Rios-Garaizar, 2011). The first known scientific intervention in Askondo Cave was undertaken in the early 1910s by Gálvez Cañero (1912), who found a few archaeological remains. Despite the finding of two *Ursus spelaeus* skulls in 1963 and evidence of other palaeontological remains (such as hyena bones), further work was not undertaken until 2011. In January of that year, several Palaeolithic parietal paintings were noted during a visit to the cave involving a project to locate a possible archaeological site (Garate and Rios-Garaizar, 2012).

Table 1

List of radiocarbon dates from Askondo including cultural periods, chrono-stratigraphic units, laboratory codes, and the elements from where the samples were taken.

Cultural period	Level	Radiocarbon age		Mean prob.	Lab. code	Sample
		¹⁴ C yr BP	Cal yr BP 2σ			
Bronze age	2	3,290 ± 40	3,613–3,408	3,518	Beta-303669	Human incisor
Upper Solutrean	4	17,490 ± 90	21,435–20,838	21,131	Beta-316473	Burned bone
Palaeontological	8	25,450 ± 110	29,921–29,171	29,545	Beta-320949	Cave bear vertebra
Aurignacian	10	31,440 ± 190	35,790–34,860	35,321	Beta-303670	Burned bone
Middle Palaeolithic	12	>41,400			Beta-313144	Large bovid tibia
Gravettian ^a	Driven bone	23,760 ± 110	29,055–27,621	27,830	Beta-303671	Ungulate tibia

Dates were calibrated at 95.4% confidence intervals (2σ) using the IntCal13 data set (Reimer et al., 2013) and OxCal4.2 calibration software (Bronk Ramsey, 2009).

^a Data not taken into account to our age model.

Currently the cave has a single entrance, 25 m above the course of Urkuleta Stream. Damage caused by a quarry (Kanterazarra) affects the entrance and part of the first chamber. Other alterations have been observed in the surface of the cave, mainly in the inner parts, related to clandestine excavations, entailing partial (but unquantifiable) losses.

An area of 5 m² was excavated in 2011. The aim was to document the archaeological record in the cave to evaluate its potential and to search for signs of human activity related to the rock art. The works were conducted in two different zones: the entrance (square U7 in the archaeological grid) and the vestibule (squares O13–O14–N14 and O17) (Fig. 2). In U7, only levels 1–5 were excavated, whereas in square O13, 13 archaeological levels (1.70 m deep) were identified. In squares O14, N14, and O17, the works stopped at level 2 due to the presence of a stalagmitic crust. In order to document the complete stratigraphic sequence, a geological test was conducted 52 cm away from the S section of O14 (Fig. 2). This test trench provided a detailed overview of the ~6 m deep sedimentary sequence (without reaching the bedrock), where the 13 archaeological layers identified in the excavation pit correspond to the upper third of this sedimentary deposit (Garate

and Rios-Garaizar, 2012; Iriarte et al., 2012). These levels can be grouped into five chrono-cultural units: Middle Palaeolithic (MP; AAR dates, Torres Pérez-Hidalgo and Ortiz Menéndez, 2012), Aurignacian (Aurig.), Gravettian (Grav.; indirect data provided by a piece of bone embedded in the wall suggest a mean age of 27,830 cal BP, while the palaeoecological record suggests a younger age near HE 2, although in both cases it could correspond to a Gravettian chronocultural period), Solutrean (Sol), and Bronze Age (BA) (Table 1). The cultural filiations of the successive levels, especially in those cases for which we have no direct dating, were established on the basis of their different lithic, bone and/or pottery industries.

3. Material and methods

3.1. Fieldwork and collecting techniques

The palaeontological material analysed consists of disarticulated skeletal fragments (teeth, isolated mandibles, skull fragments, and post-cranial bones) of small vertebrates, although other faunal remains have been identified as well (Table 2). Sediments were recovered from at least 0.5 m² for all the stratigraphic units. In square O13, all the identified levels have been sampled, whereas the rest of the squares only provided samples corresponding to levels 1 to 3 (except U7, which was sterile in microvertebrate remains). The correlation between different squares was established based on their archaeological remains. The 409.5 l of sediment were water-screened using a stack of sieves of decreasing mesh size (4 mm–0.5 mm). The microfossils were separated from residue coarser than 0.5 mm, classified, and studied with the aid of a binocular microscope (Nikon SMZ-U). This assemblage includes a total of 2918 fragments, of which 387 were identified to the genus and/or species level following the general criteria of small-vertebrate palaeontology.

Table 2

Faunal remains from Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain).

Artiodactyla	Perissodactyla	Rodentia	Eulipotyphla	Squamata
<i>Bos taurus</i>	<i>Equus caballus</i>	<i>Glis glis</i>	<i>Talpa</i> sp.	<i>Anguis fragilis</i>
<i>Capra pyrenaica</i>		<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	<i>Sorex araneus-coronatus</i>	Lacertidae indet.
<i>Capreolus capreolus</i>	Carnivora	<i>Arvicola amphibius</i>		Colubridae indet.
<i>Cervus elaphus</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Microtus agrestis</i>	Anura	
<i>Ovis aries/Capra hircus</i>	<i>Crocuta crocuta</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>Bufo calamita</i>	
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	<i>Ursus spelaeus</i>	<i>Microtus (Terricola)</i> sp.	<i>Bufo bufo</i>	
<i>Sus domesticus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	<i>Rana temporaria-iberica</i>	
		<i>Chionomys nivalis</i>		
		<i>Clethrionomys glareolus</i>		

Note that these correspond to the total of the Pleistocene and Holocene levels.

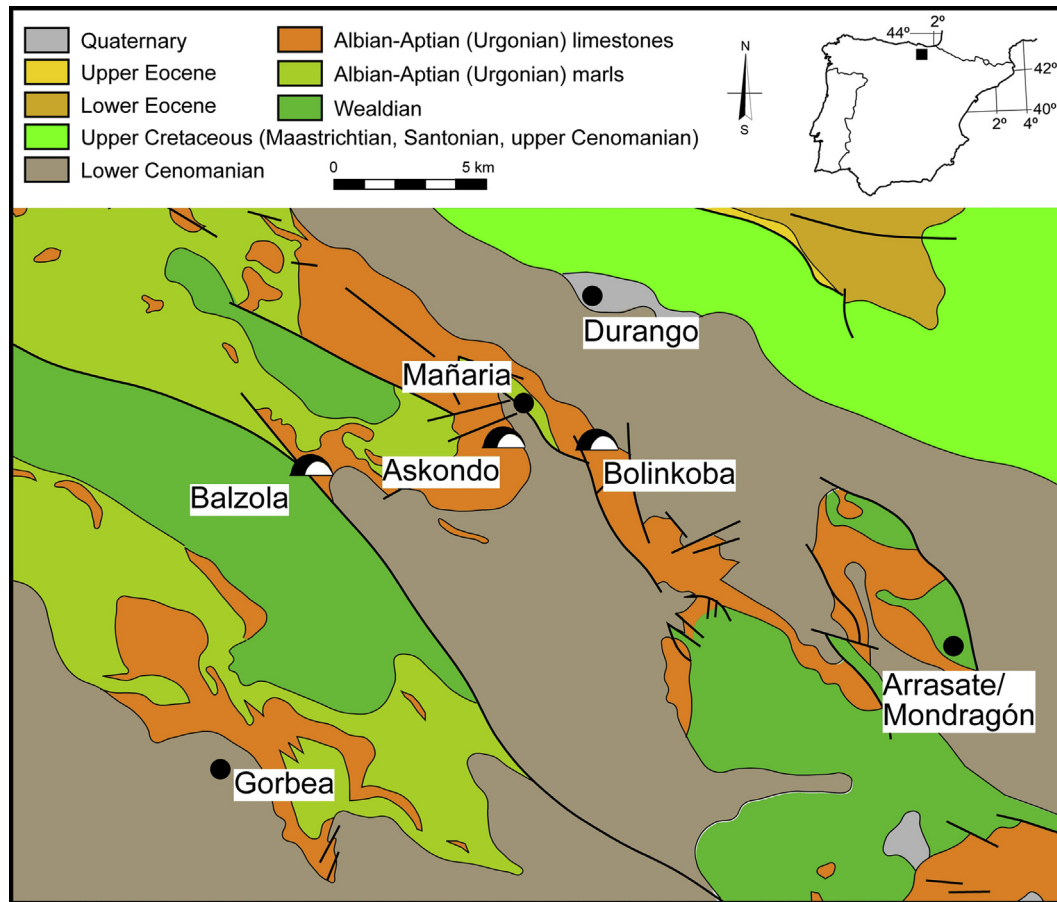


Fig. 1. Geographical location of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain) and the approximate location of some archaeological sites (Modified from Rat, 1957).

3.2. Systematic attribution and quantification

Each species was identified based on cranial and post-cranial diagnostic elements: isolated teeth for the Gliridae and Murinae (Daams, 1981; Pasquier, 1974 respectively); first lower molars for the Arvicolinae (van der Meulen, 1973; Heinrich, 1982); mandibles, maxillae, isolated teeth, and post-cranial skeleton for the Talpidae and the Soricidae (Reumer, 1984); skull elements for the Lacertidae (Blain, 2009); and cranial and post-cranial skeleton for the amphibians (Bailon, 1999). The taxonomic classification for small mammals follows Wilson and Reeder (2005) and Tesakov et al. (2010), whereas that for amphibians and reptiles follows Carretero et al. (2011).

The relative ratios of fossil species were established with the minimum number of individuals (MNI) and used as a quantitative measure to reconstruct the palaeoenvironment (Table 3). To determine the MNI, a diagnostic tooth (e.g. first lower molar in arvicolines) or post-cranial elements were considered, taking into account laterality and sex whenever possible.

3.3. Habitat types and climate categories

To reconstruct the palaeoenvironment at Askondo Cave, we have specified five types of habitat (see Table 3) based on the environmental affinities of different species following Cuenca-Bescós et al. (2009) and Rofes et al. (2014). As Askondo has a relatively recent chronology and all the fauna present at the site is extant, it is possible to distribute each taxa according to the habitat(s) they mostly inhabit. The habitats are defined below:

1. Rocky (Ro): species living in open rocky or stony substratum areas, usually above the timberline. In spite of its name, this type of habitat does not necessarily need to be located in high mountainous landscapes.
2. Humid meadow (HM): evergreen meadows with dense pastures, dense plant cover, and suitable topsoil.
3. Grassland (Gr): dry grassland or open meadows with seasonal climate variations associated with relatively harsh conditions.
4. Water (Wa): areas along streams, lakes, ponds, or marshes. These indicate abundant superficial water, either streaming or stagnant.
5. Forest (Fo): from leafy forest to woodland edges. Mature forest including woodland margins and patchy forest with moderate ground cover.

Due to the sensitivity of small animals to climate conditions, their distributions serve as a proxy of climate change; nonetheless, the reconstruction depends on whole assemblages rather than on the presence of only one or two species. Therefore, in order to reconstruct the palaeoclimate, we compare the abundance ratio of rodent species indicative of deciduous forest, warmer and moister environments (*Glis glis*, *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, and *Clethrionomys glareolus*) to those of more open terrains such as grasslands (all Arvicolinae described in this paper except *C. glareolus* and *Arvicola amphibius*). A proportional decrease in rodents indicative of woodlands corresponds to a cooling of environmental conditions (they range, if dominant, from severe, steppe climates typical of glacial advances to periods of cool or temperate weather, if not dominant), whereas warming conditions are inferred from an increase in the

Table 3
Number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (MNI) of small mammal species from Askondo, organized by cultural periods and chrono-stratigraphic units.

Cultural period	BA		Ho		Sol.		Grav.?		*		Aurig.		MP		MP		Habitat						
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	Ro	HM	Gr	Wa	Fo		
Level	1	2	3	4	5	8	7	6	5	4	3	2	1	1	13								
<i>Glis glis</i>	1	11	3	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					X		
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	8	51	5	7	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						X		
<i>Arvicola amphibius</i>	1*	11	3	3	1	2	1	3	3	3	2	2	2	2	2	1				X			
<i>Microtus agrestis</i>	2	10	7	9	5	2	3	3	2	2	2	2	2	2	2	1					X		
<i>Microtus arvalis</i>		4	3	2	1	1	2	2	1	5	3	2	2	1	1	1							
<i>Microtus (Terricola) sp.</i>	3	2	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					X	X		
<i>Microtus oeconomus</i>		6	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1					X			
<i>Chionomys nivalis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					X			
<i>Clethrionomys glareolus</i>	3	5	3	1	1	3	1	2	1	1	1	1	1	1	1					X			
<i>Talpa sp.</i>		7	2	2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4					X			
<i>Sorex araneus-coronatus</i>	2	17	5	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1					X		
Totals	19	147	51	28	18	22	17	6	6	8	11	6	10	7	15	11	3	3	7	5	4	6	5
No of species	8	11	8	9	2	6	6	4	2	6	6	6	6	6	4	4			4	4	4	5	5

BA, Bronze Age; Ho, Holocene; Sol, Solutrean; Grav, Gravettian; *, Palaeontological; Aurig, Aurignacian; MP, Middle Palaeolithic; Ro, Rocky; HM, Humid Meadow; Gr, Grassland; Wa, Water; Fo, Forest; No first lower molar (m1).

proportion of these species. Considering the geographic situation of some areas of the Basque Country, and bearing in mind that in these areas the progress of deciduous forests is related to an improvement in climate conditions (Iriarte-Chiapusso and Murelaga, 2012), we proposed that this method is more useful than the “warm vs. cold” climate model (Murelaga et al., 2009, 2012). The remaining species are not useful for the determination of climate evolution and so are omitted in the subsequent analysis.

The habitat and climate identifications of each species were provided by Janeau and Aulagnier (1997), Palomo and Gisbert (2005), Sesé (2005), Cuenca-Bescós et al. (2009), and Rofes et al. (2014).

As they are highly digested, low in number and/or lack precise taxonomical (i.e. to the species level) and habitat assignments, the reptile and amphibian elements are not suitable for palaeoenvironmental reconstructions of Askondo Cave although they can be a useful complement (see Section 5.1).

3.4. Taphonomic remarks

A complete taphonomic study has not been performed, but some preliminary observations can be made about the composition and modifications (such as fragmentation) of skeletal elements. The accumulation of small vertebrate remains in karst cavities is usually generated by the activity of biological agents, commonly nocturnal birds of prey, and by small carnivorous mammals to a lesser extent. The accumulating agent can be determined based on the type of chemical corrosion (Andrews, 1990) as i.e. the gastric juices of small mammals attack bones more aggressively.

In Askondo Cave, small mammal remains show light to moderate gastric digestion and scant breakage, indicating that most of the bones were likely accumulated by a category 1 raptor (*sensu* Andrews, 1990). They could correspond to an opportunistic rather than a selective hunter such as a barn owl (*Tyto alba*). The low number of remains is likely due to the location of the test trench, almost 8 m deep in the cave. The remains were probably transported from the initial accumulation area to this one by dragging in a small stream given that the sedimentological features and the bones have no alterations produced by strong fluvial drag, such as rounding or polishing.

For the herpetofaunal remains (and even though in some cases remains in caves may come from *in-situ* mortality), the pattern of skeletal-element frequency, the high percentage of breakage, and the moderate to considerable gastric digestion indicates that the fossils probably come from predation of Categories IV to V on Andrews' scale (1990). Although we are not able to pinpoint the exact predator responsible, likely agents of deposition were small mammalian carnivores such as foxes, wildcats, and/or mustelids (Andrews, 1990; Pinto Llona and Andrews, 1999).

4. Results

4.1. Small vertebrate assemblage

The Askondo small vertebrate fauna consists of 387 remains (NISP), among which 166 individuals (MNI) have been counted. The faunal list is composed of 17 taxa: one gliroid (*G. glis*), one murid (*A. sylvaticus-flavicollis*), seven arvicolidids (*A. amphibius*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus (Terricola) sp.*, *Microtus oeconomus*, *Chionomys nivalis*, and *C. glareolus*), one talpid (*Talpa sp.*), one soricid (*Sorex araneus-coronatus*), three amphibians (*Bufo calamita*, *Bufo bufo*, and *Rana temporaria-iberica*), and three reptiles (Lacertidae indet., *Anguis fragilis*, Colubridae indet.) (Murelaga et al., 2012). Fig. 3 shows selected specimens of nearly all the small vertebrates recovered from Askondo.

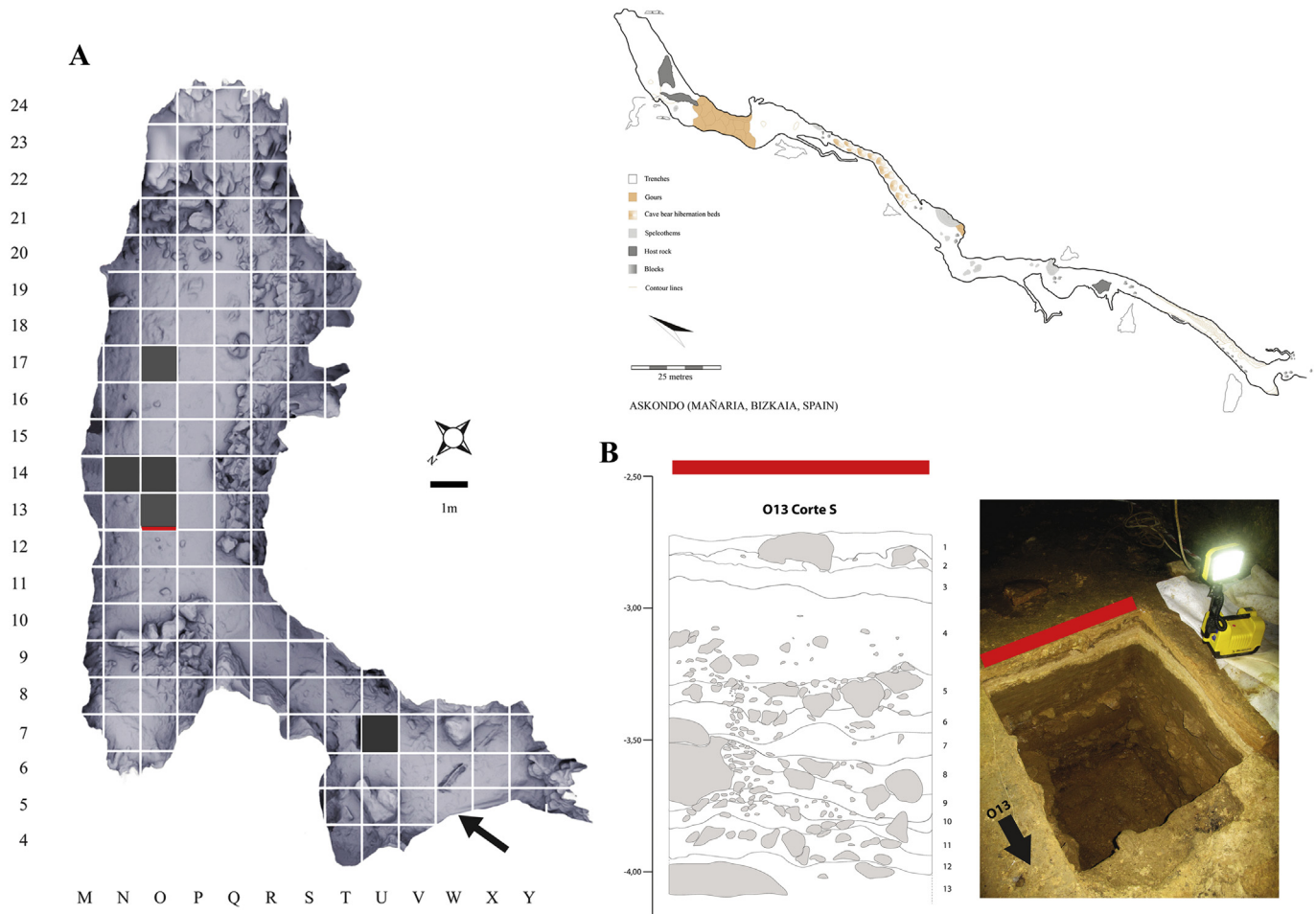


Fig. 2. A: General plan of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain) showing the excavations (grey). B: The stratigraphic sequence of the test trench. The black arrow indicates the north of the excavation grid, which is not actual geographic north.

Most of the taxa identified are currently present in the area of the Urkiola Natural Park (Aranzadi, 1989), with the exception of *M. oeconomicus*, which nowadays has a wide range extending from north-western Europe to Alaska in the east. The common shrew (*S. araneus*) is absent in most of the Iberian Peninsula (although there are some isolated populations in the Pyrenees according to Palomo and Gisbert, 2005) as a result of shrinkage after the Würm glaciation as well as due to the pressure exerted by the progressive expansion of its congeneric *Sorex coronatus*). *B. calamita* has a more southerly distribution, although isolated communities have been found in the northern coastal strip.

4.2. Small mammalian community changes over time

The differences between the assemblages from the lower and upper Askondo units are noteworthy. There is an increase in the percentages of the MNI and in species diversity nearing the end of the sequence (see Table 3). Whereas in the lower units (Middle Palaeolithic–Aurignacian) there are 3–5 individuals representing 2–5 species, in the upper units (Solutrean–Bronze Age), the MNI and the diversity increase, reaching a minimum number of 66 small mammals from 11 different taxa in the two uppermost levels. This change is probably related with the climate improvement in the Holocene.

Some species are represented in only one or two levels, such as *C. glareolus* and *C. nivalis*. By contrast, other (*A. sylvaticus-flavicollis*,

M. agrestis, and *M. arvalis*) are found in practically all the sequence and increased in number towards the uppermost levels (Fig. 4).

In the Middle Palaeolithic levels (13–11), the most abundant genera are *A. amphibius* and the group of *M. agrestis-arvalis*, representing 75% of taxa identified in those levels. The remaining species in order of abundance are *A. sylvaticus-flavicollis*, *Talpa* sp., and *G. glis*.

The Aurignacian period can be divided into two parts. In the first part (level 10), the identified species are *M. arvalis* and *C. nivalis* (one of only two levels in which an identifiable element of this latter species has been documented). In the second part (level 9), the most abundant taxa are *A. amphibius* and *M. arvalis*; *C. nivalis* disappears, whereas *M. (Terricola)* sp., *M. oeconomicus*, and *S. araneus-coronatus* appear for the first time.

Coinciding with abandonment of the cave by humans and occupation by cave bears (level 8; ca. 29,600 cal BP), the most abundant species is the *M. agrestis-arvalis* group. *M. (Terricola)* sp. and *M. oeconomicus* disappear, and *A. sylvaticus-flavicollis* reappears. The subsequent palaeontological levels show a general decline in the number of species present in the fossil record, suffering the most dramatic reduction of the entire sequence. In level 7, *M. oeconomicus* reappears and *A. amphibius* disappears. In the next two levels (6–5), the number of specimens reaches the lowest numbers of the entire sequence, with only two species in level 5 (*Talpa* sp. and *M. agrestis*). In this level (5), *S. araneus-coronatus* disappears. These changes are likely due to the presumable

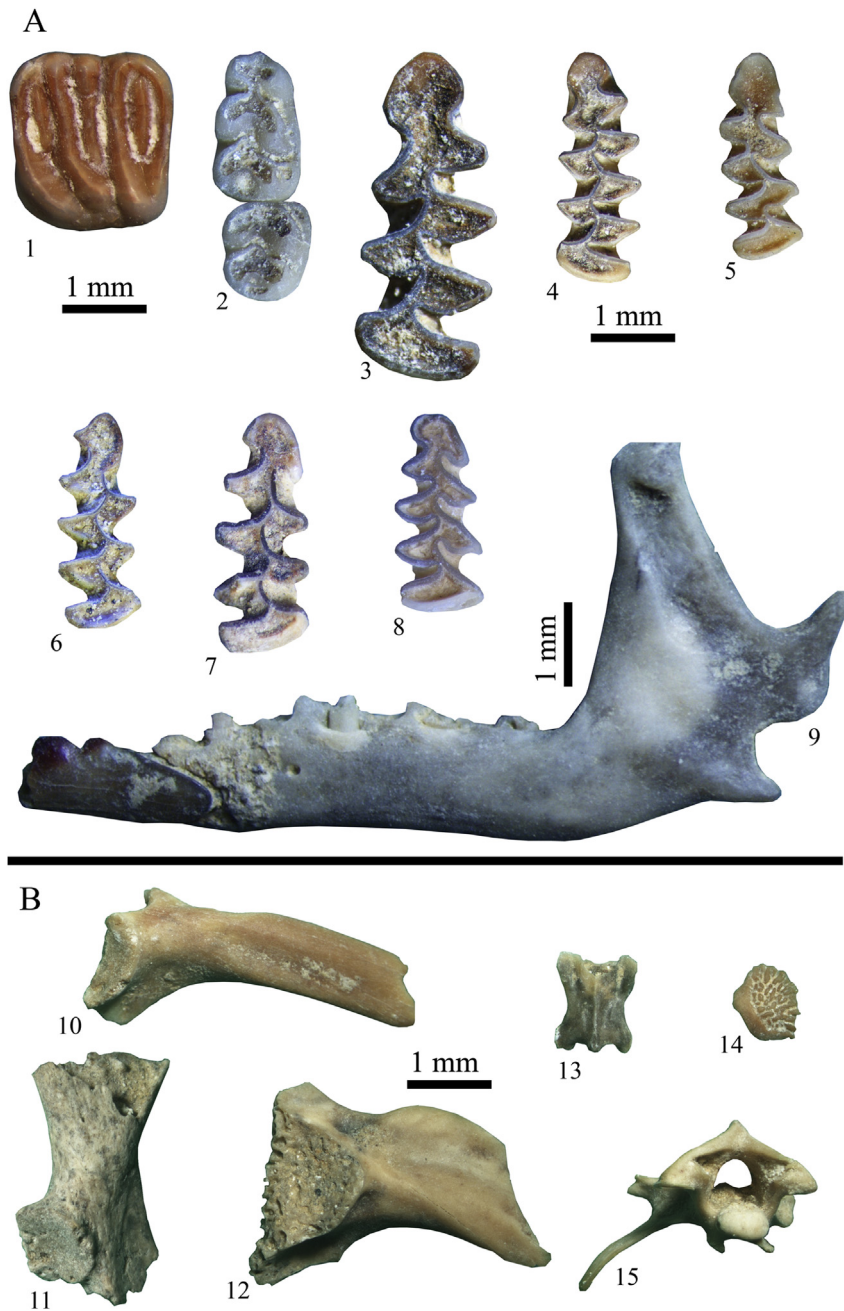


Fig. 3. Some small vertebrate fossil remains from Askondo (Mañaria, Bizkaia, Spain). **A)** Small mammals (in occlusal view): *Glis glis* (1) right M1 or M2; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (2) right m1-2; *Arvicola amphibius* (3) left m1; *Microtus agrestis* (4) left m1; *Microtus (Terricola)* sp. (5) right m1; *Microtus oeconomus* (6) right m1; *Chionomys nivalis* (7) right m1; *Clethrionomys glareolus* (8) right m1; *Sorex araneus-coronatus* (9) left mandible in lateral view. **B)** Herpetofauna: *Bufo calamita* (10) incomplete right ilium in lateral view; *Bufo bufo* (11) incomplete scapula in dorsal view; *Rana temporaria-iberica* (12) incomplete right ilium in lateral view; Lacertidae indet. (13) trunk vertebrae in ventral view; *Anguis fragilis* (14) osteoderm; Colubridae indet. (15) caudal vertebrae in ventral view. Scale bar = 1 mm.

reoccupation of the cave by humans (level 5 is probably when the paintings were executed).

From the Solutrean level onwards, both the number of individuals and diversity increased significantly. The record is dominated by *A. sylvaticus-flavicollis*, followed in descending order of MNI by *M. agrestis*, *A. amphibius*, and *S. araneus-coronatus*. *M. oeconomus* and *M. arvalis* declined until their disappearance during the Bronze Age, the former being absent from the zone in the present day. By contrast, and as previously pointed out by López-García et al. (2011a) in the cave of Valdavara-1, the presence of *C. glareolus* only in the upper unit is consistent with other

Holocene micromammal assemblages in the northern Iberian Peninsula, such as those of El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008) and Amalda (Pemán, 1990).

4.3. Palaeoenvironment and palaeoclimate evolution

Based on a study of small mammal fossils recovered in the Askondo stratigraphic sequence, we have reconstructed the habitat and climate distribution, as shown in Fig. 5 (constructed by crossing data from Fig. 4 and Table 3). The assemblage attests that the environment was clearly dominated by open landscape. Humid

meadows and grasslands comprised more than 60% of the habitats in nearly every level (with the exception of levels 2 and 1), determined by the large number of both *M. agrestis* and *M. arvalis* (mean 35%) and *A. amphibius* (mean 16%).

Surprisingly, given the cave's location in a mountainous area (García Moreno, 2012), rocky landscapes comprise only a very small

absence is probably related with the stream-borne accumulation discussed above. We are not able to extract habitat or climate inferences from the imprecise Lacertidae indet. or Colubridae indet., but it is worth mentioning the ecological requirements of the common/Iberian frogs (*R. temporaria-iberica*), and the true toads.

Table 4
Number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (MNI) of the herpetofaunal species from Askondo organized by cultural periods and chronostratigraphic units (*not cultural).

Cultural period	BA		BA		Ho		Grav.?		*		*		*		Aurig.		MP	
Level	1		2		3		5		6		7		8		9		13	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
Bufo	1	1	3	2	1	1												
<i>Rana temporaria-iberica</i>			8	1	3	1	4	1	4	1	8	1	20	1	33	1	7	1
<i>Anguis fragilis</i>	20	1																
Lacertidae			1	1			1	1			1	1	1	1	1	1		
Colubridae	8	1																
Totals	29	3	12	4	4	2	5	2	4	1	9	2	21	2	34	2	7	1
No of species	3		2		3		2		1		2		2		2		1	

percentage of this association, mainly noted through the presence in levels 10 and 2 of *C. nivalis*. Particularly noteworthy is the low percentage of species associated with forest cover, basically confirmed by the scarce remains of *G. glis*, *A. sylvaticus-flavicollis*, and *C. glareolus*.

The global panorama represented by the community of small mammals suggests that the landscape surrounding the site was predominantly open during the Middle Palaeolithic, with a prevalence of grasslands and humid meadows (although some taxa related with arboreal vegetation have been also detected). Gradually, as indicated by the disappearance of *G. glis* and *A. sylvaticus-flavicollis*, incipient aridification is noted, reaching significantly drier and harsher conditions at the beginning of the Upper Palaeolithic (ca. 35,300 cal BP).

After level 9, there was a moderate climate recovery reflected by advancing forests. Humidity was probably higher, as indicated by the appearance of the root vole (*M. oeconomus*). Note that at this point the humid meadows reached their maximum values in the sequence.

In level 5, the assemblage documents an expansion of open habitats and the dominance of cold conditions even though the humidity level was probably higher than in the previous cold episode. The scarce diversity and the low minimum number of individuals corroborate these harsher conditions.

During the Upper Solutrean (ca. 21,100 cal BP), a progressive improvement in climate is noted. After a hiatus, towards the Bronze Age (levels 2–1), there is a marked increase in wooded habitats overtaking open dry meadows, the former turning into the dominant habitat at the top of the sequence.

5. Discussion: comparisons with other proxies

5.1. Amphibian and reptile record

Although nowadays there is a relatively high diversity of both amphibians and squamate reptiles in Urkiola Natural Park, with seven species (two urodeles and five anurans) and ten reptile species (six saurians and four ophidians) respectively (<http://www.urkiola.net>), there is a remarkable lack of these taxa in the archaeological record of Askondo Cave (Table 4). This relative

The presence of members of the genus *Rana* supports the almost continuous record of forested and humid habitats throughout the sequence. *R. temporaria* is widely distributed in the territory except in coastal areas and the southern and arid regions. This hygrophilous species is typical of temperate humid deciduous forest. On the other hand, *R. iberica* is a monotypic endemic species restricted to the northern Iberian Peninsula that, in the autonomous community of the Basque Country, exclusively inhabits secondary water courses (Aranzadi, 1989). In Askondo, the remains of *R. temporaria-iberica* have been found in levels with high humidity or in levels with no human presence.

Currently, there are two species of the genus *Bufo* in the Iberian Peninsula, but only *B. bufo* inhabits the study area as *B. calamita* prefers areas with a Mediterranean climate. The presence of true toads may be conditioned by the existence of permanent, deep water sources (Pleguezuelos et al., 2002).

Noteworthy is the practical absence of *A. fragilis*, a hygrophilous reptile common in Pleistocene and Holocene archaeological records of the northern Iberian Peninsula, such as Peña Larga (Rofes et al., 2013), Santimamiñe (Rofes et al., 2014), Sima del Elefante (Blain et al., 2010), and Valdavara-1 (López-García et al., 2011a). Also remarkable is the scarcity of species related with water sources given that the cave is only 25 m above the course of the Mañaria River.

5.2. Large mammal and anthropological record

Askondo Cave has yielded a large mammalian assemblage (Castaños et al., 2012) composed of both wild and domestic taxa (in Holocene levels): seven Artiodactyla species, one Perisodactyla, and four carnivore taxa (Table 2). The site has generated 6633 macro-mammal remains, unevenly distributed in the different excavation pits: N14 is virtually sterile, O14 and O17 yielded 1.2% and 2.8% of the faunal content respectively, U7 supplied 9.3% of the content, and the remaining 87.1% was found in square O13.

In terms of the number of specimens and taxa, the cave bear clearly dominates the Pleistocene assemblage. This taxon is also present in Holocene levels, which seems to be due to the reworking of old sediments or the incorporation of transported bones that were originally on the surface in other parts of the cave.

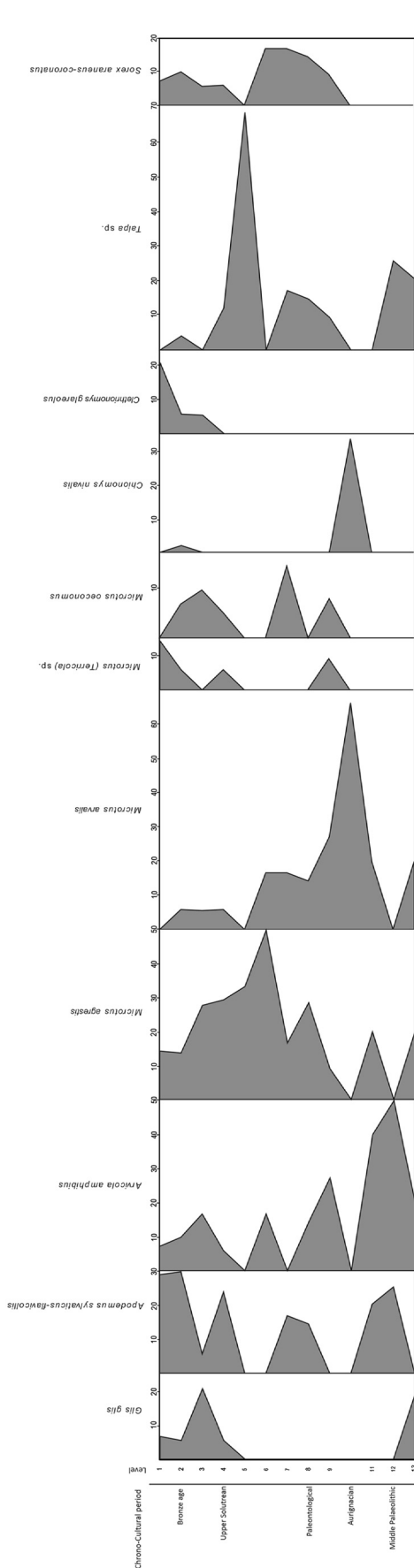


Fig. 4. Relative variations in the abundance of small mammals from Askondo (Manaria, Bizkaia, Spain) from the Middle Palaeolithic to the Bronze Age, expressed in terms of the percentage of the minimum number of individuals (MNI). From left to right, the columns represent the chrono-cultural contents, the stratigraphic contents, and the ten taxa recorded at the site (% of the MNIs given at the top of each column).

These levels have also yielded a few human remains dated to the Bronze Age, probably of the same ten-year-old individual (Gómez-Olivencia, 2012). Garate and Rios-Garaizar (2012) propose two hypotheses for the presence of domestic fauna at the site: these remains could be associated with funeral rites apparently carried out during the formation of level 2 or are traces of sporadic use of the cavity as an occupational site.

In the Palaeolithic layers, the differences in the number of remains (NR) and the anatomical representation and fragmentation document cave occupation alternating between cave bears and groups of Palaeolithic hunter-gatherers from the early Middle Palaeolithic to the Upper Palaeolithic.

Most of the taxa from the Askondo Pleistocene levels are tolerant to a wide range of temperatures and habitats. Nonetheless, some elements suggest different ecosystems in the surrounding landscape. Forest environments are indicated by the presence of *Capreolus capreolus* and, to a lesser extent, by the Bovini. Meanwhile, *Rupicapra pyrenaica* and *Capra pyrenaica* are species characteristic of rocky, mountainous areas, consistent with the cave location.

In Askondo, according to the palaeoenvironmental reconstruction based on small mammals, woodlands began to increase in extent by the end of the Solutrean. However, *C. capreolus* and the Bovini had already been present in significant numbers since the Middle Palaeolithic. Finally, the remains of the chamois and the Iberian wild goat are consistent with the small-mammal results, being more numerous when the climate is more arid and cold (levels 10 and 5).

5.3. Other palaeoenvironmental reconstructions with small vertebrates from northern Iberia

In recent years, several studies with palaeoenvironmental and palaeoclimatic approaches to Late Pleistocene and Holocene deposits in northern Iberia have been published on the basis of small-vertebrate assemblages. Chronologically, we can therefore compare our results with different sites that roughly coincide with Askondo in a regional perspective. The studies of close sites such as Aitzbitarte III (Pemán, 2011) have not been taken into account due to methodological differences, even though from a chronological and palaeoenvironmental point of view they present important similarities with Askondo Cave.

In the well-known El Mirón Cave (in the Ason River valley, Ramales de la Victoria, Cantabria), the base of the sequence has been radiocarbon-dated to circa 41,000 cal BP. The palaeoenvironmental reconstruction carried out with small mammals (Cuenca-Bescós et al., 2009) shows an open landscape with high humidity, a similar pattern of habitat to that found at Askondo.

The transition from the Middle Palaeolithic (Mousterian) to the Upper Palaeolithic (Aurignacian) has been recorded in Cueva del Conde, a large cavity 180 masl in the Nalón River valley (Santo Adriano, Asturias). The small vertebrate assemblage indicates a patchy landscape dominated by humid meadows and woodland areas, while the temperature and precipitation parameters were slightly more severe than in the present day in the area (López-García et al., 2011b). The sequence differs slightly as that of Askondo is characterized by a harsh climate.

To study the Gravettian chrono-cultural period, we have taken the data for level 128 from El Mirón. At this stage, the small mammals indicate a contraction of humid meadows as they were taken over by montane and dry grassland habitats (Cuenca-Bescós et al., 2009). As stated above, at this period Askondo Cave was occupied by cave bears, and the data of level 5 is indirect. Levels 8 and 7 indicate less harsh conditions although, at the end of the period, the small mammal assemblage is typical of cold climates.

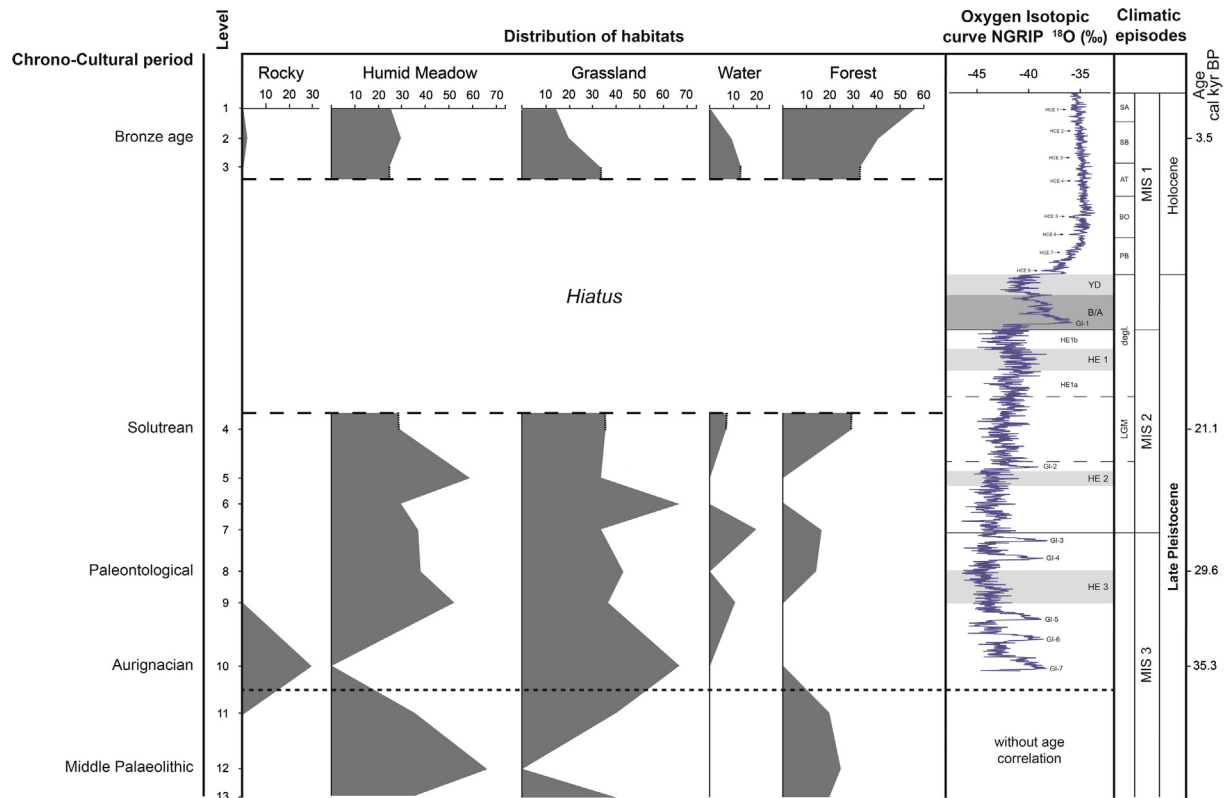


Fig. 5. Palaeoenvironmental evolution of Askondo Cave (Mañaria, Bizkaia, Spain). From left to right, columns represent the cultural periods, stratigraphic levels, habitat distribution, NGRIP $\delta^{18}\text{O}$ curve with some well-known north Atlantic and continental climate episodes, and our ages expressed in cal kyr BP. SA, Subatlantic; SB, Subboreal; AT, Atlantic; BO, Boreal; PB, Preboreal; MIS, Marine Isotope Stages; HCE, Holocene Cooling Event; YD, Younger Dryas; B/A, Bölling/Alleröd; GI, Greenland Interstadial; HE, Heinrich event; LGM, Last Glacial Maximum. The limits of the Marine Isotope Stage are based on Lisiecki and Raymo (2005).

In contrast with the situation at El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2009), where no taxa indicative of woodland environment were recorded in the Solutrean, in Askondo forests started to spread at this stage, becoming the dominant landscape in the Bronze Age, as in many archaeological sites of this period (El Mirón, Cuenca-Bescós et al., 2009; Santimamiñe, Rofes et al., 2014; El Mirador, Bañuls-Cardona et al., 2013).

5.4. NGRIP $\delta^{18}\text{O}$ curve and diverse climate events

We have correlated our data on habitat and climate distribution with the calibrated radiocarbon ages (given in Table 1) with the $\delta^{18}\text{O}$ curve obtained from NorthGRIP ice cores including the Greenland Ice Core Chronology (GICC05) timescale (see Fig. 5), which is considered the “regional stratotype” for the North Atlantic region (Svensson et al., 2008; Austin et al., 2012). We also compare our results with several well-known climate events such as cold Heinrich Events (HE) or warm Greenland Interstadial (GI) events.

Towards the end of the Marine Isotope Stage (MIS) 3, the colder peak inferred from the small vertebrate assemblage in level 10 (ca. 35,300 cal BP) could correspond to a colder trend identified after the warm event GI-7 in the NGRIP-GICC05 isotopic curve. Similarly, the colder peak indicated in our palaeoclimatic curve for level 9 could be correlated with the beginning of HE 3. By contrast, the transitory warming detected towards level 8 (ca. 29,600 cal BP) seems to correspond with the warmer tendency detected after the HE 3 event in the NGRIP-GICC05 record that culminated in the GI-4 warm event.

At the beginning of the MIS 2 (levels 7–6), small vertebrate assemblages indicate relatively temperate climate conditions. The

colder peak observed in level 5 seems to correspond with the HE 2 identified in the NGRIP-GICC05 isotopic curve (dated at ca. 23,700 cal BP). However, the warming trend determined towards level 4 (ca. 21,100 cal BP) points to the development of warmer climate conditions during the Last Glacial Maximum (LGM) compared with those at the beginning of MIS 2. This interpretation is coherent with the observations of Roucoux et al. (2005), who considered the LGM in the Iberian Peninsula as a rather warmer and moister event than some MIS 3 stadial events. Regarding the Holocene, a trend towards warmer and moister climate conditions, similar to that registered nowadays, has been inferred.

5.5. Occupational dynamics of the cave

The Middle Palaeolithic levels (13–11) of the Askondo test trench have yielded scant lithic evidence: one, two, and four respectively (Garate and Rios-Garaizar, 2012). These remains, together with the finding of diverse herbivore bones (such as those of Bovini, *Capra pyrenaica*, or *Cervus elaphus*) with human intervention traces, confirm a sporadic use of the cave by Middle Palaeolithic hunter-gatherers during a mainly temperate and moist period.

The archaeological record of the Aurignacian period (levels 10–9) has provided more remains than previous levels. The lithic industry is significantly more abundant, documenting two short episodes of bladelet knapping. Numerous unidentifiable bone fragments with varying cremation scales has suggested their use as fuel, which could be explained by the lack of trees in the surrounding area (this practice was fairly common in the Mousterian and Aurignacian periods, as reported by Yravedra et al. (2005)). This

situation is consistent with the palaeoenvironmental reconstruction based on small mammals, which indicates an open landscape with little tree covering typical of harsh climates.

After a phase of abandonment of the cavity by humans and reoccupation by cave bears (level 8, ca. 29,600 cal BP), Askondo was re-occupied by humans in level 5, as indicated by human activity remains related with animal processing and the production of stone tools. The small mammal assemblage points to a certain climate improvement in level 7, prior to the aridification recorded in levels 6 and 5.

At the end of the Upper Solutrean there is a small clast level and some faunal remains. Based on the small vertebrates, the people inhabiting the cave in this period probably witnessed the first steps towards a woodland recovery in the surrounding area.

Finally, during the Bronze Age, small fires were made, animals were consumed (chamois, wild boar, deer) and a set of human remains (belonging to a 10-year-old individual) were deposited. It therefore seems that one of the uses of the cave during this time was for burials. Unlike nearby sites, such as Santimamiñe (Rofes et al., 2014) or Peña Larga (Rofes et al., 2013), the woodland did not decrease. An increase in species associated with this habitat is noted, perhaps due to the aforementioned location of the cave in a mountainous area.

6. Summary and conclusions

The Askondo Cave small vertebrates enable us to reconstruct the environmental conditions that prevailed in the surrounding area of the cavity and provide us with new data on conditions in the NE Iberian Peninsula during the Late Pleistocene and Holocene. The almost 6 m deep sedimentary test trench, divided into 13 archaeological levels, has provided a discontinuous prehistoric and historic sequence, comprising Middle Palaeolithic, Aurignacian, Gravettian, Solutrean, and Bronze Age chrono-cultural units. A minimum of 166 small mammals, amphibians, and reptiles were identified either to genus or species level, representing at least 17 taxa. The small-vertebrate assemblage mainly accumulated naturally due to raptors, although herpetofaunal remains may correspond to the action of small burrowing carnivores.

The palaeoenvironmental reconstruction based on small mammals roughly coincides in general interpretations with other habitat and climate proxies, such as herpetological remains and the record of large mammals on the local scale, other long-term palaeoenvironmental reconstructions from northern Iberia on the regional scale, and an ice core from central Greenland and well-known north Atlantic and continental climate episodes on the global scale.

The conditions inferred by small mammals during the Middle Palaeolithic in the vicinity of the cave were predominantly temperate, marked by a deciduous forest landscape. The conditions shifted to an open landscape and dry and harsh conditions at the beginning of the Upper Palaeolithic. At nearly 29,600 cal BP, the woodland areas expanded again, and were then replaced by mostly cold and humid conditions. At the end of the Solutrean, small mammals indicate temperate conditions and a patchy landscape. After a hiatus, the sequence ends with a general warming and woodland expansion during the Holocene.

Acknowledgments

We would like to thank A. Gómez-Olivencia and M.J. Iriarte-Chiapusso for their useful insights that improved this paper. Thanks also to the Bizkarra family, owners of the entrance to the cave, for facilitating the work. We are also grateful to the two anonymous reviewers for their comments, which substantially

improved the manuscript. N. Garcia-Ibaibarriaga has a predoctoral fellowship (BFI-2010-289) from the Basque Government, while J. Rofes has a Marie Curie Action Project (MCA-IEF Project n°629604) from the European Commission. The archaeological work in Askondo was funded by the Diputación Foral de Bizkaia. We also received financial support from the Project GIU12/35 of the Universidad del País Vasco UPV-EHU. Thank you to Christine Laurin for editing the English text.

References

- Andrews, P., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Ed, The South African Archaeological Bulletin, London.
- Aranzadi, Society of Science, 1989. *Euskal Autonomia Elkarteko Ornodunak-Vertebrados de la Comunidad Autonoma del País Vasco*. Eusko Jaurlaritzza-Gobierno Vasco.
- Austin, W.E.N., Hibbert, F.D., Rasmussen, S.O., Peters, C., Abbott, P.M., Bryant, C.L., 2012. The synchronization of palaeoclimatic events in the North Atlantic region during Greenland Stadial 3 (ca 27.5 to 23.3 kyr b2k). *Quaternary Science Reviews* 36, 154–163.
- Bailon, S., 1999. Différenciation Ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France. In: *Fiches D'osteologie Animale Pour L'archeologie*. Centre de Recherches Archéologiques du CNRS 41, Paris.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Vergès, J.M., 2013. Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic approach of the Bronze Age (Level MIR 4) from the Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire* 24, 217–223.
- Blain, H.-A., 2009. Contribution de la paléohéropétofaune (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., Cuenca-Bescós, G., Bennàsar, M., Rofes, J., López-García, J.M., Huguet, R., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Science Review* 29, 3034–3044.
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51, 337–360.
- Carretero, M.A., Ayllón, E., Llorente, G., 2011. Lista patrón actualizada de los anfibios y reptiles de España (Actualizada a julio de 2011). www.herpetologica.es/attachments/article/112/NuevaListaPatron2011.pdf.
- Castano, P., Castaños, J., Villaluenga, A., 2012. Estudio arqueozoológico de los macromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia). In: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Dirts). *La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao, 51–64.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.-G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2008. Paleoclima y Paisaje del final del cuaternario en cantabria: los Pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Rev. Española Paleontol* 23, 91–126.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.-G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36, 947–955.
- Daams, R., 1981. *The Dental Pattern of the Dormice Dryomys, Myomimus, Microdryomys and Peridyromys*. University of Utrecht.
- Gálvez Cañero, A., 1912. Nota acerca de las cavernas de Vizcaya. *Boletín Instituto Geológico de España* 33, Madrid.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., 2011. La grotte ornée d'Askondo (Pays basque): nouvelle découverte dans le Golfe de Gascogne. *International Newsletter on Rock Art* 61, 3–9.
- Garate, D., Rios-Garaizar, J., 2012. La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria. *Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2*. Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao.
- García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Ordiales, A., 2013. Estudio de los microvertebrados de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). In: Rios-Garaizar, J., Garate Moidagan, D., Gómez-Olivencia, A. (Eds.), *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones Humanas Desde El Paleolítico Medio Antiguo Hasta La Prehistoria Reciente*. Kobie Serie BAI 3. Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao.
- García Moreno, A., 2012. El territorio del yacimiento de Askondo. In: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Dirts). *La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao.
- Gómez-Olivencia, A., 2012. Estudio de los restos humanos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia). In: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Dirts). *La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria*. Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao, 51–64.
- Heinrich, W.-D., 1982. Ein Evolutionstrend bei Arvicola (Rodentia, Mammalia) und seine Bedeutung für die Biostratigraphie im Pleistozän Europas.

- Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt Univ. zu Berlin. Math. Naturwissenschaftliche R XXXI (3), 155–160.
- Iriarte, E., Santos, E., González, J., 2012. Los rasgos y procesos kársticos de la cueva de Askondo (Mañaria, Bizkaia). In: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Dirts). La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria. Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao, 51–64.
- Iriarte-Chiapusso, M.-J., Murelaga, X., 2012. El registro microfauístico y paleobotánico en la región cantábrica durante el Gravetiense. Reconstrucción paleoambiental. In: De las Heras Martín, C., Lasheras Correchaga, J.A., Arrizabalaga Valbuena, A., De la Rasilla Vives, M. (Eds.), Pensando El Gravetiense: Nuevos Datos Para La Región Cantábrica En Su Contexto Peninsular Y Pirenaico, Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, n.º 23. Ministerio de Educación, Cultura y Deporte, pp. 302–312.
- Janeau, G., Aulagnier, S., 1997. Snow vole *-Chionomys nivalis* (Martins 1842). Journal of Mountain Ecology 4, 1–11.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. Paleoclimatology 20, PA1003. <http://dx.doi.org/10.1029/2004PA001071>.
- 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 Valdava-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.
- Murelaga, X., Fernández Eraso, J., Bailon, S., Saez de Lafuente, X., 2009. La fauna de microvertebrados del yacimiento Holoceno de Peña Larga (Cripán, Alava). Revista de la Sociedad Geológica de España 22, 155–162.
- Murelaga, X., Bailon, S., Rofes Chávez, J., García-Ibaibarriaga, N., 2012. Estudio arqueozoológico de los micromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia). Kobie 2, 65–70.
- Palomo, J., Gisbert, J., 2005. Atlas de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Pasquier, L., 1974. Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae, Apodemus (Sylvaemus). Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. Université de Montpellier, Montpellier (Doctoral thesis).
- Pemán, E., 1990. Los micromamíferos de la cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia). In: Ocupaciones Paleolíticas Y Postpaleolíticas. Donostia, pp. 225–238.
- Pemán, E., 2011. Los micromamíferos del yacimiento de Aitzbitarte III (zona de la entrada) (Rentería, Gipuzkoa). In: Altuna, J., Mariezkurrena, K., Ríos, J. (Eds.), Ocupaciones Humanas En Aitzbitarte III (País Vasco). 33.600–18.400 BP (Zona de Entrada a La Cueva). Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 481–489.
- 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.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M., 2002. Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza y Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Rat, P., 1957. Les Pays crétacés basco-cantabriques (Espagne). Thèse Fac. Sciences Dijon et (1959) Publications de l'Université de Dijon, t. XVIII, carte au 200.000.
- 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.
- Reumer, J.W., 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. Scripta Geologica 73, 1–173.
- Rofes, J., Zuluaga, M.C., Murelaga, X., Fernández-Eraso, J., Bailon, S., Iriarte, M.J., Ortega, L.A., Alonso-Olazabal, A., 2013. Paleoenvironmental reconstruction of the early Neolithic to middle Bronze Age Peña Larga rock shelter (Alava, Spain) from the small mammal record. Quaternary Research 79, 158–167.
- Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizaso, A., Ortega, L.A., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., Castaños, P., 2014. The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000 years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene. Quaternary International 339–340, 62–75.
- Roucoux, K.H., De Abreu, L., Shackleton, N.J., Tzedakis, P.C., 2005. The response of NW Iberian vegetation to North Atlantic climate oscillations during the last 65 kyr. Quaternary Science Reviews 24, 1637–1653.
- Sesé, C., 2005. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. In: Museo y Centro de Investigación de Altamira, Monografías, 20. Neandertales Cantábricos, Estado de La Cuestión. Madrid (España), pp. 167–200.
- Sesé, C., 2009. Los micromamíferos (rodentia, insectivora y lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Cobrante, in: Rasines del Río, P. (Dir.). Arqueología En La Cueva de Cobrante (Cantabria, España). Sautuola, XV, 85–100.
- Svensson, A., Andersen, K.K., Bigler, M., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Davies, S.M., Johnsen, S.J., Muscheler, R., Parrenin, F., Rasmussen, S.O., Röthlisberger, R., Seierstad, I., Steffensen, J.P., Vinther, B.M., 2008. A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology. Climate of the Past 4, 47–57.
- Tesakov, A.S., Lebedev, V.S., Bannikova, A.A., Abramson, N.I., 2010. *Clethrionomys tylesius*, 1850 is the valid generic name for the red-backed voles and *Myodes Pallas*, 1811 is a junior synonym of *Lemmus* Link, 1795. Russian Journal of Theriology 9 (2), 83–86.
- Torres Pérez-Hidalgo, T., Ortiz Menéndez, J. E., 2012. Datación mediante racemización de aminoácidos de restos de *Ursus spelaeus* del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia). n: Garate, D., Rios-Garaizar, J., (Dirts). La cueva de Askondo (Mañaria): Arte parietal y ocupación humana durante la Prehistoria. Bizkaiko Arkeologi Indusketak (BAI) 2, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao, 45–50.
- van der Meulen, A., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orviedo, Italy), with special reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). Quaternaria 17, 1–144.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Yravedra, J., Baena, J., Arrizabalaga, A., Iriarte, M.J., 2005. El empleo de material óseo como combustible durante el Paleolítico Medio y Superiore en el Cantábrico. Observaciones experimentales. Museo de Altamira. Monografías 20, pp. 369–383.