

# 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\*

Hugues-Alexandre BLAIN\*\*

## ABSTRACT

BLAIN, H.-A. Contribution of the palaeoherpetofauna (Amphibia & Squamata) to the knowledge of climate and landscape evolution from Late Pliocene to Middle Pleistocene of Spain.

The present paper is a study of fossil amphibians and squamate reptiles found in 34 Spanish localities, dated from the Upper Pliocene to the Middle Pleistocene. This work permits to supplement the knowledge of the settlements of amphibians and squamate reptiles in Spain during the Quaternary and to define the contribution of these faunas to the reconstitution of the landscape and the climate.

During the Late Pliocene, several thermophilous groups of squamates will gradually disappear from the Iberian Peninsula following successive climatic pejections: the Eastern Vipers and the genus *Pseudopus*, during the MN16, in Cova Bonica (Barcelona), then the Agamidae, at the end of the MN17 in Almenara-Casablanca-1 (Castellón) and Vallirana (Barcelona). Only the genus *Dopasia* will persist until the end of the Early Pleistocene (MmQ3) in the South of Spain in Barranco León (Guadix-Baza). At the same time, the observed variations within hygrophilic species suggest a peak of aridity at 2.0 My, and an increase in moisture between 1.3 and 1.0 My in the localities of Barranco León and Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza), of Almenara-Casablanca-3 (Castellón) and especially Cal Guardiola (Barcelona) with the presence in the north of Eurosiberian taxa like the common brown frog (*Rana temporaria*) or the smooth snake (*Coronella austriaca*) and the withdrawal towards the South of some Mediterranean taxa (*Blanus cinereus* and *Chalcides bedriagai*).

The stratigraphic sequence of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos), thick of 18 m and covering the period going from 1.0 to 0.3 My constitutes a privileged site for the study of climatic and environmental changes. Variations within herpetofauna highlight the alternation of hot-dry periods and colder-wet periods. The evolution of the forest indices within the sequence makes it possible to correlate the fresher

---

\* Ce travail est un résumé de la Thèse doctorale de l'auteur, soutenue à l'Institut de Paléontologie Humaine, Département de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, le 7 novembre 2005 et présidée par le Professeur Henry de Lumley. Le jury était composé par le Professeur Jordi Agustí Ballester (Tarragone, rapporteur), le Professeur Gloria Cuenca-Bescós (Saragosse, rapporteur), le Docteur Jean-Claude Rage (Paris, examinateur) et le Docteur Salvador Bailon (Nice, examinateur).

\*\* Institut de Paleoeccologia Humana i Evolució Social, Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, Plaça Imperial Tarraco 1, E-43005 Tarragona, Espanya. [hablain@prehistoria.urv.cat](mailto:hablain@prehistoria.urv.cat)

phases with a probable more significant development of forest cover. The modern chorologic data of these faunas allow hypothesis for estimating mean annual temperatures and precipitations.

**Key words:** Amphibia, Squamata, Quaternary, Spain, Palaeobiogeography Palaeoenvironment, Palaeoclimate.

## RÉSUMÉ

La présente publication est une étude des restes fossiles d'amphibiens et de squamates provenant de 34 gisements espagnols, datés du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen. Ce travail permet de compléter les connaissances sur les peuplements d'amphibiens et de squamates en Espagne durant le Quaternaire et de définir l'apport de ces faunes à la reconstitution du paysage et du climat.

Durant le Pliocène supérieur, plusieurs groupes de squamates thermophiles vont progressivement disparaître de la péninsule Ibérique suite aux péjorations climatiques successives : les Vipères orientales et le genre *Pseudopus*, au cours de la MN16, à Cova Bonica (Barcelone), puis les Agamidés, à la fin de la MN17 à Almenara-Casablanca-1 (Castellón) et Vallirana (Barcelone). Seul le genre *Dopasia* va persister jusqu'à la fin du Pléistocène inférieur (MmQ3) dans le Sud de l'Espagne à Barranco León (Guadix-Baza). Parallèlement, les variations observées chez les taxons hygrophiles suggèrent un pic d'aridité à 2,0 Ma et une augmentation de l'humidité entre 1,3 et 1,0 Ma dans les gisements de Barranco León et Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza), d'Almenara-Casablanca-3 (Castellón) et surtout de Cal Guardiola (Barcelone), avec la présence, au Nord, de taxons eurosibériens comme la grenouille rousse (*Rana temporaria*) ou de la couleuvre lisse (*Coronella austriaca*) et le retrait vers le Sud de certains taxons méditerranéens (*Blanus cineus* et *Chalcides bedriagai*).

La séquence stratigraphique de Gran Dolina (Atapuerca, Burgos), épaisse de 18 m et couvrant la période allant de 1,0 à 0,3 Ma constitue un site privilégié pour l'étude des changements climatiques et environnementaux. Les variations au sein des associations herpétofauniques mettent en évidence l'alternance de périodes chaudes et sèches et de périodes plus froides et humides. L'évolution des indices forestiers au sein de la séquence permet de mettre en corrélation les phases plus fraîches avec un probable développement plus important du couvert forestier. Les données chorologiques modernes de ces taxons permettent d'émettre des hypothèses pour l'estimation des températures et des précipitations moyennes annuelles.

**Mots-Clés:** Amphibiens, Squamates, Quaternaire, Espagne, Paléobiogéographie, Paléoenvironnement, Paléoclimat.

## RESUMEN

BLAIN, H.-A. Contribución de la paleoherpetofauna (Amphibia & Squamata) al conocimiento de la evolución del clima y del paisaje del Plioceno superior al Pleistoceno medio de España.

La presente publicación es un estudio de los restos fósiles de anfibios y reptiles escamosos procedente de 34 yacimientos españoles, datados del Plioceno superior al Pleistoceno medio. Este trabajo permite completar el conocimiento de las poblaciones de anfibios y escamosos en España durante el Cuaternario y de definir la contribución de estas faunas a la reconstitución del paisaje y del clima.

Durante el Plioceno superior, varios grupos termófilos de reptiles desaparecieron gradualmente de la Península Ibérica siguiendo las sucesivas degradaciones climáticas: las Víboras orientales y el género *Pseudopus*, durante el MN16, en Cova Bonica (Barcelona), luego los Agamidae, hacia el final del MN17 en Almenara-Casablanca-1 (Castellón) y Vallirana (Barcelona). Solamente el género *Dopasia* persistirá hasta el final del Pleistoceno inferior (MmQ3) en el Sur de España, concretamente en Barranco León (Guadix-Baza). Paralelamente, las variaciones observadas entre las especies higrófilas sugieren un pico de aridez a 2,0 Ma, y un aumento de la humedad entre 1,3 y 1,0 Ma en Barranco León y Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza), en Almenara-Casablanca-3 (Castellón) y especialmente en Cal Guardiola (Barcelona), con la presencia al Norte de especies Eurosiberianas como la rana bermeja (*Rana temporaria*) o la culebra lisa europea (*Coronella austriaca*) y el retroceso hacia el Sur de ciertas especies mediterráneas (*Blanus cinereus* y *Chalcides bedriagai*).

La secuencia estratigráfica de Gran Dolina (Atapuerca, Burgos), con 18 m de sedimentos subdivididos en 11 niveles y abarcando un período que va desde 1,0 a 0,3 Ma, constituye un lugar privilegiado para el estudio de cambios climáticos y ambientales. Las variaciones dentro de las asociaciones de herpetos, destacan la alternancia de períodos cálidos y secos con períodos más fríos y húmedos. La evolución de los índices forestales dentro de la secuencia permite correlacionar las fases más frescas con un mayor desarrollo de la cobertura boscosa. Los datos corológicos modernos de estos taxones permiten emitir hipótesis para estimar temperaturas y precipitaciones medias anuales.

**Palabras claves:** Anfibios, Escamosos, Cuaternario, España, Paleobiogeografía, Paleoambiente, Paleoclima

## INTRODUCTION

Le Bassin méditerranéen est l'une des régions les plus complexes de la planète en terme d'histoire géologique, de géographie, de morphologie et d'histoire naturelle (Blondel & Aronson, 1999). Au sein de la région méditerranéenne, la péninsule Ibérique, zone refuge pendant les glaciations avec des conditions de milieux diversifiées, possède aujourd'hui une très forte biodiversité (avec 66% des espèces de vertébrés d'Europe représentées) et le plus fort taux d'endémisme. En ce qui concerne l'herpétofaune (Pleguezuelos *et al.*, 2002), la péninsule Ibérique (hors îles) possède actuellement 41 espèces de reptiles dont 13 sont endémiques (soit 32%) et 27 espèces d'amphibiens dont 12 endémiques (soit 44%).

Pourtant, d'un point de vue paléontologique et zooarchéologique, les restes d'amphibiens et de squamates sont relativement peu étudiés et souvent, leur présence est considérée comme étant anecdotique dans les gisements plio-pléistocènes. Ces éléments osseux, qui représentent parfois une part importante des restes de microvertébrés récoltés, permettent, outre la connaissance de l'histoire paléobiogéographique des espèces, de contraster les résultats paléoclimatiques et paléoenvironnementaux obtenus par d'autres méthodes et disciplines. En effet, du fait de leur non homéothermie stricte et de leur plus ou moins grande dépendance vis-à-vis du milieu aquatique, de la température et de la végétation, les amphibiens et les squamates peuvent apporter des informations précises et importantes sur le paysage et le climat. Si le

Pléistocène se distingue climatiquement par un refroidissement global de la planète, notre connaissance en détail de l'évolution des biocénoses terrestres et des conditions climatiques en domaine continental reste souvent relativement limitée pour les périodes anciennes du Quaternaire.

La richesse paléontologique et archéologique de l'Espagne ainsi que l'existence d'un cadre biostratigraphique et chronologique précis concernant la période allant du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen, permet une étude approfondie de l'évolution des faunes d'amphibiens et de squamates et par conséquent du climat et de l'environnement du domaine méditerranéen durant cette période.

## MATÉRIEL ET LOCALITÉS

Le matériel étudié dans le cadre de ce travail (environ 50 000 restes osseux) provient d'une collecte systématique des restes de petits vertébrés (par lavage-tamassage) dans 34 gisements situés dans diverses régions d'Espagne (Fig. 1) : la Dépression de



Figure 1. Localisation géographique des gisements. Abréviations : ALQ, Alqueria ; ACB-4, Almenara-Casablanca-4 ; ACB-1, Almenara-Casablanca-1 ; ACB-3, Almenara-Casablanca-3 ; B1, Bagur-1 ; B2, Bagur-2 ; BA-6, Barranco del Agua-6 ; BL-5, Barranco León (Capa D) ; BC, Barranco los Conejos ; CG, Cal Guardiola ; C-Y, Calella-Y ; CM-1, Cañada de Murcia-1 ; CA, Can Altisench ; CB, Cortes de Baza ; CBo, Cova Bonica ; CR, Cova del Rinoceront ; CF, Cova de La Foradada ; CV-1, Cueva de la Victoria-1 ; CU-1, Cúllar de Baza-1 ; FN-1, Fuente Nueva-1 ; FN-2, Fuente Nueva-2 ; FN-3, Fuente Nueva-3 ; GA-H, Galera-1H ; GA-2, Galera-2 ; TD (niveaux TD5 à TD10), Trinchera Dolina (= Gran Dolina) ; LE, L'Escala ; LQ, Loma Quemada ; O-D, Orce-D ; GC, Orce Guardia Civil ; O-4, Orce-4 ; O-7, Orce-7 ; VA, Vallirana.

Figura 1. Localización geográfica de los yacimientos.

Guadix-Baza (Grenade), le complexe karstique d'Almenara-Casablanca (Castellón), Cueva Victoria (Murcie), Gran Dolina (Atapuerca, Burgos) et plusieurs gisements des provinces de Barcelone et de Gironne. La période chronologique couverte par ce travail s'étend depuis le Pliocène supérieur (MN 16) jusqu'au Pléistocène moyen (Fig. 2) et représente une durée d'environ 2,6 Millions d'années (Ma).

Ce matériel est conservé dans plusieurs institutions : Museo Arqueológico y Etnológico de Granada (abréviation utilisée dans le texte : MAEG), Institut de Paleontologia Miquel Crusafont de Sabadell (IPMC)\*, Museu de Geologia de Barcelona (MGB), Universidad de Zaragoza (UZ) et Universitat de València (UV).

Le matériel publié antérieurement par d'autres auteurs concernant certains des gisements étudiés ici n'a pas pu être consulté. Il s'agit de Gran Dolina (Sanchiz, 1977a et 1987), certains gisements de Guadix-Baza (Felix & Montori, 1987 ; Barbadillo, 1989 ; Bailon, 1991) et de Cova Bonica (Bailon, 1991).

### Alqueria (ALQ)

Age : Pliocène supérieur (MN 17 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Ruiz-Bustos, 1999 ; Martín Suárez, 1988)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Bufonidae: *Bufo* sp. ; SQUAMATA, SERPENTES, Ophidien indet.

Collection : IPMC

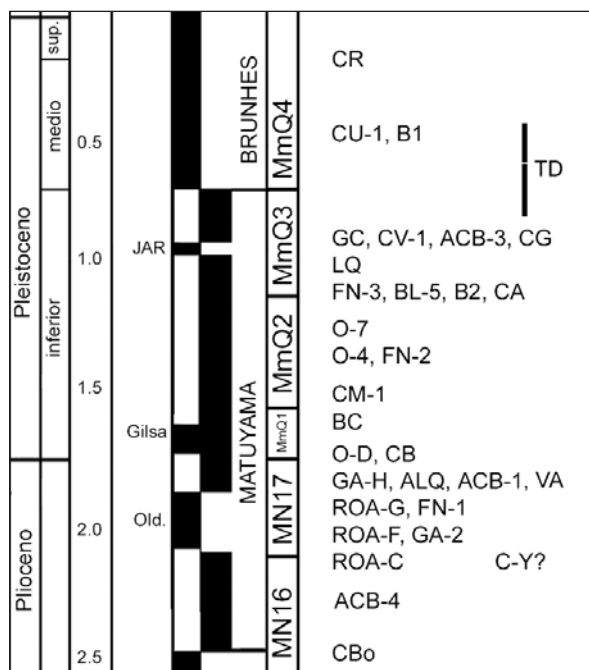


Figure 2. Localisation temporelle des gisements. Voir Fig. 1 pour les abréviations.

Figura 2. Cronología de los yacimientos. Ver Fig. 1 para las abreviaturas.

\* À présent, Institut Català de Paleontologia (ICP), Bellaterra.

### Almenara-Casablanca-1 (ACB-1)

Cadre géologique : Furió-Bruno, 2004

Age : Pliocène supérieur (MN 17 ; Agustí & Galobart, 1986 ; Furió *et al.*, 2005)

Localisation géographique : Almenara (Castellón)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : cf. *Discoglossus* ; Pelodytidae : *Pelodytes* cf. *punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* ; Ranidae : *Pelophylax* sp. ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Agamidae : Agamidae indet. ; Gekkonidae : *Tarentola* sp. ; Scincidae : *Chalcides* cf. *bedriagai* ; Lacertidae : *Timon* cf. *lepidus* et Lacertidae indet. ; Anguidae : cf. *Dopasia* ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura* ; *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus* ; Viperidae : *Vipera latasti*.

Collection : IPMC, MGB

### Almenara-Casablanca-3 (ACB-3)

Cadre géologique : Furió-Bruno, 2004

Age : Pléistocène inférieur final (MmQ3 ; Agustí & Galobart, 1986 ; Furió *et al.*, 2005)

Localisation géographique : Almenara (Castellón)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : cf. *Discoglossus* ; Pelobatidae : *Pelobates cultripes* ; Pelodytidae : *Pelodytes* cf. *punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* ; Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi* ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Scincidae : *Chalcides* cf. *bedriagai* ; Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix natrix* ; *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus* ; Viperidae : *Vipera latasti*.

Collection : IPMC, MGB

Parmi le matériel de Almenara-Casablanca-1 et 3, quelques vertèbres avaient été préliminairement attribuées à cf. *Coluber hippocrepis* (Furió *et al.*, 2005 ; Bailon & Blain, 2003 et 2004). Elles ont été réattribués à divers colubrinés suivant les résultats obtenus à partir d'une étude biométrique (Blain, 2005 ; Bailon & Blain, 2005 ; Blain *et al.*, 2007). De la même façon, certains éléments osseux de petits lacertidés qui avaient initialement été rapprochés de formes actuelles comme *Acanthodactylus erythrurus*, *Podarcis hispanica* et *Psammmodromus algirus* (Blain, 2005) ont été réattribués aux Lacertidae indet. (Blain *et al.*, 2007).

### Almenara-Casablanca-4 (ACB-4)

Cadre géologique : Furió-Bruno, 2004

Age : Pliocène supérieur (MN 16 - MN 17)

Localisation géographique : Almenara (Castellón)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelodytidae : *Pelodytes* sp. ; Bufonidae : *Bufo bufo* ; Ranidae : *Pelophylax* sp. ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Agamidae : Agamidae indet. ; Lacertidae : *Timon* cf. *lepidus* et Lacertidae indet. ; Anguidae : *Dopasia* sp. ; SERPENTES, Colubridae : *Coronella girondica* et *Malpolon monspessulanus* ; Viperidae : *Vipera latasti*.

Collection : IPMC, MGB, UV

Initialement, tous les restes d'ophisaures des différents gisements étudiés dans ce travail avaient été rapportés au genre « *Ophisaurus*, lignée eurasiatique » (Blain, 2005). Nous suivrons ici Augé (2005) qui restreint le genre *Ophisaurus* aux formes américaines et inclus, avec prudence, toutes les formes actuelles eurasiatiques et nord-africaines dans le genre *Dopasia*.

### Bagur-1 (B-1)

Age : Pléistocène moyen (Mindel ? ; López *et al.*, 1976)

Localisation géographique : Begur (Girone)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelobatidae : *Pelobates cf. cultripes* ; Bufonidae : cf. *Bufo* ; SQUAMATA, SERPENTES, Viperidae : *Vipera* sp.

Collection : MGB

### Bagur-2 (B-2)

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Laplana, 1999 ; López *et al.*, 1976)

Localisation géographique : Begur (Girone)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelobatidae : *Pelobates cf. cultripes* ; Pelodytidae : *Pelodytes cf. punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* et *Bufo calamita* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; Anguillidae : *Anguis fragilis* ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus* ; Viperidae : *Vipera cf. aspis*.

Collection : MGB

Sanchiz (1977a) a cité *Pelobates cf. cultripes* et *Bufo bufo* à Bagur 2, qui était alors considéré comme appartenant au Pléistocène moyen.

### Barranco del Agua-6 (BA-6)

Age : Pliocène indéterminé (Agustí, *communication personnelle*)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : cf. *Discoglossus* ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cf. cinereus* ; LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; Anguillidae : cf. *Dopasia*.

Collection : IPMC

### Barranco-León (BL-5 = Capa D)

Cadre géologique : García-Aguilar, 2003 ; Anadón *et al.*, 1987 et 2003

Age: Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Agustí & Madurell, 2003 ; Oms *et al.*, 2000 et 2003)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : *Discoglossus cf. jeanneae* ; Pelobatidae : *Pelobates cultripes* ; Bufonidae : *Bufo bufo* et *Bufo calamita* ; Hylidae : *Hyla meridionalis* ; Ranidae : *Pelophylax cf. perezi* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Scincidae : cf. *Chalcides* ; Lacertidae : *Timon cf. lepidus* et Lacertidae indet. ;

Anguidae : *Dopasia* sp. ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus*.

Collection : MAEG

Parmi ce matériel, une vertèbre et un ostéoderme avaient été attribués à *Anguis fragilis* (Blain, 2003 ; Bailon & Blain, 2003), puis à *Blanus cinereus* (Blain, 2005) pour la vertèbre. Ces éléments ont été réattribués (Blain & Bailon, sous-presse) à un individu juvénile du genre *Dopasia* (anciennement *Ophisaurus*, lignée eurasiatique). Parmi les ophidiens, quelques vertèbres, de part leur morphologie, avaient été préliminairement attribuées à cf. *Coluber hippocrepis* (Blain, 2003 ; Bailon & Blain, 2003). Elles ont été réattribuées à divers colubrinés suivant les résultats obtenus à partir d'une étude biométrique (Blain, 2005 ; Bailon & Blain, 2005 ; Blain & Bailon, sous-presse).

### Barranco los Conejos (BC)

Cadre géologique : Anadón *et al.*, 1987

Age : Pléistocène inférieur (MmQ1 ; Agustí, 1991 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Agustí *et al.*, 1987b et 1997 ; Ruiz-Bustos, 1999)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi*

Collection : IPMC

Felix & Montori (1987) ont cité un Ophidien indet. à Barranco los Conejos.

### Cal Guardiola (CG)

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Berástegui *et al.*, 2000 ; Laplana, 1999)

Localisation géographique : Terrassa (Barcelone)

Liste faunique: AMPHIBIA, ANURA, Bufonidae : *Bufo bufo* et *Bufo calamita* ; Ranidae : *Rana* cf. *temporaria* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix* cf. *natrix*

Collection : IPMC

### Calella-Y (C-Y)

Age : Pliocène supérieur (Agustí, *communication personnelle*)

Localisation géographique : Calella (Barcelone)

Liste faunique : SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus* cf. *cinereus* ; LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES, Colubridae : Colubridae indet.

Collection : IPMC

### Cañada de Murcia-1 (CM-1)

Cadre géologique : Soria *et al.*, 1987

Age : Pléistocène inférieur (MmQ2 ; Agustí, 1986 et 1991 ; Agustí *et al.*, 1987b ; Ruiz-Bustos, 1999 ; Sesé, 1989 et 1991)



Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique AMPHIBIA, ANURA, Ranidae *Pelophylax cf. perezi*  
 Collection : IPMC

### Can Altisench (CA)

Age : Pléistocène inférieur (MmQ2-3 ; Laplana, 1999 ; Villalta & Crusafont, 1950)  
 Localisation géographique : Castelldefels, Massif de Garraf (Barcelone)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelobatidae : *Pelobates cf. cultripes* ;  
 Pelodytidae : *Pelodytes cf. punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* ; Ranidae : *Rana* sp. ;  
 SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES,  
 Colubridae : *Natrix* sp., *Coronella girondica* et *Rhinechis scalaris*.  
 Collection : IPMC

### Cortes de Baza (CB)

Cadre géologique : Peña *et al.*, 1977  
 Age : Pléistocène inférieur (MmQ1 ; Agustí, 1986 ; Agustí *et al.*, 1997 et 1999b ;  
 Ruiz-Bustos, 1999 ; Sesé, 1991 ; Martín Suárez, 1988)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : cf. *Discoglossus* ; Ranidae :  
*Pelophylax cf. perezi* ; SQUAMATA, SERPENTES, Ophidien indet.  
 Collection : IPMC

### Cova Bonica (CBo)

Age : Pliocène supérieur (MN16)  
 Localisation géographique : Gavà, Massif de Garraf (Barcelone)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Bufonidae : *Bufo bufo* ; SQUAMATA,  
 AMPHISBAENIA, Blaniidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Agamidae : Agamidae  
 indet. ; Geckonidae : cf. *Tarentola* ; Anguidae : *Pseudopus cf. pannonicus* ; Colubridae:  
*Natrix cf. maura*, *Natrix natrix*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon*  
*monspessulanus* ; Viperidae : *Vipera* sp. (groupe des « Vipères orientales » ).  
 Collection : MGB  
 Bailon (1991) a décrit quelques restes osseux de Cova Bonica provenant des  
 collections de l'ancien Laboratoire de Paléontologie de l'Université Paris VI :  
*Malpolon cf. monspessulanus* et *Vipera* sp. (Groupe des « Vipères orientales »).

### Cova de La Foradada (CF)

Age : Plio-Pléistocène indéterminé  
 Localisation géographique : Massif de Garraf (Barcelone)  
 Liste faunique : SQUAMATA, SERPENTES, Colubridae : *Malpolon monspes-*  
*sulanus*.  
 Collection : IPMC

**Cueva de la Victoria-1 (CV-1)**

Cadre géologique : Gibert *et al.*, 1992

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Agustí, 1982 ; Martínez-Navarro, 2005)

Localisation géographique : Carthagène (Murcie)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelodytidae : cf. *Pelodytes* ; Bufonidae : *Bufo bufo* ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Gekkonidae : *Tarentola* sp. ; Scincidae : *Chalcides* cf. *bedriagai* ; Lacertidae : *Timon* cf. *lepidus* et Lacertidae indet. ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus*.

Collection : MGB

**Cúllar de Baza-1 (CU-1)**

Age : Pléistocène moyen (MmQ4 ; Agustí, 1986, 1991 et 2005 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Agustí *et al.*, 1987b et 1999b ; Sesé, 1991 ; Ruiz-Bustos, 1976, 1984 et 1999 ; Ruiz-Bustos & Michaux, 1976)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae indet. ; SERPENTES, colubridae : cf. *Natrix* et *Rhinechis scalaris*.

Collection : MGB

Barbadillo (1989) cite la présence à Cúllar de Baza de *Blanus cinereus*, *Chalcides* cf. *bedriagai*, *Acanthodactylus* cf. *erythrurus*, *Timon* cf. *lepidus* et *Podarcis* sp.

**Fuente Nueva-1 (FN-1)**

Cadre géologique : Gibert *et al.*, 1995

Age : Pliocène supérieur (MN 17 ; Agustí, 1986, 1991 et 2005 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Agustí *et al.*, 1987b et 1999a ; Moyá-Solá *et al.*, 1987 ; Ruiz-Bustos, 1999)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES, Ophidien indet.

Collection : IPMC

**Fuente Nueva-2 (FN-2)**

Age : Pléistocène inférieur (MmQ2 ; Agustí, 1986, 1991 et 2005 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Agustí *et al.*, 1987b ; Ruiz-Bustos, 1999)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : *Timon* sp. ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix* sp.

Collection : IPMC

**Fuente Nueva-3 (FN-3)**

Cadre géologique : Anadón *et al.*, 2003

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Agustí & Madurell, 2003 ; Oms *et al.*, 2000 et 2003)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : *Discoglossus* cf. *jeanneae* ; Bufonidae : *Bufo* sp. ; Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Scincidae : *Chalcides* cf. *bedriagai* ; Lacertidae : *Timon* cf. *lepidus* et Lacertidae indet. ; Anguidae : cf. *Dopasia* ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Rhinechis scalaris* et *Malpolon monspessulanus*.

Collection : MAEG

Parmi ce matériel, quelques vertèbres avaient été préliminairement attribuées à cf. *Coluber hippocrepis* (Blain, 2003 ; Bailon & Blain, 2003). Elles ont été réattribués à divers colubrinés suivant les résultats obtenus à partir d'une étude biométrique (Blain, 2005).

### Galera-1H (GA-H)

Cadre géologique : Soria *et al.*, 1987

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, 1986 ; Agustí *et al.*, 1997, 1999a et 2001 ; Garcés *et al.*, 1997)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi* ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*.

Collection : IPMC

### Galera-2 (GA-2)

Cadre géologique : Soria *et al.*, 1987

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, 1986 ; Martín Suárez, 1988 ; Agustí & Moyà-Solà, 1998 ; Garcés *et al.*, 1997 ; Agustí *et al.*, 1997, 1999a et 2001 ; Ruiz-Bustos, 1999)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : cf. *Discoglossus* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet.

Collection : IPMC

Bailon (1991) signale la présence de *Discoglossus* sp. à Galera 2.

### Gran Dolina (TD = Trinchera Dolina)

Cadre géologique : Gil *et al.*, 1987 ; Parés & Pérez-González 1995, 1998 et 1999

Age : Pléistocène inférieur récent - Pléistocène moyen (MmQ3-MmQ4 ; Falguères *et al.*, 1999 et 2001 ; Cuenca Bescós *et al.*, 1995, 1999 et 2001)

Localisation géographique : Atapuerca (Burgos)

Liste faunique : AMPHIBIA, CAUDATA, Salamandridae : *Triturus* sp. ; ANURA, Alytidae : *Alytes obstetricans* ; Pelobatidae : *Pelobates cultripes* ; Pelodytidae : *Pelodytes punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* et *Bufo calamita* ; Hylidae : *Hyla arborea* ; Ranidae : *Rana temporaria*, *Rana cf. dalmatina*, *Rana cf. iberica*, et *Pelophylax (ridibunda)* sp. ; SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blaniidae : *Blanusa cinereus* ; LACERTILIA, Lacertidae : *Lacerta* s.l. et Lacertidae indet. ; Anguidae :

*Anguis fragilis* ; SERPENTES, Colubridae : *Coronella austriaca*, *Coronella cf. girondica*, *Rhinechis scalaris*, *Natrix natrix* et *Natrix maura* ; Viperidae : *Vipera cf. latasti* et *Vipera cf. aspis*.

Collection : UZ

Une première étude de l'herpétofaune de Trinchera Dolina, provenant des fouilles réalisées par T. Torres en 1976 et par E. Aguirre en 1981 (TD11) et 1982 (TD3-8) a été réalisée par Sanchiz (1987). La liste faunique donnée par cet auteur (Sanchiz, 1987 et 1998) est la suivante : AMPHIBIA, CAUDATA, Salamandridae : *Triturus* sp. ; ANURA, Alytidae : *Alytes obstetricans* ; Pelobatidae : *Pelobates* sp. ; Pelodytidae : *Pelodytes punctatus* ; Bufonidae : *Bufo bufo* et *Bufo calamita* ; Ranidae : *Rana temporaria* et *Rana* sp. ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae de grande taille (*Timon lepidus* ?) et de petite taille (*Podarcis* ?) ; Anguidae : *Anguis fragilis* ; SERPENTES, Colubridae : *Natrix natrix*, *Coronella* sp (*girondica* ?), *Elaphe* sp. et *Malpolon* ? ; Viperidae : *Vipera* sp. (*V. aspis* ou *seoanei*).

### L'Escala (LE)

Age : Pléistocène indéterminé

Localisation géographique : L'Escala, Cala Montgó (Girone)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Pelodytidae : *Pelodytes cf. punctatus* ; Bufonidae : *Bufo cf. bufo* ; SQUAMATA, LACERTILIA, Lacertidae : Lacertidae indet. ; SERPENTES, Colubridae : cf. *Coronella* ; Viperidae : *Vipera cf. aspis*.

Collection : MGB

### Loma Quemada (LQ)

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Agustí, 1986 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Ruiz-Bustos, 1999 ; Martín Suárez, 1988)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : *Discoglossus* sp.

Collection : IPMC

Bailon (1991) a cité *Discoglossus* sp. à Loma Quemada.

### Orce-D (O-D)

Cadre géologique : García Aguilar & Soria, 1986-1987 ; Anadón *et al.*, 1987

Age : Pléistocène inférieur (MmQ1 ; Agustí, 1986, 1991 et 2005 ; Agustí *et al.*, 1987b, 1997 et 2001 ; Ruiz-Bustos, 1999)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)

Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : *Pelophylax* sp.

Collection : IPMC

### Orce Guardia Civil (GC)

Cadre géologique : García Aguilar & Soria, 1986-1987 ; Anadón *et al.*, 1987

Age : Pléistocène inférieur (MmQ3 ; Agustí, *communication personnelle*)

Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : *Pelophylax* cf. *perezi* ; SQUAMATA, SERPENTES, Colubridae : cf. *Natrix*  
 Collection : IPMC

#### **Orce-4 (O-4)**

Cadre géologique : García Aguilar & Soria, 1986-1987 ; Anadón *et al.*, 1987  
 Age : Pléistocène inférieur (MmQ2 ; Agustí, 1986 ; Agustí & Moyá-Solá, 1992 ; Agustí *et al.*, 1987a ; Ruiz-Bustos, 1999)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Alytidae : *Discoglossus* sp. ; SQUAMATA, SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*.  
 Collection : IPMC  
 Félix & Montori (1987) ont cité *Pelophylax* cf. *perezi* (Seoane, 1885) à Orce 4.

#### **Orce-7 (O-7)**

Cadre géologique : García Aguilar & Soria, 1986-1987 ; Anadón *et al.*, 1987  
 Age : Pléistocène inférieur (MmQ2 ; Agustí, 1986 ; Agustí & Moyá-Solá, 1998 ; Agustí *et al.*, 1987a, 1997 ; Ruiz-Bustos, 1999)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Anoure indet.  
 Collection : IPMC

#### **Roa-C (Zújar) (ROA-C)**

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, *communication personnelle*)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : SQUAMATA, SERPENTES, Colubridae : *Natrix maura*  
 Collection : IPMC

#### **Roa-F (Zújar) (ROA-F)**

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, *communication personnelle*)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : AMPHIBIA, ANURA, Ranidae : cf. *Pelophylax*  
 Collection : IPMC

#### **Roa-G (Zújar) (ROA-G)**

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, *communication personnelle*)  
 Localisation géographique : Dépression de Guadix-Baza (Grenade)  
 Liste faunique : SQUAMATA, SERPENTES, Ophidien indet.  
 Collection : IPMC

## Vallirana (VA)

Age : Pliocène supérieur (MN17 ; Agustí, *communication personnelle*)

Localisation géographique : Castelldefels, Massif de Garraf (Barcelone)

Liste faunique : SQUAMATA, AMPHISBAENIA, Blanidae : *Blanus cinereus* ; LACERTILIA, Agamidae : Agamidae indet. ; Geckonidae : cf. *Tarentola* sp. ; Scincidae : *Chalcides* cf. *bedriagai* ; Lacertidae : Lacertidae indet. ; Anguillidae : *Anguis* sp. ; SERPENTES, Colubridae : *Coronella girondica* et *Rhinechis scalaris* ; Viperidae : *Vipera* cf. *latasti*

Collection : IPMC

## MÉTHODES

L'attribution systématique des restes osseux a été faite d'après les critères ostéologiques de détermination établis par Ananjeva (1981), Augé (1986, 1992, 2003 et 2005), Augé & Rage (2000), Bailon (1986, 1987, 1989, 1991, 1992, 1997, 1999 et 2000) Bailon & Aouraghe (2002), Bailon & Hossini (1990), Barahona & Barbadillo (1997, 1998), Barbadillo (1989), Barroso Ruiz & Bailon (2003), Blain (2003 et 2005), Blain & Bailon (2003), Böhme (1977), Böhme (2001), Delfino (2002), Esteban & Sanchiz (1985 et 1991), Estes (1983), Estes & Hoffstetter (1976), Estes *et al.* (1988), Fejérváry-Langh (1923), Gauthier (1982), Gleed-Owen (1999 et 2000), Haller-Probst (1997), Hoffstetter (1946, 1962), Holman (1992, 1998), Hossini (2001), Klembara (1979, 1981, 1986a et b), Młynarski (1960, 1962), Młynarski *et al.* (1984), Montoya *et al.* (1999), Moody (1980), Moody & Roček (1980), Rage (1968, 1972 et 1974), Rage & Bailon (2005), Roček (1984 et 1994), Sanchiz (1977a, b et 1984), Sanchiz *et al.* (1993 et 2002), Schleich (1987), Sullivan (1987), Szyndlar (1984, 1987 a et b), Szyndlar & Rage (1999), Szyndlar & Schleich (1993), Teixeira Ferreira (2002) et Vergnaud-Grazzini (1970). Pour une observation directe des caractères propres à ces groupes, nous avons pu consulter des spécimens actuels provenant de la collection du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, à Nice, des collections du Laboratoire d'Anatomie Comparée de Paris (MNHN), des collections de l'Universidad de Granada et quelques spécimens désarticulés provenant du Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN).

En ce qui concerne la nomenclature anatomique, nous avons choisi d'employer principalement les termes français tels qu'ils ont été établis par Bailon (1991 et 1999). Pour la nomenclature zoologique et les problèmes liés à la taxonomie de l'herpétofaune espagnole, nous nous sommes référés aux publications les plus récentes : Montori *et al.* (2005), Frost *et al.* (2006) et Arnold *et al.* (2007).

Les données chorologiques utilisées dans ce travail proviennent de Barbadillo (1987), García-París *et al.* (2003), Pleguezuelos & Martínez-Rica (1997), Pleguezuelos *et al.* (2002), Salvador (1997), Salvador & García París (2001), Salvador & Pleguezuelos (2002) pour la péninsule Ibérique ; de Antúnez *et al.* (1988), Pleguezuelos (1989), Gracia & Pleguezuelos (1990), Fernández-Cardenete *et al.* (2000) et Real *et al.* (2001), pour la province de Grenade et l'Andalousie ; de Vento *et al.* (1991), Lacomba & Sancho (1999) et Jiménez *et al.* (2002) pour la Communauté

de Valence ; de Llorente *et al.* (1995) et Parellada (1995) pour la Catalogne et Montori (1997) pour le Massif de Garraf. Pour les amphibiens et les squamates actuels de la province de Burgos, relativement peu étudiés par rapport à certaines provinces adjacentes, les données chorologiques que nous avons utilisées proviennent de la publication de Barbadillo (1983) et du guide de la faune de Castille-et-León (Velasco *et al.*, 2005), ainsi que d'autres études traitant de provinces géographiquement proches de celle de Burgos : Gosá & Bergerandi (1994) pour la province de Navarre, Bea (1981) pour la province de Guipúzcoa et Martínez Rica (1983) pour la zone pyrénéenne. Pour les données chorologiques des Ophisaurines marocains, nous avons consulté Bons & Geniez (1996). Enfin, nous avons aussi utilisé des atlas de distribution européens ou d'autres zones géographiques : Bruno & Maugeri (1992), Duguet & Melki (2003), Gasc *et al.* (1991), Matz & Weber (1983) et Nöllert & Nöllert (2003).

Les données paléobiogéographiques ont été principalement prises de Bailon (1991), Sanchiz (1998) et Holman (1998) et les données climatiques proviennent de Font Tullot (1983 et 2000) et de Rivas-Martínez (1982, 1986 et 1988) pour la péninsule Ibérique, de Benabid (1985) pour le Maroc et de Ozenda (1975) pour les Balkans.

Toutes les mesures ont été faites avec un vidéo-mesureur Kappa MFK II sous binoculaire Wild M8 avec une précision de 0,01 mm et les dessins à l'échelle ont été réalisés à la chambre claire.

## DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE

**Classe AMPHIBIA** Gray, 1825  
**Ordre CAUDATA** Scopoli, 1777  
**Famille Salamandridae** Goldfuss, 1820  
**Genre Triturus** Rafinesque, 1815  
*Triturus* sp. (*sensu stricto*)  
 Figure 3, 1-7

*Matériel* : Le genre *Triturus* s.s. est représenté par 2 vertèbres dorsales, provenant du niveau TD6 (Talla 51) de Gran Dolina.

*Description* : Les 13 espèces composant l'ancien genre *Triturus* s.l. ont récemment été séparées (García-París *et al.*, 2004) en trois genres : *Triturus*, *Mesotriton* et *Lissotriton*. L'espèce *M. alpestris* a été placée dans le genre *Mesotriton*. Le groupe des espèces de petite taille a été reconnu comme formant le genre *Lissotriton* (*L. boscai*, *L. helveticus*, *L. italicus*, *L. montandoni* et *L. vulgaris*). Enfin, le groupe des espèces de grande taille a conservé le nom de genre *Triturus* (*T. vittatus*, *T. marmoratus*, *T. pygmaeus* et le « groupe *cristatus* »).

Vertèbre. Les deux vertèbres fossiles (longueur totale conservée = 2,0 et 3,6 mm) sont opisthocoeles, allongées, relativement aplaties dorso-ventralement et pourvues d'une neurépine différenciée et d'un arc neural modérément bombé. Ces caractères morphologiques sont propres aux genres *Triturus*, *Mesotriton* et *Lissotriton* et permettent de les séparer des genres *Salamandra*, *Chioglossa*, *Euproctus* et *Pleurodeles* (Vergnaud-Grazzini, 1970 ; Estes & Hoffstetter, 1976 ; Bailon, 1991 ; Haller-Probst, 1997).

La morphologie de la neurépine des vertèbres fossiles, longue, mince et basse est caractéristique des espèces *T. marmoratus* et surtout *T. cristatus*, alors que, chez le genre *Lissotriton*, la neurépine est bien développée, haute et mince présentant dorsalement une surface aplatie et que, chez *Mesotriton alpestris*, le bord postérieur de l'épine neurale présente une division tripartite bien marquée (Estes & Hoffstetter, 1976). Parmi les espèces composant le genre *Triturus s.s.*, notre matériel fossile se différencie de *T. cristatus* par la morphologie de ses arcs neuraux qui ne présentent pas d'insertions musculaires bombées de chaque côté du bord postérieur. *T. vittatus*, espèce présente actuellement en Europe méditerranéenne orientale et au Moyen-orient, a été écarté pour des raisons d'ordre biogéographiques.

Des différences ostéologiques entre *T. pygmaeus*, récemment élevé au rang d'espèce (García-París *et al.*, 2001), et *T. marmoratus* n'ont pas encore été établies. Nous attribuons donc provisoirement ces deux vertèbres dorsales à *Triturus sp. sensu stricto* : la consultation d'un matériel de comparaison plus important et bien identifié permettra peut-être une séparation entre *T. marmoratus* et *T. pygmaeus*.

*Distribution et habitat* : Le triton marbré (*T. marmoratus*), espèce ibéro-française méridionale et le triton pygmé (*T. pygmaeus*), espèce ibérique endémique, sont présents actuellement dans la péninsule Ibérique, où la séparation entre leur aire de répartition est constituée par le fleuve Taje puis le Système central (Salvador & García-

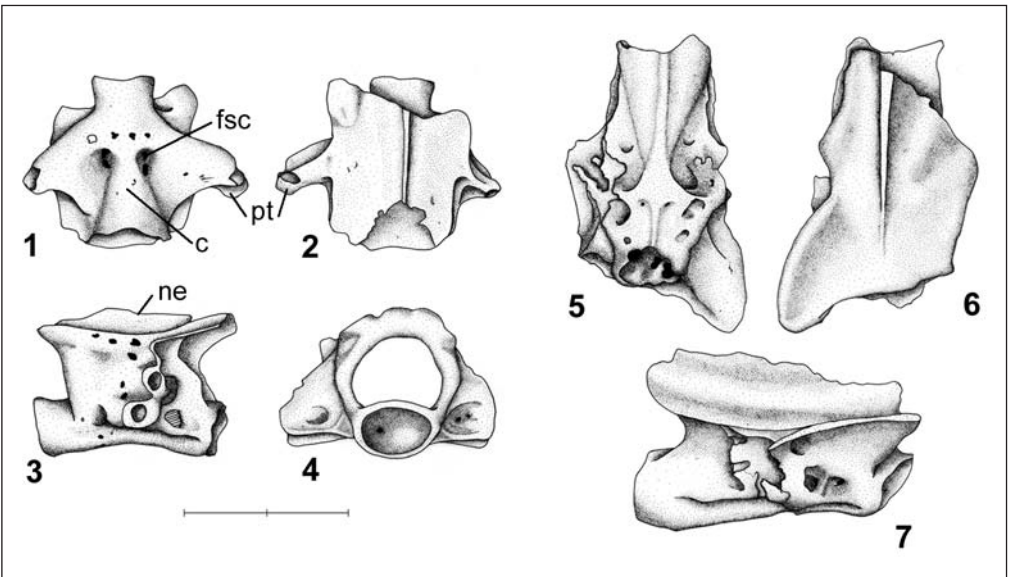


Figure 3. 1-7 : *Triturus sp. (sensu stricto)*, 1-4 : Vertèbre dorsale (TD6), vues ventrale, dorsale, latérale gauche et antérieure ; 5-7 : Vertèbre dorsale (TD6), vues ventrale, dorsale et latérale droite. Abréviations : c, centrum ; fsc, foramen subcentral ; ne, neurépine ; pt, processus transverse. Echelle = 2 mm.

Figura 3. 1-7: *Triturus sp. (sensu stricto)*, 1-4: Vértebra dorsal (TD6), vistas ventral, dorsal, lateral izquierda y anterior; 5-7: Vértebra dorsal (TD6), vistas ventral, dorsal y lateral derecha. Escala = 2 mm.



París, 2001 ; García-París & María Albert, 2002). Dans la Communauté autonome de Castille-et-León, *T. marmoratus* est distribué actuellement dans la presque totalité de la région, à l'exception de l'extrême sud de la province d'Ávila où *T. pygmaeus* est présent (Velasco *et al.*, 2005). Les représentants du genre *Triturus* vivent généralement dans des milieux humides, à proximité de points d'eau stagnante (mares, étangs) ou parfois de petits torrents de montagne (Bea, 1981). Généralement, ils évitent les zones aux conditions environnementales extrêmes (Gosá & Bergerandi, 1994) : trop humides (précipitations annuelles supérieures à 1000 mm), trop froides (étage subalpin) ou trop sèches (précipitations annuelles inférieures à 400 mm). D'un point de vue altitudinal, ils atteignent dans les Pyrénées plus de 2000 m, mais sont généralement plus abondants au dessous de 1500 m (Pleguezuelos & Villafranca, 1997).

**Ordre ANURA** Fischer von Waldheim, 1813

**Famille Alytidae** Fitzinger, 1843

**Genre *Discoglossus*** Otth, 1837

*Discoglossus* cf. *jeanneae* Busack, 1986

Figure 4, 1-5

*Matériel* : Tableau 1.

	BL-5	FN-3	LQ	GA-2	CB	O-4	BA-6	ACB-1	ACB-3
Maxillaire	1								
Sphénoethmoïde	1								
Prootique-exoccipital	1								
Vertèbre dorsale	4								
Vertèbre sacrée	2								
Urostyle	17			1					
Scapula	12								
Coracoïde	6	1							
Humérus	77	2	1			1		1	
Radio-ulna	31	2					1		
Ilion	118	7			1				1
Fémur	8								
Tibio-fibula	6	1	2						
<b>TOTAL</b>	<b>284</b>	<b>13</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

Tableau 1. Liste du matériel fossile attribué au genre *Discoglossus*.

Tabla 1. Lista del material fósil atribuido al género *Discoglossus*.

*Description* : La limite entre le genre *Discoglossus* et le genre fossile *Latonia*, connu depuis l'Oligocène supérieur au Pliocène moyen d'Italie et de Grèce (Sanchiz, 1998 ; Roček & Rage, 2000 ; Delfino, 2002), demeure problématique, cependant la petite taille de notre matériel permet une attribution avec prudence au genre *Discoglossus*.

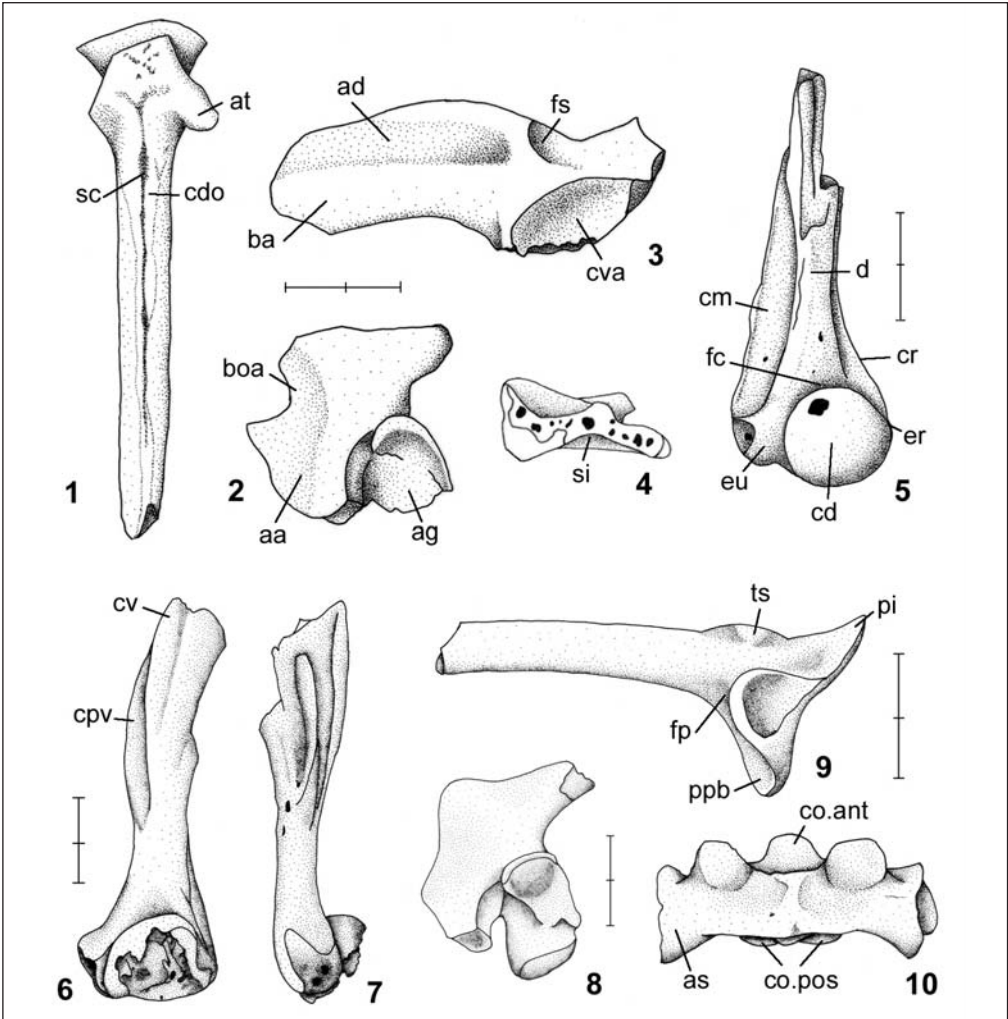


Figure 4. 1-5 : *Discoglossus cf. jeanneae*, 1 : Urostyle (BL-5), vue dorsale ; 2 : Scapula gauche (BL-5), vue dorsale ; 3-4 : Ilium gauche (BL-5), vues latérale et distale ; 5 : Humérus gauche de mâle (BL-5), vue ventrale ; 6-10 : *Alytes obstetricans*, 6-7 : Humérus gauche (TD6), vues ventrale et latérale ; 8 : Scapula gauche (TD6), vue dorsale ; 9 : Ilium gauche (TD10), vue latérale ; 10 : Vertèbre sacrée (TD10), vue dorsale. Abréviations : aa, apophyse acromiale ; ad, aile dorsale ; ag, apophyse glénoïde ; at, apophyse transverse ; as, apophyse sacrée ; ba, branche antérieure ; boa, bord antérieur ; cd, condyle ; cdo, crête dorsale ; cm, crête mésiale ; co.ant, condyle antérieur ; co.pos, condyle postérieur ; cpv, crête paraventrals ; cr, crête radiale ; cv, crête ventrale ; cva, cavité acétabulaire ; d, diaphyse ; eu, epicondyle ulnaire ; er, epicondyle radiale ; fc, fosse cubitale ; fp, fosse précacétabulaire ; fs, fosse supracacétabulaire ; pi, processus ischien ; ppb, processus pubien ; sc, sillon central ; si, sillon interiliaque ; ts, tubérosité supérieure. Echelles = 2 mm.

Figura 4. 1-5 : *Discoglossus cf. jeanneae*, 1 : Urostyle (BL-5), vista dorsal ; 2 : Escápula izquierda (BL-5), vista dorsal ; 3-4 : Ilium izquierdo (BL-5), vistas lateral y distal ; 5 : Húmero izquierdo de macho (BL-5), vista ventral ; 6-10 : *Alytes obstetricans*, 6-7 : Húmero izquierdo (TD6), vistas ventral y lateral ; 8 : Escápula izquierda (TD6), vista dorsal ; 9 : Ilium izquierdo (TD10), vista lateral ; 10 : Vértebra sacra (TD10), vista dorsal. Escalas = 2 mm.

Urostyle. Eléments plus ou moins bien conservés à BL-5 et GA-2, ils se caractérisent par la présence de deux cotyles circulaires pour l'articulation avec la vertèbre sacrée et d'une paire d'apophyses transverses plus ou moins cylindriques. La crête dorsale est très réduite et présente, en vue dorsale, un sillon central (dorsal fissure, *sensu* Roček, 1994) long et étroit. Le canal neural est large et plus ou moins circulaire. Parmi les anoures européens, seuls les genres *Discoglossus* et *Alytes* présentent des apophyses transverses cylindriques et deux cotyles antérieurs (Rage, 1974 ; Bailon, 1999). La présence du sillon central sur la crête dorsale permet une attribution au genre *Discoglossus*.

Scapula. Elles sont très courtes et trapues et présentent une crête osseuse bien développée sur le bord antérieur. D'après Bailon (1999), cet élément est plus court et plus trapu et possède une crête antérieure plus développée chez *Discoglossus* que chez *Alytes*.

Coracoïde. Cet élément se présente sous la forme d'un baguette relativement courte et courbe avec une extrémité antérieure (*pars epicoracoidalis*) épaissie et une extrémité postérieure (*pars glenoidalis*) plate, moins large que la *pars epicoracoidalis*. La courbure de cet os est régulière et la partie médiane (= cou du coracoïde) ne présente pas un étranglement très marqué.

Ilion. Élément très caractéristique, l'ilion possède une aile dorsale relativement basse, incurvée médialement et prolongée postérieurement par la tubérosité supérieure. Le processus ischien conservé est long et le bord interne de la surface de jonction avec l'ischion et le pubis porte un tubercule et un sillon interiliaques. En dessous de la tubérosité supérieure, la fosse supracétabulaire (= *fossula tuberis superioris*, *sensu* Roček, 1994) est bien développée et présente parfois des petits foramens dans sa partie concave antérieure. L'angle entre le bord antérieur de la tubérosité supérieure et le bord dorsal du processus ischien est relativement ouvert (environ 120°).

Humérus. Chez *Discoglossus*, les humérus présentent une diaphyse droite en vue ventrale et un condyle sphérique, bien ossifié et déplacé vers l'extérieur par rapport à l'axe diaphysaire. La diaphyse porte une crête paraventrals ainsi qu'une crête radiale modérément développée et avec un bord incurvé ventralement. Chez les individus mâles, l'humérus présente une crête mésiale haute et transversale. Sur l'exemplaire actuel de *D. galganoi* qui a pu être consulté (MNCN 15155) et l'humérus fossile de ACB-1 (attribué à cf. *Discoglossus*), l'épicondyle ulnaire semble relativement moins développé que sur les fossiles de Guadix-Baza et le matériel de Cueva Hora (Grenade) figuré par Bailon (1986).

Fémur. Les fémurs, toujours relativement fragmentés, sont longs et fortement sigmoïdes. Ils présentent une crête fémorale réduite et une forte courbure générale qui permet une attribution au genre *Discoglossus*.

Tibio-fibula. L'allongement relatif, la courbure et le faible développement de la partie médiale au niveau du *foramen nutritium* permettent une attribution à *Discoglossus*.

Tous ces éléments, par leur taille et leur morphologie, permettent donc une attribution au genre *Discoglossus*. Du point de vue ostéologique, aucune différence notable n'a encore été établie entre les deux espèces *D. galganoi* et *D. jeanneae*. Le rapprochement du matériel de Guadix-Baza avec l'espèce actuelle *D. jeanneae* repose principalement sur des critères biogéographiques, cette dernière étant la seule présente actuellement en Andalousie au Sud du Guadalquivir (Martínez-Solano & García-París, 2002). Le matériel de ACB-1 et ACB-3 a été attribué à cf. *Discoglossus*.

*Distribution et habitat* : Le genre *Discoglossus* est représenté dans la péninsule Ibérique par deux espèces autochtones : *D. galganoi* et *D. jeanneae*, dont la seconde est actuellement la seule présente en Andalousie (Martínez-Solano & García-París, 2002) et sur la bordure orientale de la Communauté de Valence, où elle est réputée rare et se distribue en 3 petits nuclei isolés (Lacomba & Sancho, 1999 ; Martínez-Solano & García-París, 2002 ; Jiménez *et al.*, 2002). Ce sont deux espèces relativement aquatiques qui semblent être liées à une forte précipitation et une abondance de points d'eau (Gracia & Pleguezuelos, 1990). Présentes préférentiellement, dans les étages bioclimatiques méso- et supraméditerranéen, évitant et les faibles précipitations du thermoméditerranéen littoral, elles fréquentent aussi bien les zones ouvertes sans végétation que boisées. Les discoglosses habitent dans les eaux courantes et dormantes jusque dans des mares temporaires et parfois dans l'eau saumâtre. Ils ne s'éloignent guère de l'eau et leur activité, diurne et nocturne, reste liée à une humidité élevée.

Dans la province de Grenade, *D. jeanneae* est surtout très bien représentée dans la partie occidentale mais aussi ponctuellement dans la partie nord-orientale (Gracia & Pleguezuelos, 1990 ; Fernández-Cardenete *et al.*, 2000). Il semble que le facteur principal régissant l'aire de distribution andalouse de *D. jeanneae* soit une balance hydrique haute (Real *et al.*, 2001).

**Genre *Alytes* Wagler, 1829**  
*Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768)  
Figure 4, 6-10

*Matériel* : Le crapaud accoucheur est représenté à Gran Dolina par 1835 éléments squelettiques (1 maxillaire, 3 sphénothoïdes, 1 atlas, 70 vertèbres dorsales, 46 vertèbres sacrées, 172 urostyles, 523 humérus, 327 radio-ulnas, 17 scapulas, 52 coracoïdes, 11 clavicules, 425 ilions, 47 fémurs et 140 tibio-fibulas).

*Description* : Le genre *Alytes*, dans la péninsule Ibérique, est représenté par trois espèces (*A. obstetricans*, *A. dickhilleni* et *A. cisternasii*) et une autre espèce insulaire, endémique de Mallorca (*A. muletensis*). De part leurs mœurs fouisseurs plus ou moins développés, les différentes espèces du genre *Alytes* possèdent une morphologie osseuse du squelette appendiculaire assez caractéristique qui permet de les différencier facilement des autres anoures européens (Sanchiz, 1984). Les espèces *A. muletensis* et *A. dickhilleni*, de parenté proche (García-París & Arntzen, 1997), sont de mœurs plus lapidicoles (Márquez, 2004) et par conséquent possèdent des caractères fouisseurs moins marqués que les deux autres espèces : *A. obstetricans* et surtout, *A. cisternasii* (Sanchiz, 1984).

Humérus. Les humérus fossiles de Gran Dolina possèdent une diaphyse incurvée, modérément robuste et un condyle nettement déplacé vers l'extérieur. La présence d'une crête paraventrals les distingue des représentants du genre *Bufo*. La fosse cubitale est fermée du côté radial et les épicondyles ulnaire et radial sont plus ou moins robustes : ce qui les différencie du genre *Pelobates* où l'ensemble condyle-épicondyles est moins développé et la fosse cubitale s'ouvre complètement du côté externe (Bailon, 1991). A l'intérieur du genre *Alytes*, les humérus de Gran Dolina se diffé-

rençant d'*A. dickhilleni* et *A. muletensis* par leur forme courte et robuste, en effet, chez ces deux espèces, l'humérus est plus allongé et gracile (Sanchiz, 1984). Le faible développement de la crête paraventrals et la moindre largeur de l'ensemble condyle et épicondyles permettent une attribution à l'espèce *A. obstetricans* : chez *A. cisternasii*, ces deux caractères sont plus développés (Sanchiz, 1984 ; Teixeira Ferreira, 2002).

Scapula. Les scapulas sont relativement courtes et trapues, et portent une crête osseuse bien développée sur le bord antérieur de l'os. Dans notre matériel, l'apophyse acromiale et l'apophyse glénoïde sont bien distinctes et ne s'unissent pas pour ne laisser qu'un petit foramen ouvert sur la ligne de suture, comme cela est le cas chez *A. cisternasii* (Sanchiz, 1984 ; Teixeira Ferreira, 2002). Les scapulas de Gran Dolina ne présentent aucune différence morphologique majeure avec l'espèce actuelle *A. obstetricans* et par conséquent sont rapportées à cette espèce.

Ilium. Les ilions présentent une branche antérieure assez droite et dépourvue d'aile dorsale. La tubérosité supérieure, plus ou moins bien développée et située dans sa plus grande partie sur la cavité acétabulaire, montre un profil latéral légèrement rectangulaire. Postérieurement, le processus ischien est long et le processus pubien est réduit. En vue postérieure, l'os présente un tubercule et un sillon interiliaque modérément développés. Cet élément est donc attribué au niveau générique seulement.

Vertèbre. Les vertèbres dorsales sont opisthocœles. L'arc neural est long et les processus transverses sont courts. Le faible développement de la crête neurale et de la pointe postérieure permet une attribution au genre *Alytes*.

Les vertèbres sacrées se caractérisent par la présence d'un condyle antérieur et de deux condyles postérieurs et d'apophyses sacrées modérément étendues antéro-postérieurement et avec un étranglement marqué à la base permettant leur attribution au genre *Alytes*. Aucune différenciation n'est possible entre les différentes espèces du genre (Sanchiz, 1984).

Radio-ulna. Les radio-ulnas des espèces péninsulaires du genre *Alytes* se caractérisent des autres anoures européens par leur morphologie proportionnellement plus courte et plus élargie distalement. Le col (= *colum antibrancii*, sensu Bolckay, 1919) est étroit et long. De même que pour les humérus, le radio-ulna est un élément fortement adapté à l'activité locomotrice de l'espèce (Sanchiz, 1984). De ce fait, *A. muletensis* possède des radio-ulnas longs et graciles alors que les espèces continentales présentent un raccourcissement et une robustesse plus importants respectivement chez *A. cisternasii* et *A. obstetricans* que *A. dickhilleni* (Sanchiz, 1984 ; Teixeira Ferreira, 2002). La morphologie des radio-ulnas de Gran Dolina permet de les rapprocher avec prudence de *A. obstetricans*.

Fémur et Tibio-fibula. A l'intérieur du genre *Alytes*, les fémurs et les tibio-fibulas présentent de légères différences liées, encore une fois, au comportement locomoteur de l'espèce. Ainsi, *A. muletensis* possède les fémurs et les tibio-fibulas les plus allongés et les plus graciles, alors que chez les espèces continentales, ces éléments sont plus courts et plus robustes tout particulièrement chez *A. cisternasii*, espèce qui montre le comportement fouisseur le plus développé (Sanchiz, 1984 ; Teixeira Ferreira, 2002). La morphologie générale de ces éléments permet une attribution, avec prudence, à *A. obstetricans*.

Comme nous l'avons signalé, la différenciation spécifique entre les différentes espèces continentales du genre *Alytes* repose principalement sur la robustesse des éléments du squelette appendiculaire, liée à la différence observée dans leur mode de vie.

*A. cisternasii* présente une morphologie plus robuste qu'*A. obstetricans* et surtout qu'*A. dickhilleni*. La morphologie de la scapula et la moindre robustesse des humérus, des radio-ulnas, des fémurs et des tibio-fibulas permet de différencier notre matériel fossile de l'espèce *A. cisternasii*. Les différences entre *A. obstetricans* et *A. dickhilleni*, espèce nouvellement créée (Arntzen & García-París, 1995), n'ont pas encore été étudiées d'un point de vue biométrique et statistique. Cependant, la morphologie des humérus fossiles de Gran Dolina semble les rapprocher, par leur plus grande robustesse, de l'espèce *A. obstetricans*. D'autre part, la distribution actuelle de *A. dickhilleni*, restreinte au Sud-Est péninsulaire (García-París & Arntzen, 1997) permet, dans une certaine mesure, d'écarter cette espèce.

*Distribution et habitat* : L'alyte accoucheur (*A. obstetricans*) est une espèce ibéro-française étendue, répartie de la péninsule Ibérique à la France continentale, la Belgique, l'ouest de l'Allemagne et la Suisse. Dans la péninsule Ibérique, sa distribution est pratiquement continue dans les zones de haute pluviosité (<1000 mm) (Márquez & Rosa, 1997). *A. obstetricans* est une espèce réputée pionnière, car il occupe de préférence des terrains bien exposés à l'ensoleillement, sur des sols légers et colonise rapidement de nouveaux habitats aquatiques. Il habite généralement une gamme de formations végétales assez ouvertes (affleurements rocheux, éboulis, carrières, plages, prairies, landes, tourbières et garrigues), bien qu'il soit possible de le trouver en milieu forestier (Duguet & Melki, 2003). Il fréquente une large gamme d'habitats aquatiques permanents, stagnants ou courants. Il est présent depuis le niveau de la mer jusqu'à 2400 m d'altitude dans les Pyrénées (Márquez & Rosa, 1997 ; Bosch, 2002).

Dans la Communauté autonome de Castille-et-León (Velasco *et al.*, 2005), cette espèce est très largement représentée et partage le Sud-Ouest de cette région avec son congénère l'alyte accoucheur ibérique (*A. cisternasii*).

### Famille Pelobatidae Bonaparte, 1850

#### Genre *Pelobates* Wagler, 1830

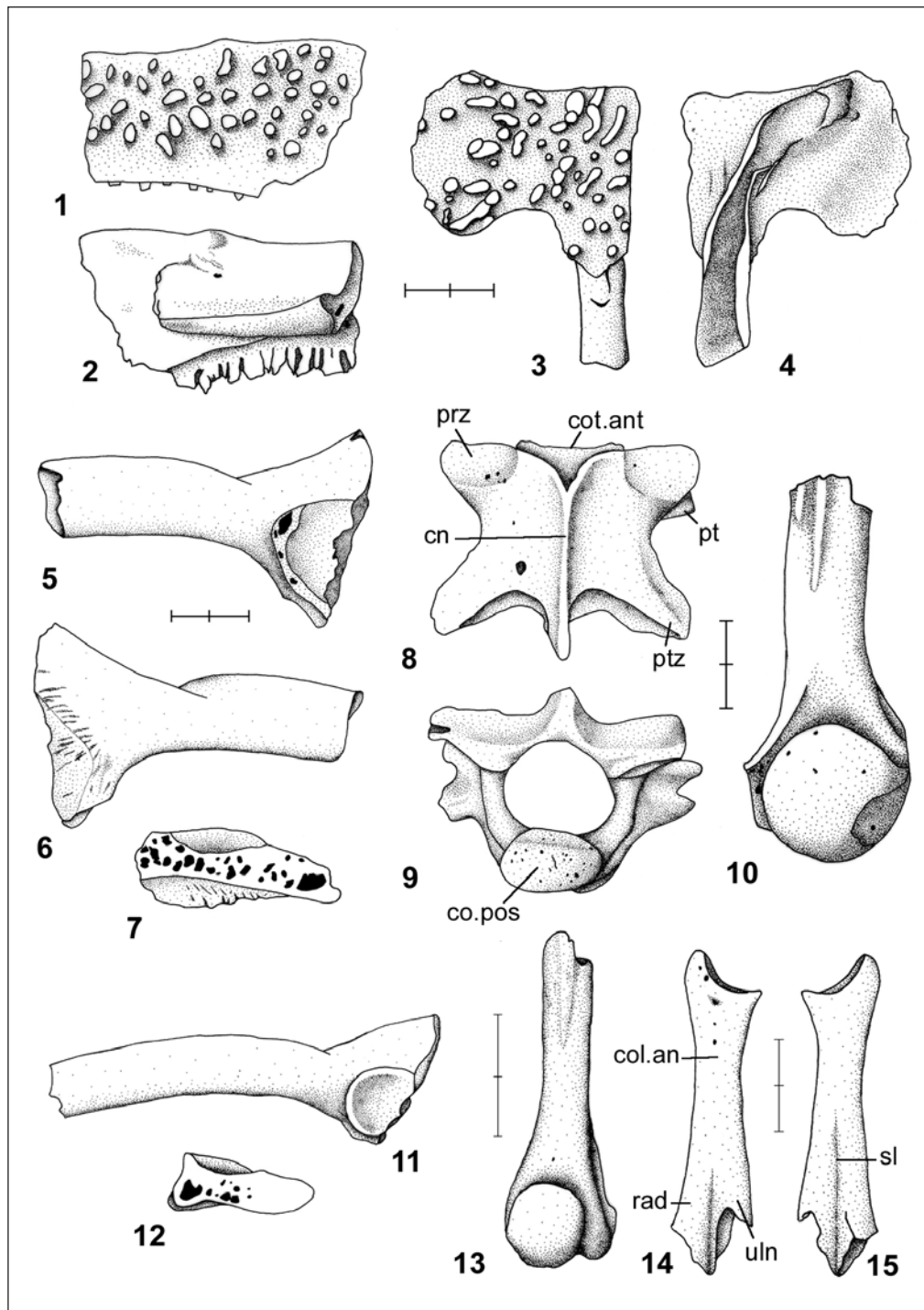
#### *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829)

#### Figure 5, 1-10

*Matériel* : Tableau 2.

Figure 5. 1-10 : *Pelobates cultripes*, 1-2 : Maxillaire (BL-5), vues latérale et médiale ; 3-4 : Squamosal (TD10), vues médiale et latérale ; 5-7 : Ilion gauche (TD6), vues latérale, médiale et distale ; 8-9 : Vertèbre dorsale (TD6), vues dorsale et postérieure ; 10 : Humérus gauche de femelle (BL-5), vue ventrale ; 11-15 : *Pelodytes punctatus*, 11-12 : Ilion gauche (TD6), vues latérale et distale ; 13 : Humérus droit de femelle (TD6), vue ventrale ; 14-15 : Radio-ulna (TD6), vues médiale et latérale. Abréviations : cn, crête neurale ; col.an, *colum antibracii* ; co.pos, condyle postérieur ; cot.ant, cotyle antérieur ; prz, prézygapophyse ; pt, processus transverse ; ptz, postzygapophyse ; rad, radius ; sl, sillon longitudinal ; uln, ulna. Echelles = 2 mm.

Figura 5. 1-10: *Pelobates cultripes*, 1-2: Maxilar (BL-5), vistas lateral y medial; 3-4: Escamosal (TD10), vistas medial y lateral; 5-7: Ilion izquierdo (TD6), vistas lateral, medial y distal; 8-9: Vértebra dorsal (TD6), vistas dorsal y posterior; 10: Húmero izquierdo de hembra (BL-5), vista ventral; 11-15: *Pelodytes punctatus*, 11-12: Ilion izquierdo (TD6), vistas lateral y distal; 13: Húmero derecho de hembra (TD6), vista ventral; 14-15: Radio-ulna (TD6), vistas medial y lateral. Escalas = 2 mm.



	BL-5	ACB-3	TD	B-1	B-2	CA
Prémaxillaire			2			
Maxillaire	5		8			
Frontopariétal	3	2				
Squamosal		1	1			
Sphénoethmoïde			1			
Angulaire s.l.	1					
Crânien indet.	31					
Atlas					1	
Vertèbre dorsale			16	1	1	1
Vertèbre sacrée	2		2			
Urostyle	1		1			
Scapula			2			
Coracoïde			2			
Clavicule			1			
Humérus	3		4			2
Ilion	9	1	17			
Tibio-fibula	3	1	7			
<b>TOTAL</b>	<b>58</b>	<b>5</b>	<b>64</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>

Tableau 2. Liste du matériel fossile attribué à *Pelobates cultripes*.  
 Tabla 2. Lista del material fósil atribuido a *Pelobates cultripes*.

*Description* : Les ilions ainsi que les pièces crâniennes portant une ornementation dermique permettent une détermination spécifique aisée. Les autres éléments (essentiellement des vertèbres, des humérus, des scapulas, des coracoïdes et des tibio-fibulas), de part les mœurs fouisseurs des pélobates, sont facilement différenciables au moins au niveau du genre.

Chez *Pelobates*, les maxillaires, les squamosaux et les frontopariétaux portent une ornementation dermique caractéristique. Chez ces éléments, l'attribution spécifique repose sur la morphologie générale et, en particulier, l'ornementation dermique : plus dense chez *P. cultripes* que chez *P. fuscus* (Bailon, 1991 et 1999). Parmi notre matériel fossile, tous ces éléments crâniens permettent une attribution à *P. cultripes*.

Ilion. L'ilion se caractérise par l'absence d'aile dorsale, de tubérosité supérieure, de fosses préacétabulaire et supracétabulaire et de tubercule interiliaque. La limite dorsale du processus ischien est droite et médialement, la surface d'articulation interiliaque est fortement striée : ce dernier caractère permet un rapprochement avec l'espèce actuelle *P. cultripes* ; en effet, chez *P. fuscus* la striation de la surface d'articulation interiliaque est plus faible (Bailon, 1991 et 1999).

Humérus. L'humérus possède une diaphyse incurvée, une crête paraventrals, une fosse cubitale ouverte du côté radial et un condyle déplacé vers l'extérieur.

Atlas. L'atlas de Bagur-2 est procoele, se caractérise par la présence de deux cotyles d'articulation fortement développés et ne porte pas d'apophyses transverses. Comme chez *Pelobates*, le condyle postérieur est petit et circulaire et l'arc neural est long et présente, postérieurement, une pointe qui dépasse la limite postérieure des postzygapophyses.



Vertèbre. Les vertèbres dorsales sont procoeles, avec un arc neural relativement long, portant une crête neurale prolongée postérieurement en une pointe développée dépassant les postzygapophysies. Le condyle et le cotyle sont relativement petits, circulaires et bien définis.

Tibio-fibula. Les tibio-fibulas se caractérisent par l'élargissement relativement important qu'ils présentent à leurs extrémités distale et proximale comparativement à la largeur au niveau du *foramen nutritium*. En vue antérieure, le tibia et le fibula se soudent selon un angle d'environ 100° alors que, chez les autres anoures européens, ils sont plus ou moins parallèles (Bailon, 1999).

*Distribution et habitat* : Le pélobate cultripède (*P. cultripes*) est le seul représentant de la famille actuellement présent dans la péninsule Ibérique. C'est une espèce ibéro-française méridionale dont l'aire de répartition semble plus ou moins limitée à la région bioclimatique méditerranéenne (principalement aux étages thermo- et mésoméditerranéen). Il vit généralement dans les terrains meubles ainsi que sur les terrains à sol compact ou caillouteux des collines calcaires (Duguet & Melki, 2003). Dans l'intérieur des terres, il montre une très forte prédilection pour les grandes étendues de végétation basse : pelouses et garrigues rases, maquis bas, landes et vignes. C'est probablement l'amphibien ibérique le mieux adapté aux conditions arides, mais il nécessite des points d'eau, généralement tranquilles et pourvus de végétation aquatique, d'un certain volume, en raison de la taille de ses têtards et de sa longue période de métamorphose (Lizana, 1997a).

Dans la province de Grenade, sa répartition actuelle est sporadique et se fait dans les dépressions de caractère semi-aride de l'intérieur avec une faible couverture végétale (Gracia & Pleguezuelos, 1990 ; Fernández-Cardenete *et al.*, 2000). Sa distribution semble liée à un facteur de haute évapotranspiration réelle (Real *et al.*, 2001), bien que l'absence de substrat meuble et profond reste aussi un facteur limitant (Antúnez *et al.*, 1988).

Dans la Communauté de Valence, sa distribution est aussi très discontinue (Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002) et il ne semble pas être très abondant sauf, localement et temporairement, à la faveur d'explosions démographiques certaines années (Vento *et al.*, 1991). Actuellement, on le rencontre principalement sur la frange côtière, surtout dans le cordon dunaire et les zones humides adjacentes, tandis qu'à l'intérieur des terres, dans les montagnes (*sierras*) littorales et pré-littorales, sa distribution semble être conditionnée par l'existence d'un substrat sablonneux.

Le Nord de la province de Burgos représente la limite septentrionale de l'aire de distribution de l'espèce pour le Nord-Ouest de l'Espagne (Salvador & García París, 2001 ; Tejedo & Reques, 2002 ; Velasco *et al.*, 2005). Dans la province de Navarre (Gosá & Bergerandi, 1994), le pélobate cultripède caractérise les milieux les plus arides, correspondant à l'étage mésoméditerranéen (compris ici entre 280 et 620 m d'altitude) et la limite nord de son aire de distribution correspond avec l'isothète annuelle des précipitations de 500 mm.

En Catalogne, il est considéré comme fréquent et possède une vaste aire de distribution sans toutefois pénétrer dans la zone pyrénéenne de la province de Lleida. L'espèce est principalement présente en dessous de 600 m d'altitude, pouvant atteindre occasionnellement 1100 m dans le Massif de Montseny (Llorente *et al.*, 1995). Dans le Massif de Garraf, le pélobate cultripède montre une distribution très localisée à basse altitude, certainement liée à l'absence de sols meubles dans le reste du massif (Montori, 1997).

**Famille Pelodytidae** Bonaparte, 1850  
**Genre Pelodytes** Bonaparte, 1838  
*Pelodytes cf. punctatus* (Daudin, 1802) ; *Pelodytes* sp.  
 Figure 5, 11-15

*Matériel* : Tableau 3.

	ACB-1	ACB-3	ACB-4	TD	CV-1	B-2	CA	LE
Vertèbre dorsale	1	1		29			1	
Vertèbre sacrée				8				
Urostyle				5				
Scapula				5				
Coracoïde				6				
Humérus	3	4		278		2		2
Radio-ulna	1	4	2	110	2			
Ilion	1	1		145				
Tibio-fibula		1		39				
<b>TOTAL</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>2</b>	<b>625</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>

Tableau 3. Liste du matériel fossile attribué à *Pelodytes cf. punctatus*.  
 Tabla 3. Lista del material fósil atribuido a *Pelodytes cf. punctatus*.

*Description* : Tous les éléments osseux attribués au genre *Pelodytes* se caractérisent par leur taille relativement réduite, ensuite, la morphologie de certains éléments (notamment les ilions et les humérus) permet une détermination spécifique.

**Ilion.** L'ilion se caractérise par l'absence d'aile dorsale et de tubérosité supérieure. La branche antérieure est bien incurvée et la face postéro-médiale est lisse. La différenciation à l'intérieur des péloodytes ibériques repose, d'après Sanchiz *et al.* (2002), sur plusieurs caractères discrets : le plus faible développement de la cavité acétabulaire chez *P. punctatus* que chez *P. ibericus* et la morphologie du processus pubien, moins large chez *P. punctatus* que chez *P. ibericus*. Sur notre matériel fossile, le développement relativement faible de la cavité acétabulaire semble concorder avec *P. punctatus*; la morphologie du processus pubien n'est pas visible car fragmenté.

**Humérus.** L'humérus possède une diaphyse mince et droite en vue ventrale. Le condyle plus ou moins sphérique est légèrement déplacé vers l'extérieur par rapport à l'axe diaphysaire. La fosse cubitale est ouverte du côté radial. A l'intérieur des péloodytes ibériques, l'attribution spécifique de cet élément reste délicate et est basée sur sa robustesse relative (Sanchiz *et al.*, 2002) : *P. punctatus* semblant posséder les humérus les plus robustes.

**Scapula.** La scapula est courte et trapue et présente une crête osseuse bien développée sur le bord antérieur de l'os. L'apophyse acromiale, contrairement aux genres *Discoglossus*, *Alytes* et *Bombina*, présente une petite protubérance postérieure qui participe à la surface articulaire avec l'humérus (Bailon, 1999). D'après Sanchiz *et al.* (2002), les différences entre *P. ibericus* et *P. punctatus* pour cet élément sont « subtiles et difficiles à délimiter ».

Radio-ulna. Le radio-ulna est un os présentant une morphologie relativement homogène chez les anoures, cependant sa morphologie générale permet une attribution générique. A l'intérieur du genre *Pelodytes*, la robustesse du col (= *colum antibrachii sensu* Bolkay, 1919) est beaucoup plus forte chez *P. caucasicus* que chez *P. punctatus* et finalement chez *P. ibericus* (Sanchiz *et al.*, 2002). Les radio-ulnas fossiles montrent une taille et une morphologie s'accordant avec celle des représentants ibériques du genre *Pelodytes*, sans qu'aucune attribution spécifique précise ne puisse être établie.

La séparation entre les deux espèces ibériques à partir d'un matériel fossile incomplet reste relativement délicate. Tous ces éléments permettent une attribution certaine au genre *Pelodytes* et l'attribution, avec prudence, à *P. punctatus* repose sur certains critères morphologiques et aussi biogéographiques : *P. ibericus* possédant une distribution méridionale (Portugal, Extrémadure et Andalousie) et *P. punctatus*, espèce ibéro-française, s'étendant du centre de l'Espagne au nord-est de la France (Duguet & Melki, 2003).

*Distribution et habitat* : Le pélodyte ponctué (*P. punctatus*) est une espèce de basse et moyenne altitude, considérée comme une espèce pionnière, apte à coloniser de nouveaux milieux et qui affectionne les environnements ouverts, avec ou sans îlots de végétation buissonnante ou arborée (Sánchez-Herráiz & Barbadillo, 1997 ; Duguet & Melki, 2003). Il affectionne les sols très superficiels, bien exposés, comme les éboulis et les plages de graviers ou de sable et des habitats terrestres comme les prairies, les pelouses, les garrigues plus ou moins ouvertes, les zones préforestières et les boisements alluviaux. En période de reproduction, il montre une préférence pour les points d'eau temporaires, bien ensoleillés et végétalisés.

Dans la Communauté de Valence, l'espèce est réputée fréquente et bien distribuée, évitant les zones côtières et les zones les plus arides d'Alicante (Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002).

Dans la région de Murcie, ses populations sont relativement rares et éparées (Salvador & García-París, 2001 ; Barbadillo, 2002) et constituent la limite méridionale de l'aire de distribution de l'espèce. *P. punctatus* semble absent d'une grande partie occidentale de la région de Murcie et de la zone littorale, avec cependant quelques citations isolées près de la ville de Carthagène (Barbadillo, 2002).

Dans le nord de la péninsule Ibérique, le pélodyte ponctué est absent d'une grande partie nord-ouest (Galice, Cordillère Cantabrique, nord du Pays Basque), la limite occidentale de son aire de répartition se situant dans les provinces de León et de Zamora (Barbadillo, 2002 ; Velasco *et al.*, 2005). Dans la province de Navarre, Gosá & Bergerandi (1994) l'ont abondamment rencontré dans les plaines méridionales, les maquis dégradés et les steppes avec des précipitations annuelles inférieures à 900 mm. Dans cette province, la limite septentrionale de son aire de distribution correspond au passage transitionnel de la Rouvraie à l'Hêtraie ; l'Hêtraie fonctionnant comme une barrière humide et thermique, empêchant sa progression vers le Nord.

En Catalogne, il est réputé fréquent et bien distribué sauf dans la zone pyrénéenne et la plaine centrale de la province de Lleida (Llorente *et al.*, 1995). Il y montre une grande variabilité écologique colonisant de nombreux milieux, mais se raréfie dans les zones les plus sèches (précipitations moyennes annuelles inférieures à 500 mm) et dans les zones de basses températures (températures moyennes annuelles inférieures à 7°C).

**Famille Bufonidae** Laurenti, 1768

**Genre *Bufo*** Laurenti, 1768

*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) ; *Bufo calamita* (Laurenti, 1768) ; *Bufo* sp.

Figure 6, 1-9

*Matériel* : Tableau 4.

	<i>Bufo bufo</i>										<i>Bufo calamita</i>				<i>Bufo</i> sp.										
	BL-5	ACB-1	ACB-3	ACB-4	CV-1	TD	B-2	CG	CA	CB0	CR	LE	BL-5	TD	B-2	CG	BL-5	FN-3	ALQ	ACB-3	B-1	B-2	CG		
Sphénothoïde	1					3								86											
Ptérygoïde														12											
Squamosal														28											
Parasphénoïde						5								44											
Angulaire s.l.	1		1											4										1	
Atlas	4								2					85											
Vertèbre dorsale	3		2	2	2	71	4	4		1	5			3694				1	1			2	10		
Vertèbre sacrée	1					19		1			1			612											
Urostyle	6					50					1			1294				1							
Humérus	16	1	6	2		277	4	2		1	1	1		4759	3			1							
Radio-ulna	19	1	3	2		132		1			1			5224					1				1		
Scapula	1		3			103					1			1859		2									
Coracoïde	7	1				14		1			1			1081											
Clavicule						10								386											
Parasternum														1											
Ilion	10	2	2	1		316		3			1	1		3689			1				2				
Ischio-pubis	1					1		1						152											
Fémur						127					3			1639					1						
Tibio-fibula	13		6		1	165	1	2			5			5816				1							
Tarse						1					8			103											
Phalange											17														
<b>TOTAL</b>	<b>83</b>	<b>5</b>	<b>22</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>1294</b>	<b>9</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>45</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>30568</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>1</b>		

Tableau 4. Liste du matériel fossile attribué aux Bufonidés.

Tabla 4. Lista del material fósil atribuido a los Bufónidos.

*Description* : La détermination spécifique de ces taxons repose sur la morphologie de la plupart des éléments post-crâniens, d'après les critères établis par Böhme (1977), Sanchiz (1977b), Bailon & Hossini (1990) et Bailon (1991 et 1999).

Humérus. L'humérus possède une diaphyse plus droite chez *B. bufo* que chez *B. calamita*. Le condyle, généralement faiblement ossifié, est déplacé du côté radial chez les deux espèces et l'ensemble condyle et épicondyles est plus développé chez *B. calamita* que chez *B. bufo*. Ilion. L'ilion ne possède pas d'aile dorsale. La tubérosité supérieure est basse, avec une limite dorsale arrondie unilobée chez *B. bufo*, tandis que chez *B. calamita*, elle est en pointe. Généralement chez cette dernière espèce, l'ilion possède une excroissance latéro-ventrale (« lame calamite ») sur la branche antérieure absente chez *B. bufo* et *B. viridis*. Parmi notre matériel, certains ilions (1 à

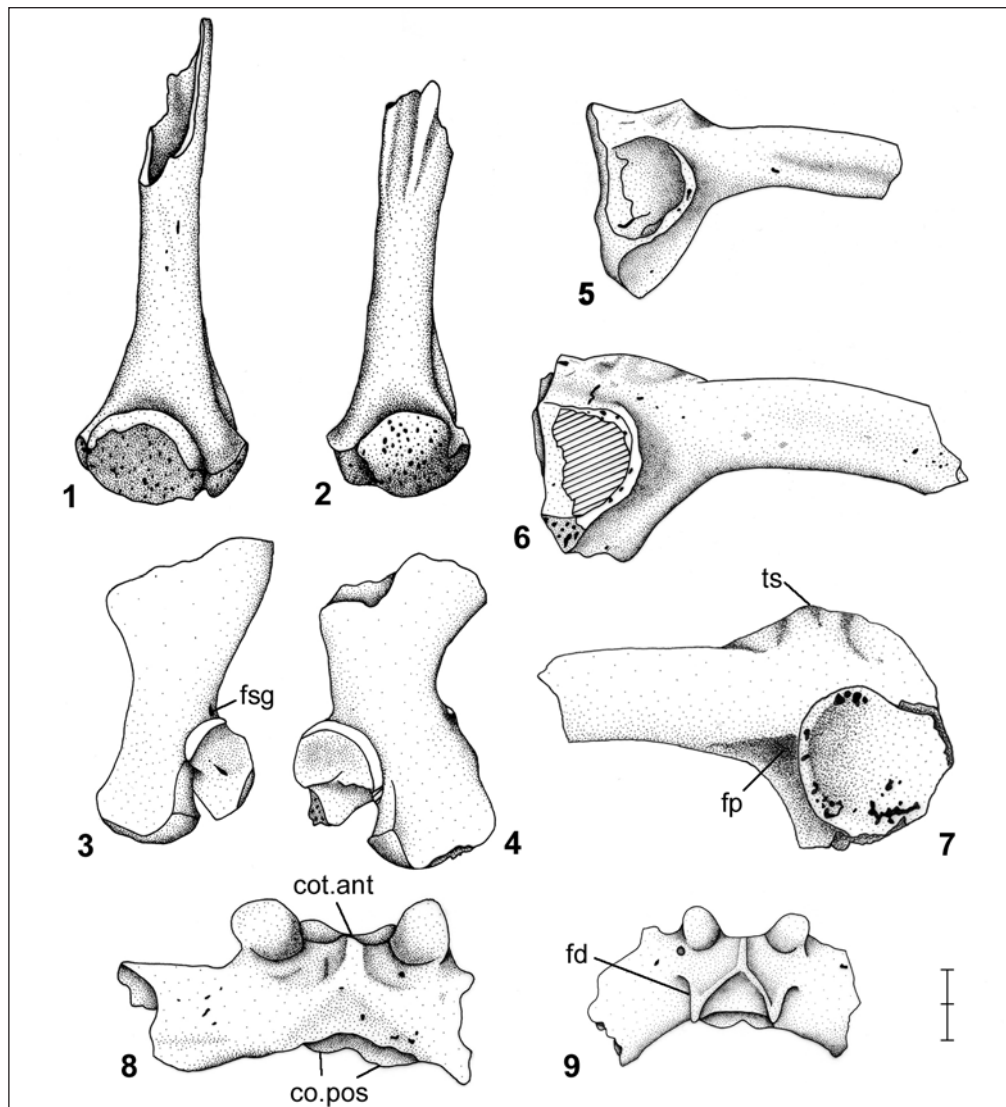


Figure 6. 1, 4, 6 et 8 : *Bufo bufo*, 1 : Humérus droit de femelle (TD6), vue ventrale ; 4 : Scapula droite (TD6), vue dorsale ; 6 : Ilium droit (TD10), vue latérale ; 8 : Vertèbre sacrée (TD10), vue dorsale ; 2, 3, 5 et 9 : *Bufo calamita*, 2 : Humérus gauche de femelle (TD6), vue ventrale ; 3 : Scapula gauche (TD6), vue dorsale ; 5 : Ilium droit (TD6), vue latérale ; 9 : Vertèbre sacrée (TD10), vue dorsale ; 7 : *Bufo* sp., Ilium gauche (ACB-3), vue latérale. Abréviations : co.pos, condyle postérieur ; cot.ant, cotyle antérieur ; fd, fosse dorsale ; fp, fosse préacétabulaire ; fsg, fosse supraglénoïdale ; ts, tubérosité supérieure. Echelle = 2 mm.

Figura 6. 1, 4, 6 y 8 : *Bufo bufo*, 1 : Húmero derecho de hembra (TD6), vista ventral ; 4 : Escápula derecha (TD6), vista dorsal ; 6 : Ilium derecho (TD10), vista lateral ; 8 : Vértebra sacra (TD10), vista dorsal ; 2, 3, 5 y 9 : *Bufo calamita*, 2 : Húmero izquierdo de hembra (TD6), vista ventral ; 3 : Escápula izquierda (TD6), vista dorsal ; 5 : Ilium derecho (TD6), vista lateral ; 9 : Vértebra sacra (TD10), vista dorsal ; 7 : *Bufo* sp., Ilium izquierdo (ACB-3), vista lateral. Escala = 2 mm.

BL-5 et 2 à ACB-3) se caractérisent par la présence d'une fosse précétabulaire profonde et par une tubérosité supérieure bilobée. Ces caractères sont observables chez l'espèce actuelle *B. viridis*, bien que de manière irrégulière (Hossini, 2001) et chez *B. mauritanicus*. Toutefois l'absence d'éléments supplémentaires ne permet pas une attribution à *B. viridis*, qui est actuellement absent de la péninsule Ibérique (sauf dans les Iles Baléares où sa présence est d'origine anthropique récente ; Mayol & Román, 1997 et Mayol Serra, 2003) ni à *B. mauritanicus* qui vit actuellement en Afrique du Nord (Maroc, Nord de l'Algérie et Tunisie) : ces ilions ont donc été rapportés à *Bufo* sp.

Scapula. La scapula est plus haute que large et porte une apophyse glénoïde robuste, détachée et bien visible en vue dorsale. Chez *B. calamita*, contrairement à *B. bufo*, une petite fosse supraglénoïdale est présente.

Vertèbre sacrée. Chez *Bufo*, la vertèbre sacrée présente un cotyle antérieur et deux condyles postérieurs, distincts chez *B. bufo* alors qu'ils sont plus ou moins soudés chez *B. calamita*. Les apophyses sacrées sont modérément étendues, et l'arc neural porte une crête neurale. Chez *B. calamita* une fossette s'ouvre postérieurement et latéralement à la base des apophyses sacrées, contrairement à *B. bufo* où elle est absente.

Fémur. Le fémur est relativement long, robuste et sigmoïde. Chez *B. calamita* la crête fémorale ne se divise pas et possède un rebord tranchant, tandis que chez *B. bufo* elle se divise et forme une surface triangulaire.

Les autres éléments osseux, très souvent incomplets, montrent la morphologie générale du genre *Bufo*, la séparation spécifique entre ces éléments a souvent été faite par la taille: *B. bufo* étant généralement d'une taille supérieure à *B. calamita*.

*Distribution et habitat* : Le crapaud commun (*Bufo bufo*) est une espèce eurasiatique à très vaste répartition géographique, qui vit dans presque tous les milieux, avec une certaine préférence pour les milieux frais et boisés, composés de feuillus ou mixtes (Gosá & Bergerandi, 1994 ; Romero & Real, 1996 ; Lizana, 1997b ; Duguet & Melki, 2003). Son congénère, le crapaud calamite (*Bufo calamita*) préfère les milieux ouverts et ensoleillés (Duguet & Melki, 2003 ; Reques & Tejedo, 2002). Comme les pélobates et les pélogytes, le crapaud calamite est lui aussi une espèce pionnière, apte à coloniser rapidement un biotope perturbé, instable ou nouvellement créé. Quand le milieu vieillit ou se stabilise, les pionniers sont généralement remplacés par d'autres espèces, comme le crapaud commun qui entre alors en compétition avec le crapaud calamite (Gleed-Owen, 1999).

Dans la province de Grenade, la distribution de *B. bufo* semble être corrélée positivement avec les zones au couvert végétal plus dense et de précipitations plus abondantes (Gracia & Pleguezuelos, 1990). *B. calamita* est relativement fréquent et présente une distribution homogène. Il est actuellement nettement plus abondant que *B. bufo* dans les zones arides comme la Dépression de Guadix-Baza, où il occupe des biotopes variés avec toutefois une préférence pour les zones ouvertes à sols meubles (Gracia & Pleguezuelos, 1990).

Dans la région de Murcie, *B. bufo* est présent ponctuellement le long de la zone littorale (Salvador & García-París, 2001 ; Lizana, 2002), appartenant à l'étage bioclimatique thermoméditerranéen et possédant des précipitations moyennes annuelles inférieures à 300 mm.

Dans la province de Burgos, les deux espèces sont largement représentées et cohabitent sur une grande partie du territoire (Barbadillo, 1983 ; Lizana, 2002 ; Reques &

Tejedo, 2002 ; Velasco *et al.*, 2005). Dans la province de Navarre, *B. calamita* vit habituellement dans les zones ayant des précipitations annuelles inférieures à 1000 mm, et sa limite septentrionale semble, comme pour le pélyodyte ponctué, se situer à la limite entre la Rouvraie et la Hêtraie (Gosá & Bergerandi, 1994).

En Catalogne, *B. bufo* et *B. calamita* sont bien représentés, même s'ils ont tendance à se raréfier dans la plaine de Lleida et dans les endroits les plus élevés des Pyrénées (Llorente *et al.*, 1995). *B. calamita* est le plus amplement distribué et abondant dans la zone méditerranéenne, atteignant des altitudes moindres que son congénère : jusqu'à 1100 m d'altitude mais ne dépassant généralement pas 300 mètres.

### Famille Hylidae Rafinesque, 1814

#### Genre *Hyla* Laurenti, 1768

*Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) ; *Hyla meridionalis* (Boettger, 1874)

Figure 7, 1-6

**Matériel :** *H. arborea* est représentée à Gran Dolina par 11 éléments squelettiques (7 ilions et 4 scapulas). Un seul ilion gauche a été attribué à *H. meridionalis* à BL-5.

**Description :** Ilion. De petite taille, l'ilion, chez *Hyla*, ne présente pas d'aile dorsale mais possède une tubérosité supérieure globuleuse et incurvée latéralement et un

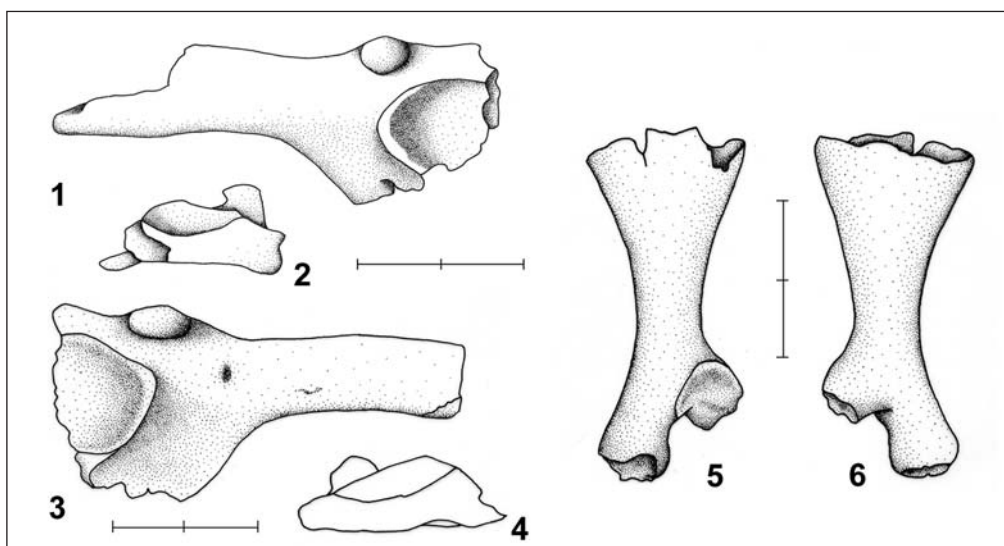


Figure 7. 1-2 : *Hyla meridionalis*, Ilion gauche (BL-5), vues latérale et distale ; 3-6 : *Hyla arborea*, 3-4: Ilion droit (TD10), vues latérale et distale ; 5-6 : Scapula gauche (TD8), vues dorsale et ventrale. Echelles = 2 mm.

Figura 7. 1-2: *Hyla meridionalis*, Ilion izquierdo (BL-5), vistas lateral y distal; 3-6: *Hyla arborea*, 3-4: Ilion derecho (TD10), vistas lateral y distal; 5-6: Escápula izquierda (TD8), vistas dorsal y ventral. Escalas = 2 mm.

processus pubien élargi ventralement (Bailon, 1999). La différenciation entre les deux espèces repose sur la morphologie de la tubérosité supérieure plus aplatie dorso-ventralement chez *H. arborea* alors que chez *H. meridionalis*, elle est ronde (Holman, 1992 et 1998).

Scapula. Les scapulas sont allongées et minces, nettement plus hautes que larges, avec une apophyse glénoïde fortement détachée de l'os. Les apophyses acromiale et glénoïde sont étroites et sont reliées à la lame osseuse par un col étroit. Cet élément est rapporté au niveau du genre.

*Distribution et habitat* : La rainette verte (*H. arborea*) est une espèce européenne moyenne et méridionale, largement répandue en Europe à l'exception des Îles Britanniques et d'une grande partie de la Scandinavie. C'est une espèce de plaine et de piémont généralement présente en dessous de 1200 m (Pleguezuelos & Villafranca, 1997). Son habitat terrestre est composé d'une mosaïque de strates arborés, arbustives et herbacées (Duguet & Melki, 2003). Son habitat aquatique est formé de points d'eau stagnants, ensoleillés, souvent riches en végétation aquatique.

Dans la Communauté autonome de Castille-et-León, c'est une espèce actuellement largement distribuée (contrairement à sa congénère *H. meridionalis*), qui caractérise les milieux humides permanents et végétalisés (Velasco *et al.*, 2005). D'après Gosá & Bergerandi (1994), elle rencontre une grande difficulté à pénétrer dans les milieux plus arides.

La rainette méridionale (*H. meridionalis*) est une espèce ibéro-française méridionale et nord-africaine, présentant une aire de distribution très irrégulière et fractionnée. Elle est associée à tous les types d'habitats aquatiques, mais montre une préférence pour ceux pourvus d'une abondante végétation palustre. Elle est particulièrement abondante dans les marais littoraux du pourtour méditerranéen, ainsi que dans les secteurs humides en garrigue (Duguet & Melki, 2003). Dans la province de Grenade (Gracia & Pleguezuelos, 1990 ; Fernández-Cardenete *et al.*, 2000), elle fréquente les zones de basse altitude (moins de 900 m) du Sud-Ouest et montre une corrélation positive avec des températures moyennes annuelles supérieures à 14°C.

### Famille Ranidae Rafinesque, 1814

**Genre** *Rana* Linnaeus, 1758 (groupe des grenouilles rousses)

*Rana temporaria* Linnaeus, 1758 ; *Rana* cf. *dalmatina* Bonaparte, 1840 ; *Rana* cf. *iberica* Boulenger, 1879 ; *Rana* (*temporaria*) sp.

Figure 8, 1-14

*Matériel* : À Gran Dolina, 12 ilions ont été attribués spécifiquement (9 à *R. temporaria*, 2 à *R. cf. dalmatina* et 1 à *R. cf. iberica*) et pour *Rana* (*temporaria*) sp. (cf. Tableau 5).

*Description* : Ilion. L'ilion, chez les ranidés, se caractérise par la présence d'une aile dorsale sur la branche antérieure, d'un processus ischien relativement court et d'une face postéro-médiale lisse et sans sillon interiliaque (Bailon, 1999). L'aile dorsale est généralement moins haute et verticale chez les grenouilles rousses et, en vue distale, la surface de jonction avec l'ischion et le pubis est moins épaisse (d/t, *sensu*



Gleed-Owen, 2000 ; fig. 9) chez les grenouilles rousses ( $2,75 < d/t < 4,00$ ) que chez les grenouilles vertes ( $2,12 < d/t < 2,88$ ). Les ilions fossiles de Gran Dolina, attribués au groupe des grenouilles rousses [*Rana (temporaria)* sp.], possèdent des valeurs de  $d/t$  comprises entre 2,71 et 4,86.

À l'intérieur du groupe des grenouilles rousses, la détermination spécifique des éléments du squelette est délicate. Des facteurs comme la taille et la robustesse des éléments squelettiques peuvent suggérer une appartenance à *R. temporaria*. Cependant, les populations de grenouilles rousses pléistocènes, bien qu'étant considérées spécifiquement identiques aux espèces actuelles, montrent des différences notamment au niveau de la taille par rapport aux populations actuelles : ces différences étant mises sur le compte du climat ou d'une moindre influence humaine (Rage, 1968 et 1972 ; Esteban & Sanchiz, 1991). De ce fait, il semble que toute attribution spécifique basée uniquement sur la taille et/ou la robustesse doive être considérée avec la plus grande prudence. Les études qui se sont attachées à ce point en particulier ont toutes soulignées la pertinence de l'os ilion pour effectuer une attribution au niveau de l'espèce (Böhme, 1977 ; Esteban & Sanchiz, 1985 et 1991 ; Bailon, 1999 ; Gleed-Owen, 2000), seul Rage (1968 et 1972) a utilisé les humérus.

Pour une détermination spécifique, les résultats obtenus par Esteban & Sanchiz (1985) se sont révélés être les plus en accord avec les quelques données sur le sujet que nous possédons actuellement et provenant du matériel de comparaison actuel et fossile des gisements pléistocènes d'Artenac (Charente, *données non publiées*) et de Bois-Roche (Charente, Blain & Villa, 2006), et néolithique de Chalain (Jura, *données*

	TD	CG	CA
Prémaxillaire	9		
Maxillaire	53		
Sphénothmoïde	14		
Squamosal	3		
Angulaire s.l.	2		
Atlas	4		
Vertèbre dorsale	224	3	
Vertèbre sacrée	85		1
Urostyle	113	2	
Scapula	129	1	
Coracoïde	96	1	
Clavicule	1		
Humérus	303	3	
Radio-ulna	370		
Ilion	261		
Fémur	47		
Tibio-fibula	292	2	
Tarse	3	1	
<b>TOTAL</b>	<b>2009</b>	<b>13</b>	<b>1</b>

Tableau 5. Liste du matériel fossile attribué au groupe des grenouilles rousses.

Tabla 5. Lista del material fósil atribuido al grupo de las ranas pardas.

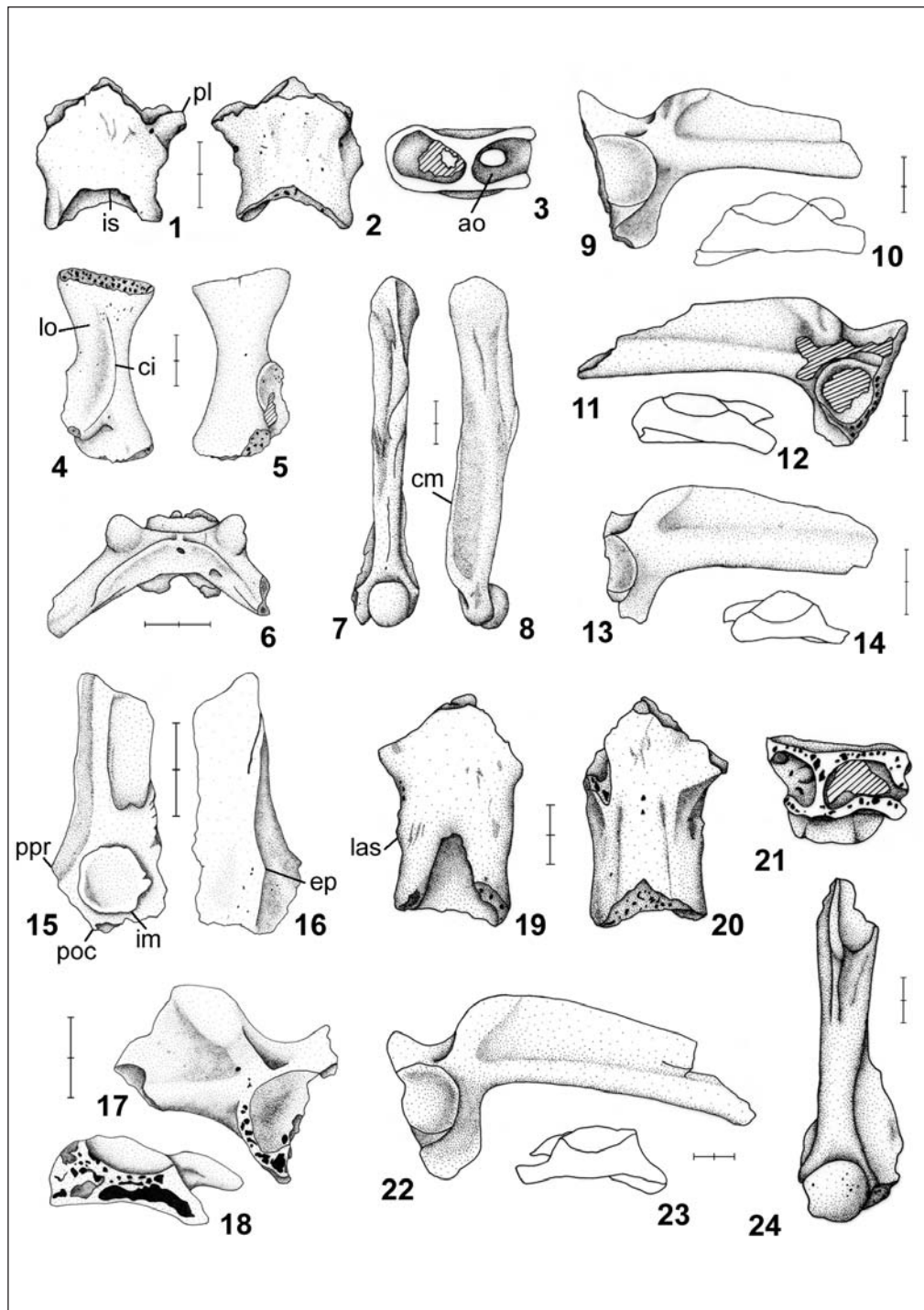
*non publiées*). Nous utiliserons donc les données fournies par Esteban & Sanchiz (1985) comme base de référence aux mesures prises sur notre matériel. La hauteur relative de l'aile dorsale permet une détermination spécifique : les ilions de l'espèce *R. temporaria* possédant une aile dorsale relativement basse, alors qu'elle est plus haute respectivement chez *R. dalmatina* puis chez *R. iberica*.

Parmi le matériel fossile attribué au groupe des grenouilles rousses, seuls 12 ilions de Gran Dolina sont suffisamment bien conservés pour permettre la prise de mesures (Fig. 9) selon la méthode d'Esteban & Sanchiz (1985). Leur morphologie respective s'accorde bien avec l'une des trois espèces ibériques. D'après Gleed-Owen (2000), les ilions appartenant à *R. temporaria* possèdent une inflexion de l'aile dorsale après la tubérosité supérieure, absente chez *R. dalmatina*. Dans la figure 9, la projection des valeurs de l'indice P par rapport à la longueur de la cavité acétabulaire (a) se répartit dans les polygones de dispersion des valeurs obtenues sur l'actuel. La plupart des ilions sont compris dans la variabilité actuelle de *R. temporaria* et, seuls les ilions n° 8 et 2 se trouvent dans la zone commune à *R. dalmatina* et *R. iberica* et l'ilion n° 5 dans la zone propre à *R. iberica*.

Sphénethmoïde. Le sphénethmoïde, comme chez toutes les espèces du groupe des grenouilles rousses, est plus ou moins aussi large que long, et ne présente pas d'épaississement (*sella amplificans*) sur le plancher des alvéoles antérieures (*antrum olfactorium*). En vue ventrale, les processus latéraux sont moins individualisés que chez le groupe des grenouilles vertes, et l'échancrure du toit de la chambre postérieure (*incisura semielliptica*) est modérément profonde. Parmi les espèces ibériques du groupe des grenouilles rousses, la morphologie des fossiles diffère de *R. iberica*, qui possède un sphénethmoïde plus court et plus petit, avec une échancrure de la chambre postérieure plus large et moins profonde.

Figure 8. 1-8 : *Rana (temporaria)* sp., 1-3 Sphénethmoïde (TD6), vues dorsale, ventrale et antérieure ; 4-5 : Scapula gauche (CG), vues dorsale et ventrale ; 6 : Vertèbre sacrée (CA), vue dorsale ; 7-8 : Humérus gauche de mâle (TD10), vues ventrale et médiale ; 9-10 : *Rana temporaria*, Ilion droit (TD10), vues latérale et distale ; 11-12 : *Rana dalmatina*, Ilion gauche (TD5b), vues latérale et distale ; 13-14 : *Rana cf. iberica*, Ilion droit (TD10), vues latérale et distale ; 15-18 : *Pelophylax cf. perezii*, 15-16 : Frontopariétal droit (ACB-3), vues ventrale et dorsale ; 17-18 : Ilion gauche (ACB-3), vues latérale et distale ; 19-24 : *Pelophylax (ridibunda)* sp., 19-21 : Sphénethmoïde (TD6), vues dorsale, ventrale et antérieure ; 22-23 : Ilion droit (TD10), vues latérale, médiale et distale ; 24 : Humérus droit de mâle (TD8), vue ventrale. Abréviations : ao, *antrum olfactorium* ; ci, crête interne ; cm, crête mésiale ; ep, éminence pariétale ; im, impression endocrânienne de la région mésencéphalique ; is, *incisura semielliptica* ; las, lame supraorbitale ; lo, lame osseuse ; pl, processus latéral ; poc, processus occipital ; ppr, processus prootique. Echelles = 2 mm.

Figura 8. 1-8: *Rana (temporaria)* sp., 1-3 Esfenetmoide (TD6), vistas dorsal, ventral y anterior; 4-5: Escápula izquierda (CG), vistas dorsal y ventral; 6: Vértebra sacra (CA), vista dorsal; 7-8: Húmero izquierdo de macho (TD10), vistas ventral y medial; 9-10: *Rana temporaria*, Ilion derecho (TD10), vistas lateral y distal; 11-12: *Rana dalmatina*, Ilion izquierdo (TD5b), vistas lateral y distal; 13-14: *Rana cf. iberica*, Ilion derecho (TD10), vistas lateral y distal; 15-18: *Pelophylax cf. perezii*, 15-16: Frontoparietal derecho (ACB-3), vistas ventral y dorsal; 17-18: Ilion izquierdo (ACB-3), vistas lateral y distal; 19-24: *Pelophylax (ridibunda)* sp., 19-21: Esfenetmoide (TD6), vistas dorsal, ventral y anterior; 22-23: Ilion derecho (TD10), vistas lateral, medial y distal; 24: Húmero derecho de macho (TD8), vista ventral. Escalas = 2 mm.



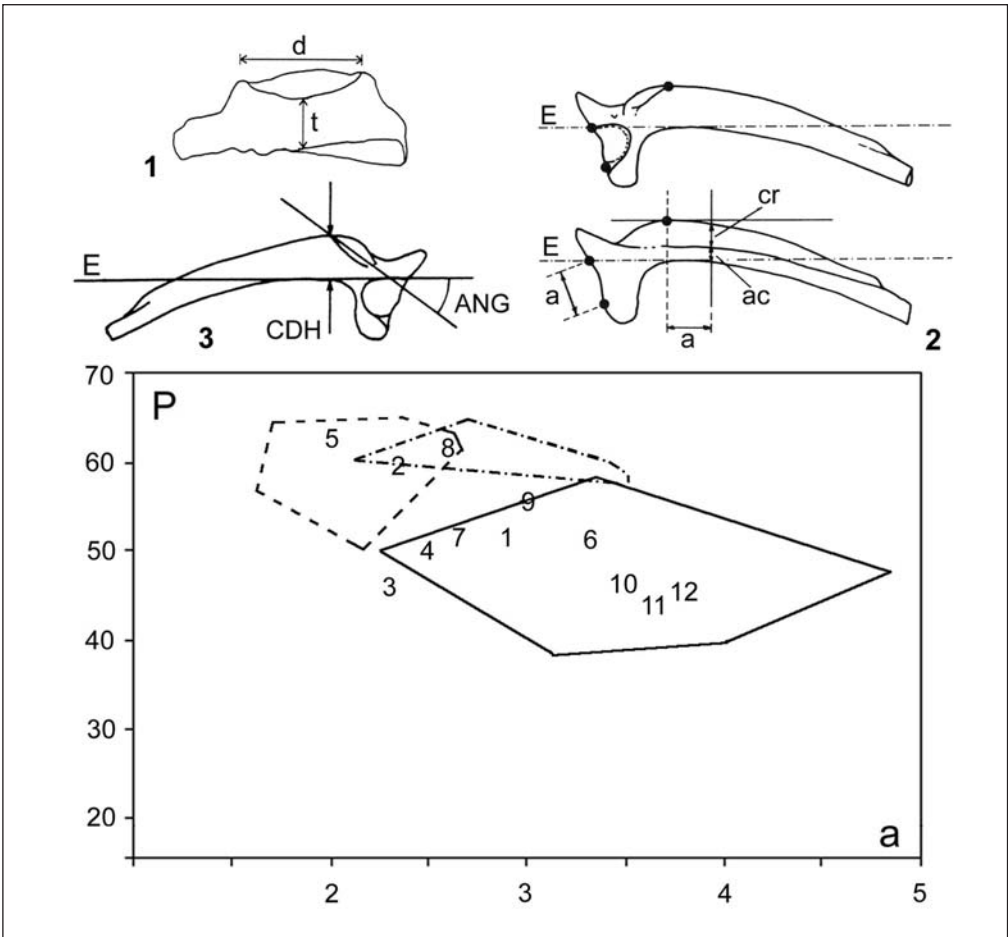


Figure 9. Mesures biométriques prises sur les ilions de grenouilles : (1) d'après Gleed-Owen (2000), (2) d'après Esteban & Sanchiz (1985) pour les grenouilles rouges, (3) d'après Sanchiz *et al.* (1993) pour les grenouilles vertes. Comparaison des valeurs obtenues pour les 12 ilions de grenouilles rouges de Trinchera Dolina avec les polygones de dispersion des 3 espèces principales de grenouilles rouges ibériques actuelles (d'après Esteban & Sanchiz, 1985) : *R. temporaria* (trait plein ; n=16), de *R. dalmatina* (trait discontinu et points ; n=7), de *R. iberica* (trait discontinu ; n=24). Abréviations : a, largeur de la cavité acétabulaire en vue latérale ; ac, hauteur de la branche antérieure ; cr, hauteur de l'aile dorsale ; d, largeur de la cavité acétabulaire en vue postérieure ; P, indice  $(cr \times 100) / (cr + ac)$  ; t, hauteur de la jonction ilio-ischiatique.

Figura 9. Medidas tomadas sobre los iliones de ranas: (1) según Gleed-Owen (2000), (2) según Esteban & Sanchiz (1985) para las ranas pardas, (3) según Sanchiz *et al.* (1993) para las ranas verdes. Comparación entre los valores obtenidos para los 12 iliones de ranas pardas de Trinchera Dolina y los valores de las 3 principales especies de ranas pardas ibéricas actuales (según Esteban & Sanchiz, 1985): *R. temporaria* (raya continua; n=16), *R. dalmatina* (raya discontinua y puntos; n=7), *R. iberica* (raya discontinua; n=24). Abreviaturas: a, anchura de la cavidad acetabular en vista lateral; ac, altura de la rama anterior; cr, altura de la ala dorsal; d, anchura de la cavidad acetabular en vista posterior; P, índice  $(cr \times 100) / (cr + ac)$ ; t, altura de la unión ilio-isquiática.

Scapula. La scapula, chez les ranidés, est nettement plus haute que large et se caractérise par une apophyse glénoïde partiellement cachée par l'apophyse acromiale (Bailon, 1999). En vue ventrale, comme chez les grenouilles rousses, une longue crête interne est présente sur l'apophyse glénoïde et se poursuit sur la lame osseuse, alors que chez les grenouilles vertes, elle est plus courte (Bailon, 1999). Parmi les grenouilles rousses ibériques, les scapulas fossiles diffèrent de *R. iberica* et de *R. dalmatina*, chez qui le bord antérieur de la lame osseuse est plus concave et la distance séparant la crête interne du bord antérieur est moins large. Cependant, la consultation d'un matériel plus important s'avère nécessaire pour confirmer la valeur réelle de ces caractères et l'attribution à *R. temporaria* doit être faite avec prudence.

Coracoïde. Le coracoïde, chez les ranidés, présente une extrémité antérieure (*pars epicoracoidalis*) épaisse et une extrémité postérieure (*pars glenoidalis*) aplatie et très étirée. La plus grande robustesse du col chez les fossiles permet de les différencier de *R. dalmatina* et *R. iberica*, plus graciles ; cependant, ce caractère semble être lié à la taille de l'individu et par conséquent doit être pris avec la plus grande prudence.

Vertèbre sacrée. La vertèbre sacrée chez les ranidés est caractérisée par la présence de deux fortes apophyses sacrées cylindriques et le centrum possède un condyle antérieur et deux condyles postérieurs. Les apophyses sacrées des vertèbres sacrées fossiles présentent un angle ouvert (environ 110°). Ces valeurs s'accordent bien avec *R. temporaria* qui possède un angle moyen de 105° (min/max 95-125°, n=6 ; Böhme, 2001), alors que, cet angle est plus ouvert chez les grenouilles vertes (*R. kl. esculenta* : moy. 132°, min/max 112-146°, n=25). Aucune différence n'a été établie à l'intérieur du groupe des grenouilles rousses ibériques.

Humérus. Chez les ranidés, l'humérus présente une diaphyse droite en vue ventrale qui ne porte pas de crête paraventrals et un condyle situé dans le prolongement de l'axe diaphysaire (Bailon, 1999). Comme chez le groupe des grenouilles rousses, les humérus fossiles possèdent une diaphyse relativement fine et les humérus d'individus mâles portent une crête mésiale incurvée dorsalement et qui remonte assez haut sur la diaphyse. D'après Rage (1968), le diamètre réduit du condyle et l'épaisseur moindre de la diaphyse des humérus d'individus mâles permet de différencier *R. dalmatina* par rapport à *R. temporaria*. Le matériel actuel consulté de *R. iberica* montre aussi une certaine gracilité de ces caractères par rapport à *R. dalmatina* et surtout *R. temporaria*. Cependant, si les humérus fossiles de Gran Dolina se rapprochent morphologiquement de *R. temporaria*, ces caractères restent liés à la taille et doivent donc être pris avec prudence.

Radio-ulna. La morphologie générale de cet élément permet une attribution au niveau du genre. Chez le groupe des grenouilles rousses, le col du radio-ulna (= *collum antibrachii*) est généralement moins robuste que chez le groupe des grenouilles vertes. D'après Teixeira Ferreira (2002), le radio-ulna de *R. iberica* se différencierait de tous les autres anoues ibériques, en vue latérale et médiale, par la présence d'une crête (*crista radii*) sur le bord ventral du radio-ulna, au niveau du *collum antibrachii*. Une telle crête n'a pas été identifiée sur notre matériel fossile.

Fémur. Chez les ranidés, le fémur est un os particulièrement long, sigmoïde et gracile et qui ne porte pas de crête fémorale à la différence des autres anoues européens (Bailon, 1999). Comme chez le groupe des grenouilles rousses, les fémurs fossiles possèdent généralement une forme plus allongée et plus mince que ceux du groupe des grenouilles vertes. Comme nous l'avons indiqué pour les autres éléments,

la taille et la plus grande robustesse du fémur permettent, parmi le groupe des grenouilles rousses ibériques, une attribution, avec prudence, à *R. temporaria*.

Tibio-fibula. Chez les ranidés, cet élément présente un allongement relatif très important et un sillon longitudinal relativement court dans la partie distale et proximale. La robustesse relative de la diaphyse médiale, au niveau du *foramen nutritium*, semble être moins importante chez le groupe des grenouilles rousses que chez le groupe des grenouilles vertes.

Du fait de l'incertitude lié aux caractères de taille et de robustesse, le matériel fossile de Gran Dolina a été attribué à *R. (temporaria) sp.*, c'est-à-dire, à une représentante du groupe des grenouilles rousses morphologiquement proche de *R. temporaria*. Dans le cas des gisements catalans, une attribution spécifique, avec prudence, peut être faite sur la base de critères biogéographiques : la grenouille rousse (*R. temporaria*) étant actuellement l'unique représentante du groupe des grenouilles rousses en Catalogne (Llorente *et al.*, 1995 ; Esteban & García-París, 2002).

*Distribution et habitat* : La grenouille rousse (*R. temporaria*) est une espèce eurasiatique moyenne et septentrionale, présente dans une bonne partie de l'Europe occidentale et orientale. Son aire de répartition atteint la Scandinavie au nord et le nord de l'Espagne au sud. C'est l'amphibien qui atteint en Europe les altitudes les plus hautes, jusqu'à 2950 m dans les Pyrénées (Esteban, 1997a). Elle est réputée ubiquiste et on la trouve dans des milieux terrestres très diversifiés comme les prairies ou les forêts de plaine, les pâturages et les boisements montagnards y compris ceux de résineux (Duguet & Melki, 2003). Dans le sud de son aire de répartition, elle est cependant plus exigeante, et on la rencontre uniquement dans des milieux terrestres frais comme les forêts de feuillus et fourrés associés où elle ne paraît pas tolérer les températures supérieures à 26°C (Esteban & García-París, 2002). Dans la péninsule Ibérique (Esteban, 1997a), elle ne semble pas pénétrer dans le domaine méditerranéen et peut localement être sympatrique avec la grenouille ibérique (*R. iberica*) et la grenouille agile (*R. dalmatina*).

Dans la province de Navarre (Gosá & Bergerandi, 1994), son habitat préféré est constitué par la forêt humide caducifoliée et particulièrement par la Hêtraie. Très exigeante relativement à l'humidité ambiante, elle occupe rarement les zones avec des précipitations inférieures à 900 mm et ses plus grandes populations se trouvent dans la Hêtraie et la Chênaie humide avec des précipitations annuelles supérieures à 1100 mm. Les observations de la grenouille rousse dans la province de Burgos semblent en accord avec ces données puisqu'elle n'est présente que dans l'extrême nord de la province (Barbadillo, 1983 ; Esteban & García-París, 2002 ; Velasco *et al.*, 2005).

En Catalogne, la grenouille rousse est présente uniquement dans une bande étroite au Nord, correspondant à la zone Pyrénéenne et pré-Pyrénéenne, et ses populations les plus méridionales se trouvent, presque isolées, dans le Massif du Montseny (Llorente *et al.*, 1995 ; Martínez-Rica, 1983). Altitudinalement, elle est présente depuis 300 m jusqu'à 2800 m avec des effectifs majeurs entre 1000 et 1800 m d'altitude. Son aire de distribution comprend les zones de forte pluviométrie (précipitations moyennes annuelles supérieures à 800 mm) et les températures basses ne représentent en aucun cas un facteur limitant pour l'espèce (températures moyennes annuelles supérieures à 11-12°C). Elle occupe de nombreux biotopes non méditerranéens, comme les tourbières, les prairies alpines et les biotopes fluviaux boisés.

La grenouille agile (*Rana dalmatina*) est une espèce européenne moyenne et méridionale orientale. Dans la péninsule Ibérique, elle est présente essentiellement dans les provinces de Navarre et de Álava (Gosá, 1997a) bien qu'elle ait récemment été signalée à la bordure orientale de la province de Burgos (Gosá, 2002a ; Velasco *et al.*, 2005). Sa présence est généralement associée aux boisements et aux fourrés, mais elle peut aussi vivre à l'écart des formations boisées (Duguet & Melki, 2003). Dans la province de Navarre (Gosá & Bergerandi, 1994), son habitat favori est constitué par la forêt caducifoliée tempérée, comme la Chênaie atlantique, où les précipitations annuelles peuvent être supérieures à 1600 mm. Cependant, elle est aussi présente dans des zones à précipitations moindres (700 mm). Les températures moyennes annuelles de son aire de distribution sont comprises entre 12 et 13°C. La grenouille agile est principalement une espèce de plaine et ne dépasse pas les 600 m d'altitude dans les Pyrénées.

La grenouille ibérique (*Rana iberica*) est une espèce endémique monotypique avec une aire de distribution restreinte à un noyau nord-occidental dans la péninsule Ibérique, avec ses plus grandes populations situées en Galice. Les populations nord-orientales vivent préférentiellement à basse altitude (moins de 600 m), et curieusement un groupe isolé subsiste dans le Pays-Basque espagnol, à la bordure orientale de la province de Burgos (Esteban, 1997b ; Esteban & Martínez Solano, 2002). La grenouille ibérique est considérée comme étant la plus aquatique parmi le groupe des grenouilles rousses ibériques, car même hors de sa période de reproduction, elle reste à proximité des cours d'eau. Dans la province de Navarre où elle apparaît de façon très limitée et ponctuelle, elle vit dans la forêt caducifoliée et en bordure d'un cours d'eau (Gosá & Bergerandi, 1994).

**Genre** *Pelophylax* Fitzinger, 1843 (Groupe des grenouilles vertes)

*Pelophylax* cf. *perezi* Seoane, 1885 ; *Pelophylax* (*ridibunda*) sp.

Figure 8, 15-24

*Matériel* : *Pelophylax* cf. *perezi* (cf. Tableau 6). *P. (ridibunda)* sp. est représentée à Gran Dolina par 19 restes (1 maxillaire, 1 sphénethmoïde, 1 vertèbre dorsale, 5 humérus, 2 scapulas, 6 ilions et 3 tibio-fibulas).

*Description* : Frontopariétal. Le frontopariétal, chez les ranidés, n'est pas soudé avec son homologue. En vue ventrale, l'impression endocrânienne est double : celle correspondant à la région mésencéphalique est fermée et circulaire, l'autre, antérieure, est allongée et ouverte médialement. En vue dorsale, cet os ne montre pas de canal occipital, et les processus occipital et prootique sont bien développés. Chez le groupe des grenouilles vertes, contrairement au groupe des grenouilles rousses, la région frontale est plus étroite, et l'ensemble des crêtes est bien marqué avec une éminence pariétale en position médiale (Bailon, 1999). La morphologie générale du frontopariétal de ACB-3 s'accorde bien avec celle de l'espèce actuelle *P. perezi*.

Sphénethmoïde. Chez le groupe des grenouilles vertes, le sphénethmoïde est allongé, rétréci ventralement, et ne présente pas d'épaississement (*sella amplificans*) sur le plancher des alvéoles antérieures. En vue ventrale, les processus latéraux sont plus individualisés, par un étranglement, que chez le groupe des grenouilles rousses

(Bailon, 1999). L'échancrure du toit de la chambre postérieure (*incisura semielliptica*) est profonde, mais moins que chez *Discoglossus* et, en vue antérieure, l'os est moins aplati dorso-ventralement. Sur le fossile, les lames supraorbitales (*lamina supraorbitalis*, *sensu* Sanchiz, 1998) ne semblent pas très développées, contrairement à tous les spécimens actuels du groupe des grenouilles vertes consultés. La morphologie générale de l'unique sphénothmoïde de Gran Dolina (TD6) attribué au groupe des grenouilles vertes s'accorde avec celles de *P. ridibunda* et *P. kl. esculentus* d'aspect plus allongé et plus rétréci ventralement que chez *P. lessonae* et *P. perezi*.

Ilion. L'extrémité distale de l'aile dorsale présente une tubérosité supérieure bien différenciée et globuleuse, caractéristique du groupe des grenouilles vertes. Comme nous l'avons déjà signalé antérieurement, l'angle entre le bord antérieur de la tubérosité supérieure et le bord dorsal du processus ischien est très légèrement supérieur à 90°, alors que chez *Discoglossus*, il est plus ouvert (environ 120°).

Nous avons utilisé la méthode de Sanchiz *et al.* (1993) sur les ilions fossiles suffisamment bien conservés pour permettre la prise des mesures (Fig. 9). Le matériel fossile de BL-5 (Tab.7) entre dans la variabilité des *P. perezi* actuelles du point de vue de la hauteur de l'aile dorsale (CDH), mais présente des valeurs supérieures pour l'angulation de la tubérosité supérieure par rapport à l'axe principal de l'ilion (ANG), ce qui aurait tendance à les rapprocher de *P. lessonae*. Toutefois, nous attribuons ce matériel avec prudence à *P. perezi*.

	BL-5	FN-3	CM-1	GA-H	FN-2	CB	O-D	GC	ROA-F	BC	ACB-1	ACB-3	ACB-4
Prémaxillaire	2												
Maxillaire	47	2		4						1	1		
Frontopariétal	3											1	
Sphénothmoïde	3	1		1									
Parasphénoïde	1												
Ptérygoïde											2		
Angulaire s.l.	65					1							2
Atlas	4												
Vertèbre dorsale	23							2					
Vertèbre sacrée	18		1								1	1	
Urostyle	26	3		5	1					1			1
Scapula	26	2						1		1			
Coracoïde	20	1						1					
Humérus	246	10	1	7		1				1		1	
Radio-ulna	118	7	2	6		1		1		2	2		
Ilion	286	24	2	16	3	8	1	3		2		4	
Fémur	101	2								1			
Tibio-fibula	550	14	2	6	1	4			1	3	1		
Tarse	7	2											
Phalange	41												
<b>TOTAL</b>	<b>1587</b>	<b>68</b>	<b>8</b>	<b>45</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>1</b>

Tableau 6. Liste du matériel fossile attribué à *Pelophylax perezi*.

Tabla 6. Lista del material fósil atribuido a *Pelophylax perezi*.



Les ilions de Gran Dolina (Tab. 7) montrent que les valeurs de CDH se rapprochent de celles de l'espèce *P. ridibunda*, alors que les valeurs de ANG se rapprochent plus de celles de *P. lessonae*. Même si ces résultats semblent relativement contradictoires, on peut noter que les ilions de Gran Dolina se distinguent significativement de *P. kl. esculentus* et *P. perezi*, cette dernière étant l'unique grenouille verte actuellement présente dans la péninsule Ibérique.

Scapula. Comme chez le groupe des grenouilles vertes, les scapulas fossiles, en vue ventrale, présentent une courte crête interne sur l'apophyse glénoïde.

Humérus. La diaphyse des humérus fossiles est robuste et les humérus d'individus mâles portent une crête mésiale courte et transversale : caractère des grenouilles vertes.

Tibio-fibula. La robustesse relative de la diaphyse médiale du fossile, au niveau du *foramen nutritium*, est plus importante comme cela est actuellement le cas chez le groupe des grenouilles vertes.

La taille et la robustesse des éléments fossiles de Gran Dolina attribués à *P. (ridibunda)* sp. indiquent la présence dans le gisement d'une grenouille verte de grande taille. La morphologie du sphénethmoïde et des ilions ne semble pas s'accorder avec la seule représentante actuelle du groupe des grenouilles vertes dans la péninsule

	var	n	Moy.	Med.	SD	Min	Max	t	
<i>P. kl. esculenta</i>	CDH	5	2,75	2,62	0,26	2,5	3,06	N	S
<i>P. perezi</i>	CDH	30	2,85	2,93	0,64	1,6	3,91	N	S
<i>P. ridibunda</i>	CDH	5	3,99	4,1	0,5	3,35	4,62	H	N
<i>P. lessonae</i>	CDH	5	2,7	2,7	0,19	2,5	3	N	S
<b>BL-5</b>	<b>CDH</b>	<b>8</b>	<b>2,89</b>	<b>2,9</b>	<b>0,33</b>	<b>2,46</b>	<b>3,47</b>	<b>*</b>	
<b>TD</b>	<b>CDH</b>	<b>4</b>	<b>3,79</b>	<b>3,75</b>	<b>0,78</b>	<b>3,04</b>	<b>4,6</b>	<b>*</b>	
<i>P. kl. esculenta</i>	ANG	5	37,8	34	6,94	32	48	S	S
<i>P. perezi</i>	ANG	30	36,25	35,5	5,18	29	45,5	H	H
<i>P. ridibunda</i>	ANG	5	37,3	35	4,49	34	45	S	S
<i>R. lessonae</i>	ANG	5	44,4	45	7,83	32	52	N	N
<b>BL-5</b>	<b>ANG</b>	<b>8</b>	<b>44,38</b>	<b>44,5</b>	<b>2,5</b>	<b>40</b>	<b>48</b>	<b>*</b>	
<b>TD</b>	<b>ANG</b>	<b>4</b>	<b>42,5</b>	<b>42,5</b>	<b>1,29</b>	<b>41</b>	<b>44</b>	<b>*</b>	

Tableau 7. Comparaisons statistiques des mesures prises sur l'ilion avec les données fournies par Sanchiz *et al.* (1993). Abréviations : var, variable ; n, nombre d'éléments mesurés ; Moy., moyenne ; Med., médiane ; SD, écart-type ; Min, minimum ; Max, maximum ; CDH, hauteur de l'aile dorsale ; ANG, angle entre l'orientation de la tubérosité supérieure et l'axe principal de l'ilion ; t, signification des différences par rapport à l'échantillon fossile dans le test de Cochran ( $N = P > 0,05$  ;  $S = 0,05 > P > 0,01$  ;  $H = P < 0,01$ ). Toutes les mesures linéaires sont en millimètres et les angles en degrés sexagésimaux.

Tabla 7. Comparaciones estadísticas entre las medidas tomadas sobre el ilion y los datos publicados por Sanchiz (1993). Abreviaciones: var, variable; n, número de elementos medidos; Moy., media ; Med., mediana; SD, desviación-típica ; Min, mínimo ; Max, máximo ; CDH, altura del ala dorsal ; ANG, ángulo entre la orientación del túber superior y el eje principal del ilion ; t, significación de las diferencias en relación con la muestra fósil en el test de Cochran ( $N = P > 0,05$  ;  $S = 0,05 > P > 0,01$  ;  $H = P < 0,01$ ). Todas las medidas lineales son en milímetros y los ángulos en grados sexagesimales.

Ibérique *P. perezii*. Parmi les représentants européens du groupe des grenouilles vertes, le matériel se rapproche de l'espèce actuelle *P. ridibunda* qui possède la plus grande taille (Duguet & Melki, 2003). Nous attribuons donc ce matériel à une grenouille verte de grande taille morphologiquement proche de *P. ridibunda*, tout en insistant sur le fait que la taille et souvent la robustesse des éléments osseux de grenouilles ont pu varier au cours du Pléistocène, pour les raisons que nous avons déjà indiqué pour les grenouilles rousses.

*Distribution et habitat* : La grenouille de Pérez (*Pelophylax perezii*) est une espèce ibéro-française méridionale qui occupe actuellement toute la péninsule Ibérique et le midi de la France. Elle vit dans tous les milieux aquatiques ensoleillés. Sa présence semble seulement être limitée par l'absence d'un point d'eau permanent. Elle n'est pas très exigeante sur la qualité de l'eau et tolère très bien la salinité des milieux dunaires et sableux côtiers (Llorente & Arano, 1997).

La grenouille rieuse (*Pelophylax ridibunda*) est la grenouille verte européenne représentant la plus grande taille. Originnaire d'Europe centrale, sa répartition actuelle est problématique en raison de son introduction volontaire ou accidentelle (comme cela est le cas pour d'autres espèces de grenouilles vertes orientales) notamment dans la partie occidentale de son aire de distribution (Duguet & Melki, 2003). La limite occidentale de la zone « initiale » de distribution passait plus ou moins par le Rhin, et les populations autochtones en France se situaient au nord de Lyon, entre Mulhouse et Strasbourg et peut-être aux alentours de Nice (Nöllert & Nöllert, 2003). Les grenouilles vertes habitent de préférence dans les milieux ouverts et dans les eaux eutrophes de grandes rivières aux rives bien ensoleillées, et dans les plans d'eau de superficie importante et de profondeur au moins égale à 50 cm (Duguet & Melki, 2003).

**SQUAMATA** Oppel, 1811  
**AMPHISBAENIA** Gray, 1844  
**Famille Blanidae** Kearney, 2003  
**Genre *Blanus*** Wagler, 1830  
*Blanus cinereus* (Vandelli, 1797)  
 Figure 10, 1-4

*Matériel* : Tableau 8.

	BA-6	ACB-1	ACB-3	ACB-4	CV-1	TD8a	CBo	CY	VA
Prémaxillaire		1							
Maxillaire		1							
Dentaire		14	21	1	2		1		1
Vertèbre cervicale		3							
Vertèbre dorsale	2	741	21	65	2	2	19	1	
Vertèbre caudale		8		5					
<b>TOTAL</b>	<b>2</b>	<b>768</b>	<b>42</b>	<b>71</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

Tableau 8. Liste du matériel fossile attribué à *Blanus cinereus*.  
 Tabla 8. Lista del material fósil atribuido a *Blanus cinereus*.

*Description* : Prémaxillaire. L'unique prémaxillaire provenant de ACB-1 est caractéristique de l'espèce *B. cinereus*. Il possède 7 dents subpleurodentes, monocuspides et aplaties antéro-postérieurement : la dent médiale étant la plus développée. Les dents latérales possèdent un aspect triangulaire, en vue antérieure, probablement dû à une forte usure. Le processus postérodorsal est relativement large, ne présente pas d'ornementation osseuse sur sa face externe et ses marges latérales possèdent une forme légèrement lancéolée.

Maxillaire. L'unique maxillaire de ACB-1 est fragmentaire. Seule la partie antérieure est préservée et conserve deux dents coniques, à base élargie et apex dirigé postéro-médialement. Il s'agit des deuxième et troisième dents. Comme chez *B. cinereus*, la deuxième dent est la plus haute.

Dentaire. Les dentaires sont courts et robustes et portent des dents subpleurodentes et monocuspides. Les dents antérieures sont cylindriques et inclinées vers l'avant et les autres dents sont coniques, à base élargie et apex dirigé postéro-médialement. Tous les dentaires fossiles possèdent, comme chez *B. cinereus*, 8 positions dentaires : la quatrième dent étant la plus basse, la troisième et la cinquième les plus hautes. Le canal de Meckel est ouvert sur toute sa longueur et le processus coronoïde est robuste et vertical. Le splénial, plus ou moins réduit, laisse parfois une légère impression sur le bord ventral de la lame horizontale.

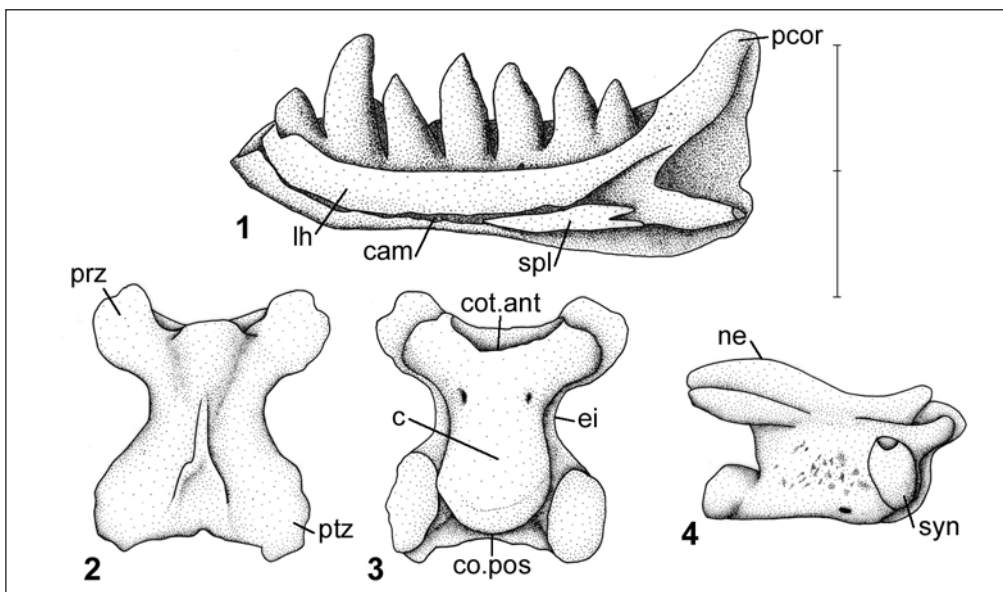


Figure 10. 1-4 : *Blanus cinereus*, 1 : Dentaire droit (ACB-3), vue linguale ; 2-4 : Vertèbre dorsale (TD8a), vues dorsale, ventrale et latérale droite. Abréviations : cam, canal de Meckel ; co.pos, condyle postérieur ; cot.ant, cotyle antérieur ; lh, lame horizontale ; ne, neurépine ; pcor, processus coronoïde ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse ; spl, splénial ; syn, synapophyse. Echelle = 2 mm.

Figura 10. 1-4: *Blanus cinereus*, 1: Dentario derecho (ACB-3), vista lingual; 2-4: Vértebra dorsal (TD8a), vistas dorsal, ventral y lateral derecha. Escala = 2 mm.

Vertèbre dorsale. Les vertèbres dorsales possèdent un arc neural aplati dorso-ventralement, à limite postérieure plus ou moins concave et avec un étranglement interzygapophysaire bien marqué. Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement. La neurépine est très réduite et forme parfois postérieurement un mucron. En vue latérale, les synapophyses, très antérieures, sont globuleuses et plus ou moins circulaires ou ovales, suivant la position de la vertèbre. Le centrum possède une surface ventrale plate avec des marges inférieures parallèles ou légèrement concaves. Les prézygapophyses et les postzygapophyses sont bien développées et inclinées vers le haut. La morphologie et la taille de ces vertèbres ne diffèrent pas de celles de l'espèce actuelle *B. cinereus*, unique représentant de la famille en Europe occidentale.

*Distribution et habitat* : L'amphisbène cendré (*B. cinereus*) est une espèce méditerranéenne occidentale limitée à la péninsule Ibérique à l'exception du Nord. Il fréquente les habitats relativement secs et thermiquement favorables, sur les pentes bien ensoleillées, où il occupe préférentiellement les zones où le sol maintient un certain niveau d'humidité (Gil, 1997 ; Salvador, 1997c). De mœurs fousseuses, il vit aussi bien dans les zones pierreuses que dans les sols épais, dans les espaces ouverts, les forêts méditerranéennes et parfois même dans les chênaies plus denses.

Dans la province de Grenade, sa distribution, bien que semblant relativement homogène, ne comprend pas les zones semi-arides, à terrain argileux, dont notamment la Dépression de Guadix-Baza (Pleguezuelos, 1989).

Dans la région de Murcie, il est présent dans les zones de moyenne altitude de l'intérieur avec de grandes lacunes dans les zones montagneuses de l'Ouest et évite tout le littoral aride (López, 2002).

La province de Castellón représente sa limite septentrionale de répartition actuelle sur la côte méditerranéenne, puisqu'il n'est pas cité avec certitude au-delà du delta de l'Ebre (Gil, 1997 ; López, 2002) et présente en Castellón une distribution faible et ponctuelle (Jiménez *et al.*, 2002 ; Lacomba & Sancho, 1999 ; Vento *et al.*, 1991). Par conséquent, il est considéré comme absent de tout le territoire catalan à l'exception d'une petite zone au Sud du Delta de l'Ebre (Llorente *et al.*, 1995).

La province de Burgos, quant-à elle, représente sa limite septentrionale de répartition actuelle pour l'Ouest de la péninsule, puisqu'il n'est pas cité au-delà de la ville de Burgos (Barbadillo, 1983 ; Salvador & Pleguezuelos, 2002 ; López, 2002 ; Velasco *et al.*, 2005) où il présente une distribution faible et ponctuelle.

**LACERTILIA** Owen, 1842  
**Famille Agamidae** Spix, 1825  
 Agamidae indet.  
 Figure 11, 1-8

*Matériel* : Tableau 9.

*Description* : Les maxillaires et les dentaires fossiles, plus ou moins fragmentaires, se caractérisent par une dentition acrodonte fixée légèrement sur la surface linguale et non strictement sur le bord dorsal comme chez les caméléons (Moody & Roček, 1980). Ces dents acrodontes ont une forme générale triangulaire, parfois très

	ACB-1	ACB-4	CBo	VA
Maxillaire	6	9	14	
Dentaire	8	8	13	1
Vertèbre cervicale		1		
Vertèbre dorsale	12	7	5	
Vertèbre caudale	8	10	3	
Humérus		1		
<b>TOTAL</b>	<b>34</b>	<b>36</b>	<b>35</b>	<b>1</b>

Tableau 9. Liste du matériel fossile attribué aux Agamidés.

Tabla 9. Lista del material fósil atribuido a los Agamidos.

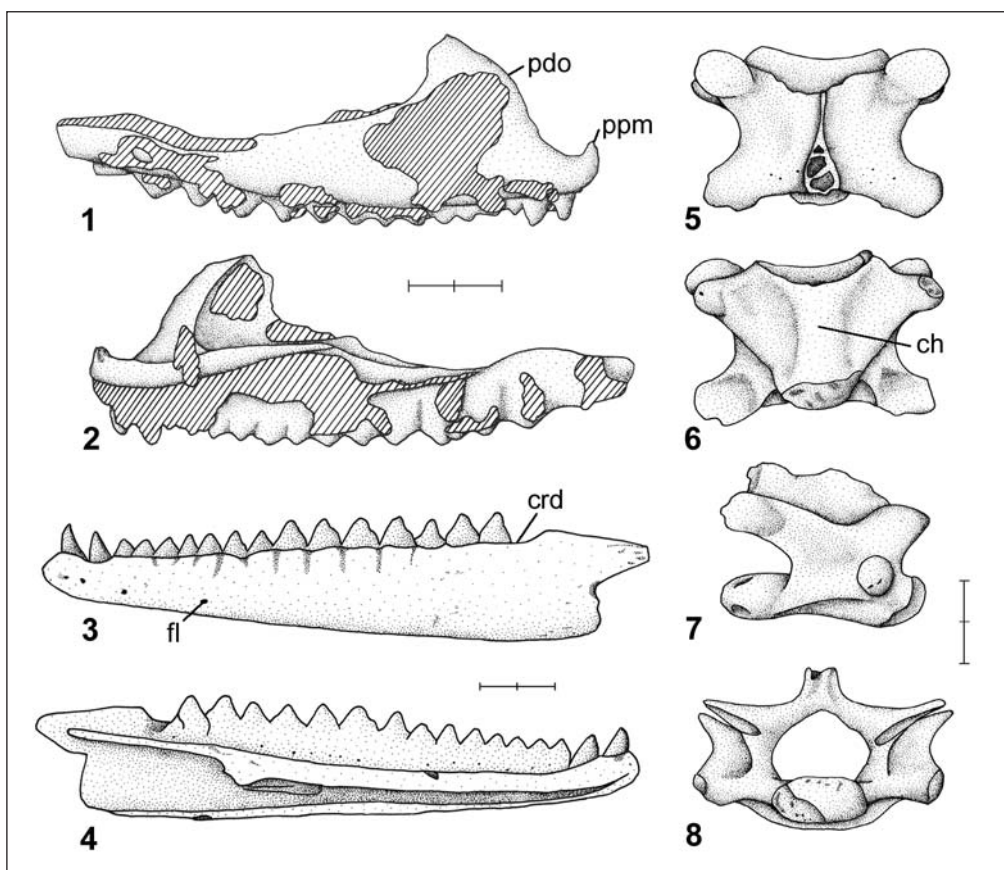


Figure 11. 1-8 : Agamidae indet., 1-2 : Maxillaire droit (ACB-1), vues labiale et linguale ; 3-4 : Dentaire gauche (VA), vues labiale et linguale ; Vertèbre dorsale (ACB-4), vues dorsale, ventrale, latérale droite et postérieure. Abréviations : ch, carène hémale ; crd, crête dentaire ; fl, foramen labial ; pdo, processus dorsal ; ppm, processus prémaxillaire. Echelles = 2 mm.

Figura 11. 1-8 : Agamidae indet., 1-2 : Maxilar derecho (ACB-1), vistas labial y lingual; 3-4 : Dentario izquierdo (VA), vistas labial y lingual; Vértebra dorsal (ACB-4), vistas dorsal, ventral, lateral derecha y posterior. Escalas = 2 mm.

légèrement tricuspide avec deux lobes antérieur et postérieur très réduits et un lobe central très développé. Elles sont aplaties latéralement, la surface médiale des dents est légèrement bombée et elles sont plus ou moins serrées les unes contre les autres avec un chevauchement de la partie postérieure sur la partie antérieure de la suivante. Certains éléments ont conservé les dents les plus antérieures (au nombre de 2) qui sont pleurodentes, à base élargie et caniniformes. Cet ensemble de caractères est typique des Agamidae par rapport à tous les autres groupes de Squamates (Moody, 1980 ; Ananjeva, 1981 ; Bailon, 1987, 1989 et 1991).

**Maxillaire.** Le maxillaire le plus complet (ACB-1) possède 2 dents pleurodentes et caniniformes antérieures et 13 dents acrodentes. Les dents caniniformes sont robustes et relativement hautes. Les 6 premières dents acrodentes antérieures sont petites et serrées les unes sur les autres, alors que postérieurement, elles ont tendance à s'élargir et à s'individualiser. La crête dentaire est légèrement courbée postérieurement.

Le processus dorsal du maxillaire est robuste et modérément développé, son bord antérieur est oblique. La limite postérieure du processus dorsal présente postérieurement une impression faite par la partie antérieure du jugal en forme de petite marche comme chez certains lacertidés (step, *sensu* Barahona & Barbadillo, 1997). Dans sa partie la plus postérieure, le bord dorsal du processus zygomatique présente un élargissement présent chez certaines espèces des genres *Trapelus* et *Laudakia* (Ananjeva, 1981).

La morphologie du processus prémaxillaire moins développé et le bord antérieur du processus dorsal moins vertical que chez le genre *Trapelus* semble s'accorder avec le genre *Laudakia* tel qu'il est figuré par Ananjeva (1981). D'autre part, le genre *Trapelus* (notamment *T. sanguinolenta*) possède une dent pleurodente antérieure très réduite par rapport à la seconde, alors que dans notre matériel les deux dents sont plus ou moins de la même taille.

**Dentaire.** L'unique dentaire de Vallirana (VA) est particulièrement bien conservé et permet une description approfondie. Il possède 14 dents acrodentes et 2 dents antérieures caniniformes pleurodentes, à base élargie.

En vue labiale, l'occlusion forme des petits sillons interdentaires sur le dentaire. La crête dentaire est rectiligne et étroitement soudée à chaque dent acrodente. La limite ventrale de l'os est légèrement convexe. Les foramens labiaux, au nombre de 4, sont petits et situés très antérieurement.

En vue linguale, le canal de Meckel est ouvert sur toute sa longueur et constitue, à partir de la douzième position dentaire acrodente, un étroit sillon longitudinal. La lame horizontale est large avec un bord ventral modérément convexe et antérieurement, elle semble se redresser sur la symphyse mandibulaire et constitue la limite linguale du sillon dentaire, présent antérieurement. Postérieurement, la lame horizontale forme une petite expansion osseuse en forme de lame, au niveau de la douzième dent acrodente. Cette lame est cassée mais pourrait provenir de la fusion de l'os splénial avec le dentaire, comme cela est le cas chez de nombreux Agamidae (Bailon, 1991). Le processus coronoïde est relativement long et robuste et présente une surface d'insertion pour le coronoïde assez développée, concave et allongée antéro-postérieurement.

La morphologie générale des dents acrodentes du dentaire de VA ne diffère pas du matériel du Pliocène moyen et supérieur décrit dans les gisements de Sète, de Seynes, de Mas Génegals 2, de Balaruc II et VI, en France et des Iles Medas, en Espagne (Bailon, 1987, 1989 et 1991) ainsi que de ceux de ACB-1 et 4. Le dentaire de VA ressemble tout à fait au matériel des Iles Medas figuré et décrit par Bailon

(1991, fig.33A), tant dans ses proportions (4 fois plus long que haut) que dans sa morphologie dentaire. Le nombre de dents est identique : les dentaires de Seynes et des Îles Medas possèdent 14 ou 15 dents acrodontes et 2 dents antérieures pleurodentes (Bailon, 1991).

D'après les espèces figurées par Ananjeva (1981) et Moody (1980), le dentaire fossile de VA diffère :

- d'*Agama agama*, d'*A. hispida* et d'*A. atra* qui possèdent seulement 13 dents acrodontes et d'*A. colonorum* qui en possède 17 ;
- de *Trapelus ruderatus* qui présente une plus petite taille et une courbure de la crête dentaire plus prononcée ;
- de *T. sanguinolentus* qui possède une canine très haute comparée aux autres dents, ainsi qu'une courbure plus prononcée de la crête dentaire ;
- de *Laudakia lehmani*, de *L. erythrogastra* et de *L. stellio* chez qui la partie postérieure de l'os, en vue latérale, est plus haute et robuste; chez *L. lehmani* et *L. erythrogastra*, le canal de Meckel, en vue médiale, se rétrécit à partir de la dixième position dentaire acrodonte et chez *L. stellio*, à partir de la quatorzième ;
- de *L. himalayana* qui présente une plus petite taille.

L'espèce actuelle qui se rapproche le plus serait *Laudakia caucasia*, qui présente une crête dentaire très droite, une certaine gracilité dans la partie postérieure de l'os, des dents pleurodentes bien développée et de même taille et un canal de Meckel qui se rétrécit à partir de la douzième ou treizième dent, en vue linguale. Toutefois, les nombreuses lacunes qui existent quant à la connaissance de l'ostéologie des différents genres d'agamidés eurasiatiques et africains modernes, nous suggèrent la plus grande prudence et l'attribution de notre matériel fossile est faite au niveau de la famille seulement.

**Vertèbres.** Les vertèbres dorsales sont procoeles, avec un arc neural fortement échancré antérieurement. Le centrum, triangulaire et modérément élargi vers l'avant, est pourvu d'une carène hémale généralement bien développée à bords latéraux diffus. Les prézygapophysies et les postzygapophysies sont petites mais bien individualisées du reste de la vertèbre. Les vertèbres dorsales, dont la plupart sont légèrement plus longues que larges, possèdent un condyle et un cotyle faiblement aplatis dorso-ventralement. En vue latérale, les synapophysies globuleuses sont plus ou moins circulaires ou ovales selon la position de la vertèbre. La neurépine est haute, relativement robuste et atteint le bord antérieur de l'arc neural.

Les vertèbres caudales sont allongées et montrent un centrum avec une carène hémale longue, étroite dans sa moitié antérieure mais élargie postérieurement. La neurépine est longue, mince et basse et se prolonge en une pointe interzygapophysaire qui ne dépasse pas les postzygapophysies. Aucune ligne d'autotomie n'est visible. Sur le matériel de ACB-4, les processus transverses, qui ont été conservés, sont perpendiculaires à l'axe longitudinal à la vertèbre et légèrement orientés ventralement. Ce dernier caractère des vertèbres caudales permettrait de différencier les agamidés d'Europe de l'Est des formes d'Afrique du Nord où les processus transverses seraient dirigés postérieurement (Moody, 1980).

Le matériel fossile appartient clairement à un représentant de la famille Agamidae. La présence d'agames, dans le Pliocène supérieur d'Europe occidentale a été commentée par Bailon (1987 et 1991). Parmi les 6 groupes morphologiques d'Agamidae considérés par Moody (1980), le premier groupe (*Uromastyx* et *Leiolepis*) possède des dentaires plus courts et plus robustes et une morphologie des dents

différentes de notre matériel. Le second groupe (*Hydrosaurus* et *Physignathus*) possède des vertèbres avec des neurépinés très développées et hautes, constituant au niveau des vertèbres caudales, une longue pointe interzygapophysaire qui est beaucoup plus réduite chez notre matériel. Les groupes 3 et 4 sont formés par des genres australiens et ont été écartés pour des raisons biogéographiques (Bailon, 1991). Le groupe 5 est d'origine indienne et du sud-est asiatique et le groupe 6 d'origine africaine et asiatique. D'après Moody (1980), ces deux derniers groupes se distinguent ostéologiquement des autres groupes par la forme de la suture entre le maxillaire et le palatin qui forme antéro-médialement un angle avec la rangée dentaire. Dans le groupe 5, tout au moins pour certains genres, les éléments dentaires portent des dents nettement tricuspides (Moody, 1980) et le sillon dentaire semble très peu développé. Le matériel fossile étudié ici ne présente pas ce type de morphologie dentaire nettement tricuspide, quelque soit la taille de l'élément et ne présente pas de différence majeure avec les éléments dentaires du groupe 6 et ceux figurés par Bailon (1987, 1989 et 1991).

A l'intérieur de ce groupe 6, notre matériel fossile tend à se rapprocher morphologiquement du genre *Laudakia* par plusieurs caractères discrets :

- le processus prémaxillaire du maxillaire peu développé ;
- le bord antérieur du processus dorsal du maxillaire oblique ;
- la morphologie du dentaire ;
- les processus transverses des vertèbres caudales orientés ventralement.

Toutefois, l'attribution de ces restes fossiles est faite au niveau de la famille seulement.

*Distribution et habitat* : Actuellement, seuls les genres *Laudakia*, *Trapelus* et *Phrynocephalus* sont présents en Europe principalement au nord du Caucase et sur les rives de la Mer Caspienne (Gasc *et al.*, 1997), où ils habitent les savanes, les steppes et les déserts, avec un mode de vie toujours lié à des endroits secs, bien ensoleillés à faciès rocheux ou sablonneux (Zug *et al.*, 2001 ; Matz & Weber, 1983 ; Moody, 1980).

La comparaison de l'aire actuelle de distribution de *Laudakia stellio* et *L. caucasia* avec les cartes bioclimatiques (Ozenda, 1975) montre que ces deux espèces fréquentent principalement les étages bioclimatiques thermo et mésoméditerranéen, avec des températures moyennes annuelles comprises entre 15°C et 18°C, avec une température moyenne du mois de juillet d'au moins 24-26°C et une température moyenne du mois de janvier comprise entre 5 et 11°C (données des stations météorologiques de Rhodes, Thessalonique, Kerkira, Bakou et Mastaji, moyennes 1961-1990). Les précipitations dans cette zone sont très faibles, presque nulles durant les mois d'été (juillet et août), et les moyennes annuelles sont largement inférieures à 300 mm.

### Famille Gekkonidae Oppel, 1811

#### Genre *Tarentola* Gray, 1825

#### *Tarentola* sp.

Figure 12, 1-8

*Matériel* : Les Geckonidés sont représentés à ACB-1 par 1 prémaxillaire, 7 maxillaires, 37 dentaires, 1 ptérygoïde, 7 vertèbres dorsales et 3 vertèbres caudales, à CV-1 par 5 maxillaires, 12 dentaires et 1 vertèbre dorsale, à CBo par 2 dentaires et à VA par 2 dentaires.



*Description* : Maxillaire. Comme cela est le cas chez les Geckonidés (Estes *et al.*, 1988), le maxillaire se caractérise principalement par la présence d'un processus pré-maxillaire interne. D'autre part, la présence de dents pleurodentes, isodontes, serrées, cylindriques, grêles, droites, unicuspidées et en nombre élevé, ainsi que la lame horizontale très étalée sur le côté lingual, constituent un ensemble de caractères qu'on ne trouve que chez les Gekkonidae (Hoffstetter, 1946 ; Augé, 1986 ; Bailon, 1991). Le maxillaire le mieux conservé de CV-1 possède, en vue labiale, un processus préfron-

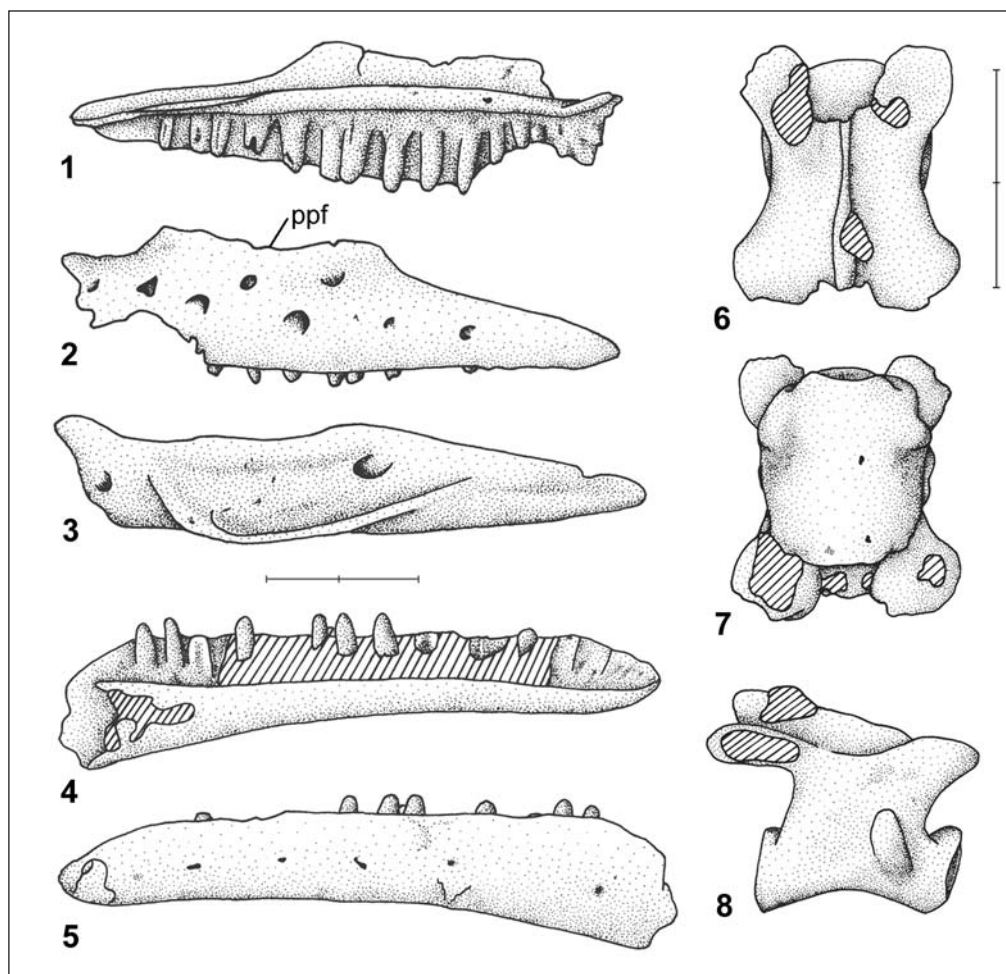


Figure 12. 1-8 : *Tarentola* sp., 1-3 : Maxillaire gauche (ACB-1), vues linguale, labiale et dorsale ; 4-5 : Dentaire gauche (ACB-1), vues linguale et labiale ; 6-8 : Vertèbre dorsale (ACB-1), vues dorsale, ventrale et latérale droite. Abréviations : ppf, processus préfrontal. Echelles = 2 mm.

Figura 12. 1-8 : *Tarentola* sp., 1-3 : Maxilar izquierdo (ACB-1), vistas lingual, labial y dorsal ; 4-5 : Dentario izquierdo (ACB-1), vistas lingual y labial ; 6-8 : Vértebra dorsal (ACB-1), vistas dorsal, ventral y lateral derecha. Escalas = 2 mm.

tal bien développé, dépourvu d'ossification dermique et portant 7 foramens. En vue dorsale, la lame horizontale est postérieurement large et robuste comme chez *T. mauritanica*, alors que chez *Hemidactylus turcicus*, elle est plus mince (Schleich, 1987 ; Bailon, 1991). L'attribution des maxillaires fossiles de CV-1 et de ACB-1 au genre *Tarentola* repose essentiellement sur la morphologie du processus prémaxillaire interne qui est robuste et plus ou moins horizontal, alors que, chez *H. turcicus*, ce processus montre une inclinaison vers le haut plus accusée (Schleich, 1987 ; Bailon, 1991).

**Dentaire.** Le dentaire se caractérise par la présence d'un canal de Meckel entouré sur toute sa longueur par le dentaire et porte des dents présentant la morphologie déjà décrite pour le maxillaire. L'attribution des dentaires fossiles est rendue délicate par la mauvaise conservation de leur partie postérieure : la différenciation entre les dentaires de *T. mauritanica* et d'*H. turcicus* reposant, d'après Bailon (1991), sur la morphologie des incisures supraangulaire et coronoïde. Un des dentaires de ACB-1 montre une limite antérieure de l'incisure supraangulaire qui semble dépasser celle de l'incisure coronoïde et, d'autre part, les processus supraangulaires et angulaires sont relativement larges alors que, chez *H. turcicus*, ils sont plus graciles (Schleich, 1987 ; Bailon, 1991). Les quelques dentaires de CBo et de VA n'ont pas conservé de dents (à l'exception d'un dentaire qui en possède une seule : cylindrique, grêle, droite et unicuspidé). Cependant, les positions dentaires indiquent la présence de dents en nombre élevé, pleurodentes et serrées. En ce qui concerne CV-1, CBo et VA, l'attribution des dentaires repose principalement sur la taille, la robustesse et la morphologie générale de ces éléments qui ne semblent pas présenter de différences majeures avec l'espèce actuelle *T. mauritanica*.

**Ptérygoïde.** Le ptérygoïde est un élément très mince et faiblement ossifié et de ce fait, très rare à l'état de fossile. L'unique ptérygoïde fragmentaire de ACB-1 est caractéristique des Geckonidés avec un processus transverse étroit et un processus palatin élargi. Le processus du carré, incomplet, est mince et semble posséder une courbure faible, avec une base peu élargie. Ces derniers caractères, ainsi que l'encoche antérieure large et peu profonde, le rapprocherait plus du genre *Hemidactylus*, cependant le genre *Tarentola* semble montrer une grande variabilité pour ces caractères et nous attribuons donc ce ptérygoïde au niveau de la famille seulement.

**Vertèbre dorsale.** Les vertèbres dorsales sont amphicoèles, et avec un centrum légèrement plus long que large, convexe latéralement en vue ventrale et concave antéro-postérieurement, en vue latérale. L'arc neural montre une profonde encoche antérieure et l'étranglement interzygapophysaire est peu marqué. La neurépine est relativement robuste mais basse et se poursuit jusqu'au bord antérieur de l'arc neural. Tous ces caractères permettent une attribution aux Geckonidés.

*Distribution et habitat :* Unique représentant du genre *Tarentola* dans la péninsule ibérique, la tarente (*T. mauritanica*) est une espèce circumméditerranéenne principalement occidentale à fort caractère thermophile, qui occupe préférentiellement les régions littorales du sud et du Levant et pénètre à l'intérieur des terres à la faveur des grandes vallées fluviales (Martínez-Rica, 1997) en évitant généralement les systèmes montagneux. Presque toutes ses populations ne dépassent pas les 600 m d'altitude, même si certaines atteignent jusqu'à 1249 m dans la Communauté de Valence (Salvador, 1997b). Son habitat préféré est constitué par la garrigue méditerranéenne et les constructions humaines.

Dans la Communauté de Valence, elle est réputée abondante, tout particulièrement le long de la côte (Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002).

Dans la région de Murcie, l'espèce semble relativement bien distribué, avec cependant de petites lacunes ponctuelles (Hódar, 2002).

En Catalogne, elle est réputée abondante, tout particulièrement le long de la côte (Llorente *et al.*, 1995). Elle se trouve entre le niveau de la mer jusqu'à 800 m d'altitude avec une plus grande densité de populations aux environs de 250 m. Elle ne pénètre pas dans les zones où la température moyenne annuelle est inférieure à 11°C et les précipitations moyennes annuelles supérieures à 900 mm.

**Famille Scincidae** Opper, 1811  
**Genre** *Chalcides* Laurenti, 1768  
*Chalcides* cf. *bedriagai* (Boscá, 1880)  
 Figure 13, 1-5

*Matériel* : Les Scincidés sont représentés à BL-5 par 1 dentaire, à FN-3 par 1 dentaire, à ACB-1 par 1 maxillaire, 7 dentaires, 9 vertèbres dorsales et 2 vertèbres caudales, à ACB-3 : 3 dentaires et 29 vertèbres (10 dorsales, 14 sacrées et 5 caudales), à CV-1 par 6 maxillaires et 23 dentaires et à VA par 2 dentaires.

*Description* : Maxillaire. Le maxillaire de CV-1, le mieux conservé, porte 12 dents pleurodentes, isodontes, cylindriques, monocuspides et avec des apex émoussés. Les dents antérieures possèdent un indice largeur/hauteur (*sensu* Barbadillo, 1989) égal à 0,39 alors que les dents les plus postérieures sont plus courtes ( $l/h > 0,5$ ) et modérément dirigées vers l'arrière. L'apex de chaque dent montre, en vue linguale, une ornementation plus ou moins visible, à base de stries verticales limitée ventralement par un sillon transversal. La lame horizontale est épaisse avec un bord ventral concave. En vue labiale, la crête dentaire est droite, le processus préfrontal est relativement haut et le processus zygomatique est bien développé et horizontal.

Dentaire. Le dentaire, en vue labiale, ne présente pas d'impression sur le processus coronoïde contrairement aux lacertidés (Estes *et al.*, 1988 ; Bailon, 1991). Les dents du dentaire possèdent la même morphologie que celles des maxillaires précédemment décrites. D'après Barbadillo (1989), les dentaires de l'espèce actuelle *Ch. bedriagai* se caractériseraient par la présence de 17 positions dentaires et de dents possédant un indice largeur/hauteur égal à 0,3.

Le dentaire de FN-3 présente 17 positions dentaires mais, seules 14 dents ont été conservées. Ces dents ont un indice  $l/h$  variable selon la position de la dent mais la moyenne est égale à 0,28. Le processus coronoïde est cassé. En vue labiale, 4 foramens labiaux alignés sont présents.

Le dentaire le plus complet de CV-1 possède 17 positions dentaires. Les 8 premières dents sont fines et hautes ( $l/h = 0,20$ ) et légèrement inclinées vers l'avant, puis, les dents 9 à 16 sont verticales, plus courtes et plus robustes ( $l/h = 0,29$ ), enfin la dernière dent est très courte ( $l/h = 0,42$ ). Le dentaire porte 6 foramens labiaux alignés, en vue labiale.

Le dentaire le plus complet de VA possède 17 positions dentaires mais n'a conservé que 13 dents. A l'exception de la première dent ( $l/h = 1$ ), les dents sont relativement

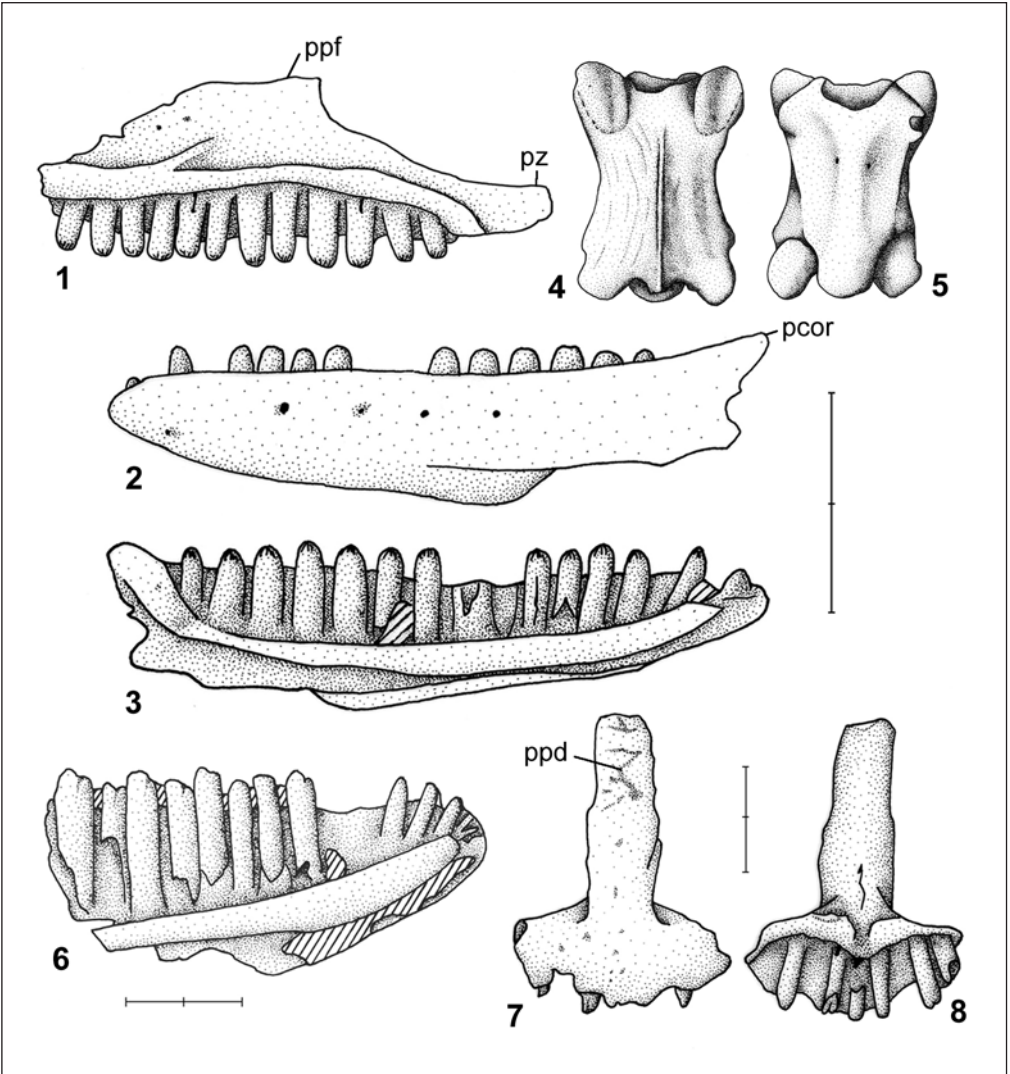


Figure 13. 1-5 : *Chalcides* cf. *bedriagai*, 1 : Maxillaire droit (CV-1), vue linguale ; 2-3 : Dentaire gauche (VA), vues labiale et linguale ; 4-5 : Vertèbre dorsale (ACB-3), vues dorsale et ventrale ; 6-8 : *Lacerta* cf. *lepida*, 6 : Dentaire gauche (ACB-1), vue linguale ; 7-8 : Prémaxillaire (CV-1), vues antérieure et postérieure. Abréviations : pcor, processus coronoïde ; ppd, processus postérodorsal ; ppf, processus préfrontal ; pz, processus zygomatique. Echelles = 2 mm.

Figura 13. 1-5: *Chalcides* cf. *bedriagai*, 1: Maxilar derecho (CV-1), vista lingual; 2-3: Dentario izquierdo (VA), vistas labial y lingual; 4-5: Vértebra dorsal (ACB-3), vistas dorsal y ventral; 6-8: *Timon* cf. *lepida*, 6: Dentario izquierdo (ACB-1), vista lingual; 7-8: Premaxilar (CV-1), vistas anterior y posterior. Escalas = 2 mm.

hautes ( $l/h_{moy}=0,28$ ), les plus antérieures étant très légèrement inclinées vers l'avant. Les 5 dernières dents sont légèrement plus robustes ( $l/h=0,33$ ) que les dents antérieures ( $l/h=0,26$ ).

Le dentaire de ACB-3 a conservé 9 dents postérieures qui possèdent un indice largeur/hauteur moyen égal à 0,27.

La morphologie et les proportions des dents permettent, d'après les données fournies par Barbadillo (1989), de rapprocher ces dentaires de l'espèce actuelle *Ch. bedriagai*. Seul, le dentaire de BL-5, plus fragmentaire, a été attribué à cf. *Chalcides*.

Vertèbre. Les vertèbres dorsales de ACB-1 sont procoeles, relativement allongées et avec un étranglement interzygapophysaire peu marqué. L'arc neural est modérément échancré antérieurement. La neurépine est longue, mince et basse et se prolonge postérieurement en une pointe interzygapophysaire qui dépasse, lorsque celle-ci est conservée, la limite postérieure des postzygapophysyses. Les cotyles et les condyles sont faiblement aplatis dorso-ventralement. Les vertèbres caudales antérieures sont plus courtes et montrent un étranglement interzygapophysaire plus marqué que celui des vertèbres dorsales. Elles se caractérisent par la présence de processus transverses aplatis dorso-ventralement. Le centrum possède une carène ventrale élargie et les hémaphyses ne sont plus visibles, car n'étant pas soudées à la vertèbre.

*Distribution et habitat* : Le seps de Bedriaga (*Chalcides bedriagai*) est une espèce endémique ibérique, qui habite la majeure partie de la péninsule Ibérique à l'exception de l'extrême Nord. Il fréquente une grande variété d'habitats avec une couverture végétale peu dense : les maquis méditerranéens, les clairières de forêts ouvertes, les zones pierreuses et les dunes littorales (Pollo, 1997).

Pour la côte méditerranéenne, la limite septentrionale de sa distribution actuelle est constituée par la ville de Tarragone, avec de fortes densités de population dans les provinces de Valence, Alicante et Castellón (Pollo, 1997 et 2002 ; Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002). En Catalogne, il est généralement présent en dessous de 500 m d'altitude, mais pouvant atteindre jusqu'à 1100 m à Tortosa (Llorente *et al.*, 1995). Cette répartition restreinte correspond à l'isotherme des températures moyennes annuelles de 15°C avec des précipitations moyennes annuelles comprises entre 400 et 700 mm.

Dans la région de Murcie, sa présence semble restreinte à deux noyaux littoraux, l'un situé aux alentours de la ville de Carthagène et l'autre le long de la frontière avec la province d'Almería (Pollo, 2002).

Dans la province de Grenade, son absence de la Dépression de Guadix-Baza serait à relier avec l'extension des steppes céréalières, peu favorables à cette espèce (Fernández-Cardenete *et al.*, 2000).

### Famille Lacertidae Opeel, 1811

Les éléments squelettiques fossiles attribués aux lacertidés montrent une disparité au niveau de la taille permettant une première séparation. Tous les éléments dentaires décrits ici sont morphologiquement caractéristiques des lacertidés, portant des dents pleurodentes, isodontes, cylindriques et mono-, bi- ou tricuspides et sur les dentaires, le canal de Meckel est largement ouvert.

« **Éléments de taille moyenne à grande** »Genre *Timon* Tschudi, 1836*Timon* cf. *lepidus* Daudin, 1802

Figure 13, 6-8

Matériel : Tableau 10.

	BL-5	FN-3	FN-2	ACB-1	ACB-4	CV-1	TD
Prémaxillaire	1	1		2		3	4
Maxillaire	11		1	3			29
Dentaire	27	6		4	1		15
Carré							3
Crânien indet.							1
Vertèbre dorsale	5			4	1		91
Hemibassin	1						8
Humérus							1
Tibia							15
<b>TOTAL</b>	<b>45</b>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>167</b>

Tableau 10. Liste du matériel fossile attribué à *Lacerta* s.l.Tabla 10. Lista del material fósil atribuido a *Lacerta* s.l.

*Description* : Prémaxillaire. Les prémaxillaires sont de grande taille (largeur maximale du plateau prémaxillaire > 4,5 mm, *sensu* Barahona & Barbadillo, 1997). Le processus postérodorsal présente une légère ornementation osseuse sur sa face externe et ses marges latérales possèdent une forme légèrement lancéolée (leaf-shaped, *sensu* Barahona & Barbadillo, 1997). Le nombre de positions dentaires est de 9 sur le prémaxillaire le mieux conservé de CV-1. Tous ces caractères rapprochent ces prémaxillaires à un représentant juvénile ou subadulte de l'espèce *T. lepidus*.

Les éléments dentaires de grande taille de ACB-1 et 4, attribués aux lacertidés, sont relativement fragmentaires, mais portent des dents majoritairement bicuspidés ce qui, d'après Barahona & Barbadillo (1997), s'accorde avec les espèces actuelles *T. lepidus*, *L. schreiberi* et *L. bilineata*. Sur les éléments de Guadix-Baza, les quelques dents, épargnées par l'abrasion, semblent présenter un apex de type monocuspide, ce qui d'après Barahona & Barbadillo (1997) ne serait pas un caractère de *T. lepidus*. Cependant, pour des raisons d'ordre biogéographique et malgré la morphologie des rares dents conservées du matériel de Guadix-Baza, nous attribuons tout ces restes à des individus subadultes de *T. lepidus*, seule espèce présente actuellement dans la Communauté de Valence et dans la province de Grenade.

Les dentaires les mieux conservés de Gran Dolina (TD) permettent une approximation de la longueur du plateau dentaire (*sensu* Barahona & Barbadillo, 1997) légèrement supérieure à 9 mm. D'après les données sur l'actuel fournies par ces auteurs, cette taille, chez les lacertidés ibériques, n'est atteinte que par les espèces *L. bilineata*, *L. schreiberi* et *T. lepidus*. Ces dentaires sont hauts, robustes et le bord médial de la lame horizontale est relativement épais. Les apex des dents sont relativement émoussés

et ne permettent pas d'apprécier le nombre de cuspides. Ces éléments sont donc attribués à un lacertidé adulte de taille moyenne (*L. bilineata/schreiberi*) ou bien, à un individu sub-adulte, dans le cas de *T. lepidus*, qui est actuellement le plus grand lacertidé ibérique. Ces trois espèces sont actuellement présentes en Castille-et-León.

*Distribution et habitat* : Le lézard ocellé (*Timon lepidus*) est une espèce européenne méridionale (péninsule Ibérique, moitié sud de la France et nord-ouest de l'Italie) relativement bien distribuée et relativement commune dans le sud de son aire de répartition. Généralement associé aux biotopes méditerranéens, il fréquente les zones rocheuses ou les maquis dégradés comportant des terrains secs et buissonneux bien exposés, évitant les zones à couverture végétale trop dense (Mateo, 1997).

Dans la province de Grenade, la Communauté de Valence et la région de Murcie, il montre une très vaste distribution tant spatiale qu'altitudinale (Pleguezuelos, 1989; Fernández-Cardenete *et al.*, 2000 ; Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002 ; Mateo, 2002).

Le lézard de Schreiber (*L. schreiberi*) et le lézard vert d'Espagne (*L. viridis*) fréquentent de préférence des biotopes humides. *L. schreiberi*, plus dépendant de l'humidité du milieu, possède une aire de distribution avec des précipitations moyennes annuelles supérieures à 800 mm et des températures moyennes annuelles comprises entre 4 et 12°C (Marco, 1997 ; Arrayago & Bea, 1997 ; Velasco *et al.*, 2005). Ces deux lacertidés vivent dans des milieux divers mais toujours végétalisés comme les pentes pierreuses couvertes de végétation, de broussailles ou de ronces et les petits bois caducifoliés à proximité des rivières permanentes (Velasco *et al.*, 2005).

### « Eléments de petite taille »

Lacertidae indet.

Ces restes (Tab. 11), du fait de leur grande fragmentation ou bien parce que ne possédant, à priori, aucun caractère diagnostique permettant une détermination plus précise, ont été attribués à des petits Lacertidae indéterminés. Nous ne décrivons pas ici ces éléments qui pour certains comme les frontaux, les pariétaux et les jugaux de ACB-3 présentent un ensemble unique de caractères (Blain *et al.*, 2007) qui ne se retrouvent ensemble chez aucune espèce ibérique actuelle telles qu'elles ont été décrites par Barbadillo (1989) et Barahona & Barbadillo (1997 et 1998).

### Famille Anguidae Opper, 1811

Tribu Anguini Augé, 2005

D'après Augé (2005), au sein des Anguinae, deux tribus sont présentes : la tribu des Ophisauri qui correspond aux Anguinae graciles (comprenant le seul genre *Ophisaurus sensu stricto*) à dents cylindriques, connue uniquement sur le continent américain et la tribu des Anguini qui correspond à une lignée avec un nombre réduit de dents caniniformes ou élargies, connue en Eurasie et en Afrique et composée par les genres actuels *Anguis*, *Dopasia*, et *Pseudopus* et fossiles *Ophisauriscus* et *Helvetisaurus* (Eocène-Oligocène).

	BL-5	FN-3	GA-2	FN-1	BA-6	CU-1	ACB-1	ACB-3	ACB-4	CV-1	TD	B-2	CG	CY	CA	CRo	LE	VA
Prémaxillaire							4	8	2		12							
Maxillaire	1					2	33	56	1	14	194	1					1	
Dentaire	5	1	2	2		1	203	274	18	30	463	1		2		9		1
Frontal	1						1	16										
Carré							1	4					1					
Pariétal								6										
Ptérygoïde											1							
Jugal								4			1							
Scapulo-coracoïde							1				1							
Vertèbre cervicale							2											
Vertèbre dorsale	2				2		69	11	10	1	346				1			
Vertèbre sacrée										2			1					
Vertèbre caudale							32	14										
Hemi-bassin							7	83	1	1	140							
Humérus	1			1			8	37			5			1				
Fémur							4	59	3				1					
Tibia				1				3										
<b>TOTAL</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>365</b>	<b>575</b>	<b>35</b>	<b>48</b>	<b>1172</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

Tableau 11. Liste du matériel fossile attribué aux Lacertidae indéterminés.

Tabla 11. Lista del material fósil atribuido a los lacertidos indeterminados.

**Genre *Dopasia* Gray, 1853***Dopasia* sp.

Figure 14, 1-8

*Matériel* : Tableau 12.

	BL-5	FN-3	BA-6	ACB-1	ACB-4
Maxillaire	1				1
Vertèbre dorsale	23			4	2
Vertèbre caudale	7	1	1	2	
Ostéoderme	22		1	10	
<b>TOTAL</b>	<b>53</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>16</b>	<b>3</b>

Tableau 12. Liste du matériel fossile attribué au genre *Dopasia*.Tabla 12. Lista del material fósil atribuido al género *Dopasia*.

*Description* : Maxillaire. Les deux maxillaires sont incomplets : celui de BL-5 correspond à la partie postérieure et celui de ACB-4 à la partie antérieure. Ils portent des dents relativement espacées, subpleurodontes, monocuspides, de morphologie caniniforme à base élargie. L'apex est pointu et recourbé postéro-médialement. Cette



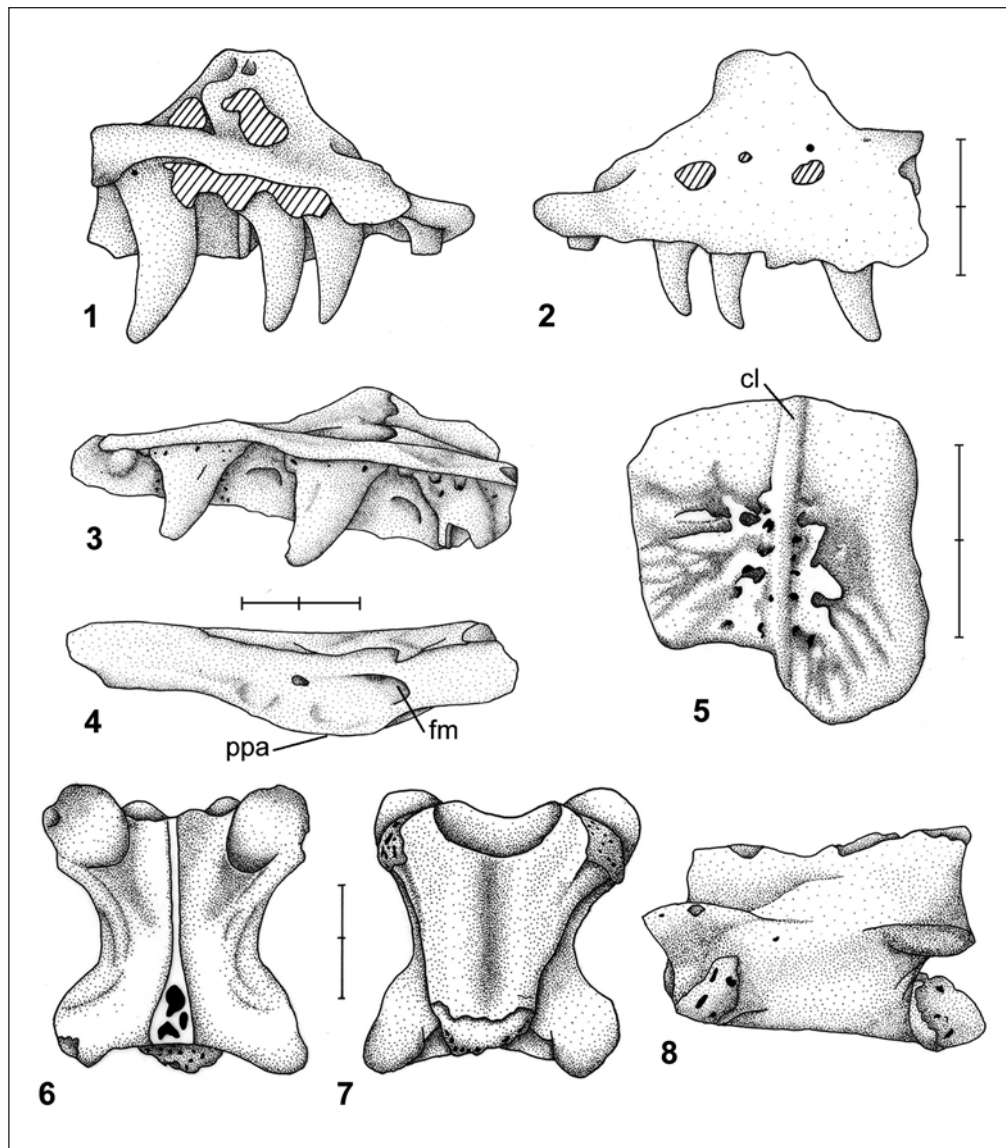


Figure 14. *Dopasia* sp., 1-2 : Maxillaire gauche (ACB-4), vues linguale et labiale ; 3-4 : Maxillaire gauche (BL-5), vue linguale et dorsale ; 5 : Ostéoderme médiadorsal (BL-5), vue dorsale ; 6-8 : Vertèbre dorsale (BL-5), vues dorsale, ventrale et latérale gauche. Abréviations : cl, carène longitudinale ; fm, foramen maxillaire ; ppa, processus palatin. Echelles = 2 mm.

Figura 14. *Dopasia* sp., 1-2: Maxilar izquierdo (ACB-4), vistas lingual y labial; 3-4: Maxilar izquierdo (BL-5), vista lingual y dorsal; 5: Osteoderma mediadorsal (BL-5), vista dorsal; 6-8: Vértebra dorsal (BL-5), vistas dorsal, ventral y lateral izquierda. Escalas = 2 mm.

morphologie dentaire est caractéristique de la tribu eurasiennne et nord-africaine des Anguini, telle qu'elle a été définie par Augé (2005). Les deux maxillaires fossiles ne montrent pas les caractères dits primitifs décrits chez les formes actuelles d'*Ophisaurus* américaines, les Gerrhonotinae et les Diploglossinae, à savoir des dents plus nombreuses possédant une couronne tordue le long du grand axe de la dent, un apex strié en forme de biseau (non pointu et non plus ou moins recourbé) et une base dentaire en forme de cylindre.

Sur le maxillaire de BL-5, environ un tiers de la longueur totale de la dent dépasse la crête dentaire. En vue dorsale, le plateau dentaire est relativement étroit et porte un foramen maxillaire et un processus palatin bien développés. Contrairement au genre *Xenops* (Glyptosaurinae), en vue linguale, le bord de la lame horizontale de notre fossile est relativement épais et arrondi et en vue dorsale, le foramen maxillaire (*canalis nervi alveolaris superioris*, sensu Roček, 1984) s'ouvre postéro-dorsalement et non verticalement sur la surface dorsale de la lame horizontale. La morphologie générale du maxillaire de ACB-4 est relativement identique à celle décrite pour le maxillaire de BL-5, même s'il est plus gracile et doit provenir d'un individu plus jeune. Les dents du maxillaire de ACB-4 sont hautes et la moitié de la longueur totale de la dent dépasse la crête dentaire.

A l'intérieur de la tribu des Anguini, les maxillaires de BL-5 et de ACB-4 diffèrent par leur dentition mais aussi par leur petite taille du genre *Pseudopus* qui présentent des dents à apex fortement élargi : *Pseudopus moguntinus* (Oligocène et Miocène), *Pseudopus laurillardi* (Miocène inférieur de Béon 1, Rage & Bailon, 2005 et Miocène moyen de Sansan, Augé & Rage, 2000), *P. pannonicus* (Pliocène) et l'actuel *P. apodus*. Les genres *Ophisauriscus* et *Helvetisaurus* ne sont connus que dans l'Eocène-Oligocène européen (Augé, 2005) et pour cela ont été écartés. Les maxillaires diffèrent d'*Anguis fragilis* par leur taille légèrement plus grande et leurs dents qui semblent beaucoup moins longues, plus robustes et plus coniques et qui ne présentent pas la forme « en crochet » caractéristique d'*Anguis*. De plus, en vue dorsale, le foramen maxillaire visible sur le maxillaire de BL-5 semble beaucoup plus grand par rapport à la largeur de la lame horizontale tout comme chez *Dopasia* et *Pseudopus*, que chez *Anguis*, ce qui tend à rétrécir la distance entre le foramen maxillaire et le bord lingual de la lame horizontale.

Vertèbres. Les vertèbres dorsales sont de taille moyenne [longueur moyenne du centrum = environ 4 mm (BL-5) et 3 mm (ACB-1 et ACB-4)]. Elles sont procoeles, aplaties dorso-ventralement et modérément allongées dans l'ensemble. En vue ventrale, le centrum est relativement triangulaire, légèrement plus long que large et possède une surface ventrale plate ou plus rarement légèrement convexe, avec des marges latérales bien marquées. Les marges latérales du centrum divergent légèrement vers l'avant alors que, chez *Anguis*, elles restent parallèles et que, chez les représentants actuels et fossiles du genre *Pseudopus*, cette divergence est beaucoup plus forte (Roček, 1984 ; Bailon, 1991 ; Augé, 1992). En vue dorsale, la limite postérieure de l'arc neural est faiblement concave et l'étranglement entre les zygapophyses est bien marqué. En vue latérale, la neurépine est relativement haute sur la moitié postérieure de l'arc neural et, postérieurement, elle est prolongée en une petite pointe interzygapophysaire qui ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses. Le condyle et le cotyle sont aplatiss dorso-ventralement. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont plus ou moins ovales

suivant la position de la vertèbre. Les caractères morphologiques énumérés ci-dessus, ainsi que la taille de ces vertèbres permettent un rapprochement avec le genre *Dopasia*.

Les vertèbres caudales, quant-à-elles, se distinguent des vertèbres dorsales, par un plus grand allongement du centrum ainsi que par des hémaphyses fusionnées au deux tiers postérieurs du centrum.

Ostéodermes. Les ostéodermes sont simples, avec une ornementation dermique relativement discrète, formée de sillons anastomosés (ornementation vermiculée). Les ostéodermes dorsaux possèdent une aire basale rectangulaire et limitée postérieurement par un rebord rectiligne. Les bords latéraux sont taillés en biseau, et, antérieurement, il existe une surface lisse (surface de glissement). Une carène longitudinale est présente et bien marquée sur les ostéodermes médio-dorsaux : ce caractère permet de distinguer les genres *Dopasia* et *Pseudopus* du genre *Anguis*, chez qui cette carène est absente (Hoffstetter, 1962). Les ostéodermes se différencient de ceux du genre *Pseudopus* par une ornementation moins vigoureuse et des Glyptosaurinae qui possèdent une ornementation de type punctiforme (Augé, 2003).

En conclusion, la morphologie générale des maxillaires (des dents surtout), la base plane et lisse du centrum des vertèbres dorsales, et l'ornementation dermique des ostéodermes permettent d'attribuer notre matériel fossile à un Anguinae de la tribu des Anguini. A l'intérieur de la tribu des Anguini, la morphologie et la taille des différents éléments osseux, permettent d'exclure les genres *Pseudopus* et *Anguis*. Aucune attribution précise à une espèce du genre *Dopasia* ne se dégage des comparaisons précédentes. La détermination des espèces fossiles au sein du genre *Dopasia* repose essentiellement sur la morphologie de l'os pariétal (Klembara, 1979, 1981) et du dentaire (Roček, 1984 ; Augé, 1992). D'après Bailon (1991), deux formes différentes semblent être représentées dans le Pliocène supérieur de Catalogne : *Ophisaurus* (= *Dopasia*) sp. de Balaruc II (France) et aff. *Ophisaurus* (= *Dopasia*) sp. des Iles Medas (Espagne). La morphologie générale des dents des formes de Balaruc II et des Iles Medas, dents plus cylindriques, semble différente de celle de notre matériel. Un rapprochement éventuel avec une espèce du genre *Dopasia*, devra donc être étayé par un matériel plus complet.

Dans les gisements autres que BL-5 et ACB-4 (Tab. 12), les vertèbres et/ou les ostéodermes sont rapportés au niveau du genre (*Dopasia*).

*Distribution et habitat* : Le genre *Dopasia* n'est plus représenté actuellement en Europe : l'espèce européenne *apodus* ayant été rattachée au genre *Pseudopus* (Gasc *et al.*, 1997). Peu de données sont connues sur les affinités de ce groupe dont les plus proches populations actuelles géographiquement, vivent au Nord du Maroc avec l'espèce *D. koellikeri*. Les populations marocaines sont connues vraisemblablement dès le Pliocène terminal (Bailon, 2000). Toutefois, comme le signale Augé (2005), l'attribution de l'espèce *koellikeri* d'Afrique du Nord au genre *Dopasia* doit encore être confirmée. Dans son cadre de vie, l'orvet du Maroc (*D. koellikeri*) est présent dans les forêts de feuillus et de conifères dans l'étage bioclimatique sub-humide (Bons & Geniez, 1996). Climatiquement, ces forêts connaissent des étés très chauds et secs, avec des hivers relativement humides et doux. Les températures moyennes annuelles sont comprises entre 13°C et 19°C avec des précipitations moyennes annuelles entre 350 et 800 mm (Benabid, 1985).

**Genre *Pseudopus* Merrem, 1820**  
*Pseudopus* cf. *pannonicus* Kormos, 1911  
 Figure 15, 1-13

*Matériel* : Le genre *Pseudopus* est représenté à Cova Bonica par 183 éléments (4 maxillaires, 3 dentaires, 1 fragment de pariétal, 4 vertèbres dorsales, 11 vertèbres caudales et 160 ostéodermes).

*Description* : Maxillaire. En vue labiale, les maxillaires montrent un processus pré-frontal qui semble modérément haut et muni d'une ornementation dermique. Sur le maxillaire le plus complet, au moins trois foramens maxillaires sont visibles, dont le dernier est plus développé et est prolongé par un sillon longitudinal postérieur. La crête dentaire est relativement droite. Le processus zygomatique semble long et robuste. Un profond sillon sépare la zone d'ossification dermique de la rangée des foramens maxillaires labiaux. Les dents, subpleurodentes, monocuspides et cylindriques, sont petites antérieurement et deviennent progressivement de plus en plus larges et robustes postérieurement, avec un apex bulbeux, émoussé par l'érosion dans le cas de notre matériel fossile. En vue linguale, la lame horizontale est bien développée avec un bord ventral légèrement convexe. En vue dorsale, le plateau dentaire est large.

D'après Fejérvary-Langh (1923), Młynarski (1960 et 1962), Klembara (1981), Estes (1983) et Młynarski *et al.* (1984), l'espèce fossile *P. pannonicus* se distingue uniquement par sa plus grande taille de l'espèce actuelle *P. apodus*. Notre matériel présente une taille et une morphologie identique aux maxillaires attribués à *P. pannonicus*, du Pliocène de Reźbielice Królewskich (Pologne ; Młynarski, 1960), de Tardosbánya (Hongrie ; Klembara, 1986b) et d'Ivanovce (Slovaquie ; Klembara, 1986b). Notre maxillaire le plus complet mesure 20,76 mm de long ; celui de Reźbielice Królewskich : 20 mm, de Tardosbánya : 20,2 mm (V 84156) et 18,4 mm (V 84157) et d'Ivanovce : 18,6 mm (SÚÚG 4). Nous attribuons donc ces maxillaires à l'espèce *P. pannonicus*.

Dentaire. Les dentaires sont fragmentaires. Le dentaire le mieux conservé, possède des dents subpleurodentes, robustes avec des apex arrondis. Les dents les plus antérieures ne sont pas conservées et les dents postérieures deviennent légèrement plus larges et bulbeuses. En vue labiale, le dentaire conserve au moins trois foramens labiaux dont le dernier est le plus développé et est prolongé par un sillon longitudinal postérieur. En vue linguale, douze positions dentaires sont visibles. La lame horizontale montre une légère impression correspondant à l'impression du splénial, l'épine spléniale (*sensu* Fejérvary-Langh, 1923) n'ayant pas été préservée. Une échancrure correspondant au foramen alvéolaire antérieur-inférieur est présente. Sur le dentaire (V 84146) de Tardosbánya (Hongrie ; Klembara, 1986b), attribué à *P. pannonicus*, les dents sont moins espacées et beaucoup plus robustes que sur notre matériel. Ce dentaire de Tardosbánya suggère la présence de 13 dents sur un élément complet et mesure 29,8 mm de long. Notre dentaire le plus complet mesure 19,66 mm de long et suggère, par la morphologie de ses dents, son appartenance à un individu juvénile.

Pariétal. La moitié postérieure du plateau pariétal est conservée. Le foramen pariétal incomplet, occupe une position centrale par rapport à la largeur de l'os. En vue dorsale, les processus supraoccipitaux sont dirigés postéro-latéralement. La majeure partie de l'os porte une ornementation dermique de type vermiculée excepté

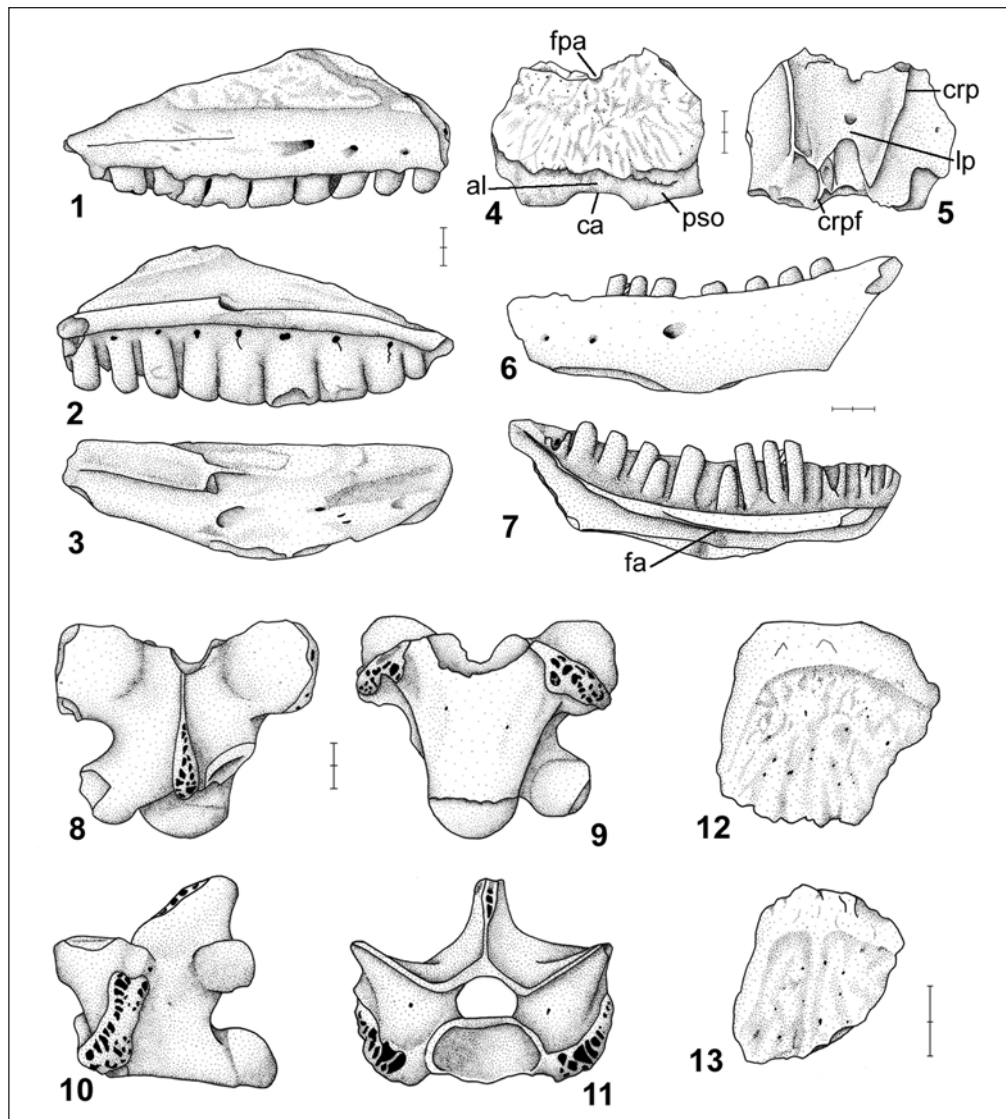


Figure 15. *Pseudopus* cf. *pannonicus*, Cova Bonica, 1-3 : Maxillaire droit, vues labiale, linguale et dorsale ; 4-5 : Pariétal, vues dorsale et ventrale ; 6-7 : Dentaire gauche, vues labiale et linguale ; 8-11 : Vertèbre dorsale, vues dorsale, ventrale, latérale gauche et antérieure ; 12 : Ostéoderme latérodorsal, vue dorsale ; 13 : Ostéoderme médiodorsal, vue dorsale. Abréviations : al, *area levis* ; ca, *carina arcuata* ; crp, crête pariétale (branche antérieure) ; crpf, crête post-fovéale ; fa, foramen alvéolaire antérieur-inférieur ; fpa, foramen pariétal ; lp, *lamina parietalis* ; pso, processus supraoccipital. Echelles = 2 mm.

Figura 15. *Pseudopus* cf. *pannonicus*, Cova Bonica, 1-3: Maxilar derecho, vistas labial, lingual y dorsal; 4-5: Parietal, vistas dorsal y ventral; 6-7: Dentario izquierdo, vistas labial y lingual; 8-11: Vértebra dorsal, vistas dorsal, ventral, lateral izquierda y anterior; 12: Osteodermo laterodorsal, vista dorsal; 13: Osteodermo mediodorsal, vista dorsal. Escalas = 2 mm.

sur la base des processus supraoccipitaux qui est lisse. Cette surface lisse (*area levis*; *sensu* Fejérváry-Láng, 1923) est plus importante chez *Pseudopus* que chez *Dopasia* et *Anguis* (Klembara, 1979 et 1986a) : toutefois le pariétal fossile montre une surface lisse relativement faible et qui semble intermédiaire entre les deux morphologies. Aucun sillon, à l'intérieur de la surface sculptée, ne délimite une aire interpariétale ou occipitale. Latéralement, la limite de la surface sculptée semble correspondre au bord de l'os pariétal. La *carina arcuata* forme une encoche pariétale relativement faible, typique du genre *Pseudopus* (Klembara, 1979 et 1986a).

En vue ventrale, la lame pariétale (*lamina parietalis*) est bordée latéralement par une crête pariétale. La branche antérieure de la crête pariétale forme avec le bord postérieur de la *lamina parietalis* une limite postérieure en une forme de bec, qui atteint à peine le bord interne du processus supraoccipital alors que chez *Dopasia* et *Anguis*, il le dépasse fortement (Klembara, 1979). La crête postfovéale, courte et bien développée, s'incline antéro-latéralement et converge antérieurement avec la crête pariétale correspondante.

La fragmentation de notre pariétal rend la comparaison de taille difficile avec le matériel de Tardosbánya et d'Ivanovce (Klembara, 1986b), cependant, nous avons estimé, à partir des photographies, la largeur du pariétal à la base des processus supraoccipitaux : Ivanovce (S ÚÚG 1) = 17,8 mm, Tardosbánya (V 84126) = 12,5 mm et (V 84125) = 13,4 mm. Ces tailles sont légèrement supérieures à notre matériel qui mesure 9,14 mm. Chez les espèces fossiles et actuelles des genres *Anguis* et *Dopasia*, la largeur du pariétal à la base des processus supraoccipitaux est inférieure à 5 mm sauf chez *D. spinari* du Miocène de Stockerau (Slovaquie ; Klembara, 1986a), où la largeur est égale à 6,1 mm.

Vertèbres. Les vertèbres dorsales sont procoeles, robustes, toutes plus larges que longues, aplaties dorso-ventralement et de grande taille. En vue ventrale, le centrum est triangulaire et plat, avec des limites latérales bien marquées, droites, divergentes antérieurement. Il n'y a pas d'étranglement précondyloire et les foramens subcentraux sont petits et rarement visibles. Les surfaces articulaires des postzygapophysies, souvent détériorées dans le matériel fossile, sont rectangulaires et étirées latéralement. En vue dorsale, les vertèbres montrent un étranglement interzygapophysaire fortement marqué. En vue latérale, la neurépine est légèrement plus haute que longue et avec des bords antérieur et postérieur inclinés vers l'arrière. Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement.

Les vertèbres caudales sont plus longues que larges. Les hémaphyses sont toujours fusionnées au centrum et, postérieurement, la neurépine constitue une longue pointe. Les processus transverses sont aplatis dorso-ventralement, placés sous les prézygapophysies et dirigés antéro-ventralement.

D'après Młynarski *et al.* (1984), le matériel attribué à *P. pannonicus* de Weze II (Pologne) est de la même taille que celui de Rebielice Królewskich et plus petit que Weze I. La vertèbre dorsale figurée de Weze II possède un centrum long de 7,3 mm. Les vertèbres dorsales de Montoussé 5 (Pliocène supérieur, France ; Bailon, 1991) possèdent un centrum dont la longueur maximale atteint 8,5 mm. Klembara (1986b) donne les mesures suivantes pour *P. pannonicus* : à Ivanovce, 11,7 mm (SÚÚG 9) et à Tardosbánya 8,2 mm (V 84164), 9,8 mm (V 84163) et 9,6 mm (V84162) ; et 5 mm pour *P. apodus* (SÚÚG 29), à Ivanovce. Pour le genre *Dopasia*, la longueur du centrum des vertèbres dorsales est inférieure à 4 mm dans les gisements des Iles Medas

(Bailon, 1991), de la Dépression de Guadix-Baza (ce travail) et de Almera-Casablanca 1 et 4 (ce travail). Les 4 vertèbres dorsales fossiles de Cova Bonica mesurent 7,70, 7,70, 7,63 et 7,44 mm et par conséquent rentrent dans la variabilité de *P. pannonicus*.

Ostéodermes. Les ostéodermes sont simples et possèdent une ornementation dermique de type vermiculée. La plus grande partie du matériel fossile est constituée par des ostéodermes latéro-dorsaux et latéro-ventraux, alors que les ostéodermes médio-dorsaux (ostéodermes montrant une carène longitudinale) sont relativement peu nombreux. Comme nous l'avons déjà mentionné, cette carène longitudinale sur les ostéodermes médio-dorsaux permet de distinguer les genres *Dopasia* et *Pseudopus* du genre *Anguis*, chez qui cette carène est absente (Hoffstetter, 1962). Notre matériel fossile ne présente pas une ornementation vigoureuse, comme cela est normalement le cas chez le genre *Pseudopus*, mais cela doit certainement être due à l'érosion du matériel.

En conclusion, les différents éléments osseux fossiles montrent clairement la présence d'un représentant du genre *Pseudopus* dans le gisement de Cova Bonica. La grande taille de certains éléments permet une attribution, avec prudence, à l'espèce fossile *P. pannonicus*. Le matériel fossile de taille moyenne présente des caractères plus graciles, pouvant suggérer une appartenance à un individu juvénile de l'espèce *P. pannonicus*.

*Distribution et habitat* : Le seul représentant actuel du genre, l'orvet des Balkans ou pseudope de Pallas (*Pseudopus apodus*) possède une aire de répartition restreinte à une large zone littorale de la péninsule balkanique (de l'Istrie jusqu'à la Dobroudja), à la Crimée, à la Caucase, à l'île de Rhodes ainsi qu'à l'Asie mineure, la Syrie, l'Iran et la région transcaspienne (Gasc *et al.*, 1997). C'est une espèce qui fréquente les biotopes secs et broussailleux, parfois les petits bois clairsemés mais évite les forêts denses (Matz & Weber, 1983). Les conditions climatiques et environnementales de ces régions du Sud-Est de l'Europe ont déjà été décrites pour les Agamidae.

L'espèce fossile *P. pannonicus* ne montre aucune différence morphologique majeure avec l'espèce actuelle *P. apodus* (excepté sa plus grande taille) et par conséquent devait posséder des affinités écologiques relativement semblables selon Młynarski (1962). D'après cet auteur, il est possible que durant la fin du Pliocène et le début du Pléistocène, *P. pannonicus* ait été l'espèce nordique du genre *Pseudopus*, alors que *P. apodus*, déjà présent, ait possédé une distribution plus méridionale, en Europe centrale.

**Genre *Anguis* Linnaeus, 1758**  
*Anguis fragilis* Linnaeus, 1758

*Matériel* : Le genre *Anguis* est représenté par 111 vertèbres à Gran Dolina, par une unique vertèbre dorsale à Cova del Rinoceront, à Bagur 2 et à Vallirana.

*Description* : Vertèbre. Les vertèbres dorsales sont petites (longueur du centrum < 3 mm) et procoeles, avec un condyle postérieur et un cotyle antérieur aplatis dorso-ventralement. En vue latérale, la neurépine est longue et modérément haute et postérieurement, elle constitue une pointe interzygapophysaire qui ne dépasse pas la limi-

te postérieure des postzygapophyses. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont ovales, modérément dirigées vers l'avant et inclinées vers le haut. En vue ventrale, le centrum, plus long que large, possède une surface ventrale plate, et avec des marges latérales parallèles, postérieurement, sur plus de la moitié de leur longueur. Les foramens latéraux sont petits et se situent sur la moitié antérieure de la vertèbre.

Les vertèbres caudales présentent un plus grand allongement par rapport aux vertèbres dorsales, des hémaphyses fusionnées au centrum sur sa moitié postérieure et de processus transverses bien développés et aplatis dorso-ventralement.

Les vertèbres dorsales appartenant au genre *Anguis* se caractérisent principalement des autres Anguinés (*Dopasia* et *Pseudopus*) par leur petite taille, mais aussi par leur forme relativement allongée et les marges latérales du centrum parallèles. Ces vertèbres fossiles ne présentent aucune différence morphologique avec celles de l'espèce actuelle *A. fragilis*, cependant pour le gisement de Vallirana (MN17) l'attribution a été faite au niveau du genre seulement.

*Distribution et habitat* : L'orvet (*A. fragilis*) est une espèce eurasiatique à très large répartition européenne à l'exception de l'Irlande, d'une grande partie de la Scandinavie, du sud de l'Espagne et du sud du Péloponnèse. Dans la péninsule Ibérique, la limite méridionale de son aire de distribution est constituée par la vallée de l'Èbre, le Système Central et au Portugal, il ne semble pas franchir le Taje (Barbadillo & Sánchez-Herráiz, 1997 ; Galán, 2002a). Il s'agit d'une espèce de mœurs crépusculaires et nocturnes, dont la présence semble en grande partie liée à un indice d'humidité du milieu relativement élevé. Il fréquente les zones avec une forte couverture végétale, les lisières ou les clairières de bosquets, mais aussi les prairies et les zones plus ouvertes.

Dans la province de Navarre (Gosá & Bergerandi, 1994), l'espèce fréquente la forêt caducifoliée et de préférence l'Hêtraie (*hayedo*) et les landes associées en bordure d'espaces ouverts. Dans la province de Palencia, il peut atteindre 2300 m d'altitude (Velasco *et al.*, 2005), bien qu'il soit plus abondant dans les zones de basse et de moyenne montagne.

En Catalogne, l'orvet est amplement distribué, surtout dans le nord de la région, mais ses populations se raréfient vers le Sud des provinces de Tarragone et de Lleida, où toutefois elles persistent à la faveur des microhabitats les plus humides (Llorente *et al.*, 1995 ; Montori, 1997). Son aire de distribution semble conditionnée par l'isoyète de 600 mm de précipitations moyennes annuelles, la température et l'altitude n'influant que peu.

**Sous-ordre SERPENTES** Linnaeus, 1758  
**Famille Colubridae** Oppel, 1811

Traditionnellement, les paléontologues distinguent deux morphotypes vertébraux à l'intérieur de la famille des Colubridae : le morphotype « Natriciné » avec des vertèbres dorsales possédant une hypapophyse et le morphotype « Colubriné » avec des vertèbres dorsales n'en possédant pas. Cette séparation ne reflète qu'un artefact paléontologique et ne possède aucune valeur d'un point de vue systématique.



**Vertèbre dorsale de type « Natriciné » avec hypapophyse**  
**Genre *Natrix* Laurenti, 1768**  
*Natrix maura* (Linnaeus, 1758) ; *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)  
 Figure 16, 1-5

*Matériel* : Tableau 13.

	BL-5	FN-3	FN-2	GA-H	O-4	GC	ROA-C	ACB-1	ACB-3	CV-1	TDD	B-2	CG	CA	CB0	CR
<i>Natrix maura</i>																
Vertèbre dorsale	753	47		1	2		1	7		1	182	5				
<i>Natrix natrix</i>																
Vertèbre cervicale															1	
Vertèbre dorsale	6	5							2		52	15	1		7	1
<i>Natrix sp.</i>																
Vertèbre cervicale												1				
Vertèbre dorsale			1			1						15	1	1		
<b>TOTAL</b>	<b>759</b>	<b>52</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>234</b>	<b>36</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>1</b>

Tableau 13. Liste du matériel fossile attribué au genre *Natrix*.

Tabla 13. Lista del material fósil atribuido al género *Natrix*.

*Description* : Chez le genre *Natrix*, les vertèbres dorsales portent une hypapophyse et l'arc neural est convexe en vue postérieure (Szyndlar, 1984). Le condyle et le cotyle sont petits et circulaires et les parapophyses portent des processus parapophysaires. Les vertèbres dorsales attribuées à *N. maura* se différencient principalement par la morphologie du centrum, celui-ci, étant légèrement convexe et avec des marges latérales plus ou moins diffuses, tandis que chez *N. natrix*, le centrum est généralement plat et les marges latérales sont bien marquées. La morphologie de l'extrémité de l'hypapophyse et des processus paradiapophysaires, malheureusement rarement préservée sur les vertèbres fossiles, est plus gracile et avec une extrémité pointue chez *N. maura*, alors que chez *N. natrix*, elle est robuste et obtuse (Szyndlar, 1984).

*Distribution et habitat* : La couleuvre à collier (*N. natrix*) est une espèce médio-européenne septentrionale répandue dans toute la péninsule Ibérique à l'exception de grandes zones au centre et au sud, où l'aridité limiterait son extension (Santos *et al.*, 1997b et 2002b). Elle est présente dans un grand nombre de milieux : bosquets de rives, pinèdes, chênaies et bosquets mixtes, ainsi qu'en prairie et en zones buissonneuses. A la différence de sa congénère, *N. natrix* semble plus liée aux écosystèmes et environnements humides et frais, mais moins dépendante des points d'eau. La distribution de la couleuvre vipérine (*Natrix maura*), sans dépasser l'étage supraméditerranéen, est conditionnée presque uniquement par la présence d'eau et de ce fait semble montrer une certaine indépendance vis-à-vis des autres facteurs environnementaux (Santos *et al.*, 1997a et 2002a) à l'exception de l'altitude et du froid. D'après Pleguezuelos & Villafranca (1997), ces deux espèces possèdent une distribution altitudinale relativement identique (jusqu'à 1350 m pour *N. natrix* et 1500 m pour *N. maura* dans les Pyrénées), cependant, *N. natrix* montre de plus forts effectifs que *N. maura* pour des altitudes supérieures à 800 m.

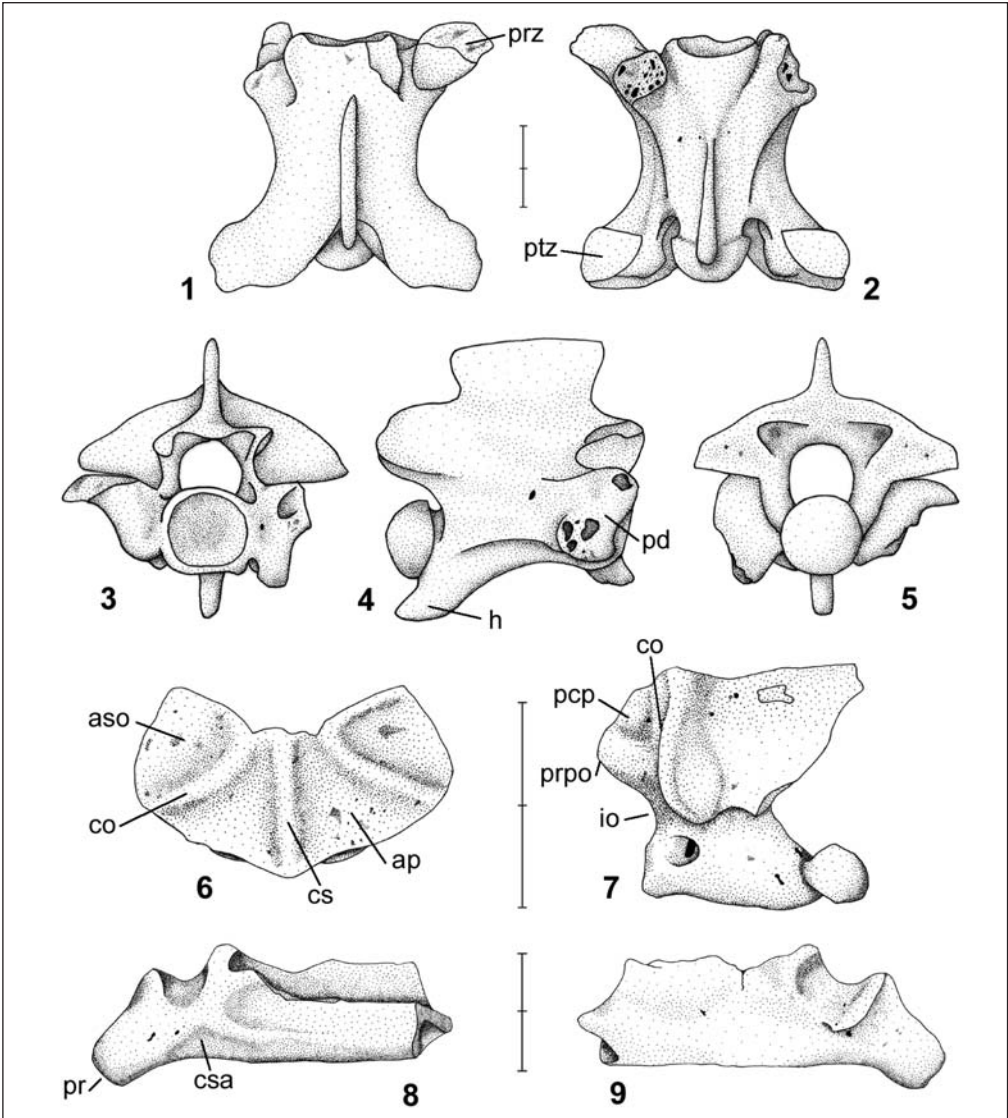


Figure 16. 1-5 : *Natrix maura*, Vertèbre dorsale (CV-1), vues dorsale, ventrale, antérieure, latérale droite et postérieure ; 6-7 : *Coronella girondica*, 6 : Supraoccipital (ACB-3), vue dorsale, 7 : Exoccipital gauche (ACB-3), vue latérale ; 8-9 : *Rhinechis* sp., Articulaire s.l. droit (ACB-3), vues latérale et médiale. Abréviations : ap, aire postérieure ; aso, aire supraoccipitale ; co, crête occipitale ; cs, crête sagittale ; csa, crête supraangulaire ; h, hypapophyse ; io, incisure otique ; pcp, processus parotique ; pd, paradiapophyse ; pr, processus rétroarticulaire ; prpo, protubérance postoccipitale ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse. Echelles = 2 mm.

Figura 16. 1-5 : *Natrix maura*, Vértebra dorsal (CV-1), vistas dorsal, ventral, anterior, lateral derecha y posterior ; 6-7 : *Coronella girondica*, 6 : Supraoccipital (ACB-3), vista dorsal, 7 : Exoccipital izquierdo (ACB-3), vista lateral ; 8-9 : *Rhinechis* sp., Articular s.l. derecho (ACB-3), vistas lateral y medial. Escalas = 2 mm.

*N. maura* est largement distribuée dans la province de Grenade, la Communauté de Valence, la région de Murcie et en Catalogne avec toutefois quelques lacunes liées à une forte aridité comme cela est le cas le long du littoral de la région de Murcie (Salvador & Pleguezuelos, 2002), où bien lorsqu'elle entre en compétition avec sa congénère *N. natrix*, plus adaptée aux milieux humides et frais (Gosá & Bergerandi, 1994).

La distribution de *N. natrix* semble être limitée vers le sud de la péninsule Ibérique par la raréfaction des biotopes frais. Ainsi, sa présence est très ponctuelle et restreinte au sud-ouest de la province de Grenade (Pleguezuelos, 1989 ; Fernández-Cardenete *et al.*, 2000) ; dans la Communauté de Valence, *N. natrix* semble plus fréquente le long de la côte dans les zones de marais (*humedales*) (Lacomba & Sancho, 1999 ; Jiménez *et al.*, 2002) ; et en Catalogne (Llorente *et al.*, 1995), elle se comporte comme une espèce de basse altitude avec de forte densité au dessous de 400 m et est surtout représentée dans les provinces de Gironne et de Barcelone, montrant une distribution plus ponctuelle et très rare dans les zones du Ponent.

### Vertèbre dorsale de type « Colubriné » sans hypapophyse

Au contraire des Vipéridés et des « Natricinés », les vertèbres dorsales appartenant aux « Colubrinés » se caractérisent par l'absence d'hypapophyses.

**Genre *Coronella* Laurenti, 1768**

*Coronella girondica* (Daudin, 1803) ; *Coronella austriaca* Laurenti, 1768

Figures 16, 6-7 et 17, 1-5

Matériel : Tableau 14.

	BL-5	FN-3	CU-1	ACB-1	ACB-3	ACB-4	CV-1	TD	B-2	CA	CB0	CR	LE	LF	VA
<i>Coronella austriaca</i>															
Vertèbre dorsale								262							
<i>Coronella girondica</i>															
supraoccipital					1										
exoccipital					1										
Vertèbre dorsale				18	87	3	10	1	4	2	2	1			1
<b>cf. <i>Coronella</i></b>															
Vertèbre dorsale													2		
<i>Rhinechis scalaris</i>															
articulaire s.l. droit					1										
Vertèbre cervicale							1								
Vertèbre dorsale	20	3	1	9	30		21	56	5	2	23				1
<i>Malpolon monspessulanus</i>															
Vertèbre dorsale	9	3		18	6	3	39		10		9	33		1	
“Colubriné” indet.															
Vertèbre dorsale	25	7		26	152	2	8	131	3		18		5		1
<b>TOTAL</b>	<b>54</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>71</b>	<b>278</b>	<b>6</b>	<b>79</b>	<b>450</b>	<b>22</b>	<b>4</b>	<b>52</b>	<b>34</b>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>3</b>

Tableau 14. Liste du matériel fossile attribué aux « Colubrinés ».

Tabla 14. Lista del material fósil atribuido a los “Colubrinos”.

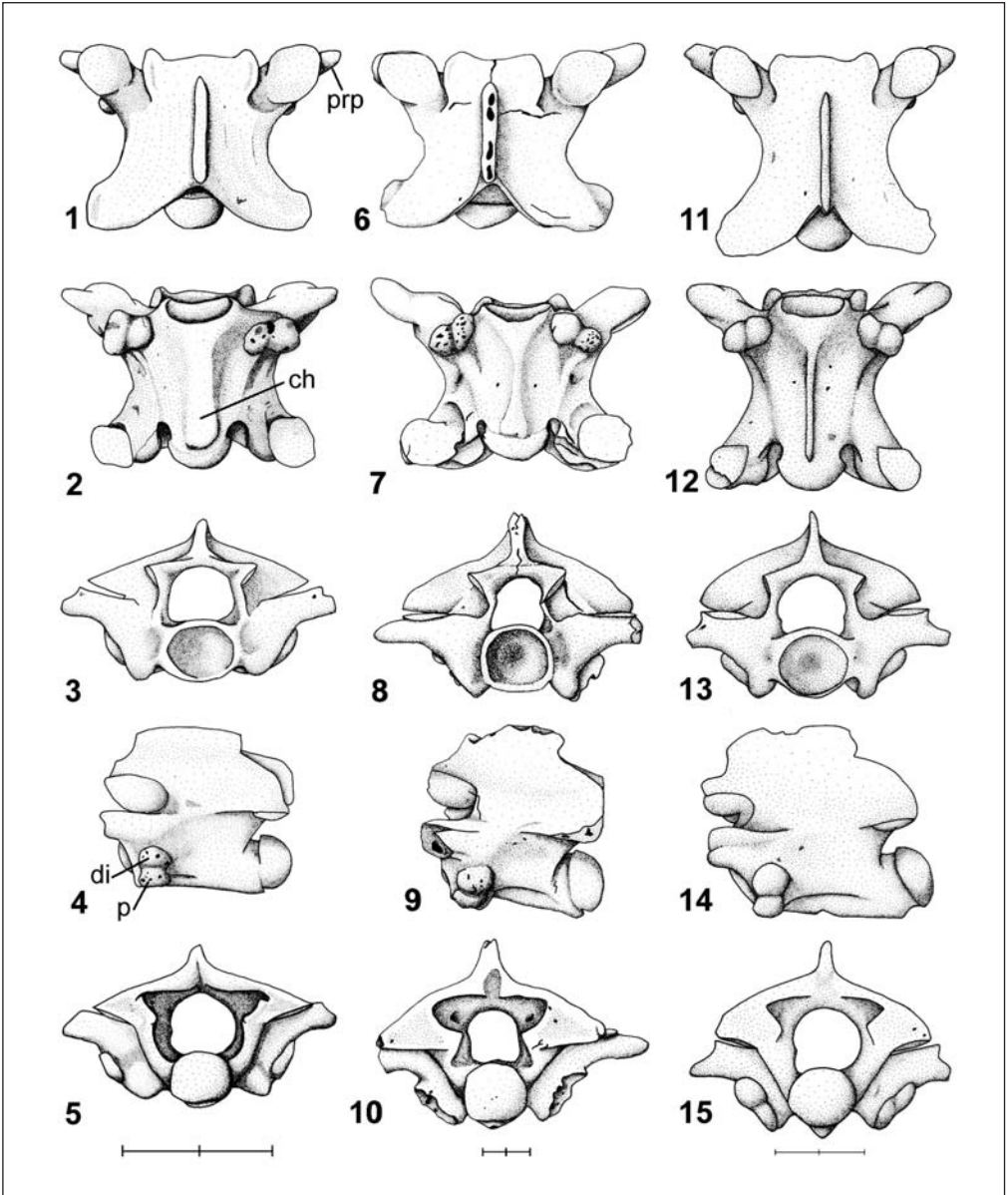


Figure 17. Vertèbres dorsales, (de haut en bas) vues dorsale, ventrale, antérieure, latérale gauche et postérieure 1-5 : *Coronella girondica* (ACB-3) ; 6-10 : *Rhinechis scalaris* (BL-5) ; 11-15 : *Malpolon monspessulanus* (CV-1). Abréviations : ch, carène hémale ; di, diapophyse ; p, parapophyse ; prp, processus paradiapophysaire. Echelles = 2 mm.

Figura 17. Vértebras dorsales, (de arriba a abajo) vistas dorsal, ventral, anterior, lateral izquierda y posterior 1-5 : *Coronella girondica* (ACB-3) ; 6-10 : *Rhinechis scalaris* (BL-5) ; 11-15 : *Malpolon monspessulanus* (CV-1). Escalas = 2 mm.

*Description* : Parmi le matériel fossile du gisement de ACB-3 attribué à *C. girondica*, un supraoccipital et un exoccipital ont déjà été décrits et figurés dans Blain *et al.* (2007) : nous reprenons ici succinctement cette description.

Supraoccipital. Nettement plus large que long, il possède une forme pentagonale inversée. Sur la surface dorsale convexe, les aires supraoccipitale et postérieure montrent un développement semblable. Les forams supraoccipitaux ne sont pas visibles sur le fossile. La forte concavité du bord antérieur le différencie aisément des genres *Natrix* et des espèces *Rh. scalaris* et *H. hippocrepis*. Le développement relatif des aires postérieure et supraoccipitale du fossile permet de le différencier de *M. monspessulanus* chez qui, l'aire supraoccipitale est très développée aux dépens de l'aire postérieure et du genre *Vipera* chez qui, au contraire, l'aire postérieure est la plus développée et l'aire supraoccipitale très réduite. Le faible développement des crêtes sagittale et occipitale rapproche le fossile de *C. girondica* qui possède des crêtes relativement moins développées que *C. austriaca*.

Exoccipital. L'exoccipital fossile montre, en vue latérale, une incisure otique profonde et large. La protubérance postoccipitale est faiblement marquée et le processus parotique, modérément robuste, se dirige postéro-dorsalement. En vue dorsale, la crête occipitale est fortement développée latéralement et se prolonge médialement jusqu'au supraoccipital. Le fossile se différencie des espèces *H. hippocrepis* et *Rh. scalaris* et de *Vipera* par son incisure otique large et profonde. Il diffère de *Natrix* et *Malpolon* par la faible allongement ventral de la crête occipitale et, en vue dorsale, par la présence d'une zone de contact avec son homologue relativement longue. La morphologie générale de l'os correspond à un représentant du genre *Coronella*, sans qu'une détermination spécifique ne puisse être établie.

Vertèbres dorsales. Une étude biométrique a été menée respectivement sur 5 individus actuels adultes de *C. girondica*, et des individus juvéniles ou subadultes de : 2 *Rh. scalaris*, 2 *H. hippocrepis* et 1 *M. monspessulanus* en essayant dans la mesure du possible d'harmoniser la taille des exemplaires pour éliminer le plus possible le problème de la variabilité allométrique (Szyndlar, 1984 p.31). Cette étude biométrique (tab. 15 ; fig. 18 et 19) met en évidence qu'aucun caractère unique ne permet clairement de séparer les 4 espèces étudiées, mais que certains caractères discrets permettent de différencier les espèces les unes des autres. L'utilisation du test t de Student montre que les différences entre les moyennes de la majorité des mesures et rapports utilisés sont hautement significatives, cependant, nous avons choisi les rapports permettant la meilleure séparation entre les différentes espèces.

A partir de ces résultats sur l'actuel, nous proposons une méthode basée sur un modèle dichotomique (fig. 20), permettant d'attribuer spécifiquement chaque vertèbre dorsale fossile ; les critères morphologiques (Bailon, 1986 et 1991 ; Szyndlar, 1984) permettant au final de confirmer ou non la détermination obtenue par la prise de mesure. Sachant que, selon l'état de conservation des vertèbres dorsales fossiles, certaines mesures ne seront pas toujours disponibles, nous avons conservé des rapports supplémentaires permettant une séparation à un degré moindre. Malgré le grand nombre de mesures effectuées, nous tenons toutefois à souligner que cette étude repose sur peu d'individus, et que sa validité devra être confirmée par la prise de mesure sur un nombre de serpents plus conséquent.

Les vertèbres dorsales des individus adultes de *C. girondica* se différencient des vertèbres des individus juvéniles ou sub-adultes des trois autres espèces essentiellement

	<i>C. girondica</i> Actuel (N=339)			<i>H. hippocrepsis</i> Actuel (N=183)			<i>Rh. scalaris</i> Actuel (N=232)			<i>M. monspessulatus</i> Actuel (N=136)		
	Min-Max	X±SD	Min-Max	X±SD	Min-Max	X±SD	Min-Max	X±SD	Min-Max	X±SD	Min-Max	X±SD
<b>CL</b>	2,59-2,89		2,84-3,88		2,03-3,50		2,14-3,26		2,14-3,26		2,14-3,26	
<b>NAW</b>	2,31-2,50		2,32-3,20		1,86-3,11		1,63-2,47		1,63-2,47		1,63-2,47	
<b>PR-PO</b>	3,43-3,66		3,57-4,94		2,49-4,39		2,51-4,00		2,51-4,00		2,51-4,00	
<b>PO-PO</b>	4,10-4,48		4,28-6,17		2,98-5,45		2,75-4,29		2,75-4,29		2,75-4,29	
<b>TH</b>	2,59-2,90		2,81-4,00		2,33-3,87		1,99-3,53		1,99-3,53		1,99-3,53	
<b>H1</b>	1,20-1,49		1,15-2,01		1,19-1,94		1,08-1,82		1,08-1,82		1,08-1,82	
<b>H2</b>	1,06-1,35		1,03-1,80		1,03-1,65		0,98-1,71		0,98-1,71		0,98-1,71	
<b>CTH</b>	1,06-1,16		1,17-1,58		0,90-1,54		0,69-1,34		0,69-1,34		0,69-1,34	
<b>CTW</b>	1,19-1,32		1,49-2,03		1,17-1,92		0,91-1,65		0,91-1,65		0,91-1,65	
<b>ZW</b>	1,93-2,11		2,26-2,90		1,67-2,90		1,70-2,42		1,70-2,42		1,70-2,42	
<b>X</b>	2,03-2,31		2,32-3,06		1,84-3,08		1,67-2,66		1,67-2,66		1,67-2,66	
<b>PR-PR</b>	4,09-4,48		4,40-6,15		3,14-5,57		2,79-4,34		2,79-4,34		2,79-4,34	
<b>CNW</b>	1,01-1,08		1,33-1,78		1,01-1,65		0,80-1,41		0,80-1,41		0,80-1,41	
<b>CL/NAW</b>	1,12-1,32	1,18 ± 0,05	1,15-1,30	1,21 ± 0,02	1,09-1,23	1,12 ± 0,03	1,27-1,49	1,36 ± 0,05	1,27-1,49	1,36 ± 0,05	1,27-1,49	1,36 ± 0,05
<b>PO-PO/NAW</b>	1,71-1,94	1,79 ± 0,15	1,67-1,96	1,86 ± 0,05	1,60-1,91	1,72 ± 0,06	1,66-1,82	1,75 ± 0,03	1,66-1,82	1,75 ± 0,03	1,66-1,82	1,75 ± 0,03
<b>CTW/CTH</b>	1,10-1,34	1,17 ± 0,07	1,18-1,41	1,28 ± 0,05	1,30-1,49	1,28 ± 0,07	1,13-1,36	1,25 ± 0,04	1,13-1,36	1,25 ± 0,04	1,13-1,36	1,25 ± 0,04
<b>ZW/NAW</b>	0,81-0,98	0,87 ± 0,04	0,84-1,01	0,94 ± 0,05	0,90-0,99	0,90 ± 0,03	0,95-1,08	1,01 ± 0,03	0,95-1,08	1,01 ± 0,03	0,95-1,08	1,01 ± 0,03
<b>PR-PR/PR-PO</b>	1,19-1,34	1,23 ± 0,05	1,19-1,29	1,24 ± 0,02	1,26-1,36	1,27 ± 0,03	1,03-1,14	1,08 ± 0,02	1,03-1,14	1,08 ± 0,02	1,03-1,14	1,08 ± 0,02
<b>CL/ZW</b>	1,30-1,63	1,36 ± 0,09	1,18-1,47	1,29 ± 0,07	1,21-1,41	1,25 ± 0,05	1,22-1,41	1,35 ± 0,04	1,22-1,41	1,35 ± 0,04	1,22-1,41	1,35 ± 0,04
<b>PR-PR/NAW</b>	1,72-1,95	1,82 ± 0,05	1,79-1,98	1,89 ± 0,04	1,69-1,89	1,76 ± 0,05	1,67-1,87	1,77 ± 0,03	1,67-1,87	1,77 ± 0,03	1,67-1,87	1,77 ± 0,03
<b>CNW/CL</b>	0,37-0,41	0,37 ± 0,02	0,44-0,54	0,48 ± 0,02	0,46-0,55	0,48 ± 0,02	0,36-0,45	0,41 ± 0,02	0,36-0,45	0,41 ± 0,02	0,36-0,45	0,41 ± 0,02
<b>CNW/NAW</b>	0,42-0,49	0,43 ± 0,02	0,53-0,64	0,58 ± 0,02	0,52-0,60	0,53 ± 0,02	0,48-0,61	0,56 ± 0,02	0,48-0,61	0,56 ± 0,02	0,48-0,61	0,56 ± 0,02
<b>H1/H2</b>	1,13-1,32	1,14 ± 0,03	1,05-1,22	1,13 ± 0,03	1,16-1,39	1,19 ± 0,04	1,04-1,21	1,10 ± 0,03	1,04-1,21	1,10 ± 0,03	1,04-1,21	1,10 ± 0,03
<b>H1/TH</b>	0,46-0,57	0,49 ± 0,02	0,41-0,52	0,48 ± 0,02	0,48-0,56	0,49 ± 0,02	0,47-0,58	0,50 ± 0,02	0,47-0,58	0,50 ± 0,02	0,47-0,58	0,50 ± 0,02
<b>H2/TH</b>	0,40-0,49	0,43 ± 0,02	0,37-0,46	0,42 ± 0,02	0,39-0,49	0,41 ± 0,03	0,41-0,53	0,46 ± 0,02	0,39-0,49	0,41 ± 0,03	0,41-0,53	0,46 ± 0,02
<b>X/TH</b>	0,77-0,90	0,81 ± 0,03	0,70-0,87	0,78 ± 0,03	0,79-0,94	0,83 ± 0,04	0,70-0,89	0,79 ± 0,04	0,79-0,94	0,83 ± 0,04	0,70-0,89	0,79 ± 0,04
<b>TH/NAW</b>	1,09-1,23	1,13 ± 0,03	1,14-1,32	1,25 ± 0,03	1,17-1,35	1,22 ± 0,05	1,21-1,48	1,38 ± 0,05	1,17-1,35	1,22 ± 0,05	1,21-1,48	1,38 ± 0,05

Tableau 15. Mesures (en mm) et rapports des vertèbres dorsales de « Colubrinés » actuels.  
 Tabla 15. Medidas (en mm) y razones de las vértebras dorsales de «Colubrinos» actuales.

par une constriction précondylaire (CNW) plus marquée ; dans ce sens les rapports CNW/NAW et dans une moindre mesure CNW/CL montrent la meilleure séparation (fig. 19). Morphologiquement, les vertèbres dorsales fossiles, attribuées *C. girondica*, diffèrent de *C. austriaca* par des processus prézygapophysaires moins larges à la base et plus longs, ainsi que par la taille des parapophysés par rapport aux diapophysés, plus courtes chez *C. girondica* que chez *C. austriaca* (Szyndlar, 1984 ; Bailon, 1991).

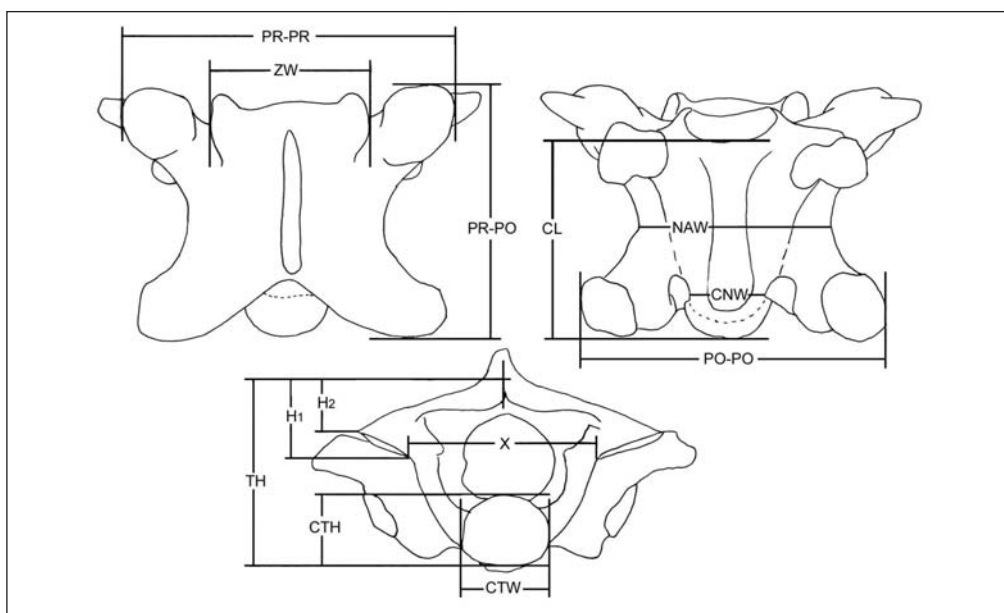


Figure 18. Mesures des vertèbres dorsales de « Colubrinés » utilisées (d'après Szyndlar, 1984, modifié). Abréviations : CL, longueur du centrum ; CNW, largeur du cou du condyle ; CTH, hauteur du condyle ; CTW, largeur du condyle ; H<sub>1</sub>, hauteur entre la base de l'épine neurale et l'extrémité médio-ventrale de la surface articulaire des postzygapophysés ; H<sub>2</sub>, hauteur entre la base de l'épine neurale et l'extrémité externo-dorsale de la surface articulaire des postzygapophysés ; NAW, largeur du centrum ; PO-PO, largeur entre les bords externes des surfaces articulaires des postzygapophysés ; PR-PO, longueur entre le bord antérieur de la surface articulaire des prézygapophysés et le bord postérieur de la surface articulaire des postzygapophysés ; PR-PR, largeur entre les bords externes des surfaces articulaires des prézygapophysés ; TH, hauteur total entre la base de l'épine neurale et le bord ventral du condyle ; X, largeur entre les extrémités médio-ventrale de la surface articulaire des postzygapophysés ; ZW, largeur du zygosphène.

Figura 18. Medidas de las vértebras dorsales de "Colubrinos" (modificado de Szyndlar, 1984). Abreviaturas: CL, longitud del centrum; CNW, anchura del cuello del condilo; CTH, altura del condilo; CTW, anchura del condilo; H<sub>1</sub>, altura entre la base de la espina neural y la extremidad medio-ventral de la superficie articular de las postzigapófisis; H<sub>2</sub>, altura entre la base de la espina neural y la extremidad externo-dorsal de la superficie articular de las postzigapófisis; NAW, anchura del centrum; PO-PO, anchura entre los bordes externos de las superficies articular de las postzigapófisis; PR-PO, longitud entre el borde anterior de la superficie articular de las prezigapófisis y el borde posterior de la superficie articular de las postzigapófisis; PR-PR, anchura entre los bordes externos de las superficies de articulación de las prezigapófisis; TH, altura total entre la base de la espina neural y el borde ventral del condilo; X, anchura entre las extremidades medio-ventral de la superficie articular de las postzigapófisis; ZW, anchura del zigosfeno.

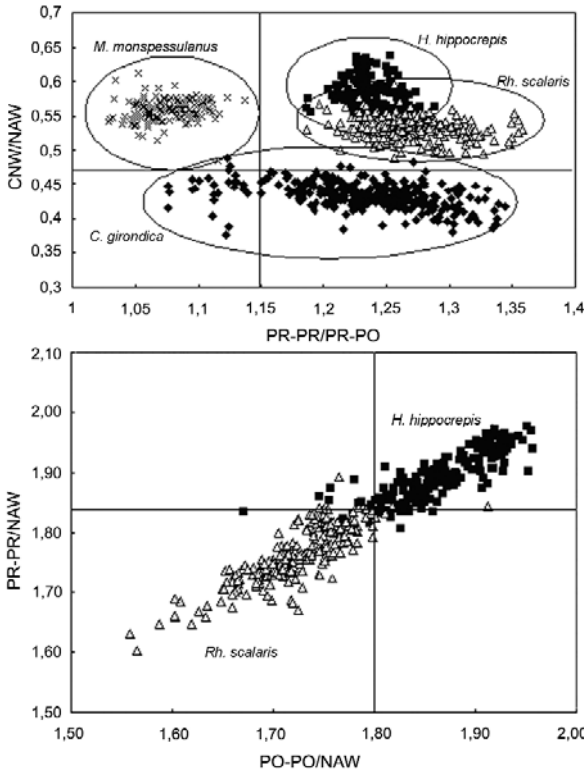


Figure 19. Projection des valeurs des rapports CNW/NAW et PR-PR/PR-PO qui montrent la séparation de *C. girondica* selon CNW/NAW et de *M. monspessulanus* selon PR-PR/PR-PO et PR-PR/NAW et PO-PO/NAW qui montrent la séparation entre *H. hippocrepis* et *Rh. scalaris*.

Figura 19. Proyección de los valores de las razones que muestran la separación entre *C. girondica*, *M. monspessulanus*, *H. hippocrepis* y *Rh. scalaris*.

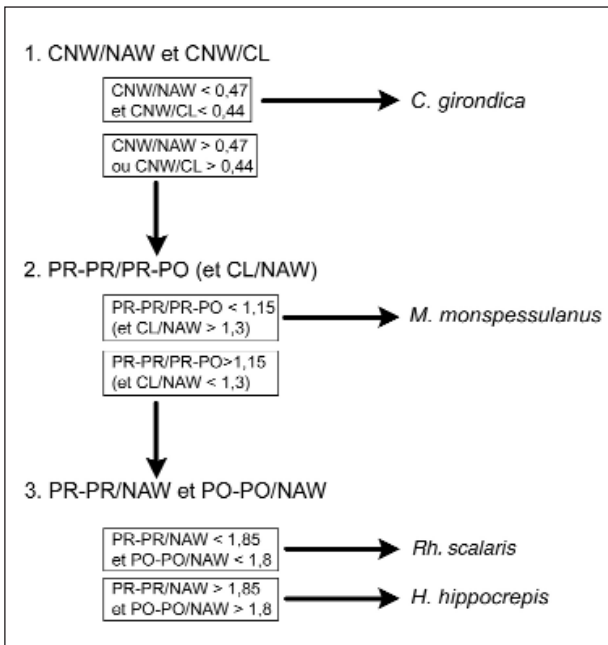


Figure 20. Méthode biométrique dichotomique de détermination des vertèbres dorsales fossiles de « Colubrinés » établie d'après les résultats obtenus sur l'actuel.

Figura 20. Método biométrico dicotómico de determinación de las vértebras dorsales fósiles de "Colubrinós" establecidas según los resultados obtenidos sobre los especímenes actuales.



*Distribution et habitat* : La couleuvre lisse (*Coronella austriaca*) est une espèce européenne moyenne et méridionale. Dans la péninsule Ibérique, elle occupe principalement la moitié nord, surtout le Nord du Portugal, la Galice, les Asturies, la Cantabrie, le Pays Basque, la Navarre et la frange pyrénéenne. Dans la région eurosibérienne, elle fréquente les étages bioclimatiques collinéen et montagnard, alors qu'en région méditerranéenne, elle est uniquement présente dans les zones élevées de certains massifs montagneux de l'oroméditerranéen (Galán, 1997 et 2002b). Son aire de distribution nord ibérique semble être corrélée avec une pluviométrie moyenne annuelle supérieure à 600-800 mm (Galán, 2002b). Lorsqu'elle vit en sympatrie avec sa congénère *C. girondica*, elle occupe les zones les moins thermophiles et avec un couvert végétal plus important (Galán, 1997). Dans la province de Navarre (Gosá & Bergerandi, 1994), elle fréquente les milieux humides et frais et préférentiellement la Hêtraie (*hayedo*) et les reliques de la Chênaie atlantique dégradée (*campiña*), à condition que les bordures ou les clairières intérieures possèdent des zones pierreuses ou rocailleuses lui permettant de se mettre à l'abri. Elle apparaît dans la plus grande partie des forêts humides caducifoliées et est capable, dans les Pyrénées, d'atteindre des altitudes considérables (plus de 2000 m) et de coloniser l'étage subalpin.

La coronelle girondine (*Coronella girondica*) est une espèce ubiquiste, présente dans toute la péninsule Ibérique à l'exception d'une grande partie du littoral Cantabrique et des zones très élevées et froides des cordillères. C'est un ophidien thermophile, caractéristique des plateaux et de moyenne montagne (Santos & Pleguezuelos, 1997), comme cela est le cas dans la Communauté de Valence dans les zones élevées du nord-ouest comme le Alt Maestrat (province de Castellón) (Lacomba & Sancho, 1999 ; Vento *et al.*, 1991) et dans la région de Murcie où ses populations se présentent sous forme de petits nucléi isolés, dans les zones les plus élevées des Sierras (Santos & Pleguezuelos, 2002). Elle fréquente de nombreux biotopes, avec une préférence pour les couvertures arborées et les broussailles basses et moyennes. En Catalogne, la limite inférieure de son aire de distribution correspond à l'isotherme des températures moyennes annuelles de 10°C (Llorente *et al.*, 1995).

### **Genre *Rhinechis* Michahelles, 1833**

*Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822)

Figures 16, 8-9 et 17, 6-10

*Matériel* : Tableau 14.

*Description* : Articulaires s.l. L'articulaire s.l. de ACB-3, fragmentaire, correspond à la partie postérieure de cet élément et ne conserve pas les crêtes médiale et latérale. La crête supraangulaire est ébauchée et le processus rétroarticulaire est robuste, pas très long et possède une extrémité postérieure de forme rectangulaire. La morphologie du processus rétroarticulaire permet de différencier le fossile des genres *Vipera* et *Natrix* et de l'espèce *H. hippocrepsis*, chez qui le processus rétroarticulaire est long, gracieux avec une extrémité postérieure de forme plus ou moins circulaire-ovale et de *M. monspessulanus* chez qui, au contraire, le processus rétroarticulaire est très court et très robuste et possède une extrémité postérieure caractéristique en forme de L. Sur le matériel actuel consulté, seuls l'espèce *Rh. scalaris* et le genre *Coronella* possèdent

un processus rétroarticulaire court, robuste et une extrémité postérieure de forme rectangulaire. L'attribution, avec prudence, de cet élément à *Rh. scalaris* repose sur sa taille et l'angle, en vue latérale, entre le processus rétroarticulaire et l'axe principal de l'angulaire s.l. qui semble plus faible chez cette espèce que chez le genre *Coronella*.

Vertèbres dorsales. Outre les caractères déjà mentionnés pour les autres espèces de colubrinés, les vertèbres dorsales de *Rh. scalaris* se différencient de celles de *H. hippocrepis* par une constriction de l'arc neural par rapport aux prézygapophysys et aux postzygapophysys légèrement plus large (généralement PR-PR/NAW < 1,82 et PO-PO/NAW < 1,80 ; Fig. 19) et un centrum plus court (généralement CL/NAW < 1,17). Morphologiquement, les surfaces articulaires des prézygapophysys sont plus grandes et rondes ou sub-rectangulaires chez *C. girondica* et *Rh. scalaris* alors que chez *H. hippocrepis* et surtout *M. monspessulanus*, elles sont ovales et dirigées plus antérieurement. En vue ventrale, la carène hémale reste mince dans toute sa longueur avec des bords latéraux bien définis chez *M. monspessulanus*, alors que, chez *C. girondica* et *Rh. scalaris*, la carène hémale est généralement plus large avec des bords latéraux diffus, et parfois légèrement spatulée chez *Rh. scalaris* (Bailon, 1986; Barroso Ruiz & Bailon, 2003). Enfin, les vertèbres dorsales possèdent des processus prézygapophysys plus fins et pointus chez *Rh. scalaris* que chez *Zanemis longissimus* (Szyndlar, 1984).

### Genre *Malpolon* Fitzinger, 1826

*Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804)

Figure 17, 11-15

*Matériel* : Tableau 14.

*Description* : Vertèbres dorsales. Les vertèbres dorsales de *M. monspessulanus* possèdent quelques caractères propres qui les différencient des autres espèces (Fig. 19). La meilleure séparation de *M. monspessulanus* des autres espèces se fait selon PR-PR/PR-PO (inférieur à 1,15) et dans une moindre mesure selon CL/NAW (supérieur à 1,3). Ces rapports indiquent un plus fort allongement de la vertèbre, surtout par rapport à *Rh. scalaris* et dans une moindre mesure de *C. girondica* et de *H. hippocrepis*.

*Distribution et habitat* : La couleuvre à échelons (*Rhinechis scalaris*) et la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*) ont une distribution large et homogène dans la péninsule Ibérique. Elles vivent de préférence dans les zones sèches ou parfois humides de montagne (Vento *et al.*, 1991), bien ensoleillées, rocailleuses et broussailleuses, évitant les zones steppiques et sans végétation (Pleguezuelos & Honrubia, 1997 et 2002b ; Salvador & Pleguezuelos, 2002 ; Carmen Blázquez, 1997). Ces deux espèces se trouvent principalement dans les étages bioclimatiques thermo- et mésoméditerranéen (Pleguezuelos, 1997a et b), bien que *Rh. scalaris* soit plus abondante dans l'étage mésoméditerranéen à l'intérieur des terres que dans la zone côtière.

En Catalogne, la limite inférieure de l'aire de distribution de *Rh. scalaris* correspond à l'isotherme des températures moyennes annuelles de 13°C, alors que pour *M. monspessulanus*, qui semble être plus tolérante, elle correspond à 8°C (Llorente *et al.*, 1995).

### Famille Viperidae Oppel, 1811

Les Vipères eurasiatiques forment 4 groupes monophylétiques (Lenk *et al.*, 2001) : (1) les « Vipères turaniennes » *Pseudocerastes* et *Eristicophis*, (2) les « Vipères européennes » (*Vipera s.s.*), (3) les « Vipères Moyen-orientales » *Macrovipera* et *Montivipera* (groupe *Vipera xanthina*), et (4) les « Vipères Nord-africaines » *Macrovipera*, *Vipera palaestinae* et *Daboia russelii*.

Szyndlar (1987a) et Bailon (1991) considère deux groupes morphologiques parmi les Vipères eurasiatiques, qu'il dénomme (1) les « Vipères européennes » de petite taille qui sont présentes en Europe et (2) les « Vipères orientales » de grande taille qui sont présentes actuellement en Europe du Sud-Est, en Asie centrale et de l'Est et en Afrique du Nord. Dans ce travail, nous suivrons cette séparation en deux groupes morphologiques à l'intérieur des *Vipera s.l.* (c'est-à-dire en excluant les « Vipères turaniennes ») tout en sachant que le groupe des « Vipères européennes » correspond phylétiquement au genre *Vipera s.s.* et que le groupe des « Vipères orientales » correspond aux « Vipères Moyen-orientales et Nord-africaines ».

#### Groupe des « Vipères européennes »

Ce groupe de vipères possède des vertèbres de petite taille (CL<5mm). La morphologie générale des vertèbres précaudales est généralement plus longue et étroite que chez les « Vipères orientales » (Szyndlar, 1987a ; Bailon, 1991).

#### Genre *Vipera* Laurenti, 1768

##### « Complexe *Vipera aspis* »

*Vipera cf. latasti* Boscá, 1878 ; *Vipera cf. aspis* (Linnaeus, 1758)

Figure 21, 1-5

Matériel : Tableau 16.

	ACB-1	ACB-3	ACB-4	TD	B-1	B-2	LE	VA
<b><i>Vipera cf. aspis</i></b>								
Vertèbre cervicale				15		8	6	
Vertèbre dorsale				470		19	20	
Vertèbre caudale				1				
<b><i>Vipera cf. latasti</i></b>								
Vertèbre cervicale	5		1	2				2
Vertèbre dorsale	1	7	1	27				
<b><i>Vipera sp.</i></b>								
Vertèbre cervicale					1			
Vertèbre dorsale					1			
<b>TOTAL</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>515</b>	<b>2</b>	<b>27</b>	<b>26</b>	<b>2</b>

Tableau 16. Liste du matériel fossile attribué aux Vipéridés.

Tabla 16. Lista del material fósil atribuido a los Vipéridos.

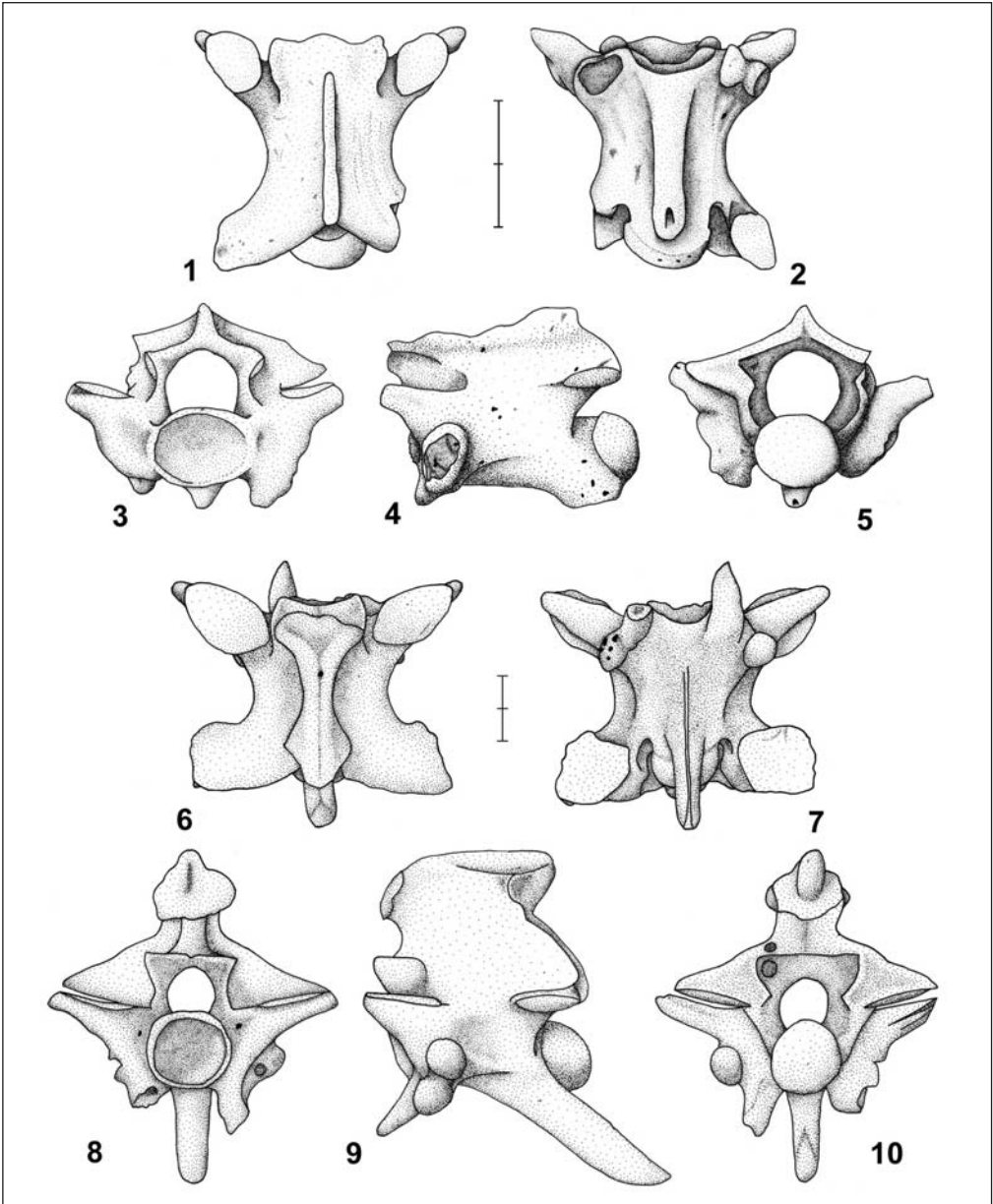


Figure 21. 1-5 : *Vipera cf. latasti*, Vertèbre dorsale (ACB-3), vues dorsale, ventrale, antérieure, latérale gauche et postérieure ; 6-10 : *Vipera* sp. (Groupe des Vipères orientales), Vertèbre dorsale (CBo), vues dorsale, ventrale, antérieure, latérale gauche et postérieure. Echelles = 2 mm.

Figura 21. 1-5: *Vipera cf. latasti*, Vértebra dorsal (ACB-3), vistas dorsal, ventral, anterior, lateral izquierda y posterior; 6-10: *Vipera* sp. (Grupo de las Víboras orientales), Vértebra dorsal (CBo), vistas dorsal, ventral, anterior, lateral izquierda y posterior. Escalas = 2 mm.

*Description* : Vertèbre. Les vertèbres dorsales fossiles montrent les caractères typiques du genre *Vipera* : présence d'une hypapophyse plus ou moins droite, d'un arc neural aplati dorso-ventralement, d'un centrum convexe en coupe transversale et avec des marges latérales diffuses, d'un condyle et d'un cotyle développés et d'une surface articulaire des zygapophysys inclinées dorsalement. Selon Szyndlar (1984), les vertèbres dorsales du groupe *V. aspis* se distinguent de celles du groupe *V. berus* par le plus fort développement de la neurépine. Chez *V. latasti*, les vertèbres cervicales se caractérisent par une hypapophyse plus longue que le centrum et une neurépine relativement haute, alors que chez *V. aspis*, l'hypapophyse est moins longue que le centrum et la neurépine généralement moins haute que longue (Szyndlar, 1984 et 1987a; Szyndlar & Rage, 1999). Toutefois, ces caractères sont subtils et l'attribution spécifique doit être faite avec la plus grande prudence.

*Distribution et habitat* : La vipère de Lataste (*Vipera latasti*) est une espèce ibéromagréhbine, largement répandue dans la péninsule Ibérique, à l'exception d'une grande partie de la Galice, d'un mince bandeau le long du littoral Cantabrique et des Pyrénées. Son aire de distribution semble être ajustée aux systèmes montagneux (Pleguezuelos & Santos, 1997 et 2002), mais elle est présente actuellement dans les zones à basse altitude parfois même au niveau de la mer, lorsque les densités humaines sont faibles. Elle occupe des biotopes thermophiles comme la garrigue et les chênaies méditerranéennes, toujours dans les endroits ouverts et secs mais avec une certaine couverture arbustive. En Catalogne, ses populations sont présentes dans la moitié sud, de manière assez ponctuelles, rares et peu denses, en s'excluant avec celles de sa congénère *V. aspis* (représentée dans la moitié nord de la région) tant géographiquement qu'écologiquement (Llorente *et al.*, 1995). Son aire de distribution, située pleinement dans le domaine méditerranéen, correspond à des précipitations moyennes annuelles inférieures à 700 mm et une température moyenne annuelle supérieure à 11°C (Parellada, 1995 ; Llorente *et al.*, 1995).

La vipère aspic (*Vipera aspis*) est une espèce européenne méridionale, présente dans l'extrême Nord de la péninsule Ibérique, dans les deux tiers sud de la France, en Suisse et dans la péninsule italique. Dans la péninsule Ibérique, son aire de distribution est restreinte à un large bandeau le long des Pyrénées (Catalogne, Andorre, Aragon et Navarre) et atteint le début de la cordillère Cantabrique au Nord de la province de Burgos qui constitue la limite occidentale de son aire de répartition. Elle fréquente préférentiellement l'étage bioclimatique montagnard dans la région eurosibérienne et le supra- et l'oroméditerranéen dans la région méditerranéenne des prépyrénées (Gosá, 1997b et 2002b). La majeure partie de l'aire de répartition de ses populations ibériques, notamment dans la province de Burgos, le Système ibérique et les Pyrénées orientales, est caractérisé par des précipitations moyennes annuelles supérieures à 700 mm, jusqu'à 2000 mm en Navarre. L'isotherme de 11°C semble représenter la limite supérieure des températures moyennes annuelles dans son aire de distribution (Gosá, 1997b). C'est une espèce typique de moyenne montagne, vivant au-dessus de 400 m et atteignant 1700 m d'altitude dans les Pyrénées occidentales. Elle est présente dans de nombreux biotopes, mais semble préférer les habitats plus ensoleillés de bordures ou clairières de forêt. Lorsqu'elle coïncide avec sa congénère *V. latasti*, elle a tendance à se réfugier dans les endroits plus humides et frais.

### Groupe des « Vipères orientales »

Le groupe des « Vipères orientales » constitue un ensemble de serpents qui se différencie essentiellement des « Vipères européennes » par leur plus grande taille et par la présence de vertèbres proportionnellement plus larges, plus courtes et par un centrum généralement moins convexe et avec des marges latérales mieux définies (Bailon, 1991 ; Szyndlar & Rage, 1999).

**Genre** *Vipera* Laurenti, 1768

*Vipera* sp.

Figure 21, 6-10

**Matériel** : Le groupe des « Vipères orientales » est représenté à Cova Bonica par une unique vertèbre dorsale antérieure.

**Description** : Vertèbre. L'unique vertèbre provenant du gisement de Cova Bonica est de taille moyenne (CL = 4,82 mm) et légèrement plus longue que large, ce qui lui confère une position antérieure parmi les vertèbres dorsales.

La morphologie de cette vertèbre est en tout point identique à la vertèbre dorsale antérieure de Cova Bonica provenant des collections de l'ancien Laboratoire de Paléontologie de l'Université Paris VI et décrite par Bailon (1991). Seule nouveauté, le processus parapophysaire gauche de notre vertèbre est conservé et permet de compléter la description faite par Bailon (1991) : il est mince, relativement long et se termine en une pointe antérieure dirigée antéro-ventralement.

Quant à la morphologie si particulière de la neurépine, Bailon (1991) émettait alors 2 hypothèses : ou bien (1) il s'agissait d'une structure pathologique et donc, d'un caractère individuel, ou bien (2) il s'agissait d'un caractère spécifique constant tout au long de la colonne vertébrale ou soumis à des variations selon la position de la vertèbre. L'examen des épaisissements antérieur et postérieur de la neurépine de notre matériel laisse supposer que les épaisissements donnent lieu au moins à un contact au niveau de la neurépine avec la vertèbre antérieure et la vertèbre postérieure. Ceci suggère qu'au moins une partie de la colonne vertébrale de ce serpent présente cette morphologie particulière. Cependant, les deux vertèbres montrant une telle morphologie provenant du même gisement, il est tout à fait probable qu'elles puissent provenir d'un seul et même individu et, de ce fait, n'être qu'un caractère individuel.

*V. platyspondyla* du Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice (Tchéquie) et de Petersbuch 2 (Sud de l'Allemagne) (Szyndlar, 1987a ; Szyndlar & Schleich, 1993) et l'actuelle *V. xanthina* (Szyndlar, 1987a et b) possèdent, comme chez la vertèbre de Cova Bonica, des surfaces articulaires des prézygapophysies ovales et l'épine épizygapophysaire manque (Szyndlar, 1987a ; Szyndlar & Rage, 1999), seule différence, les processus parapophysaires sont relativement courts et obtus. Cependant, ces caractères chez les *V. lebetina* et *V. xanthina* actuelles ne sont pas strictes et montrent une certaine variabilité qui ont amené Szyndlar & Rage (1999) à dire que ces deux espèces étaient « très similaires (sinon totalement identiques) » au niveau de la morphologie des vertèbres dorsales antérieures.

D'après Bruno & Mauderi (1992), les populations du Maghreb, autrefois considérées comme étant une sous-espèce de *V. lebetina*, ont été élevées au rang d'espèce :

*Macrovipera mauritanica*. *M. mauritanica* possède, elle aussi, des surfaces articulaires des prézygapophyses ovales et manque d'épine épizygapophysaire. Comparée au matériel d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc), figuré par Bailon & Aouraghe (2002), notre vertèbre possède des ailes neurales postérieures plus élargies, des paradiapophyses moins proéminentes, des processus prézygapophysaires plus minces et un condyle plus petit. Notre matériel se sépare aussi de *Daboia russelii* par la plus faible hauteur de la neurépine, mais ne peut être attribuée avec certitude ni à *V. lebetina* ni à *V. xanthina*.

Les caractères morphologiques de notre vertèbre semblent donc s'accorder avec le deuxième groupe défini par Szyndlar (1987a) et Bailon (1991) pour les « Vipères orientales » et qui regroupe une vertèbre dorsale antérieure précédemment citée de Cova Bonica (Bailon, 1991) et une vertèbre dorsale postérieure de Balaruc II (Hérault, France ; Bailon, 1989 et 1991). Les vertèbres appartenant à ce groupe se distinguent principalement par des surfaces articulaires des prézygapophyses elliptiques et la présence d'ailes neurales postérieures élargies et avec une échancrure médiane étroite et profonde.

*Distribution et habitat* : La vipère montagnarde (*V. xanthina*) et la vipère du Levant (*V. lebetina*) sont deux espèces possédant une aire de distribution actuelle très orientale en Europe, respectivement : la Grèce, certaines îles égéennes et la Turquie européenne et asiatique pour la première et quelques îles grecques, Chypre, le Liban, la Syrie, l'Iraq, la Turquie, la Transcaucasie, l'Arménie, l'Azerbaïdjan, l'Afghanistan et le Pakistan pour la seconde (Bruno & Mauderi, 1992 ; Matz & Weber, 1983). Elles y fréquentent des biotopes relativement variés comme les forêts et les terrains rocaillieux et buissonneux. Les conditions climatiques régnant dans cette partie de l'Europe ont déjà été décrites pour les Agamidés et le genre *Pseudopus*.

## DONNÉES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Ce travail permet de compléter la connaissance des faunes d'amphibiens et de squamates du Plio-Pléistocène espagnol et fournit des citations : a) parmi les plus récentes pour les taxons fossiles éteints et b) parmi les plus anciennes pour les espèces modernes. D'autre part, d'un point de vue biogéographique, ce travail permet de documenter deux phénomènes distincts : c) la présence de taxons méditerranéens au Nord de leur aire de distribution actuelle lors de périodes plus chaudes et, réciproquement, d) la présence de taxons d'origine médio-européenne au Sud ou à l'Est de leur aire de distribution actuelle lors de périodes plus froides.

a) Barranco León (MmQ3) constitue la dernière citation en Europe occidentale pour le genre *Dopasia* (anciennement *Ophisaurus* lignée eurasiatique et nord-africaine), cité antérieurement à Balaruc II et aux Iles Medas (MN16 ; Bailon, 1991) et à ACB-4 (MN16-17 ; Blain, 2005 et ce travail). D'autre part, comme l'ont signalé Busack (1986), Bailon (2000) et Bailon & Aouraghe (2002), *P. waltl*, *B. bufo*, *H. meridionalis*, *B. cinereus*, *T. mauritanica*, *Ch. chalcides*, *A. erythrurus*, *T. lepidus*, *P. his-*

*panica*, *P. algirus*, *H. hippocrepsis*, *C. gironnica*, *M. cucullatus*, *M. monspessulanus* et *N. maura* témoignent des relations fauniques ayant existé entre l'Afrique et la péninsule Ibérique, grâce notamment à l'isolat Bético-Rifain qui a constitué au Miocène supérieur, lors de la crise messinienne, un pont permettant des échanges entre les deux continents, avant la formation du détroit de Gibraltar. Parmi ces espèces, il semble que *H. hippocrepsis* soit passée tardivement dans la péninsule Ibérique à la faveur des bas niveaux marins du Pléistocène supérieur (Barroso-Ruiz & Bailon, 2003 ; Carranzas *et al.*, 2006) : ceci semble être en accord avec son absence dans les gisements étudiés dans le cadre de ce travail. La proximité géographique des populations marocaines (*D. koellikeri*), ainsi que leur isolement pourrait suggérer que les populations ibériques et marocaines puissent provenir d'une même population originelle.

Almenara-Casablanca-1 et Vallirana (MN17) correspondent à l'ultime mention de la présence des Agamidés dans la péninsule Ibérique. En effet jusqu'à présent, aucun gisement du Pléistocène inférieur, en Europe occidentale, n'a livré de restes attribués à cette famille. Les conditions climatiques chaudes et arides de la fin de la MN17 dans la péninsule Ibérique et le sud de la France semblent leur avoir été particulièrement favorables du fait de leur abondance dans les gisements karstiques de cette période (Bailon, 1987, 1989 et 1991). Ceci suggère donc, à priori, que la disparition de cette famille en Europe occidentale, pourrait être liée aux évènements climatiques autour de la limite entre le Pliocène et le Pléistocène, cependant, le faible nombre de gisements étudiés datant du début du Pléistocène dans la péninsule Ibérique doit nous faire garder la plus grande prudence.

Cova Bonica (MN16) permet de confirmer la présence des derniers représentants du groupe des « vipères orientales » et du genre *Pseudopus* dans la péninsule Ibérique. D'après Bailon (1991), le genre *Pseudopus* serait présent en Europe occidentale dès le Pliocène inférieur ou moyen de Zújar (Guadix-Baza, Grenade) jusqu'au Pléistocène moyen de Montoussé 3 (Hautes Pyrénées, France). Quant-aux « vipères orientales », elles sont présentes, en Europe occidentale, au moins depuis le Miocène inférieur (MN3) et semblent avoir connu une large distribution dès la MN4 (Antunes & Rage, 1974 ; Szyndlar & Rage, 1999). Il semble donc que les dernières citations de la présence des « vipères orientales » en Europe occidentale correspondent aux gisements catalans de Balaruc II et de Cova Bonica (MN16 ; Bailon, 1991 ; Bailon & Blain, 2007).

b) Les espèces actuelles de l'herpétofaune sont supposées, d'après les données de la biologie moléculaire (Barbadillo *et al.*, 1997 ; Sanchiz, 1997 ; Veith *et al.*, 2003), avoir été en place au moins dès le Pliocène. Cependant, relativement peu de restes fossiles permettent effectivement d'étayer la présence ancienne de certaines espèces dans la péninsule Ibérique.

Gran Dolina (MmQ3-4) constitue la plus ancienne mention connue, en Europe, pour l'alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), la rainette arboricole (*Hyla arborea*) et probablement la grenouille ibérique (*Rana cf. iberica*) et la vipère aspic (*Vipera cf. aspis* ; citée aussi avec prudence à Bagur-2) et dans la péninsule Ibérique pour la grenouille agile (*R. cf. dalmatina*), la grenouille rousse (*Rana temporaria* ; citée aussi avec prudence à Cal Guardiola) et la couleuvre lisse (*Coronella austriaca*). Le niveau TD4, attribué au Pléistocène inférieur (MmQ3), correspond à la plus ancienne mention d'*A. obstetricans* dans les données fossiles. Sanchiz (1987 et 1998) avait déjà cité



sa présence dans les niveaux inférieurs de Gran Dolina alors attribués au Pléistocène moyen. *H. arborea* était connue dans le Pléistocène moyen d'Ambrona (Martínez Solano & Sanchiz, 2005). Sa présence dans les niveaux du Pléistocène moyen ancien de TD8a et TD10 correspond à la plus ancienne mention attestée de l'espèce dans la péninsule Ibérique et en Europe occidentale. D'après Veith *et al.* (2003), le groupe des grenouilles rousses, en provenance d'Asie orientale au Miocène, se serait largement répandu en Europe durant le Pliocène inférieur à la faveur de conditions subtropicales. Puis, les glaciations successives à partir de 2,4 Ma auraient fragmenté l'aire de répartition initiale et provoqué, par spéciation allopatrique, la formation des espèces endémiques montagnardes méridionales comme *Rana graeca*, *R. iberica* et *R. pyrenaica*. *R. temporaria* et *R. cf. dalmatina* sont connues au moins depuis le Pliocène supérieur (Roček & Rage, 2000 ; Sanchiz, 1998 ; Bailon, 1991) et récemment Böhme (2001) a décrit *R. cf. temporaria* dans le Miocène inférieur (MN3) de Dietrichsberg (Thuringe, Allemagne). Dans la péninsule Ibérique, *R. cf. dalmatina* était citée depuis le Pléistocène supérieur d'Erralla (Esteban & Sanchiz, 1985 ; Sanchiz, 1998) et *R. temporaria* dans le Pléistocène moyen d'Atapuerca (Sanchiz, 1987 et 1998). Ainsi, leur présence dans le niveau TD5, attribué au Pléistocène inférieur, peut être considéré comme la plus ancienne mention pour ces deux espèces dans la péninsule Ibérique. La grenouille ibérique (*R. iberica*) était mentionnée uniquement dans le Pléistocène supérieur espagnol de Cova Rosa et de Cueva Millán (Esteban & Sanchiz, 1991 ; Sanchiz, 1998). Sa présence, avec réserve, dans le niveau TD10 attribué au Pléistocène moyen pouvait correspondre, pour l'instant, à la plus ancienne mention pour cette espèce. La vipère aspic (*V. aspis*) ne possédait aucune mention certaine avant le Pléistocène moyen récent de la grotte du Lazaret (Bailon, 1991). Sa présence dans le niveau TD5 (ainsi qu'à Bagur-2) attribué au Pléistocène inférieur final, constitue donc la mention la plus ancienne faite pour cette espèce.

Barranco León (MmQ3) a fourni les restes les plus anciens connus à ce jour en Europe pour le pélobate cultripède (*P. cultripipes*) et la rainette méridionale (*H. meridionalis*). *P. cultripipes* n'était mentionné avec certitude que depuis le Pléistocène moyen espagnol (Ambrona, Aridos 1 et Arriaga ; Sanchiz, 1998) même si une forme proche est indiquée au Miocène en Europe occidentale (Sanchiz, 1998). *H. meridionalis* n'était alors connue que dans le Pléistocène supérieur de Grande-Bretagne (Itteringham ; Holman, 1992 et 1998) et à l'Holocène des îles Baléares (Torralba d'en Salort, Minorque ; Sanchiz, 1998). Toutefois, au Maroc, cette espèce a été citée à l'état fossile dans le Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca ; Bailon, 2000).

Le genre *Tarentola* n'était mentionné avec certitude que depuis le Pléistocène inférieur de Cementerio de Orce (Guadix-Baza ; Bailon, 1991) et de Quibas (Murcie ; Montoya *et al.*, 1999 et 2001). Sa présence à ACB-1 (MN17) constitue donc la plus ancienne mention dans la péninsule Ibérique. L'attribution de quelques dentaires à *cf. Tarentola* dans les gisements de Cova Bonica et Vallirana (MN16) suggèrent que la présence de ce genre dans la péninsule Ibérique puisse être plus ancienne.

c) Au cours du Pliocène supérieur, l'amphisbène cendré (*B. cinereus*) et le seps de Bedriaga (*Ch. bedriagai*) présentent une distribution légèrement plus septentrionale que l'actuelle, en étant présents dans les gisements catalans du Massif de Garraf (Vallirana et Cova Bonica) et de Calella-Y ; *B. cinereus* a été mentionné antérieurement par Bailon (1991) aux Iles Medas (MN16, Girone) et à Seynes (MN16, Gard,

France). La présence de *B. cinereus* à Vallirana, Cova Bonica et Calella-Y s'accorde donc parfaitement avec les conclusions de Bailon (1991) suggérant un retrait progressif vers le sud durant le Pliocène pour gagner leurs aires de distribution actuelles. De même, la présence de *Ch. bedriagai* dans le Pliocène supérieur de Vallirana (MN17) pourrait donc aussi être interprétée comme un retrait progressif vers le sud à la fin du Pliocène.

La présence de *B. cinereus* à Gran Dolina (TD8a), très légèrement au nord de son aire de distribution actuelle dans la province de Burgos pourrait suggérer toutefois que lors de certains épisodes chauds du Pléistocène moyen, la distribution de cette espèce ait pu être légèrement plus septentrionale.

d) L'arrivée des faunes d'origine médio-européenne dans la péninsule Ibérique semble s'être faite à la faveur d'un refroidissement important, à la fin du Pléistocène inférieur, alors que certaines d'entre-elles étaient déjà présentes antérieurement dans le gisement français du Pliocène terminal de Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées ; Bailon, 1991 ; Clot *et al.*, 1976a, b). Ainsi, la grenouille rousse (*R. temporaria*) est présente dès la fin de la MmQ3 à Cal Guardiola et à Gran Dolina (TD5), où sa présence constitue les seules citations méridionales, hors de son aire de distribution actuelle en Espagne. De même, la grenouille agile (*R. cf. dalmatina*) est présente en TD5 ; la vipère aspic (*V. cf. aspis*) à Bagur-2 et en TD5, la couleuvre lisse (*C. austriaca*) en TD4-5 ; et enfin l'orvet (*A. fragilis*) en TD5 et à Bagur-2, même si la présence du genre *Anguis* semble attestée depuis le Pliocène supérieur en Catalogne (Illes Medes, Bailon, 1991 et Vallirana, ce travail).

D'autre part, la probable présence du genre *Discoglossus* dans les gisements d'Almenara-Casablanca-1 et 3 permet de documenter une aire de répartition légèrement plus orientale que l'actuelle durant le Pliocène supérieur et le Pléistocène inférieur.

## DONNÉES TAPHONOMIQUES

Une étude taphonomique est toujours un moment délicat dans la compréhension d'un site. Dans un gisement paléontologique ou archéologique, la présence des ossements est le plus souvent causée par plusieurs agents accumulateurs de façon synchrone ou hétérochrone ; et sur une durée de plusieurs années voire plusieurs milliers d'années. A un autre niveau, les communautés vivantes d'amphibiens et de squamates, très dépendantes des conditions de leur environnement, sont sujettes dans leurs effectifs, leurs densités ou leurs sex-ratios à des variations saisonnières et annuelles importantes. Plusieurs facteurs sont à l'origine de ces variations que ce soit l'abondance des ressources du milieu mais aussi les conditions climatiques ou la pression exercée par les prédateurs. Enfin, les facteurs post-dépositionnels vont finir de modifier les conditions initiales du dépôt notamment lors de la fouille, puis surtout au moment du tamisage et du tri, voire de l'étude par l'archéozoologue, en fragmentant et en perdant certains éléments osseux. Tout ceci contribue aux difficultés rencontrées lors de l'interprétation des résultats pour la taphonomie d'un site.

Jusqu'ici, l'approche taphonomique pour les amphibiens quaternaires a été tentée principalement sur des sites monospécifiques (à plus de 90%) et où le matériel se présente sous la forme de véritables accumulations (e.g. Bailon, 1997 ; Cochard, 1998). La mise au point d'une méthode pour l'étude taphonomique des amphibiens a été entreprise sur les restes des niveaux TD4 et 5 de Gran Dolina (Pinto Llona, 1995a, b et Pinto Llona & Andrews, 1999), mais elle se heurte encore à de nombreux problèmes notamment pour les origines mixtes ou les cas où la digestion n'est pas observée ou faible. Pour les squamates, les études taphonomiques sont rares voire totalement inexistantes.

Une étude taphonomique approfondie n'a malheureusement pas pu être entreprise dans le cadre de ce travail. Cependant, des caractères préliminaires et généraux peuvent être énoncés.

### Gisements fluvio-lacustres

Il s'agit ici de tous les gisements de la Dépression de Guadix-Baza (Grenade) et du gisement de Cal Guardiola (Barcelone). Les éléments osseux dans ces gisements sont généralement très fragmentés et présentent un aspect roulé et piqueté de la surface osseuse plus ou moins important. Ceci semble typique des gisements formés en contexte aquatique où avant d'être enfoui, le matériel est toujours plus ou moins déplacé par le courant. D'après García Aguilar (2003), les gisements de Guadix-Baza, notamment dans le secteur d'Orce, semblent associés à des zones deltaïques lacustres où fût possible une accumulation préférentielle des macrorestes osseux grâce à un phénomène de transport en zone côtière sur des distances relativement faibles (10 ou 20 m). Toutefois, la taille des différents éléments de microvertébrés de ces gisements ne laisse pas supposer qu'un tri préférentiel ait pu être opéré lors du transport. Très peu d'ossements en connexion anatomique sont observés et, lorsque cela est le cas, la connexion provient de la fusion pathologique des éléments osseux comme cela est souvent observé chez les anoues notamment.

Nous n'avons pas observé de trace de digestion sur les ossements de Guadix-Baza. Les éléments les mieux représentés sont en majorité les parties fortement ossifiées des os longs (ilions, humérus, fémurs, tibio-fibulas) pour les anoues et les vertèbres pour les squamates.

La présence de microrestes dans les gisements de Guadix-Baza peut donc s'expliquer par la mort naturelle au bord ou dans l'eau, comme cela doit être le cas en particulier pour les espèces aquatiques comme la grenouille verte, le discoglosse et la couleuvre vipérine. Certains gisements, comme par exemple Barranco León, présentent une proportion plus importante d'amphibiens et de squamates d'affinités terrestres (bufonidés, lacertidés et anguidés). Cette plus forte présence de taxons « terrestres » pourrait être liée à l'existence, comme cela a été démontré à Barranco León, d'un chenal à proximité du gisement, ayant pu amener des restes en provenance de milieux terrestres plus éloignés.

Dans le cas de Cal Guardiola, la fragmentation semble relativement ancienne, puisque les cassures présentent le même aspect roulé que les surfaces osseuses. De légères traces de digestion/corrosion sont visibles sur certaines articulations osseuses

(condyles huméral et vertébral, articulation de la scapula). Un humérus de crapaud montre une fissuration à partir de la cassure et un certain aplatissement vers l'intérieur de l'os qui pourrait être l'œuvre d'un prédateur (*splitting*, *sensu* Pinto-Llona & Andrews, 1999). Le matériel de Cal Guardiola semble donc provenir du transport et de l'accumulation par l'eau d'ossements provenant d'animaux morts à proximité ou dans la rivière et dans une moindre mesure d'un prédateur de type rapace nocturne.

## Gisements karstiques

Dans les gisements en milieu karstique, de même que pour les gisements fluvio-lacustres, l'origine des microrestes est potentiellement double (Rosas González, 1990, fig. 22).

Une première partie peut correspondre à une mortalité *in-situ* des animaux dans la cavité. Ceci est tout particulièrement vrai dans le cas de certaines espèces d'anoures qui viennent rechercher la plus grande fraîcheur/humidité de l'entrée d'une grotte

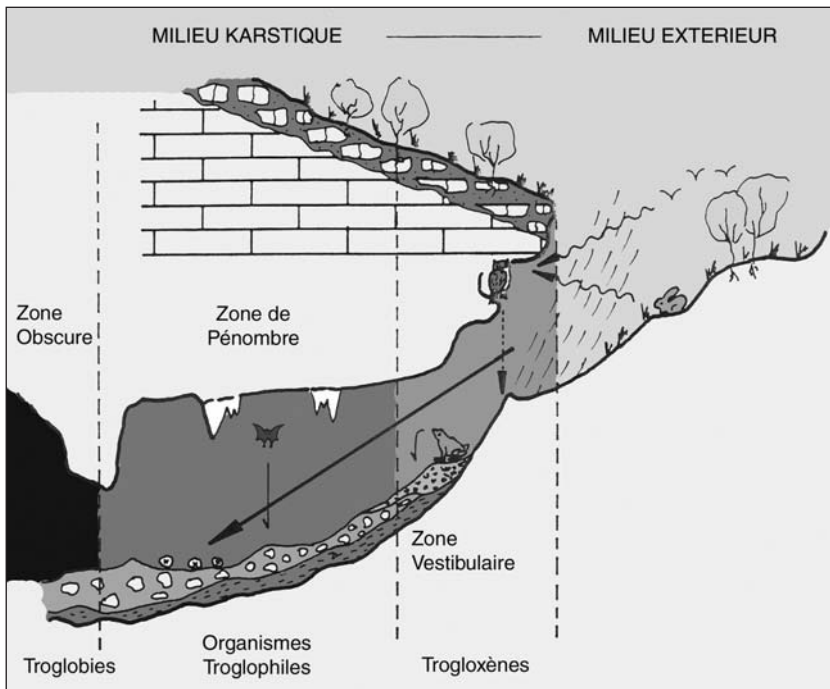


Figure 22. Origine taphonomique des restes de microvertébrés dans un gisement karstique (d'après Rosas, 1990).

Figura 22. Origen taxonómico de los restos de microvertebrados en un yacimiento kárstico (según Rosas, 1990).

mais aussi, pour les squamates montrant une certaine affinité pour les substrats rocheux thermiques à proximité de l'ouverture. Ainsi se distinguent deux types de gisements karstiques, lorsque la morphologie du site, par exemple une grotte, permet la fréquentation par les amphibiens, ceux-ci vont généralement être prédominants et sur-représentés (cas de Gran Dolina) et deuxièmement dans le cas de gisements en fissure, généralement d'accès difficile, ce sont les squamates thermophiles qui vont être prédominants et sur-représentés (cas d'Almenara-Casablanca, de Cueva Victoria et de certains gisements karstiques catalans).

La seconde partie des microrestes peut provenir d'une prédation opérée par un prédateur aviaire ou de type petit carnivore. A notre connaissance, aucun prédateur ne se spécialise sur une espèce précise de l'herpétofaune (e.g. Mikkola, 1995) et bien souvent l'origine des restes d'amphibiens et de squamates ne saurait présenter de biais taphonomiques autre que selon des critères comme la taille ou bien la « visibilité » de la proie. D'un point de vue paléoenvironnemental, ces restes vont alors être significatifs d'un paysage plus vaste, probablement égal au rayon d'action du prédateur.

Dans les trois gisements d'Almenara-Casablanca (ACB-1, 3 et 4), les ossements d'anoures, sont relativement fragmentés et portent de légères traces de digestion de faible intensité sur leur surface osseuse. L'absence de trace de digestion de forte intensité, comme celles laissées par les carnivores, sur les éléments osseux suggère une accumulation occasionnée par des rapaces nocturnes (Fernández-Jalvo, 1995 ; Pinto Llona & Andrews, 1999). Parmi les taxons déterminés dans le gisement, les représentants des genres *Discoglossus*, *Pelobates*, *Pelodytes* et *Rana* constituent des proies fréquentes, en Espagne, pour la chouette effraie (e.g. Rey *et al.*, 1994). Toutefois, la proportion des amphibiens et des reptiles dans le régime alimentaire des rapaces nocturnes reste faible (4,4% pour la chouette effraie et 5,3% pour la chouette hulotte d'après Mikkola, 1995) dans la région méditerranéenne. Contrairement aux anoures, les squamates sont quantitativement beaucoup plus abondants (+ de 90%) et la grande majorité de leurs éléments osseux ne montrent pas de traces de digestion. Seuls à ACB-3, quelques vertèbres attribuées à *B. cinereus* et des éléments dentaires de *Ch. bedriagai* semblent porter de légères marques de digestion. L'hypothèse d'une origine naturelle (spécialement pour les squamates ayant des affinités avec les substrats rocheux et *B. cinereus* venant chercher une certaine humidité) semble être la plus probable, les animaux étant morts sur place au cours de leurs déplacements ou pendant l'hivernation.

Le matériel de Cueva Victoria présente un bon état de conservation et est relativement peu fragmenté. Les ossements attribués aux anoures sont complets et pour certains d'entre eux le cartilage, même s'il s'est détaché postérieurement, est présent. Les lézards et les serpents sont les mieux représentés (46,69 % pour les lacertiliens et 49,81 % pour les ophiidiens : soit au total 96,5% des restes). Aucun ossement ne porte de traces de digestion. Les surfaces osseuses sont lisses et légèrement brillantes. L'hypothèse d'une origine naturelle semble être la plus probable, les animaux étant morts sur place au cours de leurs déplacements ou pendant l'hivernation.

Pour Gran Dolina, les niveaux TD3/4, TD5 et TD6 correspondent à des dépôts exogènes ; lors de la formation du niveau TD9, la grotte est fermée ; et en TD10, la grotte s'ouvre à nouveau par l'effondrement du toit (Fernández-Jalvo, 2003). La taphonomie des micromammifères (Fernández-Jalvo, 1988, 1990, 1995 et 2003 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Denys *et al.*, 1995) identifie plusieurs prédateurs

ayant occasionné l'accumulation des restes osseux : à la base (TD3/4), le grand duc d'Europe (*Bubo bubo*) puis le hibou moyen-duc (*Asio otus*), pour TD5 et TD6, la chouette hulotte (*Strix aluco*), pour TD8, un rapace nocturne non identifié, et pour TD10, le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*). Parmi ces prédateurs, le hibou moyen-duc est considéré comme étant un prédateur sélectif et donc susceptible d'entraîner un biais dans la représentation des différentes espèces dans l'assemblage fossile.

Quelques restes d'anoures des niveaux inférieurs de Gran Dolina ont fait l'objet d'une étude taphonomique (Pinto Llona, 1995a, b et Pinto Llona & Andrews, 1999). Ces études suggèrent que les restes d'anoures, pour les niveaux TD4 et TD5, auraient été digérés par de petits carnivores de type mustélidés. Dans tout le matériel provenant du sondage de *Trinchera Dolina Sur* que nous avons étudié, seules quelques vertèbres dorsales attribuées à *Coronella austriaca* (notamment ATA94TD6T35G18) ont montré une digestion de forte intensité (de type petits carnivores).

L'utilisation de la méthode du rapport NR/NMI, utilisée en archéologie pour estimer le degré de fragmentation d'un assemblage d'ossements de grands mammifères (Bunn, 1983 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Lyman, 1994 ; Villa *et al.*, 2004) suggère une origine par mortalité *in-situ* dans la cavité et une bonne conservation pour *B. calamita* qui est véritablement sur-représenté dans toute la séquence avec des rapports supérieurs à 7 (Tab. 17) et un nombre total de restes supérieur à 30.000. Cette très forte abondance de *B. calamita* est fréquente dans de nombreux dépôts karstiques du Pléistocène.

En conclusion, si une prédation ponctuelle par de petits carnivores n'est pas à exclure pour certains éléments osseux présentant les traces d'une forte digestion, elle n'est en aucun cas majoritaire. Seule, la présence de *B. calamita* semble liée à une très forte mortalité naturelle dans la cavité, occasionnant une sur-représentation tant en nombre de restes qu'en nombre d'individus.

	TD4	TD5	TD6	TD7	TD8a	TD8b	TD10	TOTAL
<i>A. obstetricans</i>	2,00	3,32	3,14	2,00	3,50	3,40	3,52	<b>3,27</b>
<i>P. cultripes</i>			1,00		4,33	4,67	1,14	<b>2,00</b>
<i>P. punctatus</i>		1,97	2,24	1,50	4,00	4,00	1,98	<b>2,25</b>
<i>B. bufo</i>		2,17	1,77	3,00	1,50	1,00	4,91	<b>4,19</b>
<i>B. calamita</i>	2,66	7,95	7,92	7,17	8,35	7,96	8,69	<b>8,20</b>
<i>H. arborea</i>					1,50	2,00	1,20	<b>1,38</b>
<i>Rana</i> (rousse)	4,80	2,93	3,28	2,00	2,50	3,33	5,98	<b>4,38</b>
<i>Pelophylax</i> (verte)		1,00	2,67		2,67		1,00	<b>2,11</b>

Tableau 17. Rapport NR/NMIa des anoures de Trinchera Dolina, par espèce et par niveau. Comme nous l'avons déjà signalé, nous avons tenu compte pour l'établissement du NMIa, lorsque cela était possible, de la latéralité, du sexe et de la position stratigraphique.

Tabla 17. Relación NR/NMIa de los anuros de Trinchera Dolina, por especie y por nivel. Como ya hemos dicho, hemos tenido en cuenta la lateralidad, el sexo y la posición estratigráfica, cuando era posible, para estimar el NMIa.

Le matériel des gisements karstiques catalans (Bagur-1 et 2, Can Altisench, Calella-Y, Cova del Rinoceront, Cova Bonica, Cova de la Foradada, L'Escala et Vallirana) ne semble pas présenter de marques de digestion, même si parfois une légère corrosion peut être visible à la surface de l'os. Les surfaces osseuses sont lisses et possèdent un léger aspect brillant. A Cova Bonica, certains éléments osseux, de taille relativement grande, présentent un aspect « farineux ». Dans tous les cas, la fragmentation semble relativement récente et doit provenir du lavage-tamisage, du triage et/ou du conditionnement. Généralement, les squamates sont prédominants et, lorsque cela n'est pas le cas, il semble que cela soit lié soit à la petite taille de l'échantillon (Bagur-1) ou alors à la meilleure conservation de quelques individus (cas de *B. bufo* à Cova del Rinoceront). Le matériel de ces gisements semble donc provenir principalement de la mort naturelle des animaux dans la fissure ou dans la grotte et, dans une moindre mesure, pourrait provenir d'une prédation par un rapace nocturne, dont l'action des sucs digestifs est très faible.

## DONNÉES PALÉOENVIRONNEMENTALES ET PALÉOCLIMATIQUES

Les variations de la composition quantitative et qualitative des successions fauniques d'un gisement ou d'une région peuvent être utilisées pour reconnaître des changements climatiques. L'ensemble des méthodes que nous utiliserons dans le cadre de ce travail sera essentiellement basé sur la chorologie des espèces actuelles. L'utilisation du principe d'actualisme pour les amphibiens et les squamates peut se justifier du fait que la grande majorité des espèces présentes au Pliocène et au Pléistocène sont supposées être les mêmes que les espèces modernes et, que la majeure partie des espèces présentes dans les gisements, le sont encore dans le petit territoire que représente une province administrative. Toutefois, il faut tenir compte que l'anthropisation et notamment l'urbanisation possèdent un effet négatif sur beaucoup de populations et peuvent influencer de manière significative la distribution de certaines espèces. Les amphibiens et les squamates sont très souvent liées à des besoins très précis tant du point de vue de la température que de l'humidité ambiante et, de ce fait, ils ne définissent pas directement le paysage à la même échelle que les grands mammifères par exemple, mais interviennent dans la compréhension des microhabitats pouvant exister dans un paysage beaucoup plus large. Il est bien évident que ces microhabitats restent liés à l'évolution du milieu à plus grande échelle, cependant, cette dimension spatiale lors de la description paléoclimatique et paléoenvironnementale doit être bien définie.

### Méthodologie

#### *Méthode qualitative par intersection*

De nombreuses méthodes de reconstitution paléoenvironnementale sont basées sur l'optention de cartes à deux dimensions permettant de comparer, pour un territoire plus ou moins vaste, les différences dans la répartition de la faune ou de la flore d'une manière spatiale puis temporelle (e.g. Chalène, 1973). Selon Nouira & Blanc

(2003), la simple superposition de la carte de distribution d'une espèce donnée sur la carte bioclimatique de la zone étudiée permet d'évaluer l'amplitude écologique de celle-ci. Ainsi, l'intersection des aires de répartition des différentes espèces présentes dans un même site paléontologique ou archéologique (Fig. 23), peut par conséquent donner une idée générale du climat et de l'environnement passé, tout au moins en terme de microhabitats potentiels et cela malgré les problèmes liés à l'anthropisation tel que nous l'avons évoqué ci-dessus.

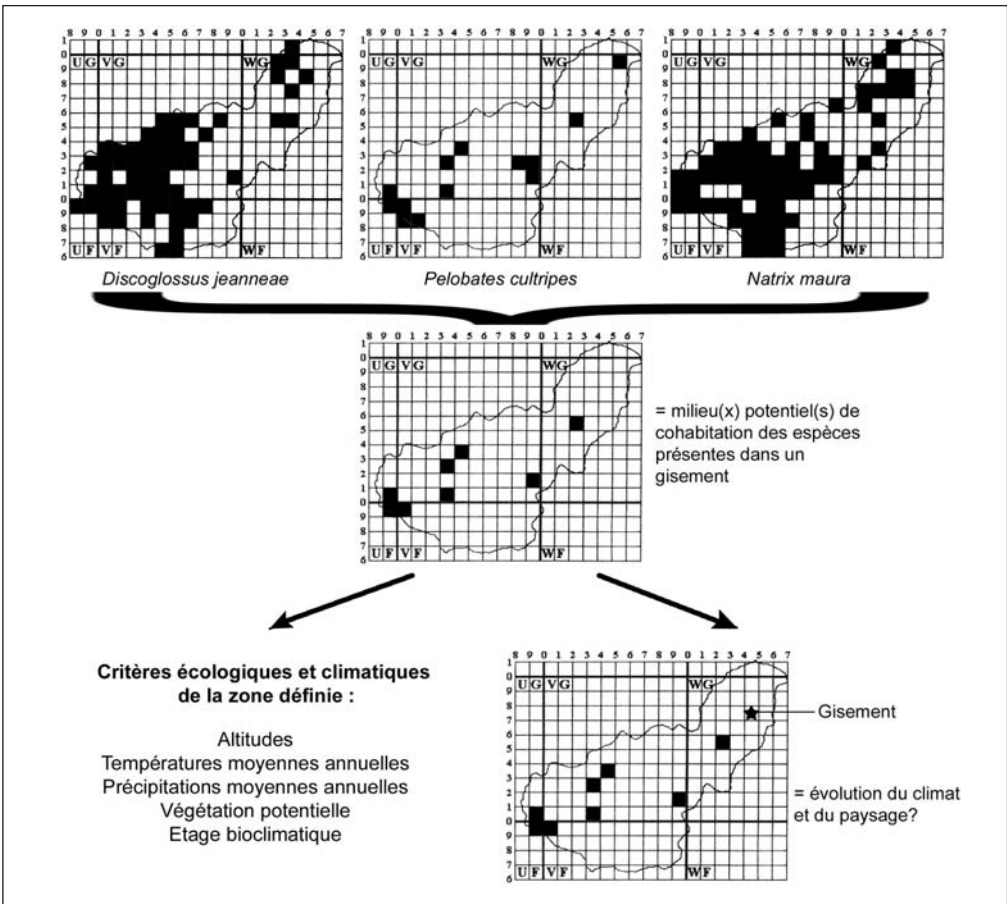


Figure 23. Méthode de l'intersection des aires de distribution actuelle des espèces conservées dans un gisement. Ici, nous avons choisi un gisement hypothétique, dans le cadre de la province de Grenade, contenant : *D. jeanneae*, *P. cultripès* et *N. maura*. L'intersection ainsi obtenue permet de définir des critères écologiques et climatiques probables lors de la formation de l'assemblage fossile.

Figura 23. Método de la intersección de las áreas de distribución actual. Aquí, hemos elegido un yacimiento hipotético, situado en la provincia de Granada, con *D. jeanneae*, *P. cultripès* y *N. maura*. La intersección obtenida permite definir los criterios ecológicos y climáticos potenciales que ocurren durante la formación del yacimiento.



Comme l'ont souligné Antúnez & Márquez (1992) et Antúnez & Mendoza (1992), l'utilisation d'une échelle continentale peut entraîner une simplification trop poussée des caractères agissant sur la répartition d'une espèce et masquer l'hétérogénéité de la répartition de l'espèce à l'intérieur même de son aire de distribution. Si le climat et l'environnement sont des phénomènes globaux, possédant de nombreux facteurs, les régions en tant que parcelle d'un tout peuvent varier différemment en fonction de leurs caractéristiques propres (topographie, exposition, microclimat, géologie...). Nous avons, par conséquent, choisi de limiter notre échelle d'observation à la province administrative, qui en général correspond à un territoire de plus de 10 000 km<sup>2</sup>. Ce choix est principalement lié, d'une part, à la présence des différentes espèces (sauf pour les taxons fossiles) à l'intérieur de ce territoire restreint souvent grâce à l'existence d'une forte dénivellation altitudinale et, d'autre part, à ce que les études herpétologiques détaillées concernant les espèces actuelles utilisent, elles aussi, ce découpage administratif.

Les taxons « exotiques », c'est-à-dire absents actuellement en Europe occidentale, ne peuvent bien évidemment pas participer à l'établissement d'une telle intersection. Cependant, la connaissance des données chorologiques des représentants modernes du genre ou de la famille peuvent au final permettre de contraster les résultats obtenus par la méthode de l'intersection.

### *Méthode quantitative*

Le deuxième type de méthode utilisé dans le cadre de ce travail consiste en la caractérisation de l'assemblage et de sa signification quantitative en regroupant les différentes espèces et taxons par affinité climatique et/ou environnementale. Ce genre d'approche largement utilisée reste cependant très délicat car, dans tous les cas, la représentation quantitative des espèces dans un gisement est liée directement à son origine taphonomique.

### **Province de Grenade**

Pour Barranco León, l'ensemble des espèces présentes dans le gisement se retrouve dans un unique carré (Fig. 24). Ce carré est situé dans le Sud-Ouest de la province, entre 1000 et 1500 mètres d'altitude, à proximité de la Sierra Gorda et correspondrait à des températures moyennes annuelles comprises entre 14 et 16 °C et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 700 et 1000 mm. D'un point de vue bioclimatique, ce secteur correspond au mésoméditerranéen et au supraméditerranéen (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par une chênaie méditerranéenne avec quelques enclaves de chênes-lièges voire, en altitude, de rouvraies (Rivas Martínez, 1986). Les espèces ayant une forte influence sur la détermination de l'intersection sont le pélobate cultripède (*P. cultripedes*), la rainette méridionale (*H. meridionalis*) et la couleuvre à collier (*N. natrix*), car possédant une aire de distribution relativement restreinte dans la province de Grenade.

Pour Fuente Nueva 3, l'intersection n'occupe aussi qu'un seul carré (Fig. 24). Ce carré est situé dans le Sud de la province, entre 1000 et 1500 mètres d'altitude, sur le versant sud de la Sierra Nevada et correspond à des températures moyennes annuelles comprises entre 14 et 16°C et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 500 et 1000 mm. D'un point de vue bioclimatique, ce secteur correspond au méso-méditerranéen supérieur ou au supraméditerranéen inférieur (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par une chênaie méditerranéenne (Rivas Martínez, 1986). Des espèces présentes à FN-3, la couleuvre à collier (*N. natrix*) est celle ayant la plus forte influence sur la détermination de l'intersection.

La majorité des autres gisements de la Dépression de Guadix-Baza possède en commun la présence d'espèces à affinité aquatique tels que le discoglosse, la grenouille verte et la couleuvre vipérine. L'intersection de ces trois espèces donne une aire relativement vaste et homogène à l'Ouest de la province et plus ponctuelle et dispersée dans le Nord-Est. Ce recoupement semble éviter les zones les plus arides (précipitations inférieures à 400 mm) et à caractère continental marqué comme cela est le cas actuellement pour la Dépression de Guadix-Baza. Dans la partie sud-ouest, le recoupement de ces espèces évite les massifs montagneux et les zones d'altitude supérieure à 1000 m et semble suivre les grands axes fluviaux affluents du Rio Genil.

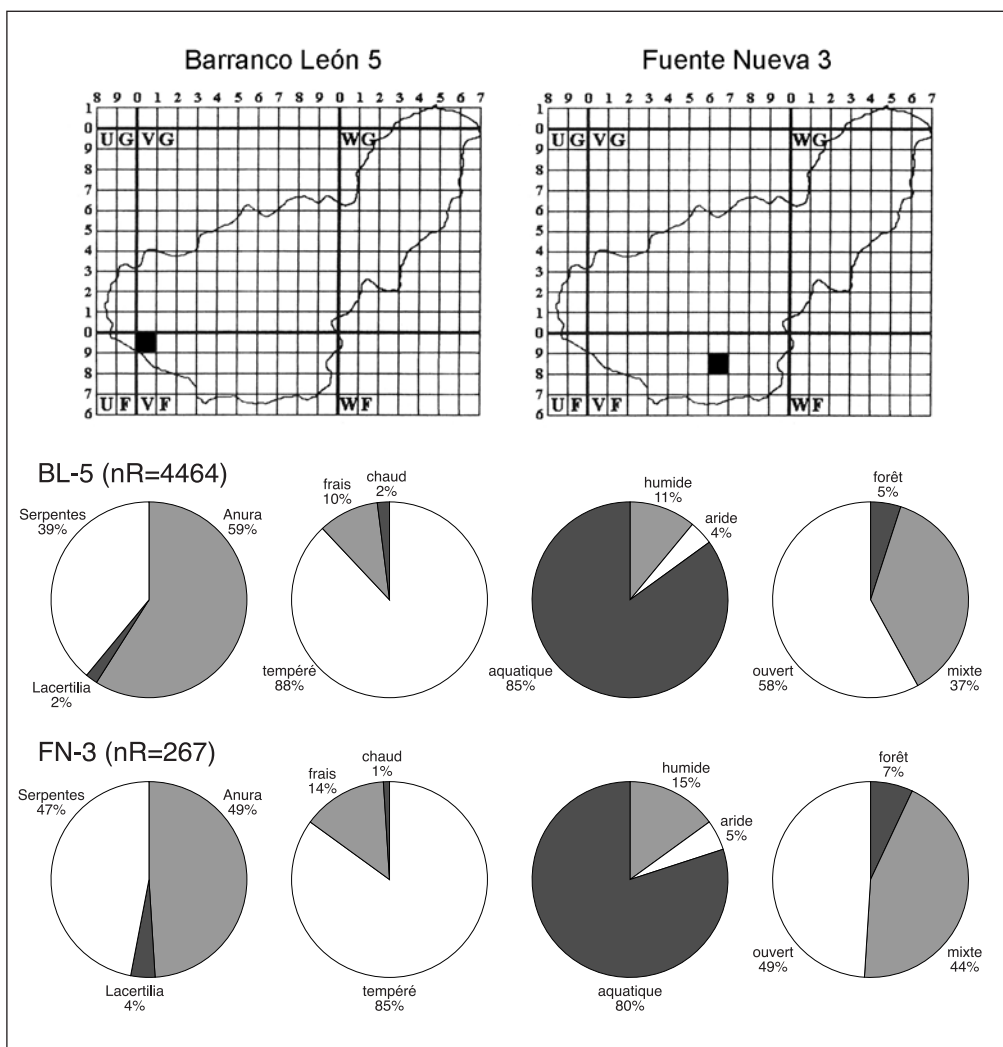
Les gisements archéo-paléontologiques de Barranco León et de Fuente Nueva 3 ont fait l'objet d'une collecte méthodique des microvertébrés et, de ce fait, ont livré un cortège faunique et un nombre de restes relativement important permettant l'application de méthodes paléoclimatiques et paléoenvironnementales quantitatives. L'étude des rapports (Fig. 24) entre les affinités écologiques des différentes espèces présentes à Barranco León et Fuente Nueva 3, est cohérente pour les deux sites. Le climat semble relativement tempéré-frais atténué par la présence d'espèces que l'on peut supposer étant légèrement thermophiles comme l'Anguidé *Dopasia* et dans une

---

Figure 24. Intersection des aires de distribution actuelles et pourcentages par affinités climatique et environnementale des différentes espèces d'amphibiens et de squamates présentes à BL-5 et FN-3. Données pour la distribution actuelle d'après Pleguezuelos *et al.* (2002), Fernández-Cardenete *et al.* (2000), Gracia & Pleguezuelos (1990) et Pleguezuelos (1989). Nous avons considéré des espèces méridionales comme suggérant des conditions climatiques « chaudes » (*Ch. bedriagai* et *Dopasia*), des espèces médio-européennes septentrionales comme plus « fraîches » (*B. bufo* et *N. natrix*), des espèces « aquatiques » (*D. jeanneae*, *R. perezi* et *N. maura*), des espèces indiquant un certain degré d'humidité (*D. jeanneae*, *H. meridionalis*, *B. bufo*, *N. natrix* et *Dopasia*), des espèces indiquant un milieu plus aride (*P. cultripes*, *B. calamita* et les lacertidés), des espèces indiquant un paysage plus fermé (*B. bufo*, *N. natrix* et *Dopasia*) et enfin des espèces indiquant un paysage plus ouvert (*P. cultripes*, *B. calamita*, *R. perezi* et les lacertidés).

Figura 24. Intersección de las áreas de distribución actuales y porcentajes por afinidades climáticas y ambientales de las diferentes especies de anfibios y escamosos representados en BL-5 y FN-3. Datos de la distribución actual según Pleguezuelos *et al.* (2002), Fernández-Cardenete *et al.* (2000), Gracia & Pleguezuelos (1990) y Pleguezuelos (1989). Hemos considerado los taxones meridionales como indicadores de condiciones climáticas "cálidas" (*Ch. bedriagai* y *Dopasia*), los taxones medio-europeos septentrionales de condiciones más "frescas" (*B. bufo* y *N. natrix*), taxones "acuáticos" (*D. jeanneae*, *P. perezi* y *N. maura*), taxones indicadores de un cierto grado de humedad (*D. jeanneae*, *H. meridionalis*, *B. bufo*, *N. natrix* y *Dopasia*), taxones indicadores de un ambiente más árido (*P. cultripes*, *B. calamita* y los lacertidos), taxones indicadores de un paisaje más cerrado (*B. bufo*, *N. natrix* y *Dopasia*) y finalmente taxones indicadores de un paisaje más abierto (*P. cultripes*, *B. calamita*, *P. perezi* y los lacertidos).

moindre mesure le seps de Bedriaga (*Ch. bedriagai*). La très forte présence de taxons aquatiques (*D. jeanneae*, *R. perezii* et *N. maura*) suggère la présence immédiate d'une surface d'eau relativement étendue et ensoleillée, possédant des rives meubles favorables aux fousseurs (Bufonidés et *P. cultripes*) et pourvues de végétation palustre comme l'indique notamment la présence de la rainette méridionale (*H. meridionalis*). L'environnement terrestre à proximité des gisements semble constitué par une mosaïque de milieux boisés humides (*B. bufo*, *N. natrix* et *Dopasia*) et d'espaces plus secs alternants entre des broussailles favorables à la fuite et des milieux plus ouverts et rocaillieux favorables aux lacertidés et aux amphibiens de milieux ouverts et secs (*P. cultripes* et *B. calamita*).



Les méthodes quantitative et qualitative s'accordent donc, pour caractériser un climat nettement plus humide et moins continental que l'actuel dans la Dépression de Guadix-Baza, au cours du Pléistocène inférieur. D'autre part, la persistance du genre *Dopasia* dans le gisement de Barranco León pourrait suggérer que le climat dans la Dépression de Guadix-Baza, au cours du début du Pléistocène inférieur, n'ait jamais connu de températures véritablement très froides.

La majeure partie des autres gisements n'a livré que peu de matériel et, de ce fait, une interprétation paléoclimatique ou environnementale reste risquée. Cependant, la disparition des Varanidés, des Erycinés et des Elapidés, présents à Moreda dans la Dépression de Guadix-Baza (limite MN15/MN16 ; Bailon, 1991 et 1992), semble suggérer un certain refroidissement général au cours de la MN16 : ces taxons possédant une aire de distribution actuelle de type tropical, avec des températures moyennes annuelles supérieures à 20°C (Bailon & Blain, 2007). D'autre part, l'augmentation générale de l'humidité dans la Dépression de Guadix-Baza et l'existence d'un milieu aquatique étendu, déduites de la présence-abondance du discoglosse, de la grenouille verte et de la couleuvre vipérine, semblent apparaître dans la séquence stratigraphique dans le gisement de Galera C (fin de la MN15 ; Blain, 2005) et s'atténuer à Orce Guardia Civil (fin de la MmQ3). Ces conditions plus humides pourraient être liées à une chute progressive par épisodes de la température depuis le Pliocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène inférieur, alors que le gisement de Cúllar de Baza 1 semble indiquer, pour le Pléistocène moyen, un retour à des conditions climatiques légèrement plus chaudes et surtout plus sèches.

Les données obtenues à partir de l'herpétofaune concordent, dans ses grandes lignes, avec les données fournies par la composition des faunes de micromammifères des gisements de la Dépression de Guadix-Baza. D'après Sesé (1991 et 1994), un changement faunistique important intervient tant quantitativement que qualitativement, au commencement du Villafranchien (MN16), avec l'abondance de rongeurs considérés de climat humide et une diminution de la diversité relative générale suggérant un changement climatique allant vers une augmentation de l'humidité relative et un refroidissement. Au contraire, au Pléistocène moyen, la diversité des micromammifères augmente (Sesé, 1991 et 1994), indiquant des conditions climatiques plus clémentes durant cette période relativement au Pléistocène inférieur.

## Provinces de Castellón et Valence

Pour ACB-4 (MN16-17), les espèces faisant partie de l'herpétofaune actuelle des provinces de Castellón et de Valence sont présentes dans deux carrés isolés et une petite zone relativement continue à l'extrême Sud-est de la province de Valence (Gandia ; Fig. 25). Cette géographie peut se résumer en deux ensembles. Un premier ensemble, comprenant le carré littoral de Benicassim (Castellón) et la zone du Sud-Est, correspond à une zone côtière ne dépassant pas les 400 m d'altitude, dont les températures moyennes annuelles sont supérieures à 16°C et les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 500 et 1000 mm. D'un point de vue bioclimatique, cet ensemble appartient à l'étage thermoméditerranéen (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par la chênaie méditerranéenne avec des zones de

chênes-lièges (Rivas-Martínez, 1986). Le second ensemble correspond au carré de Requena situé dans le Centre Ouest de la province de Valence, entre 400 et 1000 mètres d'altitude. Ce carré possède des températures moyennes annuelles comprises entre 14 et 16°C et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 500 et 700 mm. D'un point de vue bioclimatique, cet ensemble appartient au mésoméditerranéen moyen (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par une chênaie ouverte avec quelques pins d'Alep (Rivas-Martínez, 1986).

Pour ACB-1 (MN17), l'intersection occupe deux carrés (Fig. 25). Ces deux carrés correspondent à deux zones climatiques légèrement différentes, appartenant pour l'un (Torreblanca, Castellón) au thermoméditerranéen avec des précipitations moyennes annuelles comprises entre 500 et 700 mm et pour l'autre (Requena, Valence) au mésoméditerranéen moyen (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est composée par une chênaie ouverte (Rivas-Martínez, 1986).

Pour ACB-3 (MmQ3), l'intersection occupe un seul carré (Fig. 25). Ce carré, commun à ACB-1 et ACB-4 a déjà été décrit précédemment. Les espèces possédant une aire de distribution restreinte dans la Communauté de Valence et par conséquent ayant une forte influence sur la détermination de l'intersection sont le discoglosse (*D. jeanneae*), le pélobate cultripède (*P. cultripes*), l'amphisbène cendré (*B. cinereus*), l'acanthodactyle commun (*A. erythrurus*) et la vipère de lataste (*V. latasti*).

Le résultat donné par ces trois intersections est très intéressant comparativement. Il semble qu'entre les trois moments représentés par chacun de ces gisements, un dénominateur commun existe (carré de Requena). Cependant, l'évolution du climat et du paysage se caractérise surtout par une diminution progressive du nombre de carrés. Entre ACB-4 et ACB-1, l'intersection perd la zone chaude et humide du Sud-Est, suggérant une baisse des précipitations et, par conséquent, une certaine augmentation de l'aridité. Entre ACB-1 et ACB-3, l'intersection perd le carré littoral chaud et sec, ce qui suggère une chute des températures moyennes annuelles et une légère augmentation de l'humidité.

L'étude des rapports entre les affinités écologiques des différentes espèces présentes dans les gisements d'Almenara-Casablanca (Fig. 25) montre une très nette diminution des taxons thermophiles entre le Pliocène supérieur (ACB-4 et ACB-1) et le Pléistocène inférieur final (ACB-3). Cette variation importante est liée, en partie, à la disparition dans le gisement de ACB-3 des Agamidés et dans une moindre mesure des Anguidés (*Dopasia*). D'un point de vue environnemental, le paysage apparaît comme étant toujours plus ou moins ouvert et sec, aussi bien au Pliocène supérieur qu'au Pléistocène inférieur.

La plupart des Lacertidés, des Geckonidés, des Agamidés et des « Colubrinés » présents dans ces gisements fréquentent de préférence les substrats rocheux et les sols secs et thermiques. L'environnement immédiat est donc relativement ouvert et ensoleillé, constitué pour une grande partie par des biotopes rocheux et buissonneux. A plus large échelle, le paysage devait être dominé par une végétation de type forêt méditerranéenne ouverte. A la faveur des zones les moins exposées au soleil, la couverture végétale devait être plus importante favorisant la présence de taxons comme l'amphisbène cendré (*B. cinereus*), le seps de Bedriaga (*Ch. bedriagai*), les Anguidés du genre *Dopasia* et la coronelle girondine (*C. girondica*) qui vivent principalement sur les sols plus ou moins humides des clairières et des prairies. La présence d'espèces à affinité aquatique comme le discoglosse (cf. *Discoglossus*), la grenouille verte

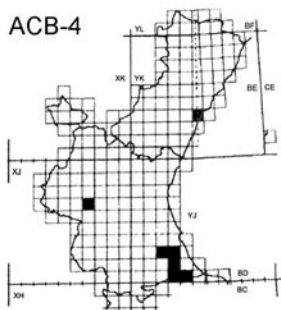
(*R. perezii*) et la couleuvre vipérine (*N. maura*) indique la présence dans les environs d'un point d'eau ensoleillé, avec des rives sableuses ou meubles favorables à la présence d'espèces fouisseuses comme le pélobate cultripède (*P. cultripes*), le pélyodyte ponctué (*P. punctatus*) et le crapaud commun (*B. bufo*).

En conclusion, l'évolution du climat et de l'environnement montre clairement un léger refroidissement général et peut-être une certaine augmentation de l'aridité à la fin du Pliocène supérieur (MN17). La présence d'Agamidés dans les gisements du Pliocène supérieur, d'après les données chorologiques de leurs représentants modernes en Europe orientale, suggère des températures moyennes annuelles supérieures à 15°C et des précipitations moyennes annuelles inférieures à 700 mm. A la fin du Pléistocène inférieur, les conditions climatiques semblent légèrement plus fraîches avec toutefois la présence de taxons à caractère méditerranéen (*P. cultripes*, *B. cinereus*, *Ch. bedriagai* et *Rh. scalaris*) indiquant que les températures moyennes annuelles ne devaient pas être inférieures à 12°C.

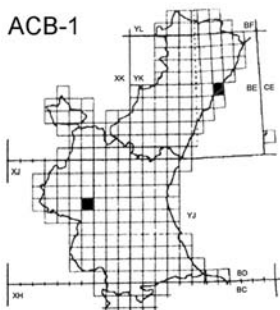
Figure 25. Intersection des aires de distribution actuelles et pourcentages par affinités climatique et environnementale des différentes espèces d'amphibiens et de squamates présentes à ACB-4, ACB-1 et ACB-3. Données pour la distribution actuelle d'après Pleguezuelos *et al.* (2002), Jiménez *et al.* (2002), Lacomba & Sancho (1999) et Vento *et al.* (1991). Nous avons tenu compte des populations littorales de discoglosses disparues récemment selon Martínez-Solano & García-París (2002) et avons considéré les taxons méridionaux comme suggérant des conditions climatiques « chaudes » (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai*, *Tarentola* sp., Agamidae indet. et *Dopasia*), des espèces médio-européennes septentrionales ou montagnardes comme plus « fraîches » (*B. bufo*, *N. natrix*, *D. jeanneae* et *V. latasti*), des espèces aquatiques (*D. jeanneae*, *R. perezii* et *N. maura*), des espèces indiquant un certain degré d'humidité (*D. jeanneae*, *P. punctatus*, *B. bufo*, *N. natrix* et *Dopasia*), des espèces indiquant un milieu sec (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai*, *Tarentola* sp., les lacertidés et les ophidiens méditerranéens) et d'autres un milieu plus aride (*P. cultripes* et Agamidae indet.), des espèces indiquant un paysage plus fermé (*B. bufo*, *N. natrix* et *Dopasia*) et enfin des espèces indiquant un paysage plus ouvert (*P. cultripes*, *V. latasti*, *Tarentola* sp. et Agamidae indet.).

Figura 25. Intersección de las áreas de distribución actuales y porcentajes por afinidades climáticas y ambientales de las diferentes especies de anfibios y escamosos representados en ACB-4, ACB-1 y ACB-3. Datos de la distribución actual según Pleguezuelos *et al.* (2002), Jiménez *et al.* (2002), Lacomba & Sancho (1999) y Vento *et al.* (1991). Hemos tenido en cuenta las poblaciones de *Discoglossus* recientemente desaparecidas según Martínez-Solano & García-París (2002). Hemos considerado los taxones meridionales como indicadores de condiciones climáticas "cálidas" (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai*, *Tarentola* sp., Agamidae indet. y *Dopasia*), los taxones medio-europeos septentrionales de condiciones más "frescas" (*B. bufo*, *N. natrix*, *D. jeanneae* y *V. latasti*), taxones "acuáticos" (*D. jeanneae*, *R. perezii* y *N. maura*), taxones indicadores de un cierto grado de humedad (*D. jeanneae*, *P. punctatus*, *B. bufo*, *N. natrix* y *Dopasia*), taxones indicadores de un ambiente seco (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai*, *Tarentola* sp., los lacertidos y los ofidios mediterráneos) y otros de ambientes más áridos (*P. cultripes* y Agamidae indet.), taxones indicadores de un paisaje boscoso (*B. bufo*, *N. natrix* y *Dopasia*) y finalmente taxones indicadores de un paisaje más abierto (*P. cultripes*, *V. latasti*, *Tarentola* sp. y Agamidae indet.).

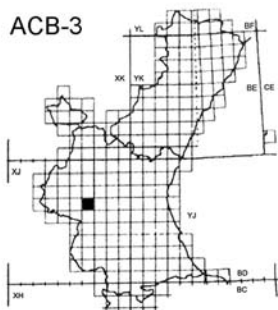
ACB-4



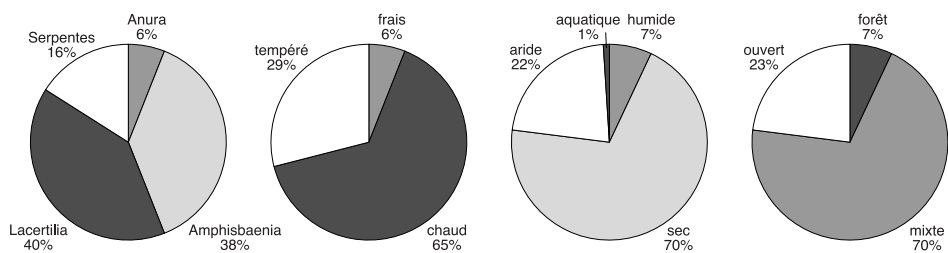
ACB-1



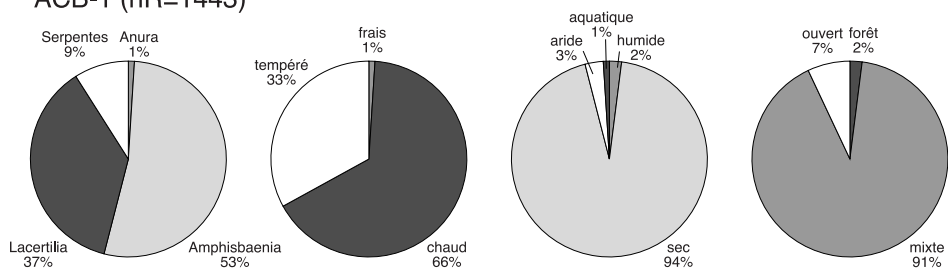
ACB-3



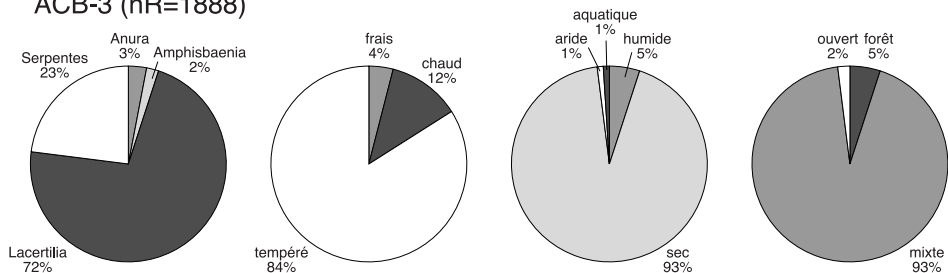
ACB-4 (nR=191)



ACB-1 (nR=1443)



ACB-3 (nR=1888)



## Province de Murcie

Pour Cueva Victoria, toutes les espèces présentes dans le gisement se trouvent réunies dans un unique carré (Fig. 26), situé au Nord-Est de la région de Murcie, dans la Sierra de Salinas, entre 500 et 1000 m d'altitude, mais avec un sommet à 1239 m (La Capilla). Ce carré correspond à des températures moyennes annuelles comprises entre 14 et 16°C et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 350 et 400 mm. D'un point de vue bioclimatique, cet ensemble appartient au mésoméditerranéen moyen à supérieur avec localement la présence de l'étage supraméditerranéen en altitude (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est composée par la chênaie méditerranéenne : chênes verts en altitude et chênes kermès dans la plaine (Rivas-Martínez, 1986). L'intersection des aires de distribution actuelles suggère donc, lors de la formation du gisement de Cueva Victoria à la fin du Pléistocène inférieur (MmQ3), des conditions climatiques plus fraîches (actuellement 17,7°C) et très légèrement plus humides (actuellement 329 mm) que l'actuel.

L'étude des rapports (Fig. 26) entre les affinités écologiques des différentes espèces présentes dans le gisement de Cueva Victoria montre la prédominance des espèces de milieux tempérés-chauds et secs et de milieux à couverture végétale mixte, c'est-à-dire alternant entre des espaces ouverts et des zones de broussailles. Le paysage au cours du Pléistocène inférieur à proximité de la cavité devait être de type méditerranéen ouvert avec probablement la présence d'une forêt de chêne, alternant à la faveur du relief, entre des zones plus fraîches et humides favorables au pélodyte (cf. *Pelodytes*), au crapaud commun (*B. bufo*), à l'amphisbène cendré (*B. cinereus*) et au seps de Bedriaga (*Ch. bedriagai*) et des zones plus ensoleillées, thermiques et sèches favorables au genre *Tarentola*, aux lacertidés et aux colubrinés en général. La présence des amphibiens ainsi que de la couleuvre vipérine (*N. maura*) suggère la proximité d'une petite rivière ou d'un point d'eau frais à proximité de la cavité.

## Provinces de Barcelone et de Gironne

Pour les gisements du Pliocène supérieur (MN16 et 17), comme Cova Bonica, Vallirana et Calella-Y, l'intersection des aires de distribution donne un unique carré (Fig. 27). Ce carré est situé à la frontière entre la Catalogne et la province de Castellón, au Sud de l'Ebre, à une altitude inférieure à 400 mètres. Ce carré correspond à des températures moyennes annuelles supérieures à 14°C et des précipitations moyennes annuelles inférieures à 700 mm. D'un point de vue bioclimatique, ce carré se situe à la limite septentrionale du thermoméditerranéen littoral (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par une forêt méditerranéenne ouverte de chênes verts (Rivas-Martínez, 1986). C'est essentiellement la présence de *B. cinereus* et de *Ch. bedriagai* qui a la plus forte influence sur l'intersection. Ces données concordent tout à fait avec la présence de taxons « exotiques » dans ces gisements tels les Agamidés, les grands Anguidés (*Pseudopus*) et les vipères orientales qui vivent actuellement dans les environnements chauds et arides du Sud-Est de l'Europe.



Pour le gisement de Bagur-2 (MmQ3), l'intersection des aires de distribution correspond à une zone plus ou moins continue au Nord de la province de Barcelone et dans la province de Gironne, d'altitude inférieure à 1000 m (Fig. 27). Cette zone possède des températures moyennes annuelles comprises entre 10°C et 15°C et des précipitations moyennes annuelles en grande partie supérieures à 700 mm. D'un point de vue bioclimatique, cette zone correspond à toute la gamme de l'étage mésoméditerranéen et à la partie inférieure du montagnard (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est composée principalement, pour le mésoméditerranéen, par la forêt méditerranéenne de chênes verts et de chênes lièges et à la forêt de chênes rouvres pour l'étage montagnard (Rivas-Martínez, 1986).

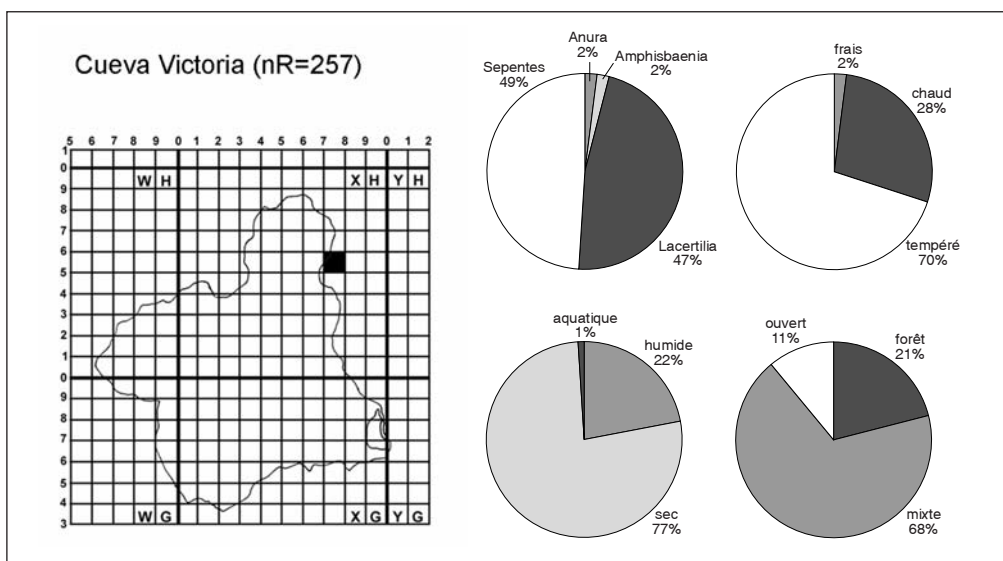
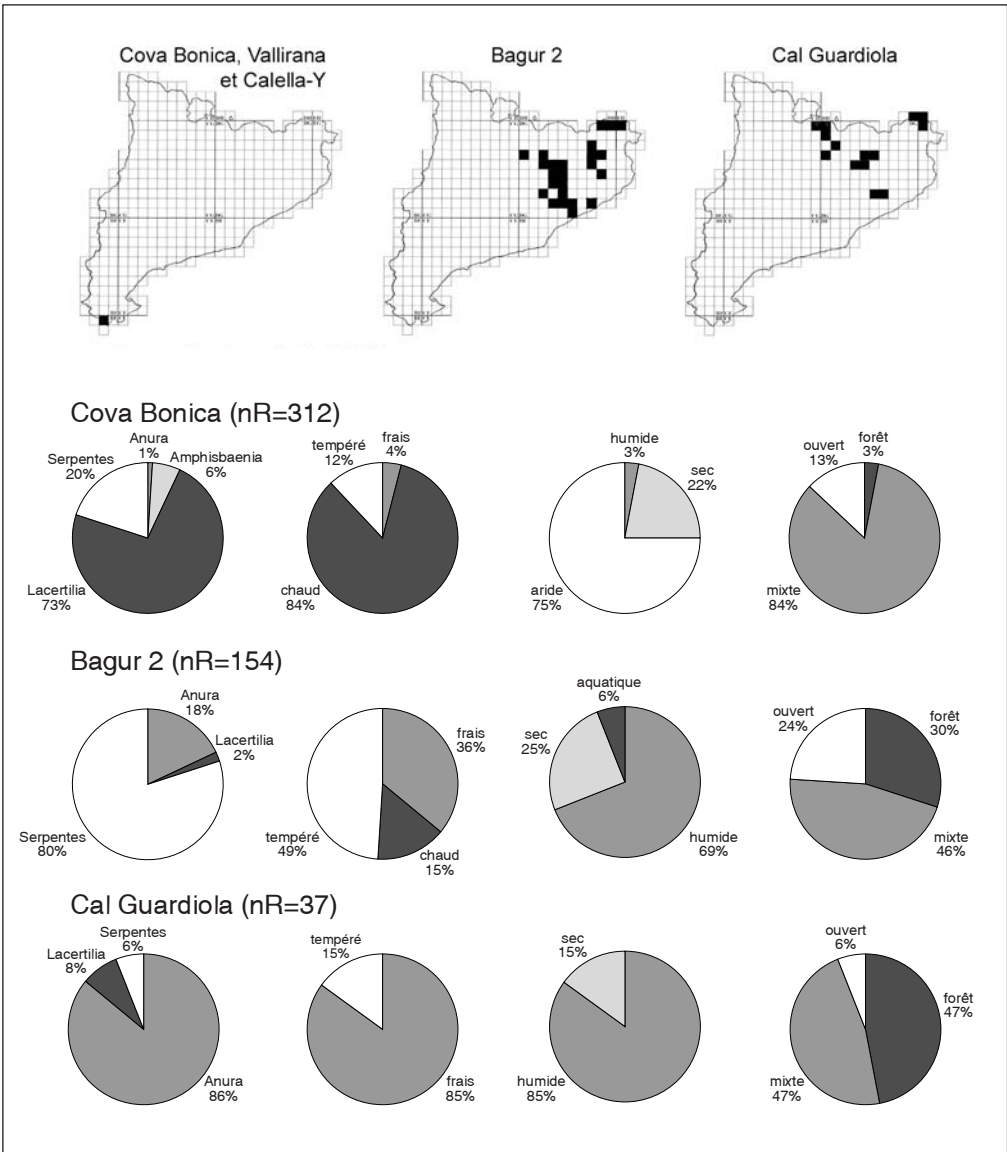


Figure 26. Intersection des aires de distribution actuelles et pourcentages par affinités climatique et environnementale des différentes espèces d'amphibiens et de squamates présentes à Cueva Victoria. Données pour la distribution actuelle d'après Pleguezuelos *et al.* (2002). Nous avons considéré les taxons méridionaux comme suggérant des conditions climatiques « chaudes » (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai* et *Tarentola* sp.), des espèces médio-européennes septentrionales comme plus « fraîches » (*B. bufo*), des espèces aquatiques (*N. maura*), des espèces indiquant un certain degré d'humidité (*P. punctatus*, *B. bufo*, *B. cinereus* et *Ch. bedriagai*), des espèces indiquant un milieu sec (*Tarentola* sp.), les lacertidés et les ophidiens méditerranéens), des espèces indiquant un paysage plus fermé (*B. bufo*, *B. cinereus* et *Ch. bedriagai*) et enfin des espèces indiquant un paysage plus ouvert (*Tarentola* sp.).

Figura 26. Intersección de las áreas de distribución actuales y porcentajes por afinidades climáticas y ambientales de las diferentes especies de anfibios y escamosos representados en Cueva Victoria. Datos de la distribución actual según Pleguezuelos *et al.* (2002). Hemos considerado los taxones meridionales como indicadores de condiciones climáticas "cálidas" (*B. cinereus*, *Ch. bedriagai* y *Tarentola* sp.), los taxones medio-europeos septentrionales de condiciones más "frescas" (*B. bufo*), taxones "acuáticos" (*N. maura*), taxones indicadores de un cierto grado de humedad (*P. punctatus*, *B. bufo*, *B. cinereus* y *Ch. bedriagai*), taxones indicadores de un ambiente seco (*Tarentola* sp.), los lacertidos y los ofidios mediterráneos), taxones indicadores de un paisaje boscoso (*B. bufo*, *B. cinereus* et *Ch. bedriagai*) y finalmente taxones indicadores de un paisaje más abierto (*Tarentola* sp.).

Pour le gisement de Cal Guardiola, de la fin du Pléistocène inférieur (MmQ3), l'intersection des aires de distribution (Fig. 27) correspond à une zone située dans la province de Gironne et aux sommets du Massif du Montseny dans la province de Barcelone. Ces carrés possèdent des altitudes comprises entre 400 et 1500 m, des températures moyennes annuelles comprises entre 8 et 14°C et des précipitations moyennes annuelles supérieures à 1000 mm. D'un point de vue bioclimatique, cette zone appartient principalement à l'étage bioclimatique montagnard de la zone eurosi-



bérienne (Rivas-Martínez, 1982, 1986 et 1988). La végétation potentielle est constituée par la forêt de chênes rouvres et plus en altitude par des forêts de hêtres, de fresnes et de pins blancs héliophiles (Rivas-Martínez, 1986). Les espèces ayant une forte influence sur l'intersection sont la grenouille rousse (*R. temporaria*), la couleuvre à collier (*N. natrix*) et le crapaud calamite (*B. calamita*).

L'environnement, en Catalogne, semble avoir oscillé entre une influence méditerranéenne et une influence eurosibérienne. Au Pliocène supérieur (MN16 et MN17), l'environnement apparaît, sur le littoral catalan, comme étant relativement ouvert et ensoleillé, constitué pour une grande partie par des biotopes rocheux et buissonneux. De tels biotopes, dans lesquels la lumière pénètre jusqu'au sol, sont très favorables à la plupart des Agamidés, des grands Anguidés (*Pseudopus*) et des « vipères orientales » qui vivent dans les milieux arides et thermiques. La disparition progressive des taxons « exotiques » comme le genre *Pseudopus* et les « vipères orientales » durant la MN16, puis des Agamidés à la fin de la MN17, conjointement, au retrait vers le sud de *B. cinereus* et de *Ch. bedriagai* suggère une chute progressive des températures (Fig. 27). Durant la MmQ2, il semble qu'une certaine influence eurosibérienne soit déjà présente en Catalogne et qu'elle s'accroît durant la MmQ3. Ce refroidissement va être accompagné par une augmentation de l'humidité relative et le paysage va se fermer progressivement et certainement incorporer plus de taxons arborés du domaine eurosibérien comme le montre l'étude des restes végétaux du gisement de Cal Guardiola (Berástegui *et al.*, 2000). Dans ce gisement, la présence à basse altitude de la grenouille rousse (*R. temporaria*) indique clairement des conditions climatiques plus fraîches et plus humides par rapport au Pliocène supérieur.

Figure 27. Intersection des aires de distribution actuelles et pourcentages par affinités climatique et environnementale des différentes espèces d'amphibiens et de squamates présentes des gisements catalans les plus représentatifs. Données pour la distribution actuelle d'après Pleguezuelos *et al.* (2002) et Llorente *et al.* (1995). Nous avons considéré les taxons méridionaux comme suggérant des conditions climatiques « chaudes » (Agamidae, *Tarentola* sp., *Pseudopus*, *B. cinereus* et les « vipères orientales »), des espèces médio-européennes septentrionales comme plus « fraîches » (*B. bufo*, *R. temporaria*, *A. fragilis*, *N. natrix* et *V. aspis*), des espèces aquatiques (*N. maura*), des espèces indiquant un certain degré d'humidité (*P. punctatus*, *B. bufo*, *R. temporaria*, *A. fragilis*, *N. natrix* et *V. aspis*), des espèces indiquant un milieu sec (*Tarentola* sp., *B. cinereus*, les lacertidés et les ophidiens méditerranéens), des taxons indiquant un environnement aride (Agamidés, *Pseudopus* et les « vipères orientales »), des espèces indiquant un paysage plus fermé (*B. bufo*, *A. fragilis* et *N. natrix*) et enfin des taxons indiquant un paysage plus ouvert (*P. cultripis*, *B. calamita*, Agamidés, *Tarentola* sp., *Pseudopus* et les « vipères orientales »).

Figura 27. Intersección de las áreas de distribución actuales y porcentajes por afinidades climáticas y ambientales de las diferentes especies de anfibios y escamosos representados en los yacimientos catalanes más representativos. Datos de la distribución actual según Pleguezuelos *et al.* (2002) y Llorente *et al.* (1995). Hemos considerado los taxones meridionales como indicadores de condiciones climáticas "cálidas" (Agamidae, *Tarentola* sp., *Pseudopus*, *B. cinereus* y las Víboras orientales), los taxones medio-europeos septentrionales de condiciones mas "frescas" (*B. bufo*, *R. temporaria*, *A. fragilis*, *N. natrix* y *V. aspis*), taxones "acuáticos" (*N. maura*), taxones indicadores de un cierto grado de humedad (*P. punctatus*, *B. bufo*, *R. temporaria*, *A. fragilis*, *N. natrix* y *V. aspis*), taxones indicadores de un ambiente seco (*Tarentola* sp., *B. cinereus*, los lacértidos y los ofidios mediterráneos), y otros de ambientes más áridos (Agamidos, *Pseudopus* y las Víboras orientales), taxones indicadores de un medio boscoso (*B. bufo*, *A. fragilis* y *N. natrix*) y finalmente taxones indicadores de un paisaje más abierto (*P. cultripis*, *B. calamita*, Agamidos, *Tarentola* sp., *Pseudopus* y las víboras orientales).

En conclusion, deux refroidissements importants sont soulignés, au cours du Pléistocène inférieur, par la disparition des taxons « exotiques » et par l'apparition de taxons eurosibériens. Le premier refroidissement, avec la disparition progressive des « vipères orientales » puis des Agamidés, se situe à la fin du Pliocène et le second, qui semble plus important, est contemporain du gisement de Cal Guardiola (fin de la MmQ3), avec la présence de la grenouille rousse (*R. temporaria*) en plaine.

## Province de Burgos

La méthode de l'intersection des aires de distribution des espèces présentes dans le gisement de Gran Dolina ne donne, à priori, aucun résultat concret, à l'échelle de la province. Ceci est due à la particularité de la distribution de l'herpétofaune dans la province de Burgos qui se limite à une région bioclimatique précise (méditerranéenne ou eurosibérienne atlantique) sans pénétrer profondément dans l'autre : comme cela est le cas notamment pour la grenouille rousse (*R. temporaria*) et le pélobate cultripède (*P. cultripedes*) qui ne cohabitent actuellement dans presque aucun habitat. Les quelques rares endroits où le pélobate cultripède pénètre dans le domaine climatique eurosibérien à la faveur des zones basses littorales atlantiques et méditerranéennes correspond généralement à une absence ou une raréfaction des populations de grenouilles rousses (Duguet & Melki, 2003).

Compte tenu de la relative abondance des restes fossiles d'amphibiens et de reptiles dans les différents niveaux du gisement de Gran Dolina (Fig. 28), nous avons considéré intéressant la réalisation de courbes (Fig. 29) schématisant l'évolution des associations fauniques, où chaque groupe est constitué par un ensemble de taxons d'amphibiens et de squamates présentant les mêmes affinités écologiques et/ou climatiques. Les groupements tiennent compte des données concernant la biologie de l'herpétofaune représentée dans le site. Cette méthode a déjà été employée pour ces groupes notamment par Barroso-Ruiz & Bailon (2003) dans le cas de la grotte du Boquete de Zafarraya (Grenade, Espagne) et Blain & Bailon (2003) dans le cas du gisement d'Artenac (Charente, France).

La première courbe représente un facteur « température ». Elle a été obtenue par le rapport entre le Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces médio-européennes méridionales généralement méditerranéennes (*P. cultripedes*, *P. punctatus*, *B. cinereus*, *C. girondica* et *Rh. scalaris*) et le NMI total excepté le crapaud calamite (*B. calamita*). *B. calamita* est une espèce caractéristique des milieux secs et ouverts. Sa très grande représentation et son peu de signification du point de vue des températures ont tendance à atténuer le signal fourni par les autres espèces, et c'est pourquoi nous avons choisi de ne pas en tenir compte dans l'établissement du facteur température. Pour le degré humidité ainsi que pour la couverture végétale, *B. calamita* étant écologiquement significatif et intervenant directement dans le rapport nous l'avons inclu dans le total.

La deuxième courbe indique un certain degré d'humidité et a été obtenue par le rapport entre le NMI des espèces les plus hygrophiles (*B. bufo*, *H. arborea*, les grenouilles rousses, *N. natrix* et *C. austriaca*) et le NMI total.

Plusieurs périodes peuvent ainsi être mise en évidence. La base de TD5 semble être caractérisé par une chute progressive des températures. Puis la partie supérieure

de TD5 et la base de TD6 (T66-T52) se caractérisent par un climat plus froid, avec un paysage relativement ouvert. Le niveau TD6 semble être plus tempéré et ouvert. Le niveau TD8a correspond à la période la plus chaude de toute la séquence, avec un couvert végétal moindre. Ces données concordent avec la présence de l'amphisbène cendré (*B. cinereus*), espèce exclusivement méditerranéenne, dans ce niveau. Enfin, TD10 (T22-T0) se différencie des niveaux précédents par un climat nettement plus froid et surtout plus humide, suggéré en grande partie par l'abondance du crapaud commun (*B. bufo*) par rapport au crapaud calamite (*B. calamita*) et des représentantes du groupe des grenouilles rouges. Cet aspect plus froid est contrasté toutefois par la

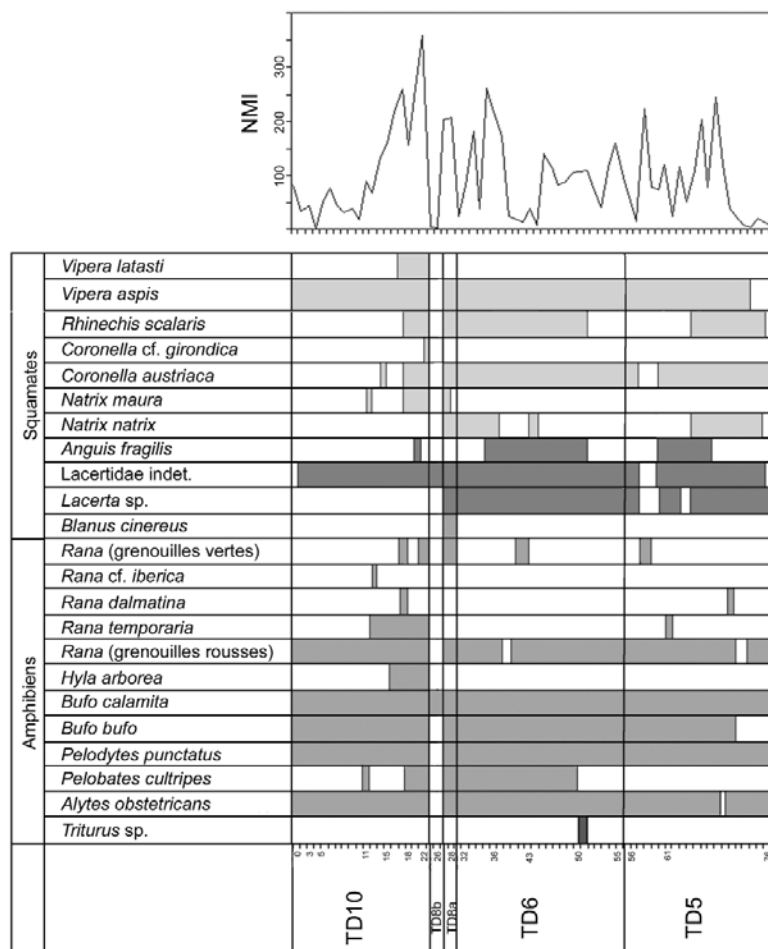


Figure 28. Distribution des amphibiens et des squamates dans la séquence stratigraphique de Trinchera Dolina.

Figura 28. Distribución de los anfibios y escamosos en la secuencia estratigráfica de Trinchera Dolina.

présence de taxons à affinités plus méditerranéennes dans la base de TD10 comme le pélobate cultripède (*P. cultripes*), la vipère de Lataste (*V. latasti*), la coronelle giron-dine (*C. girondica*) et la couleuvre vipérine (*N. maura*).

Les amphibiens et les squamates de Gran Dolina semblent caractériser, pour la base de la séquence stratigraphique, un paysage du type garrigue et maquis avec la présence d'un triton, du pélobate ponctué (*P. punctatus*), du crapaud calamite (*B. calamita*), de l'alyte accoucheur (*A. obstetricans*), du crapaud commun (*B. bufo*) et dans une moindre mesure du pélobate cultripède (*P. cultripes*). Ce type de milieu terrestre est constitué par une végétation buissonnante, pouvant évoluer latéralement en forêt méditerranéenne ouverte. Parmi ces espèces, un certain nombre fréquente des biotopes alluviaux comme des bras morts ou des mares à proximité de petits boisements alluviaux. La présence du groupe des grenouilles rouges et notamment de *R. temporaria* suggère aussi l'existence de biotopes plus frais et humides comme des zones de prairies ou de petits bois humides. Dans la partie supérieure de TD6, l'abondance du pélobate cultripède (*P. cultripes*) et de la couleuvre à échelons (*Rh. scalaris*) suggère un climat plus méditerranéen et ouvert, atténué toutefois par la présence de taxons plus tempérés-humides comme la couleuvre à collier (*N. natrix*) ou la coronelle lisse (*C. austriaca*). L'association d'amphibiens et de squamates du niveau TD10, semble différente de celle des niveaux inférieurs par l'abondance de taxons caractéristiques de biotopes plus boisés, frais et humides, comme la grenouille rousse (*R. temporaria*), le crapaud commun (*B. bufo*) et surtout la grenouille ibérique (*R. iberica*).

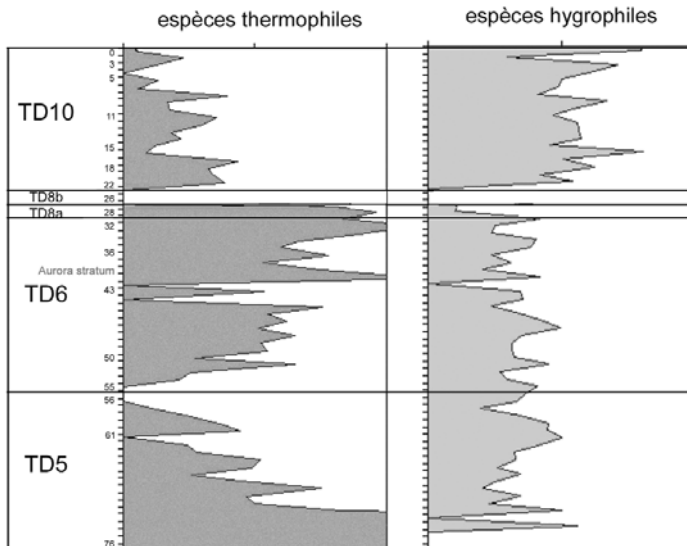


Figure 29. Evolution quantitative des amphibiens et des squamates par affinités climatiques et environnementale dans la séquence stratigraphique de Trincheria Dolina.

Figura 29. Evolución cuantitativa de los anfibios y escamosos por afinidades climáticas y ambientales en la secuencia estratigráfica de Trincheria Dolina.

D'un point de vue climatique, les températures et les précipitations moyennes annuelles tout au long de la séquence peuvent être estimées (Fig. 30) en fonction des données de la chorologie potentielle de chaque espèce de l'herpétofaune (données actuelles d'après Gosá & Bergerandi, 1994). La couleuvre à échelons (*Rh. scalaris*) disparaît lors de périodes climatiques plus fraîches (températures moyennes annuelles  $< 10^{\circ}\text{C}$ ) et plus humides (précipitations moyennes annuelles  $> 900$  mm). Une grande période (TD6 sup. à TD10 inf.) est caractérisée par la présence conjointe de la grenouille rousse (*R. temporaria*) et du pélobate cultripède (*P. cultripès*). Une telle situation pourrait se produire en Navarre, d'après Gosá & Bergerandi (1994), dans une petite zone à la frontière des distributions potentielles actuelles possédant des températures moyennes annuelles d'environ  $12^{\circ}\text{C}$  et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 600 et 800 mm. La présence, en TD8a, de l'amphisbène cendré (*B. cinereus*) semble correspondre à une période nettement plus chaude pour ce niveau (températures moyennes annuelles  $> 12\text{-}13^{\circ}\text{C}$ ). Enfin, l'apparition très ponctuelle de la vipère de Lataste (*V. latasti*) suggère pour la base de TD10 des conditions relativement chaudes et sèches (t. moy. annuelles  $> 12\text{-}13^{\circ}\text{C}$  ; p. moy. annuelles  $< 600$  mm).

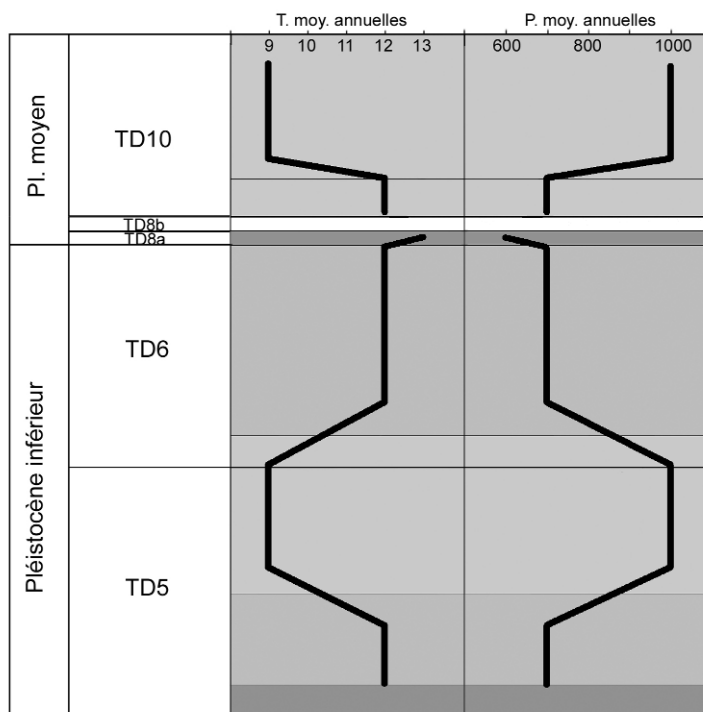


Figure 30. Estimation de l'évolution des températures et précipitations obtenues à partir des données chorologiques actuelles des amphibiens et des reptiles dans la séquence stratigraphique de Trinchera Dolina.

Figura 30. Estimación de la evolución de las temperaturas y precipitaciones obtenidas a partir de los datos corológicos actuales de los anfibios y escamosos en la secuencia estratigráfica de Trinchera Dolina.

D'après López Antoñanzas & Cuenca Bescós (2002) la partie inférieure de TD5 correspondrait à un climat continental sec et froid, puis la partie supérieure de TD5 et TD6 à une période interglaciaire plus ou moins humide, suivi d'un bref épisode relativement froid dans TD8a, et enfin TD8b et TD10 à une nouvelle période interglaciaire plus ou moins humide. Dans ses grandes lignes, la reconstitution du climat obtenue à partir de l'herpétofaune s'accorde bien avec les données de López Antoñanzas & Cuenca Bescós (2002), sauf pour la base de TD5 et TD8a qui ne semblent pas montrer pas de conditions particulièrement froides (au contraire), même si le NMI est très faible. Les résultats paléoenvironnementaux obtenus par l'étude quantitative des micromammifères (Cuenca Bescós & García García, 2005 ; Cuenca Bescós *et al.*, 2005) montrent un certain décalage du point de vue du facteur humidité et de l'ouverture du milieu pour le niveau TD10. De même, l'herpétofaune a tendance à atténuer le climat froid et aride tel qu'il est suggéré par la palynologie (Cattani *et al.*, 1994 ; García-Anton, 1989).

En conclusion, l'étude qualitative et quantitative des amphibiens et des squamates permet de proposer une évolution climatique et environnementale constituée par plusieurs alternances de périodes froides/humides et chaudes/sèches, de proposer des températures oscillant entre +2°C ou +3°C par rapport à l'actuel pour les périodes « chaudes » du Pléistocène moyen et -1°C pour les périodes « froides » du Pléistocène inférieur final et de relativiser les « épisodes froids et arides » de la séquence stratigraphique de Gran Dolina, tels qu'ils sont suggérés par les micromammifères et la palynologie, au moins pour la période d'activité de l'herpétofaune (printemps-été-automne).

## Synthèse

Du point de vue climatique, nous avons, pour l'instant, étudié les gisements paléontologiques et archéologiques dans le cadre d'aires géographiques restreintes, afin d'en tirer des conclusions sur l'évolution locale du climat et du paysage. Une synthèse paléoclimatique, à l'échelle de la péninsule Ibérique, va donc consister en la juxtaposition des évolutions climatiques régionales afin de tenter de définir, par comparaison, une évolution climatique générale. Une telle méthode permet, en effet, de distinguer une évolution qui ne serait que locale, d'un phénomène plus généralisé. Pour cette synthèse, il a donc été nécessaire de s'affranchir des valeurs des paléotempératures et des paléoprécipitations estimées pour, premièrement, opérer une comparaison par rapport aux températures et précipitations moyennes annuelles actuelles de la zone où se situe le gisement, puis deuxièmement une comparaison entre les déficits et les excédents observés pour ces facteurs, entre les différentes régions.

### *Les températures*

Au cours du Pliocène supérieur (Fig. 31), la présence relictuelle des vipères orientales, du genre *Pseudopus* et des Agamidés suggère, conformément aux données chorologiques de leurs représentants européens actuels, des températures moyennes



annuelles supérieures à 15°C, au moins jusqu'à la fin de la MN17. La présence des Agamidés dans les gisements catalans suggère une température moyenne annuelle, pour la MN16 et le début de la MN17, au moins supérieure de 1°C par rapport à l'actuel et finalement, à la fin de la MN17, dans le gisement de ACB-1, d'une température moyenne annuelle pouvant être tout au plus inférieure de 1°C par rapport à l'actuel.

Les rares gisements, du début du Pléistocène inférieur (MmQ1 et MmQ2), ne possèdent plus les taxons « exotiques », qui étaient présents au Pliocène et, par conséquent, suggèrent des températures moyennes annuelles inférieures à 15°C. Le faible nombre de gisements et de restes n'ont pas permis de définir de façon suffisamment précise la température. Toutefois, la présence du dernier taxon « exotique », à savoir le genre *Dopasia*, au début de la MmQ3, pourrait suggérer que le climat n'ait, au cours de la MmQ1 et MmQ2, jamais été véritablement très froid, au moins dans le Sud de la péninsule Ibérique.

A la fin du Pléistocène inférieur (MmQ3), vers 1 Ma, l'apparition de taxons d'origine médio-européenne, dans le Nord de la péninsule Ibérique, semble caractériser une période légèrement plus froide, notamment lors de la formation du gisement de Cal Guardiola (Barcelone), avec des températures moyennes annuelles au moins inférieures de 1°C par rapport à l'actuel.

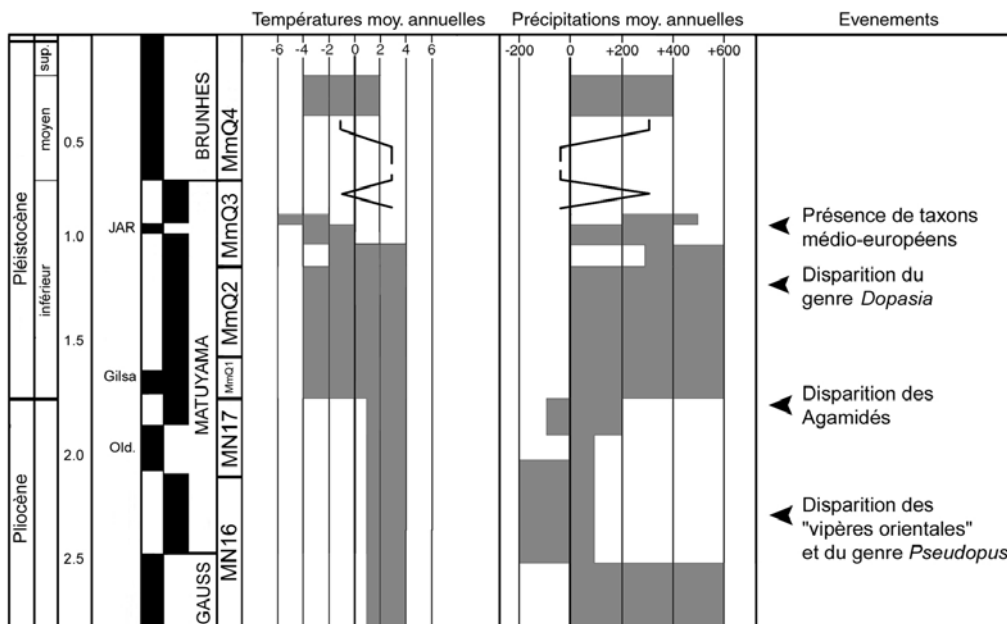


Figure 31. Evolution relative par rapport à l'actuel des facteurs climatiques dans la péninsule Ibérique (Températures et Précipitations moyennes annuelles) d'après les données fournies par les amphibiens et les squamates.

Figura 31. Evolución relativa de los factores climáticos en relación a los valores actuales en la Península Ibérica (temperaturas y precipitaciones medias anuales) según los datos estimados a partir de los anfibios y escamosos.

Enfin, le Pléistocène moyen semble être caractérisé par une première phase plus chaude que l'actuel (+2°C à +3°C, TD8a : entre 700 000 et 500 000 ans), puis d'une période froide (-1 à -2°C, TD10 : entre 400 000 et 300 000 ans).

### *Les précipitations*

En ce qui concerne les précipitations (Fig. 31), peu de données sont disponibles pour le Pliocène supérieur. Les gisements de la Dépression de Guadix-Baza suggèrent un régime pluviométrique supérieur à l'actuel, cependant, le caractère intramontagneux et continental aride de la dépression ne permet guère de comparaison à un niveau général.

A la fin du Pliocène supérieur (MN17), le caractère aride de l'environnement et l'ouverture du paysage, reconnus notamment de part l'abondance relative des Agamidés dans les gisements, ne semblent pas être liés à une baisse très importante des précipitations par rapport à l'actuel. Ceci est très certainement lié à ce que tous les gisements étudiés de cette période se trouvent actuellement dans la zone du Levant au caractère aride prononcé.

A la fin du Pléistocène inférieur (MmQ3), l'apparition dans la péninsule Ibérique de taxons d'origine médio-européenne caractérise une période relativement plus humide. Enfin, le Pléistocène moyen montre une accentuation de l'humidité à Gran Dolina à partir de 400 000 ans (TD10).

### *Comparaison*

Les rares données chiffrées concernant les températures et les précipitations, en domaine continental, au Plio-Pléistocène, sont basés sur l'étude de la diversité spéci-

	Aguilar <i>et al.</i> , 1999 ; Michaux <i>et al.</i> , 1995		Montuire, 1999			ce travail	
	Mur.	Mur.	Mur.	Arv.	Mur.	Herp.	Herp.
	T	P	T	T	P	T	P
<b>ACB-1</b>	12,6	714	15,8	11,9	626	>15	500-700
<b>BL-5 (Capa D)</b>			15,8	14,6	626	14-16	700-1000
<b>B-2</b>	13,7	769	16,5	11,9	724	10-15	>700
<b>TD3-6</b>			14,3	3,7	394	10-12	>700
<b>CB-1</b>			14,3	14,6	394	12-18	400-700

Tableau 18. Comparaison des estimations de températures moyennes annuelles (T en °C) et des précipitations moyennes annuelles (P en mm). Abréviations : Mur., murinés ; Arv., arvicolidés ; Herp., herpétofaune.

Tabla 18. Comparación entre las diversas estimaciones por las temperaturas medias anuales (T en °C) y las precipitaciones medias anuales (P en mm). Abreviaciones: Mur., murinos; Arv., arvicóolidos; Herp., herpetofauna.

fique des Arvicolidés et des Murinés (Montuire *et al.* 1997 ; Montuire *et al.*, 2005). Cette méthode estime les températures dans la péninsule Ibérique à 13°C à 2,0 Ma (MN17) pour des précipitations égales à 700 mm (Aguilar *et al.*, 1999 ; Michaux *et al.*, 1995 ; Montuire, 1999). Pour le Pléistocène moyen et supérieur, les températures moyennes annuelles seraient inférieures à 10°C avec des précipitations de 400 mm et une alternance chaud-humide et froid-aride.

La comparaison des estimations établies dans ce travail et celles obtenues par la méthode de la richesse spécifique des Murinés et des Arvicolidés s'avère très intéressante car, sauf quelques rares exceptions, ces résultats sont étonnamment similaires (Tab. 18). Seules les estimations pluviométriques pour le gisement de Gran Dolina (TD3-6) sont très différentes. Cela est d'autant plus curieux que, d'après l'étude des micromammifères (Cuenca Bescós & García García, 2005), ces niveaux correspondraient à une plus forte représentation de micromammifères de milieu ouvert-humide. Pour notre part, la présence de la grenouille rousse (*R. temporaria*), dans ces niveaux, est tout à fait contradictoire avec de si faibles précipitations.

## CONCLUSIONS

Ce travail a permis de préciser plusieurs points qui participent à une meilleure connaissance des faunes d'amphibiens et de squamates de la péninsule Ibérique au cours du Plio-Pléistocène et à l'établissement d'une première ébauche de reconstitution climatique et environnementale pour cette période.

Une grande partie des espèces de l'herpétofaune ibérique moderne semble se mettre en place dans leur aire de distribution actuelle, au cours du Pléistocène, en fonction des phénomènes « glaciaires » et « interglaciaires ». Dans la péninsule Ibérique, ceci va se traduire par le retrait vers le Sud, durant le Pliocène supérieur, des espèces les plus thermophiles et restreintes aujourd'hui au domaine méditerranéen et, parallèlement, l'entrée par le Nord d'espèces d'origine médio-européenne, à la fin du Pléistocène inférieur. L'augmentation des données fossiles a permis de confirmer la présence ancienne de nombreuses espèces d'amphibiens et de squamates telle qu'elle est suggérée par les données issues de la biologie moléculaire.

D'autre part, ce travail documente l'ultime présence de taxons « exotiques » du Pliocène et leur persistance, bien après les périodes où on les savait présents, dans le Sud de l'Espagne, comme cela est le cas pour le genre *Dopasia*, dans le Pléistocène inférieur de Barranco León (Guadix-Baza). Ces taxons « exotiques », exclusivement des squamates, possèdent un intérêt intrinsèque important, car leur disparition d'Europe occidentale permet d'une part de fournir quelques données d'ordre biochronologique et, d'autre part, souligne les grandes péjorations climatiques successives de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène.

Enfin, l'estimation chiffrée de paléo-températures et de paléo-précipitations, concordantes avec les estimations fournies par d'autres disciplines et d'autres méthodes, contribue donc à assurer une réelle crédibilité à l'utilisation des faunes d'amphibiens et de squamates dans la reconstitution des climats et des environnements passés.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes remerciements les plus sincères à Monsieur le Professeur Henry de Lumley ainsi qu'aux membres du jury pour m'avoir fait l'honneur de juger cette thèse et tout particulièrement au Dr. Salvador Bailon qui est à l'origine de ce travail ; aux responsables des différentes institutions visitées : Jordi Agustí (IPMC), Gloria Cuenca-Bescós (UZ), Isidro Toro (MAEG), Julio Gómez Alba (MGB) et Jacques Repérant (MNHN, Anatomie Comparée) ; à Juan Manuel Pleguezuelos (Universidad de Granada) et à José Enrique González Fernández (MNCN) pour m'avoir prêté du matériel ostéologique de comparaison ; ainsi qu'à toute l'équipe scientifique et au personnel du Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret qui a été mon laboratoire d'attache durant l'élaboration de cette thèse et de l'Institut de Paleontologia M. Crusafont de Sabadell où j'ai pu, durant une année, mener mes recherches. Enfin, je remercie ma famille, *mi novia Raquel* et mes amis pour avoir su me soutenir, m'écouter et m'avoir permis de mener jusqu'à sa fin ce travail.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aguilar, J.-P., Legendre S., Michaux, J. & Montuire, S. 1999. Pliocene mammals and climatic reconstruction in the Western Mediterranean area. *In*: J.H. Wrenn, J.-P. Suc & S.A.G. Leroy (Eds.), *The Pliocene: Time of Change*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 109-120.
- Agustí, J. 1982. Los roedores (Mammalia) del Pleistoceno inferior de la Cueva Victoria (Murcia, España). *Endins*, **9**: 49-55.
- Agustí, J. 1986. Synthèse biostratigraphique du Plio-Pléistocène de Guadix-Baza (province de Granada, Sud-Est de l'Espagne). *Geobios*, **19** (4): 505-510.
- Agustí, J. 1991. The *Allophaiomys* complex in Southern Europe. *Geobios*, **25** (1): 133-144.
- Agustí, J. 2005. The small mammal succession of the Guadix-Baza Basin (Granada, SE Spain) and its contribution to the Plio-Pleistocene continental biochronology of Europe. *Résumés du Colloque international de Paléontologie : Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale, Musée Départemental des Merveilles, Tende (Alpes-Maritime)*, 68.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcès, M., Krijgsman, W., Oms, O. & Parés, J.M. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews*, **52**: 247-260.

- Agustí, J. & Galobart, A. 1986. La sucesión de micromamíferos en el complejo cársico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleontologia i Evolució*, **20**: 57-62.
- Agustí, J., Garcès, M. & Parés, J.M. 1999. Pliocene correlation between climatic change and mammalian succession in the Western Mediterranean. In: J.H. Wrenn, J.-P. Suc & S.A.G. Leroy (Eds.), *The Pliocene: Time of Change*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 121-129.
- Agustí, J. & Madurell, J. 2003. Los arvicólidos (Muroidea, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3 (Orce, Granada). Datos preliminares. In: Toro Moyano, I., Agustí, J., Martínez-Navarro, B., *El Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, Orce (Granada): memoria científica campañas 1999-2002*, Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, Sevilla, 137-145.
- Agustí, J. & Moyá-Solá, S. 1992. Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**: 69-77.
- Agustí, J. & Moyá-Solá, S. 1998. The Early Pleistocene mammal turnover in Spain: evidence against an "End-Villafranchian" event. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*, **60**: 513-520.
- Agustí, J., Moyá-Solá, S., Martín-Suárez, E. & Marin, M. 1987. Faunas de mamíferos en el Pleistoceno inferior de la región de Orce (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, Memoria Especial **1**: 73-86.
- Agustí, J., Moyá-Solá, S. & Pons-Moyá, J. 1987. La sucesión de Mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa: proposición de una nueva escala bioestratigráfica. *Paleontologia i Evolució*, Memoria Especial **1**: 287-295.
- Agustí, J., Oms, O., Garcès, M. & Pares, J.M. 1997. Calibration of the late Pliocene-early Pleistocene transition in continental beds of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Quaternary International*, **40**: 93-100.
- Agustí, J., Oms, O. & Pares, J.M. 1999. Calibration of the late Early-Middle Pleistocene transition in continental beds of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Quaternary Science Review*, **18**: 1409-1417.
- Anadón, P., Juliá, R., de Deckker, P., Rosso, J.-C. & Soulie-Marsche, I. 1987. Contribución a la Paleolimnología del Pleistoceno inferior de la cuenca de Baza (sector Orce-Venta Micena). *Paleontologia i Evolució*, Memoria Especial **1**: 35-72.
- Anadón, P., Juliá, R. & Oms, O. 2003. Estratigrafía y estudio sedimentológico preliminar de diversos afloramientos en Barranco León y Fuente Nueva (Orce, Granada). In: I. Toro Moyano, J. Agustí & B. Martínez-Navarro (Eds.), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, Orce (Granada): memoria científica campañas 1999-2002*. Arqueología Monografías, **17**, Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, Sevilla, 47-104.

- Ananjeva, N.B. 1981. [Structural characteristics of skull, dentition and hyoid of lizards of the genus *Agama* from the fauna of the USSR]. *Academy of Sciences of the USSR, Proceedings of the Zoological Institute*, **101**: 3-20.
- Antúnez, A. & Márquez, A.L. 1992. Las escalas en Biogeografía. In: J. M. Vargas, R. Real & A. Antúnez (Eds.), *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monografías de Herpetología, **2**: 31-38.
- Antúnez, A. & Mendoza, M. 1992. Factores que determinan el área de distribución geográfica de las especies: conceptos, modelos y métodos de análisis. In: J. M. Vargas, R. Real & A. Antúnez (Eds.), *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monografías de Herpetología, **2**: 51-72.
- Antúnez, A., Real, R. & Vargas, J.M. 1988. Análisis biogeográfico de los anfibios de la vertiente sur de la Cordillera Bética. *Miscel-lania Zoológica*, **12**: 261-272.
- Antúnez, M.T. & Rage, J.-C. 1974. Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. XIV, Quelques Squamata (Reptilia). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, **19**: 47-60.
- Arntzen, J.W. & García-París, M. 1995. Morphological and allozyme studies of midwife toads (genus *Alytes*), including the description of two new taxa from Spain. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **65**: 5-34.
- Arrayago, M.J. & Bea, A. 1997. *Lacerta viridis*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 231-233.
- Augé, M. 1986. *Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène ouest européens*. Thèse de Doctorat, Paris VII, 218 p. (Inédit).
- Augé, M.L. 1992. Une espèce nouvelle d'*Ophisaurus* (Lacertilia, Anguidae) de l'Oligocène des phosphorites du Quercy. Révision de la sous-famille des Anguinae. *Paläontologische Zeitschrift*, **66** (1/2): 159-175.
- Augé, M. 2003. La faune de Lacertilia (Reptilia, Squamata) de l'Eocène de Prémontré (Bassin de Paris, France). *Geodiversitas*, **25** (3): 539-574.
- Augé, M. 2005. Evolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **192**: 1-369.
- Augé, M. & Rage, J.-C. 2000. Les Squamates (Reptilia) du Miocène moyen de Sansan. In: L. Ginsburg (Ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement*. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183**: 263-313.

- Azanza, B. & Morales, J. 1989. Los artiodáctilos de Huélago, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). In: M.T. Alberdi & F.P. Bonadona (Eds.) *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza*. Museo de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 289-316.
- Bailon, S. 1986. Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva-Horá (Darro, Granada). *Antropogía y Paleoecología humana*, **4**: 131-155.
- Bailon, S. 1987. Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **42**: 1-4.
- Bailon, S. 1989. Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, **19** (1): 7-28.
- Bailon, S. 1991. *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Paris VII, 499 p., 89 pls. (Inédit).
- Bailon, S. 1992. Escamosos (Reptilia) fósiles del yacimiento de Moreda (Plioceno medio/superior, Granada, España). *Revista Española de Paleontología*, Extra: 11-15.
- Bailon, S. 1997. La grenouille rousse (*Rana temporaria*). Une source de nourriture pour les habitants de Chalain 3. In: I. Petrequin (Ed.) *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs et de Chalain III (Jura)*. MSH éditeur, Paris, 711-716.
- Bailon, S. 1999. Différenciation ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France. In J. Desse & N. Desse-Berset (Eds.) *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*, Série C: varia, Valbonne : Centre de Recherches Archéologiques-CNRS, 38 p.
- Bailon, S. 2000. Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas*, **22** (4): 539-558.
- Bailon, S. & Aouraghe, H. 2002. Amphibiens, chéloniens et squamates du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc). *Geodiversitas*, **24** (4): 821-830.
- Bailon, S. & Blain, H.-A. 2003. Reptiles Fauna and climatic changes during the Plio-Pleistocene boundary in the Western Mediterranean. *Communication abstracts of the « Thematic Workshop on Archaeology of Andalusia » and « Meeting of the International Quaternary Association »*, Granada, avril 2003.
- Bailon, S. & Blain, H.-A. 2004. Renacuajos, Escamas y Sangre fría. In: GUSI, F. (ed.) *Roedores, Monos, Caballos y Ciervos. Faunas fósiles de Casa Blanca-Almenara de 5 a 1 millones de años (Castellón)*. Colección de Prehistoria y Arqueología Castellonenses. Servei d'Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques, Diputació de Castelló, Castelló de la Plana, 255-263.

- Bailon, S. & Blain, H.-A. 2005. Mise en évidence des variations climatiques du Pliocène supérieur à partir de l'étude des reptiles de l'Europe occidentale. *Résumés des communications du Congrès « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale »*, Menton, mai 2005, p. 74.
- Bailon, S. & Blain, H.-A. 2006. Faunes de reptiles et changements climatiques en Europe occidentale au cours de la limite Plio-Pléistocène. *Colloque Q5: Le Quaternaire, Limites et Spécificités*, Paris, février 2006.
- Bailon, S. & Blain, H.-A. 2007. Faunes de reptiles et changements climatiques en Europe occidentale autour de la limite Plio-Pléistocène. *Quaternaire*, **18** (1): 55-63.
- Bailon, S. & Hossini, S. 1990. Les plus anciens Bufonidae (Amphibia, Anura) d'Europe: les espèces du Miocène français. *Annales de Paléontologie (Vertébré-Invertébré)*, Paris, **76** (2): 121-132.
- Barahona, F. & Barbadillo, L.J. 1997. Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología*, **11**: 47-62.
- Barahona, F. & Barbadillo, L.J. 1998. Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *Journal of Zoology*, London, **245**: 393-405.
- Barbadillo, L.J. 1983. Sobre la distribución de Anfibios y Reptiles en la Provincia de Burgos. *Butlletí Societat Catalana Ictiologia i Herpetologia*, **5**: 10-17.
- Barbadillo, L.J. 1989. Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-Pleistocénicos de la Cuenca de Guadix-Baza. In: M.T. Alberdi & F.B. Bonadonna (Eds.), *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos Neogeno/Quaternario*, M.N.C.N., Madrid, **11**, 151-165.
- Barbadillo, L.J. 2002. *Pelodytes punctatus*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 100-102.
- Barbadillo, L. J., García-París, M. & Sanchíz, B. 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 47-100.
- Barbadillo, L.J. & Sánchez-Herráiz, M.J. 1997. *Anguis fragilis*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 187-189.



- 
- Barroso Ruiz, C. & Bailon, S. 2003. Los anfibios y los reptiles del Pleistoceno superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya. *In*: C. Barroso Ruiz (Coord.), *El Pleistoceno superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Arqueología Monografías. Junta de Andalucía. Consejería de Cultura, 267-278.
- Bea, A. 1981. Herpetofauna de Guipúzcoa: Estudio Faunístico y Relaciones con la Climatología. *Munibe*, **33** (1-2): 115-154.
- Benabid, A. 1985. Les écosystèmes forestiers, préforestiers et présteppiques du Maroc : Diversité, répartition biogéographiques et problèmes posés par leur aménagement. *Forêt Méditerranéenne*, **7** (1): 53-64.
- Berástegui, X., Casanovas, J. & Moyà, S. 2000. El jaciment paleontològic de Cal Guardiola. Una finestra oberta al plistocè inferior de Catalunya. Contextualització geològica. *Tribuna d'Arqueologia 1997-1998*, Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya, 255-277.
- Blain, H.-A. 2003. Los anfibios y reptiles de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, España). *In*: I. Toro Moyano, J. Agustí & B. Martínez-Navarro (Eds.), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, Orce (Granada): memoria científica campañas 1999-2002*. Arqueología Monografías, 17, Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, Sevilla, 159-172.
- Blain, H.-A. 2005. *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*. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Département de Préhistoire, 402 p., 67 pls. (Inédit).
- Blain, H.-A. 2006. Anfibios y escamosos de Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, España). Libros de resúmenes, Ejiip 2006, Salamanca, 25-28 mai 2006, p. 49-50.
- Blain, H.-A. & Bailon, S. 2003. Les amphibiens et les reptiles des couches du Pléistocène supérieur ancien du gisement d'Artenac (Charente, France). *Quaternaire*, **14** (1): 85-95.
- Blain, H.-A. & Bailon, S. sous-presse. Anfibios y escamosos del Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3 (Orce, Andalucía, España). *In*: I. Toro, J. Agustí & B. Martínez-Navarro (Coord.), Memoria Científica del Pleistoceno inferior de Barranco León, campañas 2003-2005. Arqueología Monografías, Junta de Andalucía.
- Blain, H.-A., Bailon, S. & Agustí, J. 2007. Anurans and squamate reptiles from the final Early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellón, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations. *Geodiversitas*, **29** (2): 269-295.

- Blain, H.-A. & Villa, P. 2006. Amphibians and squamate reptiles from the early Upper Pleistocene of Bois Roche Cave (Charente, southwestern France). *Acta zoologica cracoviensia*, **49A** (1-2): 1-32.
- Blázquez, M.C. 1997. *Malpolon monspessulanus*. In: Pleguezuelos, J.M., Martínez-Rica, J.P. (Eds.), Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España. *Monografías Revista Española de Herpetología* **3**, Universidad de Granada, 273-275.
- Blondel, J. & Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, 328 p.
- Böhme, G. 1977. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. *Wissenschaftliche Zeitschrift Humboldt-Universität Berlin (Math.-Nat. Reihe)*, **36** (3): 283-300.
- Böhme, M. 2001. The oldest representative of a brown frog (Ranidae) from the Early Miocene of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*, **46** (1): 119-124.
- Bolkay, S.J. 1919. Osnove uporedne osteologije Anurskih batrahija sa dodatkom o porijeklu Anura i sa skicom naraunoga sistema istik. *Glass. Zenal. Mus. U Bosni i Hercegovini*, **31** (4): 277-357.
- Bons, J. & Geniez, P. 1996. *Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris) Atlas biogéographique*. Asociación Herpetológica Española, Barcelona, 319 p.
- Bosch, J. 2002. *Alytes obstetricans*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 82-84.
- Bruijn, H. 1974. The Ruscinian rodent succession in Southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlations of Europe and North Africa. *Senckenbergiana Lethaea*, **55**: 433-445.
- Bruno, S. & Maugeri, S. 1992. *Guía de las Serpientes de Europa*. Ediciones Omega, Barcelona, 223 p.
- Bunn, H. 1983. Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gatherer camp in the Kalahari desert, Botswana, and from a spotted hyena den near Nairobi, Kenya. In: J. Clutton-Brock & C. Grigson (Eds.), *Animals and Archaeology 1: Hunters and Their Prey*. *British Archaeological Reports – International Series*, Oxford, B.A.R., **163**: 143-148.
- Busack, S.D. 1986. Biogeographic Analysis of the Herpetofauna Separated by the Formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research*, **2** (1): 17-36.

- Carranza, S., Arnold, E.N. & Pleguezuelos, J.M. 2006. Phylogeny, biogeography and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis*, using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**: 532-546.
- Cattani, L., García-Anton, M. & Renault-Miskovsky, J. 1994. The lower and middle Pleistocene in the circum-mediterranean region. Attempts and results of archaeopalynological correlations. *AASP Contributions Series*, 29. Aspects of archaeological palynology: methodology and applications. AASP, november 1994: 27-52.
- Chaline, J. 1973. Biogéographie et fluctuations climatiques au Quaternaire d'après les faunes de rongeurs. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **18** (7): 141-166.
- Cheyland, M. & Poitevin, F. 1998. Conservazione di rettili e anfibi. In: X. Monbailliu & A. Torre (Eds.), *La gestione degli ambienti costieri insulari del Mediterraneo*. Edizione del Sole, Alghero, 275-336.
- Clot, A., Chaline, J., Heintz, E., Jammot, D., Mourer-Chauviré C., & Rage, J.-C. 1976a. Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissure à faune de vertébrés du Pléistocène inférieur. *Géobios*, **9** (4): 511-514.
- Clot, A., Chaline, J., Jammot, D., Mourer-Chauviré C., & Rage, J.-C. 1976b. Les poches ossifères du Pléistocène moyen inférieur de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **112** (1-2): 146-161.
- Cochard, D. 1998. *Etude d'une taphocoenose de Pélodytes ponctués (Pelodytes punctatus, Daudin, 1803) du Pléistocène supérieur. Approche taphonomique des ensembles d'anoures*. Mémoire de D.E.A. Anthropologie, option Préhistoire. Université de Bordeaux I, Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, 78 p. + 6 planches. (Inédit)
- Cruz-Urbe, K. 1991. Distinguish hyena from hominid bone accumulations. *Journal of Field Archaeology*, **18**: 467-486.
- Cuenca, G., Canudo, J.-J. & Laplana, C. 1995. Los arvicólidos de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno inferior, Atapuerca, España). *Revista Española de Paleontología* **10**: 202-218.
- Cuenca Bescós, G., Canudo, J.I. & Laplana, C. 2001. La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, **105**: 115-130.
- Cuenca Bescós, G. & García García, N. 2005. The mammal succession from the Early to Middle Pleistocene of Sierra de Atapuerca: environmental transition recorded on Trinchera Dolina and Trinchera Elefante sites. *Résumés des communications du Congrès « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale »*, Menton, mai 2005, 34-35.

- Cuenca Bescós, G., Laplana, C. & Canudo, J.I. 1999. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4): 353-388.
- Cuenca Bescós, G., Rofes J. & García-Pimienta J. 2005. Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. In: M.J. Head & P.L. Gibbard (Eds.), *Early-Middle Transitions: The Land-Ocean Evidence*. Geological Society, London, Special Publications, **247**: 277-286.
- Delfino, M. 2002. *Erpetofaune italiane del Neogene e del Quaternario*. Thèse de Doctorat, Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia. 382 pp., 15 fig., 13 tab. + 43 pls. (Inédit).
- Denys, C., Sánchez, V. & Fernández-Jalvo, Y. 1995. Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des aspects d'une discipline récente : la taphonomie. *Arvicola*, **7** (1): 7-13.
- Duguet, R. & Melki, F. (Eds., ACEMAV Coll.) 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze, 480 p.
- Esteban, M. 1997a. *Rana temporaria*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 169-171.
- Esteban, M. 1997b. *Rana iberica*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 161-163.
- Esteban, M. & García-París, M. 2002. *Rana temporaria*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 131-133.
- Esteban, M. & Martínez Solano, Í. 2002. *Rana iberica*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetologica Española, Madrid, 123-125.
- Esteban, M. & Sanchiz, B. 1985. Herpetofauna de Erralla. *Munibe (Antropología y Arqueología)*, **37**: 81-86.
- Esteban, M. & Sanchiz, B. 1991. Sobre la presencia de *Rana iberica* en el Pleistoceno burgalés. *Revista Española de Herpetología*, **5**: 93-99.

- Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. *Handbuch der Paläherpetologie*, part 10a., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xxi+249 p.
- Estes, R. & Hoffstetter, R. 1976. Les Urodèles du Miocène de la Grive Saint-Alban (Isère, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (Sciences de la Terre)*, 3<sup>ième</sup> série, **57**: 343-398.
- Estes, R., Queiroz de, K. & Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: R. Estes & G. Pregill (Eds.), *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford University Press, Stanford, California, 119-281.
- Falguères, Ch., Bahain, J.J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L. & Dolo, J.M. 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4): 343-352.
- Falguères, Ch., Bahain, J.J., Yokoyama, Y., Bischoff, J.L., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. & Dolo, J.M. 2001. Datation par RPE et U-Th des sites pléistocènes d'Atapuerca: Sima de los Huesos, Trinchera Dolina et Trinchera Galería. Bilan géochronologique. *L'Anthropologie*, **105**: 71-81.
- Fejérváry-Langh, A.M. 1923. Beiträge zur einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeontologia Hungarica*, 1, 220 p, 43 figs., 10 pls.
- Félix, J. & Montori, A. 1987. Los anfibios y los reptiles del Plio-Pleistoceno de la Depresión de Guadix-Baza (Granada). *Paleontologia i Evolució*, Memoria Especial **1**: 283-286.
- Fernández-Cardenete, J.R., Luzón-Ortega, J.M., Pérez-Contreras, J. & Tierno de Figueroa, J.M. 2000. Revisión de la distribución y conservación de los anfibios y reptiles en la provincia de Granada (España). *Zoología Baetica*, **11**: 77-104.
- Fernández-Jalvo, Y. 1988. *Tafonomía de micromamíferos en Gran Dolina, Atapuerca, Burgos*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Geología, UCM. (Inédit).
- Fernández-Jalvo, Y. 1990. Tafonomía de micromamíferos en Gran Dolina, Atapuerca (Burgos). *Com. Reunión de Tafonomía y Fósilización*: 95-104.
- Fernández-Jalvo, Y. 1995. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **114**: 167-195.
- Fernández-Jalvo, Y. 2003. Tafonomía en la Sierra de Atapuerca, Burgos (España). *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext.: 147-162.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, **19**: 407-428.

- Font Tullot, I. (Dir.) 1983. *Atlas Climático de España*. Ministerio de Transportes, Turismo y Comunicaciones. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid, 43 pls.
- Font Tullot, I. 2000. *Climatología de España y Portugal*. Ediciones Universidad de Salamanca, 2<sup>ème</sup> édition, 422 p.
- Furió-Bruno, M. 2004. *Els Soricidae, Talpidae i Erinaceidae fòssils (Insectivora, Mammalia) del complex càrstic d'Almenara-Casablanca (Castelló)*. Treball de Recerca de l'Institut de Paleontologia Dr. Miquel Crusafont, 153 p. (Inèdit)
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Blain, H.-A., Blaya, E., Casanovas-Vilar, D., Madurell, J. & Martínez-Alba, D. 2005. Síntesis sobre las faunas fósiles del compejo cárstico de Almenara-Casablanca (Castellón). In: G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella & P. Plasencia (Eds.) *Miscelánea Paleontológica*. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, **6**: 273-286.
- Galán, P. 1997. *Coronella austriaca*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 267-269.
- Galán, P. 2002a. *Anguis fragilis*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 157-159.
- Galán, P. 2002b. *Coronella austriaca*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 277-279.
- Garcés, M., Agustí, J. & Parés, J.M. 1997. Late Pliocene continental magnetochronology from the Guadix-Baza Basin (Betic Ranges Spain). *Earth Planetary Science Letters*, **146** (3-4): 677-688.
- García Aguilar, J. M. 2003. Estratigrafía y sedimentología del yacimiento paleontológico de Barranco León (Orce, España). In: I. Toro Moyano, J. Agusti & B. Martínez-Navarro (Eds.), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, Orce (Granada): memoria científica campañas 1999-2002*. Arqueología Monografías, 17, Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, Sevilla, 73-104.
- García Aguilar, J.M. & Soria, F.J. 1986-1987. Correlación entre dos secuencias lacustres pliocenas en los sectores marginales de Orce y Gorafe (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Acta Geològica Hispànica*, **21-22**: 91-95.

- García Anton, M. 1989. *Estudio palinológico de los yacimientos mesopleistocenos de Atapuerca (Burgos): Reconstrucción paisajística y paleoclimática*. Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, 212 p.
- García-París, M. & Albert, E.M. 2002. *Triturus marmoratus*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetologica Española, Madrid, 67-69.
- García-París, M., Arano, B. & Herrero, P. 2001. Molecular characterization of the contact zone between *Triturus pygmaeus* and *T. marmoratus* (Caudata: Salamandridae) in Central Spain and their taxonomic assessment. *Revista Española de Herpetología*, **15**: 115-126.
- García-París, M. & Arntzen, J.W. 1997. *Alytes dickhilleni*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. *Monografías Revista Española de Herpetología* **3**, Universidad de Granada, 129-130.
- García-París, M., Montori, A. & Herrero, P. 2004. *Amphibia. Lissamphibia*. In: M. A. Ramos *et al.* (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 24, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 640 p.
- Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J.P., Maurin, H., Oliviera, E., Sofianidou, T.S., Veith, M. & Zuiderwijk, A. 1991. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica et Muséum National d'Histoire Naturelle Ed., Paris, 494 p.
- Gauthier, J. 1982. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contribution to Geology*, **21** (1): 7-54.
- Gibert, J., Campillo, D., García-Olivares, E., Malgosa, A., Martínez-López, F. & Martínez-Navarro, B. 1992. Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992): *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*. Museo de Prehistoria y Paleontología J. Gibert, Orce, 503p.
- Gibert, J., Gibert Ll., Albadalejo, S. & Maestro, E. 1995. Excursiones (E-1) Geología del Plio-Pleistoceno de la Región de Orce, *Abstract of the International Congress of Human Palaeontology (Orce, Granada)*: 109-114.
- Gil, E., Aguirre, E. & Hoyos, M. 1987. Contexto estratigráfico. In: E. Aguirre, E. Carbonell & J.M. Bermúdez (Eds.) *El Hombre Fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca I*, Valladolid: Junta de Castilla y León, 47-54.

- Gil, M.J. 1997. *Blanus cinereus*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 184-186.
- Gleed-Owen, C.P. 1999. The palaeoclimatic and biostratigraphic significance of herpetofaunal remains from the British Quaternary. In: P. Andrews & P. Banham (Eds.) *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: a tribute to Bill Bishop*. Geological Society, London, 201-215.
- Gleed-Owen, C.P. 2000. Subfossil records of *Rana cf. lessonae*, *Rana arvalis* and *Rana cf. dalmatina* from Middle Saxon (c. 600-950 AD) deposits in eastern England: evidence for native status. *Amphibia-Reptilia*, **21** (1): 57-65.
- Gosá, A. 1997a. *Rana dalmatina*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 158-160.
- Gosá, A. 1997b. *Vipera aspis*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 285-287.
- Gosá, A. 2002a. *Rana dalmatina*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 120-122.
- Gosá, A. 2002b. *Vipera aspis*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 295-297.
- Gosá, A. & Bergerandi, A. 1994. Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe*, **46**: 109-189.
- Gracia, P. & Pleguezuelos, J.M. 1990. Distribución de los anfibios en la Provincia de Granada (SE Península Ibérica). *Anales de Biología*, **16** (Biología Animal, 5): 71-84.
- Haller-Probst, M.S. 1997. Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten. *Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und Historische Geologie Mitteilungen*, **37**: 53-73.
- Hódar, J. A. 2002. *Tarentola mauritanica*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 188-190.



- Hoffstetter, R. 1946. Sur les Geckonidae fossiles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, **18**: 195-203.
- Hoffstetter, R. 1962. Observations sur les ostéodermes et la classification des Anguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **34** (2): 149-157.
- Holman, J.A. 1992. *Hyla meridionalis* from the late Pleistocene (last interglacial age: Ipswichian) of Britain. *British Herpetological Society Bulletin*, **41**: 12-14.
- Holman, J.A. 1998. *Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, Oxford University Press, New York and Oxford, **38**, 254 p.
- Hossini, S. 2001. Les Anoures (Amphibiens) du Pléistocène inférieur (« Villafranchien ») du Jebel Irhoud (carrière « Ocre »), Maroc. *Annales de Paléontologie*, **87** (2): 79-97.
- Jiménez, J., Lacomba, I., Sancho, V. & Risueño, P. 2002. *Peces continentales, anfibios y reptiles de la Comunidad valenciana*. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient, Colección Biodiversidad, **10**, 271 p.
- Klembara, J. 1979. Neue Funde der Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozän Westböhmens (CSSR). *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **54**: 163-169.
- Klembara, J. 1981. Beitrag zur Kenntnis der Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, **2**: 121-168.
- Klembara, J. 1986a. New Finds of the Genus *Ophisaurus* (Reptilia, Anguidae) from the Miocene of Western Slovakia (Czechoslovakia). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, Spinar Vol. **2**: 187-203.
- Klembara, J. 1986b. Neue Funde der Gattungen *Pseudopus* und *Anguis* (Reptilia, Anguinae) aus drei Pliopleistozänen Mitteleuropäischen lokalitäten. *Geologica Carpathica*, **37** (1): 91-106.
- Lacomba, I. & Sancho I. 1999. Atlas de anfibios y reptiles de la comunidad valenciana. *Boletín de la Asociación de Herpetología Española*, **10**: 2-10.
- Laplana, C. 1999. Presencia de *Microtus* (*Allophaiomys*) *chalinei* Alcalde, Agustí y Villalta, 1981 (Arvicolidae, Rodentia) en el yacimiento de Bagur-2 (Pleistoceno inferior, Girona, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, **8**: 25-32.
- Lenk, P., Kalyabina, S., Wink, M. & Joger, U. 2001. Evolutionary Relationships among the True Vipers (Reptilia: Viperidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **19** (1): 94-104.

- Lizana, M. 1997a. *Pelobates cultripes*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 140-142.
- Lizana, M. 1997b. *Bufo bufo*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 152-154.
- Lizana, M. 2002. *Bufo bufo*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 109-112.
- Llorente, G.A. & Arano, B. 1997. *Rana perezi*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 164-166.
- Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X. & Carretero, M.A. 1995. *Atlas dels Amfibis i Rèptils de Catalunya i Andorra*. Edicions El Brau, Figueres, 192 p.
- López, N., Michaux, J. & Villalta, J.F. 1976. Rongeurs et lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne). Nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocène moyen. *Acta Geologica Hispanica*, **11**: 46-54.
- López, P. 2002. *Blanus cinereus*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 154-156.
- López, N., Michaux, J. & Villalta, J.F. 1976. Rongeurs et lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne). Nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocène moyen. *Acta Geologica Hispanica*, **11**: 46-54.
- López Antoñanzas, R. & Cuenca Bescós, G. 2002. The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new paleoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **186**: 311-334.
- Lyman, R.L. 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge University Press, 524 p.
- Marco, A. 1997. *Lacerta schreiberi*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 228-230.

- Márquez, R. 2004. Sapo partero ibérico - *Alytes cisternasii*. In: L.M. Carrascal & A. Salvador (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>
- Márquez, R. & Rosa, H. 1997. *Alytes obstetricans*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 131-133.
- Martínez-Navarro, B. 2005. Early Pleistocene faunal and hominid dispersal out of Africa. *Résumés du Colloque international de Paléontologie: Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale, Musée Départemental des Merveilles, Tende (Alpes-Maritime)*: 16.
- Martínez Rica, J.P. 1983. Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe*, **35** (1-2): 51-80.
- Martínez Rica, J.P. 1997. *Tarentola mauritanica*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 202-204.
- Martínez-Solano, I. & García-París, M. 2002. *Discoglossus jeanneae*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 88-89.
- Martínez Solano, I & Sanchiz, B. 2005. Anfibios y Reptiles del Pleistoceno medio de Ambrona. In: M. Santonja & A. Pérez González (eds.), *Los yacimientos paleolíticos de Ambrona y Torralba (Soria), Un siglo de investigaciones arqueológicas. Zona Arqueológica*, n°5, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 232-239.
- Martín Suárez, E. 1988. *Sucesiones de micromamíferos en la depresión de Guadix-Baza (Granada, España)*. Thèse de l'Université de Grenade. 300 p. (Inédit).
- Mateo, J.A. 1997. *Lacerta lepida*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 222-224.
- Mateo, J.A. 2002. *Lacerta lepida*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 225-226.
- Matz, G. & Weber, D. 1983. *Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe, Les 173 espèces européennes*. Delachaux & Niestlé éditeurs, Lausanne, 292 p.

- Mayol, J. & Román, A. 1997. *Bufo viridis*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 358-360.
- Mayol Serra, J. 2003. *Rèptils i amfibis de les Balears*. Moll, Mallorca, 249 p.
- Michaux, J., Legendre, S., Montuire, S. & Aguilar, J.-P. 1995. Mammifères, paléoenvironnements et origine du climat méditerranéen. *Actes du Colloque Pour qui la Méditerranée au 21<sup>ème</sup> siècle? La Méditerranée: variabilités climatiques, environnement et biodiversité*. Montpellier, 6-7 avril 1995: 98-104.
- Mikkola, H. 1995. *Rapaces nocturnas de Europa*. Editorial Perfils, Lleida, 448 p.
- Młynarski, M. 1960. Pliocene Amphibians and Reptiles from Rębielice Królewskich (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **5** (4): 131-153.
- Młynarski, M. 1962. Notes on the Amphibian and Reptilian Fauna of the Polish Pliocene and Early Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **7** (11): 177-194 + Pl. 14.
- Młynarski, M., Szyndlar, Z., Estes, R. & Sanchíz, B. 1984. Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyn (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **29** (3-4): 209-226.
- Montori, A. 1997. Amfibis i rèptils del Massís de Garraf. *La Sentiu, Quaderns de divulgació*, **22**, 65 p.
- Montori, A., Llorente, G.A., Alonso-Zarazaga, M.Á., Arribas, Ó., Ayllón, E., Bosch, J., Carranza, S., Carretero, M.Á., Galán, P., García-París, M., Harris, D.H., Lluch, J., Márquez, R., Mateo, J.A., Navarro, P., Ortiz, M., Pérez Mellado, V., Pleguezuelos, J.M., Roca, V., Santos, X. & Tejedo, M. 2005. Lista patrón actualizada de la herpetofauna española, Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España. *Comisión de Taxonomía de la Asociación Herpetológica Española. AHE*, Barcelona: 1-46.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., van der Made, J., Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. & Szyndlar, Z. 1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, **55**: 127-161.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., van der Made, J., Marín, J. M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. & Szyndlar, Z. 2001. Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série II*, **332**: 387-393.

- Montuire, S. 1999. Mammalian Faunas as Indicators of Environmental and Climatic Changes in Spain during the Pliocene-Quaternary Transition. *Quaternary Research*, **52**: 129-137.
- Montuire, S., Legendre, S., Navarro, N. & Heran, M.-A. 2005. Species richness and Quaternary climate: the case of arvicoline rodents. *Résumés du Colloque international de Paléontologie : Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale*, Musée Départemental des Merveilles, Tende (Alpes-Maritime): **73**.
- Montuire, S., Michaux, J., Legendre, S. & Aguilar, J.-P. 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **128**: 187-206.
- Moody, S. M. 1980. *Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia)*. Thèse de Doctorat de l'Université du Michigan. 373 p. (Inédit).
- Moody, S. & Roček, Z. 1980. *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria): a new species from the Lower Miocene of central Europe. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **55** (2): 85-92, 4 pls.
- Moyá-Solá, S., Agustí, J. & Marín, M. 1987. Fuente Nueva I: nueva localidad con mamíferos del Plioceno superior de Guadix-Baza (Granada, España). *Paleontologia i Evolució, Memoria Especial* **1**: 87-93.
- Nöllert, A. & Nöllert, C. 2003. *Guide des amphibiens d'Europe, Biologie, Identification, Répartition*. Delachaux et Niestlé Ed., Paris, 383 p.
- Nouira, S. & Blanc, C.P. 2003. Distribution spatiale des Lacertidés (Sauria, Reptilia) en Tunisie; caractéristiques des biotopes et rôle des facteurs écologiques. *Ecologia Mediterranea*, **29** (1): 71-86.
- Oms, O., Parés, J.M. & Agustí, J. 2003. Datación magnetoestratigráfica de los yacimientos de Fuente Nueva 3 y Barranco León 5 (Orce, Granada). In: Toro Moyano, I., Agustí, J. & Martínez-Navarro, B., *El Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, Orce (Granada): memoria científica campañas 1999-2002*, Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, Sevilla, pp. 105-114.
- Oms, O., Parés, J.M., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Toro, I., Martínez-Fernández, G. & Turq, A. 2000. Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain. *Proceedings of the National Academy of Science*, **97** (19): 10666-10670.
- Ozenda, P. 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen. *Documents de Cartographie Ecologique*, **16**: 1-32.

- Parellada, X. 1995. Status of *Vipera aspis* and *Vipera latasti* (Viperidae, Reptilia) in Catalonia (NE Spain). In: G. A. Llorente, A. Montori, X. Santos & Carretero, M.A. (Eds.) *Scientia Herpetologica, Papers submitted from 7th O.G.M. of Societas Europaea Herpetologica. Barcelona, September 15-19, 1993*, 328-334.
- Parés, J.M. & Pérez-González, A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca Archaeological site, Spain. *Science*, **269**: 830-832.
- Parés, J.M. & Pérez-González, A. 1998. Contexto estratigráfico y cronológico de Gran Dolina (Yacimiento de Atapuerca). In: E. Aguirre (Ed.) *Atapuerca y la evolución humana*. Fundación Ramón Areces, 49-60.
- Parés, J.M. & Pérez-González, A. 1999. Magnetostratigraphy and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4): 325-342.
- Peña, J.A., Rodríguez Fernández, J. & Ruiz Bustos, A. 1977. El yacimiento de vertebrados de Cortes de Baza I (Depresión de Guadix-Baza). Nota preliminar. *Acta Geológica Hispánica*, **12** (1-3): 42-45.
- Pinto Llona, A.C. 1995a. *Tafonomía de Anfibios y su aplicación al registro pleistoceno de la Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Memoria de Licenciatura, Universitat de Barcelona, 123 p. (Inédit).
- Pinto Llona, A.C. 1995b. Tafonomía de anfibios y su aplicación al registro pleistoceno de la Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos). In: J. Gibert, F. Sánchez, Ll. Gibert & F. Ribot (Eds.). *The Hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the international conference of Human Palaeontology*. Orce, 1995, 653-657.
- 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. 1989. Distribución de los reptiles en la provincia de Granada (SE. Península Ibérica). *Doñana, Acta Vertebrata*, **16** (1): 15-44.
- Pleguezuelos, J.M. 1997a. *Elaphe scalaris*. In: A. Salvador (Coord.). *Reptiles. Fauna Ibérica*, vol. 10, Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, 390-407.
- Pleguezuelos, J.M. 1997b. *Malpolon monspessulanus*. In: Salvador, A. (Coord.). *Reptiles. Fauna Ibérica*, vol. 10 Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, 408-427.
- Pleguezuelos, J.M. & Honrubia, S. 1997. *Elaphe scalaris*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 264-266.

- 
- Pleguezuelos, J.M. & Honrubia, S. 2002. *Elaphe scalaris*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 274-276.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, M. & Lizana, M. 2002. *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 584 p.
- Pleguezuelos, J.M. & Martínez-Rica, J.P. 1997. *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 542 p.
- Pleguezuelos, J.M. & Santos, X. 1997. *Vipera latasti*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 288-290.
- Pleguezuelos, J.M. & Santos, X. 2002. *Vipera latasti*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 298-300.
- Pleguezuelos, J.M. & Villafranca, C. 1997. Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 321-341.
- Pollo, C.J. 1997. *Chalcides bedriagai*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 193-195.
- Pollo, C.J. 2002. *Chalcides bedriagai*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 188-190.
- Rage, J.-C. 1968. *Contribution à l'étude des anoures quaternaires*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Faculté des Sciences de l'Université de Lyon. n°365, 101 p., 8 figs., 18 pls. (Inédit).
- Rage, J.-C. 1972. Les Amphibiens et les Reptiles du gisement des Abîmes de la Fage. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **10**: 79-90.
- Rage, J.-C. 1974. Les Batraciens des gisements Quaternaires européens. Détermination ostéologique. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, **43** (8): 276-289.

- Rage, J.-C. & Bailon, S. 2005. Amphibians and squamate reptiles from the early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montréal-du-Gers, southwestern France). *Geodiversitas*, **27** (3): 413-441.
- Real, R., Guerrero, J.C., Antúnez, A., Olivero, J. & Vargas, J.M. 2001. Repuestas corológicas de las especies de anfibios frente a los gradientes ambientales en el Sur de España. I. Patrones individualistas. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural (sección Biología)*, **96** (3-4): 243-249.
- Reques, R. & Tejedo, M. 2002. *Bufo calamita*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 113-115.
- Rey, J.M., Esteban, M. & Sanchiz, B. 1994. Registros corológicos de anfibios españoles fundamentados en egagrópilas de lechuza común. *Boletín de la Asociación de Herpetología Española*, **5**: 4-8.
- Rivas-Martínez, S. 1982. Etages bioclimatiques, secteurs chorologiques et séries de végétation de l'Espagne méditerranéenne. *Ecologia Mediterranea*, **8** (1-2): 275-288.
- Rivas-Martínez, S. 1986. *Mapa E. 1:400 000 de las series de vegetación de España*. Feuilles n°3 (Bilbao); n°8 (Burgos); n°10 (Barcelona); n° 14 (Teruel); n°15 (Tarragona); n°19 (Valencia); n°23 (Jaén); n°27 (Granada). ICONIA. Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1988. *Memoria del Mapa de series de vegetación de España 1:400 000*. ICONIA. Madrid. 268 p.
- Roček, Z. 1984. Lizards (Reptilia: Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpravy Československé akademie věd, ř. mat. Přír.*, **94** (1): 1-69.
- Roček, Z. 1994. Taxonomy and distribution of tertiary Discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* v. Meyer, 1843. *Géobios*, **27** (6): 717-751.
- Roček, Z. & Rage, J.-C. 2000. Tertiary anura of Europe, Africa, Asia, North America and Australia. In: H. Heatwole & R.L. Carrol (Eds.), *Amphibian Biology, vol. 4, Palaeontology*. Surrey Beatty & Sons, 1332-1337.
- Romero, J. & Real, R. 1996. Macroenvironmental factors as ultimate determinants of distribution of common toad and natterjack toad in the south of Spain. *Ecography*, **19**: 305-312.
- Rosas González, A. 1990. Patrones de distribución de microvertebrados en el relleno cárstico de « Tres Simas », Sierra de Atapuerca (Burgos). *Com. Reunión de Tafonomía y Fosilización*, Madrid: 307-318.



- Ruiz-Bustos, A. 1976. Estudio Sistemático y Ecológico sobre las faunas del Pleistoceno Medio en las Depresiones Granadinas. El yacimiento de Cúllar de Baza-I. *Trabajos y Monografía del Departamento de Zoolología de la Universidad de Granada*. **1**: 1-300.
- Ruiz-Bustos, A. 1984. El yacimiento paleontológico de Cúllar de Baza-I. *Investigación y Ciencia / Scientific American*, **91**: 20-28.
- Ruiz-Bustos, A. 1999. Biostratigraphy of the Continental Deposits in the Granada, Guadix and Baza Basins (Betic Cordillera). In: J. Gibert, F. Sánchez, Ll. Gibert & F. Ribot (Eds.). *Los Homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia. Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995*. Museo de Prehistoria y Paleontología "J. Gibert", Ayuntamiento de Orce, 153-174.
- Ruiz-Bustos, A. & Michaux, J. 1976. Le site préhistorique nouveau de Cúllar de Baza-I (Grenade, Espagne) d'âge Pléistocène moyen. *Géologie Méditerranéenne*, **3**: 173-182.
- Salvador, A. (Coord.) 1997a. Reptiles. In: *Fauna Ibérica*, vol. 10, Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, 705 p.
- Salvador, A. 1997b. *Tarentola mauritanica* (Linnaeus, 1758). In: A. Salvador (Coord.). *Reptiles. Fauna Ibérica*, vol. 10, Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, 142-148.
- Salvador, A. 1997c. *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797). In: A. Salvador (Coord.). *Reptiles. Fauna Ibérica*, vol. 10, Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, 333-339.
- Salvador, A. & García París, M. 2001. *Anfibios Españoles, Identificación, Historia natural y distribución*. Canseco Editores, Talavera de la Reina, 269 p.
- Salvador, A & Pleguezuelos, J.M. 2002. *Reptiles Españoles, Identificación, Historia natural y distribución*. Canseco Editores, Talavera de la Reina, 493 p.
- Sánchez-Herráiz, M.J. & Barbadillo, L.J. 1997. *Pelodytes punctatus*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 143-145.
- Sanchiz, F.B. 1977a. Catálogo de los anfibios fósiles de España (Noviembre de 1977). *Acta Geológica Hispánica*. **12** (4-6): 103-107.
- Sanchiz, F.B. 1977b. La familia *Bufo*nidae (*Amphibia*, *Anura*) en el Terciario Europeo. *Trabajos Neogenol Quaternario*: 75-111.

- Sanchiz, F.B. 1984. Análisis filogenético de la tribu *Alytini* (*Anura*, *Discoglossidae*) mediante el estudio de su morfoestructura ósea. In: H. Hemmer & J.A. Alcover, (Eds.), *Historia Biológica del Ferreret (Baleaphrine muletensis)*. Ed. Moll, Palma de Mallorca, 61-108.
- Sanchiz, F.B. 1987. Nota preliminar sobre ictiofauna y herpetofauna del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos). In: E. Aguirre, E. Carbonell & J.M. Bermúdez de Castro (Eds.), *El Hombre Fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*, I, Junta de Castilla y León, **5**: 61-65.
- Sanchiz, F.B. 1997. Factores causales de la biodiversidad: especiación, extinción y migración en la formación de la batracofauna europea. In: E. Aguirre, J. Morales & D. Soria (Dir.), *Registros fósiles e historia de la Tierra*, Editorial Complutense, Madrid, 185-206.
- Sanchiz, F.B. 1998. Salientia. In: *Handbuch der Paläoherpetologie*, tome **4**, München, 275 p., 153 figs., 12 pls.
- Sanchiz, B., Schleich, H.H. & Esteban, M. 1993. Water Frogs (*Ranidae*) from the Oligocene of Germany. *Journal of Herpetology*, **27** (4): 486-489.
- Sanchiz, B., Tejedo, M. & Sánchez-Herráiz, M.J. 2002. Osteological differentiation among Iberian *Pelodytes* (*Anura*, *Pelodytidae*). *Graellsia*, **58** (2): 35-68.
- Santos, X., Carretero, M.A., Llorente, G.A. & Montori, A. 1997a. *Natrix maura*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 279-281.
- Santos, X., Carretero, M.A., Llorente, G.A. & Montori, A. 1997b. *Natrix natrix*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 282-284.
- Santos, X., Llorente, G.A., Montori, A. & Carretero, M.A. 2002a. *Natrix maura*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez, & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 289-291.
- Santos, X., Llorente, G.A., Montori, A. & Carretero, M.A. 2002b. *Natrix natrix*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez, & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 292-294.
- Santos, X. & Pleguezuelos, J.M. 1997. *Coronella girondica*. In: J.M. Pleguezuelos & J.P. Martínez-Rica (Eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología **3**, Universidad de Granada, 270-272.

- Santos, X. & Pleguezuelos, J.M. 2002. *Coronella gironnica*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez, & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, 280-282.
- Schleich, H.H. 1987. Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 7, Erstnachlands von Geckos aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands : *Palaeogekko risgoviensis* nov. gen., nov. spec. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und Historische Geologie Mitteilungen*, **27**: 67-93.
- Sesé, C. 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (Granada). In: M.T. Alberdi & F.P. Bonadona (Eds.) *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza*. Museo de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 13-51.
- Sesé, C. 1991. Interpretación paleoclimática de las faunas de micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (Granada, España). *Estudios geológicos*, **47**: 73-83.
- Sesé, C. 1994. Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios*, **27** (6): 753-767.
- Soria, F.J., López-Garrido, A.C. & Vera, J.A. 1987. Análisis estratigráfico y sedimentológico de los depósitos neógeno-cuaternarios en el sector de Orce (depresión de Guadix-Baza). *Paleontología i Evolució*, Memoria Especial **1**, 11-34.
- Sullivan, R.M. 1987. *Parophisaurus pawneensis* (Gilmore 1928) new genus of anguillid lizard from the Middle Oligocene of North America. *Journal of Herpetology*, **21**: 115-133.
- Szyndlar, Z. 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, **28** (1): 156p.
- Szyndlar, Z. 1987a. Snakes from the lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **7** (1): 55-71.
- Szyndlar, Z. 1987b. Neogene “Oriental vipers” of Europe. In: J.J. van Gelder, H. Strijbosch & P.J.M. Bergers (Eds.). *Proceedings of the 4th. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*, Faculty of Sciences, Catholic University, Nijmegen, 387-390.
- Szyndlar, Z. & Rage, J.-C. 1999. Oldest Fossil Vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World. *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, **8**: 9-20.
- Szyndlar, Z. & Schleich, H.H. 1993. Description of Miocene Snakes from Petersbuch 2 with Comments on the Lower and Middle Miocene Ophidian Faunas of Southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 192, 47 p., 10 figs.

- Teixeira Ferreira, J. P. 2002. *Contribuição para conhecimento osteológico dos anuros ibéricos*. Thèse de Doctorat. Universidad de Lisboa, 607 p. (Inédit).
- Tejedo, M. & Reques, R. 2002. *Pelobates cultripes*. In: J.M. Pleguezuelos, M. Márquez & M. Lizana (Eds.), *Atlas y libro rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetologica Española, Madrid, 94-95.
- Veith, M., Kosuch, J. & Vences, M. 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**: 310-327.
- Velasco Marcos, J. C., Lizana Avia, M., Román Sancho, J., Delibes de Castro, M., Fernández Gutiérrez, J. & Sánchez Alonso, C. 2005. *Guía de los Peces, Anfibios, Reptiles y Mamíferos de Castilla y León*. Náyade éditeur. Medina del Campo, Valladolid, 271 p.
- Vento, D., Roca, V., Prades, R., Queralt, I. & Sánchez, J. 1991. Atlas provisional de los anfibios y reptiles de la Comunidad Valenciana: mitad septentrional. *Revista Española de Herpetología*, **6**: 119-128.
- Vergnaud-Grazzini, C. 1970. Les Amphibiens fossiles du gisement d'Arondelli. *Palaeontographia Italica*, **66**: 47-65.
- Villa, P., Castel, J.-C., Beauval, C., Bourdillat, V. & Goldberg, P. 2004. Human and carnivore sites in the European Middle and Upper Paleolithic: Similarities and differences in bone modification and fragmentation. In: J.P. Brugal & P. Fosse (Eds.), "Humans and Carnivores" special issue of *Revue de Paléobiologie* **23** (2):705-730
- Villalta, J.F. de & Crusafont, M. 1950. Un nuevo yacimiento pleistocénico en Castelldefells. *Estudios Geológicos*. **12**: 275-285.
- Zug, G.R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology, An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Second edition*. Academic Press éditeur, 630 p.