



SARA VARELA

Resumen

La distribución de la hiena manchada se ha modificado de manera sustancial desde el Pleistoceno hasta nuestros días, de forma que aunque existen registros fósiles de la presencia de la especie en Eurasia a partir del Pleistoceno Inferior, en la actualidad su rango geográfico se restringe únicamente al continente africano. Circunscribiendo el área de estudio a la Península Ibérica, España y Portugal cuentan con datos que prueban la presencia de hienas manchadas (restos fósiles de su esqueleto, coprolitos, marcas de mordeduras en los huesos acumulados en sus cubiles, etc.) desde hace 800.000 YBP (*Years Before Present*) (García, 2001; García y Arsuaga, 1999) hasta finales del Pleistoceno Tardío (Carrion *et alii*, 2001). Este estudio tiene como finalidad profundizar en el conocimiento de las causas que pudieron haber provocado la extinción de esta especie en el continente europeo, y en particular en la Península Ibérica. Para ello se analizará la influencia del clima en la distribución y supervivencia de las poblaciones ibéricas de *C. crocuta* durante el Pleistoceno Tardío.

Palabras clave: *Crocuta crocuta*, paleodistribución, cambio climático, extinción, modelo de distribución de especies.

Abstract

The spotted hyena geographic distribution has changed in the last 120.000 years from a broad geographic range that covered the Palaeartic and the Palaeotropical regions to its current distribution, restricted to the African continent. The presence of the species in the Iberian Peninsula has been confirmed by fossil bones, coprolites, bite marks, bone accumulations, etc., since 800.000 YBP (Years Before Present) (García, 2001; García y Arsuaga, 1999), to the end of the Late Pleistocene (Carrion et alii, 2001). The specific aim of this paper is to explore the role of the Pleistocene climatic changes in the geographic distribution of the species in Eurasia and particularly, their influence in the extinction of the Iberian spotted hyena populations.

Keywords: *Crocuta crocuta*, palaeodistribution, climatic change, extinction, species distribution models.

Influencia de los cambios climáticos en la extinción de la hiena manchada (*Crocuta crocuta* Erxleben 1777) en la Península Ibérica

Sara Varela^{1*}, Jorge M. Lobo^{*} y Jesús Rodríguez^{**}

Introducción

A finales del Pleistoceno Tardío se produjo un cambio global en la estructura de las comunidades de mamíferos que poblaban la mayoría de los continentes en ese momento (Rodríguez, 2004). Un elevado número de especies de gran talla desaparecieron para siempre, mientras que otras modificaron sus rangos geográficos, como es el caso de *C. crocuta* (Werdelin y Solounias, 1991; Barnosky *et alii*, 2004). Este evento, conocido como la extinción de la megafauna, ocurrió en diferentes oleadas, la última y más intensa de las cuales se ha datado hace unos 50.000-10.000 años (MacPhee *et alii*, 2002; Koch y Barnosky, 2006). A grandes rasgos, esta datación coincide con dos eventos singulares: el último máximo glacial (21.000 YBP) y la expansión de *Homo sapiens* (datada en torno a los 50.000-20.000 YBP, dependiendo del continente (Mellars, 2004)). Por este motivo, la mayoría de los estudios que analizan las extinciones de finales del Pleistoceno adoptan una o ambas hipótesis (cambio climático y/o competencia con *H. sapiens*) como los factores causales que han podido desencadenar este evento global (Miller *et alii*, 1999; Nogués-Bravo *et alii*, 2008). En este artículo hemos utilizado las condiciones climáticas de las localidades con presencia de *C. crocuta*, tanto en el Pleistoceno Europeo como en la actualidad (África), para crear un modelo que identifique las áreas con condiciones favorables para la presencia de la especie en Europa. Este modelo lo hemos extrapolado en el tiempo, para así poder comprobar si la extinción de las

poblaciones ibéricas de hiena manchada estuvo determinada por una pérdida de hábitat favorable como consecuencia de los cambios climáticos de finales del Pleistoceno.

Crocuta crocuta

La hiena manchada, junto con *Hyena hyena*, *H. brunnea* y *Proteles cristatus*, constituyen la familia Hyenidae, incluida dentro del orden Carnivora (Mills y Hofer, 1998). Estas cuatro especies son los únicos hiénidos que han sobrevivido a las grandes extinciones que afectaron a los mamíferos y, en particular, a la diversa familia Hyenidae, durante el Plioceno y el Pleistoceno (Werdelin y Solounias, 1991). La hiena manchada es una especie carnívora de gran tamaño, cuyos individuos miden entre 95 y 150 cm y pesan entre 45 y 80 Kg. (Mills y Hofer, 1998). La especie presenta dimorfismo sexual (las hembras son mayores que los machos), y vive en clanes de 3 a 80 individuos (dependiendo de la densidad de presas). Estos clanes están articulados en base a una estructura jerárquica rígida, donde domina una hembra alfa, con unos rangos "sociales" que se heredan de generación en generación (Holekamp y Smale, 1991). La distribución actual de esta especie se restringe al continente africano, limitada al norte por el desierto del Sahara, en el ecuador por los bosques húmedos de la cuenca del Congo, y en el sur por los ecosistemas desérticos y mediterráneos de Sudáfrica (Mills y Hofer, 1998).

Los restos fósiles del Pleistoceno y su paleodistribución

La identificación de los restos fósiles de hiena manchada no está exenta de la problemática habitual en taxonomía, generada por la aplicación de criterios arbitrarios no estandarizados para establecer las divisiones específicas o subespecíficas. En este sentido, se han propuesto varias clasificaciones atendiendo al tamaño de los individuos y a

* Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid. España

** Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana, Burgos. España

¹Correspondencia: Sara Varela,
Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
c/ José Gutiérrez Abascal
2, 28006 Madrid, España.
e-mail: mcnsv707mncn.csic.es

las proporciones relativas de sus elementos esqueléticos. De este modo, en 1828, de Serres describió la subespecie *C. c. intermedia* a partir del material fósil del yacimiento del Pleistoceno Medio de Lunel-Viel, situado en Francia (Serres y Jeanjean, 1828). Más tarde, en 1832, Goldfuss añade otra subespecie, *C. c. spelaea*, con la cual se identificarían los individuos de mayor tamaño que habitaron durante el Pleistoceno Superior, bajo condiciones climáticas más severas (Goldfuss, 1832). Por otra parte, Turner propone una hipótesis más conservadora, sugiriendo obviar las diferencias poblacionales e incluyendo a las hienas del Pleistoceno europeo dentro de la especie *C. crocuta* (Turner, 1984). Por ello, en los listados faunísticos de los yacimientos euroasiáticos del Pleistoceno la presencia de restos fósiles de hiena manchada puede aparecer registrada bajo diferentes nombres: *C. crocuta* (Aguirre *et alii*, 1990), *C. c. intermedia* (Blasco Sancho y Montes Ramírez, 1997), *C. crocuta spelaea* (Nagel *et alii*, 2004; Werdelin y Solounias, 1991), *C. crocuta praespelaea* (Tchernov y Tsoukala, 1997) o incluso como una especie diferente, *C. spelaea*, clasificación utilizada en por Soergel (1937), Musil (1962) y Markova *et alii* (1995). Recientes estudios de ADN antiguo demuestran que hubo flujo genético entre las poblaciones africanas y euroasiáticas durante el Pleistoceno y, por este motivo, se ha sugerido que las diferencias anatómicas existentes constituirían adaptaciones locales pero que éstas no serían suficientes para concluir la existencia de especies diferenciadas (Rohland *et alii*, 2005). A raíz de estos nuevos datos, hemos estimado oportuno utilizar la propuesta taxonómica más integradora, es decir, considerar a la hiena manchada del Pleistoceno europeo como una subpoblación incluida dentro de la especie *C. crocuta*.

El registro fósil de la especie *C. crocuta* aparece distribuido tanto en la región Palearctica como en la Paleártica. En Europa, como ya se ha apuntado, el primer registro de *C. crocuta* está localizado en el nivel TDW4 de Gran Dolina, Atapuerca (Burgos) y su datación más antigua es de más de 800.000 YBP (García y Arsuaga, 2001). A partir de este periodo, la presencia de la especie en Eurasia se ha documentado en numerosos yacimientos desde la Península Ibérica hasta los Urales (Testu, 2006). Para este estudio nos centraremos en los registros provenientes de los últimos 126.000 años, periodo durante el cual las poblaciones europeas de *C. crocuta* pasaron de estar ampliamente distribuidas a extinguirse.

El cambio climático

El cambio en las condiciones climáticas ha sido considerado un factor clave a la hora de explicar la distribución geo-

gráfica de las especies. De hecho, en la literatura científica abundan los artículos que relacionan la distribución de las especies y los patrones biogeográficos actuales con variables climáticas (Currie, 1991; Bowyer *et alii*, 1998; Geffen *et alii*, 2004). Pero no sólo la ecología y la biogeografía actual defienden la importancia de este factor, desde la paleontología también se recurre frecuentemente a las crisis climáticas para explicar las extinciones o los cambios faunísticos detectados en el registro fósil. De este modo, la crisis Plio-Pleistocénica, la extinción de la megafauna, o los reemplazamientos de especies que se han producido en los ecosistemas a lo largo del Pleistoceno han sido relacionadas con cambios climáticos (Barry *et alii*, 2002; Cardoso, 1996; Coard y Chamberlain, 1999; Sommer y Benecke, 2005). En estos estudios se asume la existencia de dos tipos de especies, especies propias de climas fríos y especies propias de climas cálidos, que responderían de manera contraria ante las oscilaciones climáticas. Este marco conceptual es una simplificación de la respuesta de las especies al clima, como queda reflejado en los trabajos de Stafford *et alii* (1999), Williams y Jackson (2007) y Stewart (2008). En estos artículos se propone la individualidad en la respuesta de cada especie ante las alteraciones climáticas, constatando la existencia de comunidades Pleistocénicas sin análogos actuales y de distribuciones compartidas que actualmente son disjuntas. De esta manera la respuesta de las especies a las oscilaciones climáticas no tiene por que ser simple, y la división en dos tipos organismos (especies de clima frío y especies de clima cálido) parece una simplificación extrema de la complejidad real de los sistemas naturales.

En este trabajo nos proponemos estimar las posibilidades de que la extinción europea de la hiena manchada haya sido provocada por los cambios climáticos del Pleistoceno. Para ello, determinaremos, en primer lugar, el rango climático de las hienas manchadas, basándonos tanto en los datos de distribución actual como en los datos disponibles para los últimos 126.000 años (yacimientos con presencia de *C. crocuta*). Posteriormente, construiremos un modelo orientado a predecir su distribución geográfica potencial de acuerdo a las condiciones climáticas de las localidades en que esta especie está o ha estado presente. El modelo así generado será proyectado a 5 escenarios climáticos diferentes: 126.000 YBP, 42.000 YBP, 30.000 YBP, 21.000 YBP y el presente, a fin de comprobar las diferencias en la distribución climática potencial de la especie en cada momento. Nuestra argumentación es que si los cambios climáticos han sido los principales responsables de la extinción de *C. crocuta* en la Península Ibérica, la distribución climática potencial predicha

por el modelo debe reducirse drásticamente en alguno de los escenarios temporales (previsiblemente en el último glaciar, ya que fue en ese momento cuando las condiciones climáticas se hicieron más severas). Si, por el contrario, la representación geográfica de su distribución climática potencial permanece constante o poco variable a lo largo del tiempo, debería descartarse una influencia directa y trascendente del clima en la desaparición de las poblaciones ibéricas de hiena manchada.

Material

El listado de puntos de presencia actual de la especie en África (Fig.1) se ha obtenido a partir de una búsqueda bibliográfica, considerando aquellas publicaciones que registran la presencia de la especie en una determinada localidad o parque natural desde 1900 hasta el presente. De esta forma, se han incluido puntos localizados fuera de su distribución actual, pero contenidos dentro de la distribución histórica de la especie. Entendemos que la extinción en época reciente de estas poblaciones está principalmente relacionada con el impacto que los seres humanos pueden haber causado en ciertos ecosistemas y, por ello, creemos que su inclusión no desvirtúa el análisis sino que lo

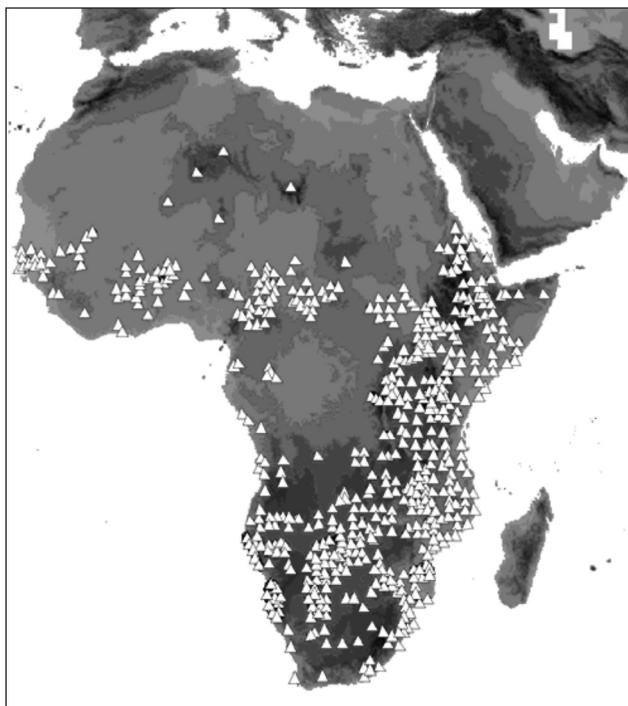


Fig. 1: Localización de los puntos de presencia actual e histórica de *C. crocuta* en África. Los datos de Chad (situados en los sistemas montañosos del interior del desierto del Sahara corresponden a registros de poblaciones actualmente extinguidas). Este mapa ha sido realizado a partir de los muestreos de campo de la IUCN (Mills, G. y Hofer, H., 1998) y de los listados faunísticos de los parques naturales africanos.

enriquece, añadiendo registros que mejoran el conocimiento del rango climático apto para la presencia de *C. crocuta*.

Las localidades del Pleistoceno Euroasiático (n=79; ver Fig. 2) fueron extraídas de una base de datos que recoge citas bibliográficas de presencia de la especie en la que se incluyen más de 400 registros. La selección de los yacimientos ha seguido dos premisas fundamentales: primero, el registro debía estar acompañado de una datación fiable (C14, Series de Uranio, etc.), y segundo, la datación del yacimiento debía ajustarse, con un error de +/- 3ky (Nogués-Bravo *et alii*, 2008), a las ventanas temporales de las simulaciones climáticas del modelo GENESIS 2.0. De este modo, el número de localidades incluidas para cada escenario climático es el siguiente: 9 para el máximo interglaciar (126.000 YBP), 33 para 42.000 YBP, 27 para la simulación de 30.000 YBP y 10 para el último máximo glaciar (21.000 YBP).

Las variables climáticas consideradas han sido las generadas por el modelo GENESIS 2.0 (Thompson y Pollard, 1995b), para cinco escenarios temporales diferentes: 126.000 YBP, 42.000 YBP, 30.000YBP, 21.000YBP y 0YBP. GENESIS 2.0 es un modelo de circulación global que realiza simulaciones para predecir el clima de la Tierra, tanto en el pasado como en el futuro. Se trata de un modelo complejo, que se articula en torno a diferentes modelos subordinados: un modelo para la circulación atmosférica, otro para la oceánica, además de modelos de suelo, de cobertura de

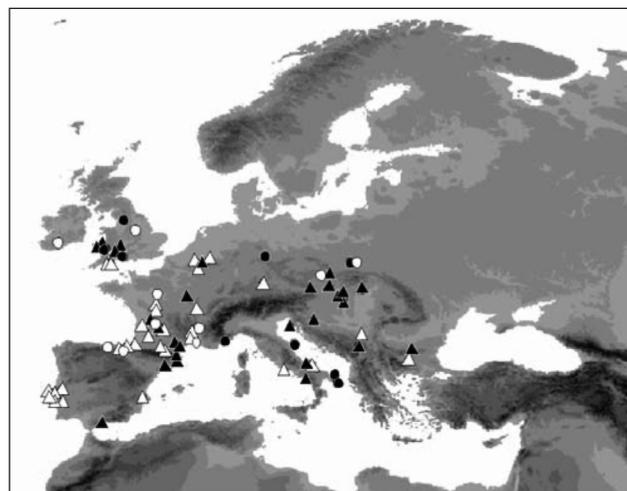


Fig. 2: Situación de los yacimientos seleccionados en este estudio. La inclusión de un yacimiento en el análisis ha estado supeditada al nivel de ajuste entre intervalo temporal de las dataciones publicadas para el nivel con presencia de *C. crocuta* y los datos paleoclimáticos. De este modo, se han escogido los yacimientos que se aproximasen, dentro de una horquilla de +/-3000 años, a las cuatro ventanas temporales de las simulaciones climáticas del modelo GENESIS 2.0.: 126.000 Y.B.P. (●), 42.000 Y.B.P. (▲), 30.000 Y.B.P. (△) y 21.000 Y.B.P. (○)

nieve/hielo y de vegetación (Thompson y Pollard, 1995a; Thompson y Pollard, 1995b). Los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera se estipulan antes de generar cada simulación, de modo que durante el último interglaciador (126.000 YBP), el valor considerado de CO₂ en la atmósfera fue de 345 ppm, mientras que para las simulaciones del OIS 3 y del OIS 2 se fijó en 200 ppm. (Persaram Batra, com. pers.). Los resultados derivados del modelo GENESIS 2.0 coinciden de manera general con las estimaciones obtenidas a partir de datos independientes provenientes de registros polínicos y microfósiles vegetales (Kaspar *et alii*, 2005). Toda la información biológica y climática se halla en formato digital utilizando un sistema de cuadrículas (o formato ráster) con una resolución de dos grados.

Análisis y modelización

Las variables utilizadas para elaborar el modelo han sido: evapotranspiración real, precipitación anual, precipitación máxima (mensual), precipitación mínima (mensual), temperatura media anual, temperatura máxima (mensual) y tem-

peratura mínima (mensual). Para extraer la información sobre los valores climáticos de los puntos de presencia de la especie en los diferentes escenarios temporales, se utilizó el software Idrisi Kilimanjaro (Clark Labs, 2003), exportando la información de cada píxel a una matriz de datos en Statistica v. 7 (Statsoft, 2001). Los datos climáticos de todas las localidades de presencia sirvieron para calcular el rango de condiciones en el que la especie está o estuvo presente para cada una de las variables consideradas. Esta sencilla aproximación (Busby, 1986), busca predecir la distribución potencial de la especie respecto a las variables utilizadas (Guisan y Zimmermann, 2000; Beaumont *et alii*, 2005), asumiendo que las localidades de presencia reflejan, al menos parcialmente, las condiciones climáticas idóneas para la supervivencia de la especie.

Una vez estimadas las condiciones climáticas favorables para la presencia de la especie y construido el modelo, éste fue proyectado en los diferentes escenarios climáticos del Pleistoceno y el presente (126.000, 42.000, 30.000, 21.000 y 0 Y.B.P.).

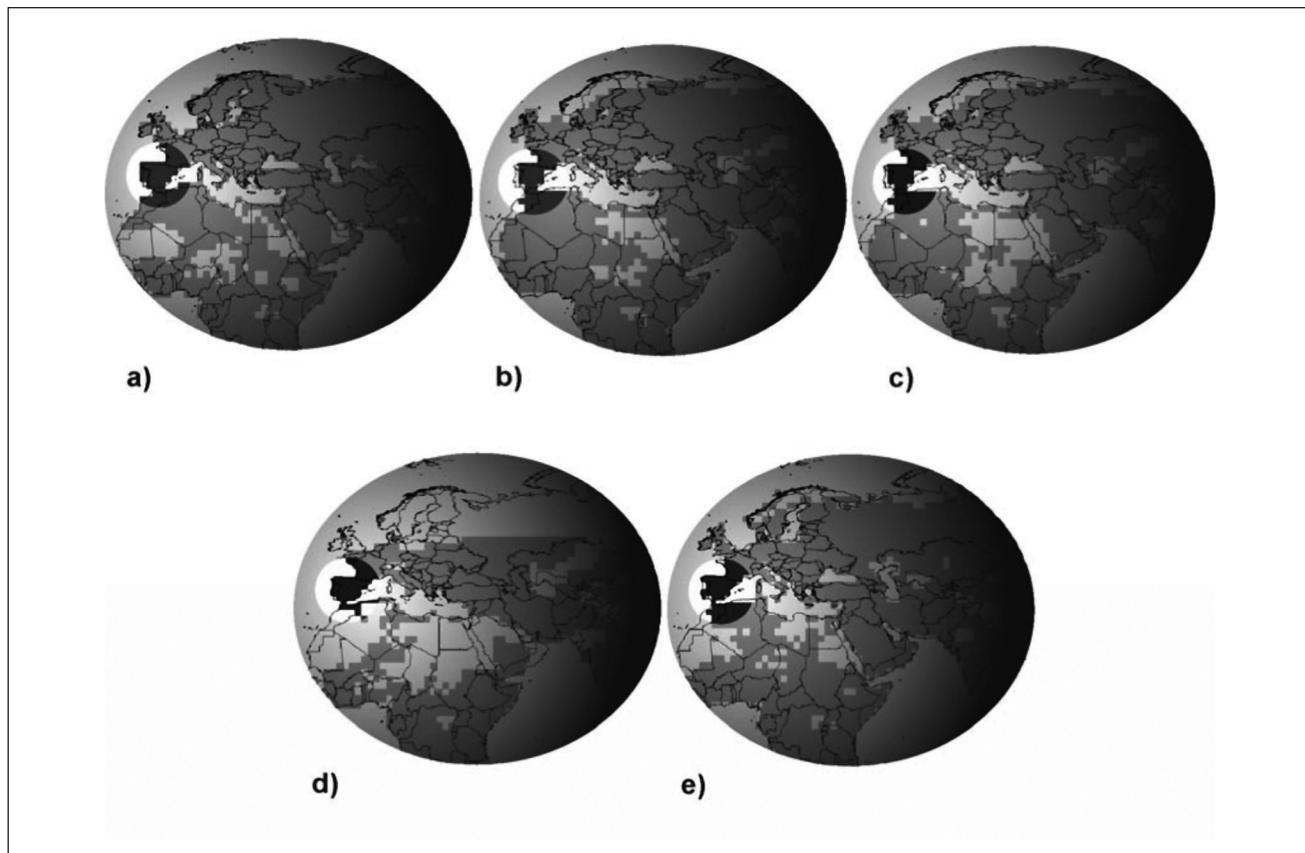


Fig. 3: Resultados de la proyección del modelo en los diferentes escenarios climáticos. a) 126.000 Y.B.P.; b) 42.000 Y.B.P.; c) 30.000 Y.B.P.; d) 21.000 Y.B.P. y e) clima actual. En los mapas, la distribución predicha por el modelo para la Península Ibérica aparece resaltada en color negro. Como se puede observar en la figura, a pesar de las oscilaciones climáticas que sufrió Europa durante el Pleistoceno Superior, *C. crocuta* contó siempre con condiciones ambientales favorables para su supervivencia en de la Península Ibérica.

Resultados y discusión

Si observamos la representación geográfica de los valores climáticos obtenidos para las localidades con registros de *C. crocuta* durante los últimos 126.000 años (Fig. 3), podemos comprobar que la distribución climática potencial de la especie cubre el total de la Península Ibérica en cada uno de los escenarios temporales estudiados. Es decir, que desde el inicio del Pleistoceno Superior (el máximo interglaciar, escenario "a": 126.000 YBP) hasta el presente (Escenario "e": 0YBP), la hiena manchada parece haber contado siempre con condiciones climáticas similares a las que experimenta o ha experimentado en algún otro periodo. Cabe destacar que durante el máximo glaciar (Escenario "d": 21.000YBP) la distribución potencial predicha se restringe en el norte de Europa pero que, sin embargo, en ese mismo momento la Península Ibérica aparece como climáticamente favorable para la especie, por lo que podría haber constituido un refugio para las poblaciones de *C. crocuta* europeas. De este modo, a pesar de la oscilación cíclica de las temperaturas (desde un periodo cálido a uno extremadamente frío y, de nuevo, a uno cálido) que ha sufrido la Península Ibérica en los últimos 120.000 años, el área potencialmente habitable por la hiena no disminuye en ningún momento. Estos resultados descartan que los cambios climáticos hayan sido la causa principal y determinante capaz de explicar la extinción de esta especie en la Península Ibérica e incluso en Europa.

La desaparición de un hábitat apropiado es una de las principales hipótesis que se manejan para explicar la extinción de megafauna al final del Pleistoceno (Koch y Barnosky, 2006). Recientemente Nogués-Bravo *et alii* (2008) aplicaron un proceso de modelización relativamente similar al utilizado en este trabajo para el caso de mamut lanudo (*Mamuthus primigenius*). Los resultados de esos autores sugieren que, a diferencia de lo que se observa para la hiena manchada, el cambio climático jugó un papel importante en la extinción del mamut lanudo. A expensas de realizar un estudio sobre la influencia de los distintos métodos de modelización en el papel diferencial asignado a los procesos antrópicos o climáticos, parece que la extinción de megafauna sería un fenómeno complejo, en el que los distintos factores implicados (cambio climático, desestructuración de la comunidades biológicas, influencia antrópica...) pueden haber pesado de manera diferente para cada especie. Nuestra opinión es que, para entender la extinción de la megafauna se precisa una aproximación detallada capaz de analizar individualmente la respuesta de cada especie y los factores que han determinado su extinción o supervivencia.

Conclusiones

Las proyecciones de nuestro modelo para los diferentes escenarios climáticos del Pleistoceno indican que la Península Ibérica ha contado siempre con condiciones climáticas *a priori* favorables para la presencia de la especie. De este modo, las oscilaciones climáticas que sufrió el continente europeo durante el Pleistoceno no parecen haber sido el principal factor causal capaz de explicar la extinción de esta especie, por lo que se deberá seguir indagando en las razones últimas de la desaparición de las poblaciones más septentrionales de *C. crocuta*.

Agradecimientos

Los autores quieren agradecer a los asistentes a la "1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica" por la interesante y creativa discusión en torno a este trabajo. Además, agradecer a la Fundación Atapuerca por la financiación de este trabajo a través de su política de becas de investigación de la que es beneficiaria Sara Varela. Este estudio se incluye dentro del proyecto CGL2006-13532-C03/BT del MEC y la subvención GR249-2008 de la JCyL para Grupos de Excelencia.

Bibliografía

- AGUIRRE, E.; ARSUAGA, J. L.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E.; CEBALLOS, E.; DIEZ, C.; ENAMORADO, J.; FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; GIL, E.; GRACIA, A.; MARTÍN NÁJERA, A.; MARTÍNEZ, I.; MORALES, J.; ORTEGA, A. I.; ROSAS A.; SÁNCHEZ, A.; SÁNCHEZ, B.; SESÉ, C.; SOTO, E. y TORRES, T. J. (1990): "The Atapuerca sites and the Ibeas hominids". *Human Evolution*, 5: 55-73
- BARNOSKY, A. D.; KOCH, P. L.; FERANEC, R. S.; WING, S. L. y SHABEL, A. B. (2004): "Assesing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents". *Science*, 306: 70-75
- BARRY, J. C.; MORGAN, M. E.; FLYNN, L. J.; PILBEAM, D.; BEHRENSMEYER, A. K.; RAZA, S. M.; KHAN, I. A.; BADGLEY, C.; HICKS, J. y KELLEY, J. (2002): "Faunal and environmental change in the late Miocene Siwaliks of northern Pakistan". *Paleobiology*, 28 (2): 1-71
- BEAUMONT, L. J.; HUGHES, L. y POULSEN, M. (2005): "Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions". *Ecological modelling*, 186: 250-269
- BLASCO SANCHO, M. F. y MONTES RAMÍREZ, L. (1997): "Los hiénidos del yacimiento musteriense de Gabasa 1 (Huesca, España)". *Bolskan*, 14: 9-27
- BOWYER, R. T.; VAN BALLEMBERGHE, V. y KIE, J. G. (1998): "Timing

- and synchrony of parturition in Alaskan moose: Long-term versus proximal effects of climate". *Journal of Mammalogy*, 79: 1332-1344
- BUSBY, J.R. (1986): "A biogeographical analysis of *Notophagus cunninghamii* (Hook.) in south-eastern Australia". *Australian Journal of Ecology*, 11: 1-7
- CARDOSO, J. L. (1996): "The large Upper-Pleistocene mammals in Portugal. A synthetic approach". *Geobios*, 29: 235-250
- CARRIÓN, J. S.; RIQUELME, J. A.; NAVARRO, C. y MUNUERA, M. (2001): "Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 176: 193-205
- CLARKLABS (2003): *IDRISI Kilimanjaro*. GIS software package. Clark Laboratories, Worcester, MA.
- COARD, R. y CHAMBERLAIN, A. T. (1999): "The nature and timing of faunal change in the British Isles across the Pleistocene/Holocene transition". *Holocene*, 9: 372-376
- CURRIE, D. (1991): "Energy and large scale patterns of animal and plant species richness". *The American Naturalist*, 137: 26-49
- GARCÍA, N. (2001): *Los carnívoros de los yacimientos pleistocenos de la Sierra de Atapuerca*. Departamento de Biología Animal, Universidad Complutense, Madrid.
- y ARSUAGA, J. L. (1999): "Carnívoros from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain)". *Journal of Human Evolution*, 37: 415-430
- y - (2001): "Les carnívoros (*Mammalia*) des sites du pleistocène ancien et moyen d'Atapuerca (Espagne)". *L'Anthropologie*, 105: 83-93.
- GEFFEN, E.; ANDERSON, M. J. y WAYNE, R. K. (2004): "Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf". *Molecular Ecology*, 13: 2481-2490
- GOLDFUSS, G. A. (1832): *Naturhistorischer Atlas*. Arnz & Co. Dusseldorf
- GUISAN, A. y ZIMMERMANN, N.E. (2000): "Predictive habitat distribution models in ecology". *Ecological Modelling*, 135: 147-186
- HOLEKAMP, K. E. y SMALE, L. (1991): "Dominance acquisition during mammalian social development: the 'inheritance' of maternal rank". *American Zoologist*, 31: 306-317
- KASPAR, F.; KÜHL, N.; CUBASCH, U. y LITT, T. (2005): "A model-data comparison of European temperatures in the Eemian interglacial". *Geophysical Research Letters*, 32: L11703.1-L11703.5: doi:10.1029/2005GL022456.
- KOCH, P. y BARNOSKY, A. D. (2006): "Late Quaternary Extinctions: State of the Debate". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37: 215-250
- MACPHEE, R. D. E.; TIKHONOV, A. N.; MOL, D.; DE MARLIAVE, C.; VAN DER PLICHT, H.; GREENWOOD, A. D.; FLEMMING, C. y AGENBROAD, L. (2002): "Radiocarbon chronologies and extinction dynamics of the late Quaternary mammalian megafauna of the Taimyr Peninsula, Russian Federation". *Journal of Archaeological Science*, 29: 1017-1042
- MARKOVA, A.; SMIRNOV, N. G.; KOZHARINOV, A.V.; KAZANTSEVA, N. E.; SIMAKOVA, A. N. y KITAEV, L. M. (1995): "Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia". *Paleontologia i Evolució*, 28-29: 5-143
- MELLARS, PAUL (2004): "Neanderthals and the modern human colonization of Europe". *Nature*, 432: 461-465
- MILLER, G. H.; MAGEE, J. W.; JOHNSON, B. J.; FOGEL, M. L.; SPOONER, N. A.; McCULLOCH, M. T. y AYLIFFE, L. K. (1999): "Pleistocene Extinction of *Genyornis newtoni*: Human Impact on Australian Megafauna". *Science*, 283: 205-208
- MILLS, G. y HOFER, H. (1998): *Status survey and conservation action plan. Hyaenas*. IUCN/SSC Hyaena specialist group (IUCN). Gland, Switzerland and Cambridge
- MUSIL, R. (1962): "Die Höhle Sveduv stul. Ein typischer Hyänenhorst". *Anthropos* 13: 97-260
- NAGEL, D.; ROHLAND, N. y HOFREITER, M. (2004): "Phylogeography of the cave hyena (*Crocuta crocuta spelaea*)-morphology versus genetics". *International Senckenberg Conference*. (Weimar 2004). Weimar
- NOGUÉS-BRAVO, D.; RODRÍGUEZ, J.; HORTAL, J.; BATRA, P. y ARAÚJO, M.B. (2008): "Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth". *PLoS Biology*, 6: 685-692
- RODRÍGUEZ, J. (2004): "Stability in Pleistocene Mediterranean mammalian communities". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 1-22
- ROHLAND, N.; POLLACK, J.L.; NAGEL, D.; BEAUVAL, C.; AIRVAUX, J.; PÄÄBO, S. y HOFREITER, M. (2005): "The population history of extant and extinct hyaenas". *Molecular Biology and Evolution*, 22: 2435-2443
- SERRES, M. DE y JEANJEAN, B. (1828): "Mémoires sur les diverses espèces d'Hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Vieil (Hérault)". *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, 17: 269-312
- SOERGEL, W. (1937): "Die Stellung der *Hyaena spelaea* GOLDF. aus der Lindentaler Hyänenhöhle bei Gera". *Beiträge zur Geologie von Thüringen*, 4: 171-189
- SOMMER, R. y BENECKE, N. (2005): "Late-Pleistocene and early Holocene history of the canid fauna of Europe (Canidae)". *Mammalian Biology*, 70: 227-241
- STAFFORD, T. W.; SEMKEN, H. A.; GRAHAM, R. W.; KLIPPEL, W. F.; MARKOVA, A. y SMIRNOV, N. G. (1999): "First accelerator mass spectrometry 14C dates documenting contemporaneity of nonanalogue species in late Pleistocene mammal communities". *Geology*, 27: 903-906
- STATSOFT, INC (2001): *STATISTICA*. Versión 6. StatSoft Inc., Tulsa.
- STEWART, J. R. (2008): "The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis

- of British mammalian faunas". *Quaternary Science Reviews*, 27: 2499-2508
- TCHERNOV, E. y TSOUKALA, E. (1997): "Middle Pleistocene (Early Toringian) Carnivore Remains from Northern Israel". *Quaternary Research*, 48: 122-136
- TESTU, A. (2006): *Etude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne*. Centre Europeen de Recherches Préhistoriques de Teutavel, France.
- THOMPSON, S. L. y POLLARD, D. (1995a): "A Global Climate Model (GENESIS) with a land-surface transfer scheme (LSX).Part I: present climate simulation". *Journal of Climate*, 8: 1104-1121
- ; STARLEY L. y POLLARD, D. (1995b): "A global Climate Model (GENESIS) with a Land-Surface Transfer Scheme (LXS). Part I: Present Climate Simulation". *Journal of climate*, 8: 732-761
- TURNER, A. (1984): " The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyena (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) from Sterkfontein valley sites (mammalian: carnivora)". *Annals of the Transvaal Museum*, 33: 399-418
- WERDELIN, L. y SOLOUNIAS, N (1991): *The hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution*. Universitetsforlaget. Oslo
- WILLIAMS, J. W. y JACKSON, S. T. (2007): "Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises". *Frontiers in Ecology and Environment*, 5: 475-482.