



Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno

Ana GARCÍA-VÁZQUEZ^{1,*}, Ana C. PINTO LLONA², Gloria M. GONZÁLEZ-FORTES^{1,3}
& Aurora GRANDAL-D'ANGLADE¹

¹ Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal, Edif. de Servicios Centrales de Investigación, Campus de Elviña, Universidad de A Coruña, 15071, A Coruña; ana.garcia.vazquez@udc.es; xeauroa@udc.es

² c/o J. Villarías, ILLA CCHS CSIC, Instituto de Historia, Centro de Ciencias Humanas y Sociales, C/Albasanz, 26-28, 28037, Madrid; acpintoll@gmail.com

³ Evolutionary and Adaptive Genomics, Institute of Biochemistry and Biology, Faculty of Mathematics and Life Sciences, University of Potsdam, Karl-Liebknecht-Straße 24-25, 14476 Potsdam, Germany; ggonzale@uni-potsdam.de

* Corresponding author

García-Vázquez, A., Pinto Llona, A.C., González-Fortes, G.M. & Grandal-D'Anglade, A. 2015. Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. [Distribution and chronology of brown bear (*Ursus arctos* L.) in the Iberian peninsula during Upper Pleistocene and Holocene]. *Spanish Journal of Palaeontology*, 30 (1), 161-184.

Manuscript received 07 November 2013

Manuscript accepted 23 July 2014

© Sociedad Española de Paleontología ISSN 2255-0550

RESUMEN

En este trabajo se presentan los resultados de 13 nuevas dataciones radiométricas por ¹⁴C de restos de oso pardo (*Ursus arctos* L.) procedentes de cuevas de la mitad occidental de la Cordillera Cantábrica (Galicia-Asturias-Cantabria). Estas dataciones, además de otras previamente publicadas, datan la presencia de la especie en las cuevas de esta zona desde hace más de 40.000 años BP a 2.442 ± 61 años cal BP, correspondiendo la mayor parte a los inicios del Holoceno. Además se ha hecho una revisión bibliográfica sobre la presencia de esta especie en otros yacimientos de la Península. Se ha constatado la existencia de restos en al menos 143 sitios. Las menciones más antiguas proceden del Pleistoceno Medio del Sur de Iberia. En el Pleistoceno Superior los yacimientos se distribuyen por toda la Península y superan en número a aquellos con restos holocenos. La distribución geográfica observada puede responder a varios factores. En general se producen vacíos en la distribución coincidentes con las zonas de litología no caliza. También existe un sesgo relacionado

ABSTRACT

In this paper we present 13 new radiocarbon datings of brown bear (*Ursus arctos* L.) remains from caves of the western half of the Cantabrian Mountains (Galicia, Asturias, Cantabria). This dates, as well as other previously reported, range from more than 40,000 years BP to 2,442 ± 61 years cal BP, belonging mostly to the early Holocene. From a whole of 26 datings, only 3 are of Pleistocene age. In order to complete the distribution in space and time in the Iberian peninsula, we review the literature on this species presence and its chronology by radiocarbon dating or archaeological culture when it exists. The presence of the brown bear has been observed in at least 143 sites. Oldest mentions are from Middle Pleistocene from the south of the Iberian peninsula. In Upper Pleistocene, sites cover the whole peninsula, with only 5 radiocarbon dates. Sites with Pleistocene fossils are a few more than the Holocene ones. There are several problems with the observed distribution. Firstly, as for the vast majority of terrestrial biocenosis, even if the species was

con la intensidad de la investigación en ciertas áreas. Otro factor puede ser la competencia con el oso cavernario (*Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER) por recursos o hábitat, aunque sólo el 12,5 % de los yacimientos en donde aparecen las dos especies muestran la sustitución de una especie por la otra tras la extinción del oso cavernario. El descenso de población en el oso pardo se refleja en la escasez de yacimientos a partir del Neolítico, probablemente debido a la presión ejercida por la expansión de las actividades humanas, hasta llegar a las dos poblaciones actuales relictas en la Península Ibérica (Cordillera Cantábrica y Pirineos).

Palabras clave: *Ursus arctos*, Península Ibérica, ¹⁴C, Holoceno, Pleistoceno Superior.

present there are not preserved remains. An example of this is the lack of Holocene remains in places we know it was present according to the historical literature. In general, there are gaps in the distribution that coincide with no limestone lithology. Furthermore, there is a bias related to the intensity of research in certain areas. It was suggested that brown bear population increased when cave bear (*Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER) wiped out, but only in 12.5 % of the places in which both species are present is possible to see a substitution. The number of brown bears in every site is low before and after the extinction of its alleged competitor. Our results suggest that the denning ecology was different from the cave bear and, like nowadays, brown bears used different types of dens, like holes in the ground, inside trees or smaller natural caves. In the XVI century the population begins to decrease, till reaching its minimum in the XX century, with two surviving populations in Cantabrian Mountains and Pyrenees, but population began to drop since the Neolithic, probably due to the pressure caused by the expansion of human activities.

Keywords: *Ursus arctos*, Iberian Peninsula, ¹⁴C, Upper Pleistocene, Holocene.

1. INTRODUCCIÓN

El oso pardo es una especie con una amplia distribución holártica que se ha visto reducida en épocas históricas, lo que la convierte en una especie emblemática de cara a la conservación de ecosistemas. Antaño abundante en la Península Ibérica, según las fuentes históricas, subsiste en nuestros días en pequeñas poblaciones del macizo Cantábrico y Pirineos gracias a diversos programas de protección y conservación, sin los cuales probablemente se habría extinguido debido a la creciente presión humana (IUCN, 2013).

Los restos óseos de esta especie se mencionan en numerosos yacimientos paleontológicos y arqueológicos peninsulares, aunque no es tan abundante como el oso cavernario (*Ursus spelaeus*) y, a diferencia de éste, los hallazgos suelen corresponder a individuos aislados. Pero la principal limitación para el estudio de la historia de esta especie es la escasez de dataciones absolutas, lo que dificulta su reconstrucción paleobiogeográfica.

El objetivo de este trabajo es aportar nuevas dataciones absolutas de restos de *Ursus arctos* procedentes de cavidades situadas en la Cornisa Cantábrica (Galicia, Asturias y Cantabria) y encuadrarlas dentro de la historia de esta especie en la Península Ibérica. Para ello se ha realizado una revisión bibliográfica de su presencia en los yacimientos ibéricos, prestando especial atención a algún tipo de dato cronológico, cuando está disponible.

El linaje evolutivo del género *Ursus* en la Península Ibérica comienza con *Ursus etruscus* del Pleistoceno

Inferior, presente en yacimientos villafranquienses como Puebla de Valverde o Venta Micena (Madurell-Malapeira *et al.*, 2014). Se ha propuesto que sus sucesores forman dos líneas evolutivas: la línea arctoide, formada por *U. prearctos* y *U. arctos*, que continúa con el omnivorismo y oportunismo de su predecesor, y la línea espeloide, con *U. deningeri* y *U. spelaeus*, que se decanta hacia una alimentación de tipo herbívoro (Kurtén, 1968; Torres Pérez-Hidalgo, 1992). Sin embargo la relación entre los miembros más antiguos de ambos linajes, al menos en lo que respecta a la Península Ibérica, no es todavía clara (García, 2003; Madurell-Malapeira *et al.*, 2014). Debido a esta problemática, y de acuerdo al objetivo de este trabajo, para esta revisión sólo se tendrán en cuenta aquellos sitios en los que se identifica a *U. arctos*, y no *U. prearctos* o *Ursus sp.*

Centrándonos ya en *Ursus arctos*, existen algunos trabajos previos en yacimientos peninsulares. El más completo sobre oso pardo, y en general sobre úrsidos del Pleistoceno y Holoceno de la Península Ibérica, es la tesis doctoral de Torres Pérez-Hidalgo (1984a), en la que realiza un estudio anatómico, métrico y comparativo, además de localizar en el mapa los yacimientos de úrsidos ibéricos. Al no disponer en la mayoría de los casos de datos cronológicos, no puede ofrecer un análisis temporal. Otra revisión clásica es el trabajo de Altuna (1973), que se centra en oso pardo del País Vasco. Este autor ya comenta el problema de la falta de cronologías absolutas. Villaluenga (2009) hace una revisión de los yacimientos de oso pardo y oso de las cavernas del

Pleistoceno Superior, en la que la mayoría de los restos se encuadran cronológicamente adscribiéndolos a niveles con material arqueológico. Cardoso (1993) hace una revisión biométrica de los grandes mamíferos del Pleistoceno Superior de Portugal que incluye al oso pardo, quedando patente que el oso de las cavernas está ausente de la zona. También carece de cronologías absolutas, pero sí data según niveles arqueológicos. Albizuri & Maroto (2008) hacen una revisión de yacimientos de la Edad de Hierro de Cataluña en los que aparecen restos de oso pardo. A falta de una cronología absoluta, los autores encuadran los restos en un estrecho período de tiempo por su asociación con las ocupaciones humanas. Por último, los trabajos de Valdiosera *et al.* (2007, 2008, 2011), sobre secuencias de ADN de oso pardo fósil, sí aportan algunas dataciones por ^{14}C . Sin embargo, la información sobre los yacimientos de donde proceden esas muestras es escasa.

Un dato fundamental es el origen de las acumulaciones de restos óseos, que influye en la representatividad del registro fósil. La mayoría de los yacimientos descritos proceden de cuevas en sistemas kársticos, en los que los animales podrían haber encontrado refugio invernal, al igual que ocurre con el oso de las cavernas pleistoceno. Pero, a diferencia de éste, en el caso de esta especie disponemos de datos directos sobre su etología y sus preferencias a la hora de hibernar. En la Cordillera Cantábrica, según Naves & Palomero (1993), se pueden distinguir actualmente dos tipos principales de oseras de hibernación: las cuevas naturales, o las que han sido total o parcialmente excavadas por el oso. En la Tabla 1 se puede ver el porcentaje de cada tipo de osera en la Cordillera Cantábrica y en los Pirineos, así como otras

zonas europeas como Italia, Croacia, y Escandinavia y Norteamérica. Queda patente que el oso pardo utiliza tanto las cuevas naturales como refugios excavados, aunque haya disponibilidad de cuevas. En zonas sin desarrollo de sistemas kársticos, como Escandinavia, los refugios son mayoritariamente excavados (Elfström & Swenson, 2009). En Norteamérica también es habitual la excavación de oseras (Craighead & Craighead, 1972; Lentfer *et al.*, 1972; Pearson, 1975; Harding, 1976; Reynolds *et al.*, 1976; Vroom *et al.*, 1980; Servheen & Klaver, 1983; Judd *et al.*, 1986; Van Daele *et al.*, 1989; Miller, 1990), a excepción de algunas zonas de Alaska donde el 63 % son cuevas naturales (Schoen *et al.*, 1987). Cabría destacar el ejemplo de la Columbia Británica (Ciarnello *et al.*, 2000), en donde los osos usan las cuevas naturales cuando existen, aunque no sea su preferencia mayoritaria.

Además de la selección de tipo de oseras, otro factor, en el caso de las cavidades naturales es su profundidad. Naves & Palomero (1993) analizan la topografía de las cuevas, hallando una longitud media de 452 cm, con una distancia de la entrada al nido de 172 cm. Sin embargo, sólo 6 de las cavidades (8,1 %) forman parte de sistemas kársticos desarrollados y miden más de 13 m de longitud, siendo la distancia media de la entrada al nido de 11,83 m. Es realmente en este tipo de cuevas en las que la posibilidad de recuperar restos de oso pardo es mayor, ya que en las de escasa profundidad (por otra parte, las más utilizadas) es más difícil que los restos lleguen a conservarse, ya sea por carroñeo, dispersión por otros animales, o una mayor exposición a factores climáticos. Así, el tipo de osera elegido por los animales, e incluso la morfología de las

Tabla 1. Porcentajes de los diferentes tipos de oseras en el oso pardo actual.

Table 1. Percentages of different types of current brown bear dens.

Zona	Cuevas naturales	Total o parcialmente excavadas	En superficie	N	Referencia
Cordillera Cantábrica	78,4 %	21,6 %	-	74	Naves & Palomero, 1993
Cantábrico oriental	85,7 %	14,3 %	-	7	Clevenger, 1991
Pirineos occidentales	36,4 %	63,6 %	-	11	Camarra, 1987
Abruzzos (Italia)	40,0 %	60,0 %	-	15	Zunino, 1976
Alpes del Trentino (Italia)	50,0 %	50,0 %	-	14	Osti, 1991
Alpes del Trentino (Italia)	90,5 %	9,5 %	-	19	Groff <i>et al.</i> , 1998
Croacia	78,6 %	10,7 %	10,7 %	28	Huber & Roth, 1997
Escandinavia	-	90,9 %	9,1 %	350	Elfström & Swenson, 2009
Columbia Británica (Canadá) - Montaña	26,3 %	73,7 %	-	19	Ciarnello <i>et al.</i> , 2000
Columbia Británica (Canadá) - Meseta	-	95,0 %	5,0 %	20	
Yellowstone	11,4 %	88,6 %	-	35	Judd <i>et al.</i> , 1986
NE Alaska	25,0 %	75,0 %	-	52	Reynolds <i>et al.</i> , 1976
Admiralty y Chichagof (SE Alaska)	63,2 %	28,9 %	7,9 %	38	Schoen <i>et al.</i> , 1987
Montana	-	Todas	-		Servheen & Klaver, 1983

cuevas utilizada por los osos representa ya un sesgo de cara a la posible fosilización y conservación de los restos.

Además de estas razones de índole tafonómica, otro factor que puede haber afectado a la distribución del oso pardo es la competencia por recursos y refugio con otras especies de ecología similar, como son el oso de las cavernas y los seres humanos. Hasta qué punto tuvo lugar esta competencia en el pasado es algo todavía incierto, sobre todo por la escasez de datos referidos a osos pardos. Si atendemos a los registros históricos, el oso pardo se ha visto afectado gravemente en épocas recientes, tras haber compartido hábitat con estos dos competidores durante miles de años. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo consiste en la aportación de nuevas dataciones directas, así como la recopilación de datos cronológicos sobre esta especie, que sirva como base para posteriores estudios encaminados a estudiar no sólo la autoecología de esta especie sino también su sinecología.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Los restos óseos estudiados proceden de diversas cuevas del Macizo Cantábrico (Galicia, Asturias y Cantabria), prospectadas con la colaboración de diversos grupos espeleológicos entre aquellas de las que se conocía la existencia de restos óseos visibles. Se han recuperado restos de oso pardo en 15 de ellas. Todos los restos fueron recogidos en superficie salvo en el caso de la Sima los Osos de Somiedo, en la que se realizó excavación paleontológica (Pinto Llona, 1999). Las cuevas de Galicia con restos de oso pardo se encuentran en la Serra do Courel y describen en García-Vázquez *et al.* (2011). El conjunto óseo es actualmente objeto de estudio morfométrico y molecular (isótopos estables y ADN mitocondrial).

Un total de 27 muestras pertenecientes a individuos diferentes de la zona de estudio fueron seleccionadas para su datación por el método radiométrico del ¹⁴C AMS (Tabla 2). Trece de las dataciones se presentan por primera vez en este artículo, mientras que las otras 13 ya se habían publicado con anterioridad (Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997; Pinto Llona, 1999; Pinto Llona *et al.*, 2005; García-Vázquez *et al.*, 2011). Las edades brutas se han calibrado siguiendo la curva de Danzeglocke *et al.* (2009). Para encuadrar climáticamente los restos estudiados nos referiremos a los estadios isotópicos marinos (MIS) según Shackleton & Opdyke (1976). Para el Holoceno se han utilizado los períodos climáticos de Blytt-Sernander, refinados por Jessen (1934) e Iversen (1941).

Para el estudio bibliográfico nos hemos restringido solamente a España (incluyendo Gibraltar) y Portugal, por lo que sólo se incluye la vertiente Sur de los Pirineos. Estos datos proceden en su mayor parte de yacimientos

con contexto arqueológico. Debido a que apenas existen en la literatura especializada dataciones absolutas para el oso pardo, se ha optado por asignarles las cronologías sugeridas para los niveles arqueológicos donde se han recuperado sus restos, lo que proporciona una razonable indicación de su edad a falta de otra información. Para facilitar la representación de los yacimientos en el mapa, se han dividido en: Paleolítico Medio (Musteriense), Paleolítico Superior (Châtelperroniense, Auriñaciense, Gravetiense, Solutrense y Magdaleniense), Mesolítico (Mesolítico, Epipaleolítico y Aziliense), Neolítico, Edad de los Metales (Eneolítico/Calcolítico, Edad de Bronce, Edad de Hierro) y Época Histórica.

3. RESULTADOS

3.1. Cronología y localización de yacimientos

En las cavidades prospectadas se han recuperado unos 1.200 restos óseos pertenecientes a un número mínimo de individuos (NMI) de 38 (Tabla 2). En la mayor parte de los casos, cada yacimiento alberga un pequeño número de individuos o incluso individuos aislados, salvo en Pena Paleira con NMI de 7 y la Sima de los Osos de Somiedo con 9. La Figura 1 presenta algunos restos característicos procedentes de las cavidades prospectadas.

De las 27 muestras seleccionadas para su datación, todas dieron resultado positivo excepto la muestra procedente de El Cincho de Valdeborrada (Asturias). Todas las dataciones arrojan edades holocenas, salvo tres cuevas con restos datados en el Pleistoceno: Arcoia, Pena Paleira y Sumio de Casares, todas ellas en Galicia.

Además de las cuevas que hemos estudiado, se ha recopilado a partir de la bibliografía una serie de yacimientos ibéricos con presencia de restos de oso pardo que se relatan en la Tabla 3, en total 128, que junto a las 15 cuevas que se presentan, hacen un total de 143 referencias. La Figura 2 muestra la localización de las cuevas y su cronología. Se han incluido todas, excepto Peña Agujas y Gonzalo Palomar, de las que no se ha encontrado su localización exacta. En la Tabla 4 se pueden ver los porcentajes de yacimientos pertenecientes a las diferentes cronologías, tanto desde un punto de vista geocronológico como de tecnocomplejos.

A la luz de estos datos, se observa que los osos pardos siempre están presentes en los yacimientos kársticos con un bajo número de individuos, salvo en el caso de simas, ya que estas han funcionado como trampas naturales. La Sima de Illobi (Villaluenga, 2011) es el sitio con mayor NMI (16) del Pleistoceno, y la Sima de los Osos de Somiedo (NMI 9) lo es para el Holoceno (Pinto Llona

et al., 2005). Estos números están muy lejos de alcanzar los de los osos de las cavernas en los que a veces existen acumulaciones de cientos de individuos (Kurtén, 1968). En la Península destaca el yacimiento de *Ursus deningeri* de la Sima de los Huesos en Atapuerca (Burgos), donde García & Arsuaga (2011) describen un NMI de 176 individuos, o el yacimiento de *Ursus spelaeus* de Ekain (Guipuzcoa) donde se recupera un NMI de 122 individuos (Torres Pérez-Hidalgo, 1984b).

3.2. Distribución geográfica y cronológica del oso pardo en la Península Ibérica

La presencia de oso pardo en la Península se menciona ya en el Pleistoceno Medio, en los yacimientos de la cueva de las Figuras (Guadalajara), la cueva del Ángel (Córdoba) y la Galería Pesada (Portugal) (Arribas Herrera & Jordá Pardo, 1999; Trinkaus *et al.*, 2003; Barroso Ruíz *et al.*, 2011). Esto presenta un escenario en el que al menos la mitad Sur está poblada por esta especie en estas cronologías más antiguas, y donde las formas espeloides ocuparían la mitad Norte (Torres Pérez-Hidalgo, 1996).

Ya en el Pleistoceno Superior, dentro del Paleolítico Medio, los yacimientos de oso pardo se localizan en el Macizo Cantábrico, por el Norte, en la cuenca mediterránea y Pirineos por el Este, en los Sistemas Béticos por el Sur, por la zona de la Extremadura portuguesa por el Oeste, y en el centro en los Sistemas Central e Ibérico. En el Paleolítico Superior la distribución sigue siendo la misma, aunque hay mayor número de yacimientos. Se observa una ausencia notable de yacimientos en amplias zonas de ambas mesetas, así como en prácticamente todo el Macizo Hespérico. Las dataciones más recientes son de época histórica y se encuentran en zonas que actualmente no están ocupadas por el oso pardo (Guipúzcoa, Burgos y Ávila). Los especímenes con datación directa más reciente en estas zonas son los de A Tara y Gonzalo Palomar, hace unos 2.500 años antes del presente (AP).

En la Figura 3 se pueden ver las dataciones situadas en una línea de tiempo y la curva climática obtenida a partir del sondeo NGRIP (Andersen *et al.*, 2004). En la Figura 3a se han incluido los períodos climáticos de Blytt-Sernander (línea continua) y los períodos cronoculturales (línea discontinua). En la Figura 3b se representan los estadios isotópicos y los tecnocomplejos paleolíticos.

Existía cierta inercia a atribuir a los restos de oso pardo una edad principalmente Holocena, ya que la idea imperante era que se había expandido en Europa tras el último máximo glacial (Kurtén, 1968; De Torres Pérez-Hidalgo, 1984a). El hecho de que en la mayoría de ocasiones los restos óseos se encuentren en superficie parece apoyar la idea de que la mayor parte de los hallazgos son holocenos. Sin embargo, las dataciones prueban que esta noción es errónea, ya que los restos

de edad Pleistocena de las cavidades gallegas fueron recuperados en superficie, lo que refleja la estabilidad de esos sistemas kársticos durante decenas de miles de años.

Aunque se podría suponer que esta especie tendría una amplia distribución geográfica en la península durante el Holoceno, esto no se constata en la literatura paleontológica y arqueológica. Las dataciones directas y las cronologías asignadas en yacimientos antrópicos, a partir de la revisión bibliográfica realizada, indican que los sitios con restos del Holoceno son 43,64 % frente a los 56,36 % del Pleistoceno (Tabla 4). Del Mesolítico y Neolítico solo existen registros en el tercio Norte, mientras que de la Edad de los Metales solo en el tercio Este. Tampoco el registro fósil es congruente con los textos históricos, ya que se nombra la presencia de esta especie en libros de montería medievales (Nores & Naves, 1993) en regiones donde no se han documentado restos orgánicos. Como tantas veces se ha dicho, la ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia. En época histórica sólo se localizan restos en la parte Noroeste, Centro y Centro Oeste, por lo que parece que estaría ausente de toda la zona mediterránea, sin embargo sí que estuvo presente en las Cordilleras Béticas hasta al menos la Edad Media, ya que según las crónicas, es en los S. XVI y XVII cuando desaparece el oso pardo en la mitad Sur (Nores & Naves, 1993).

De Extremadura la única referencia a úrsidos se da en la cueva de Maltravieso (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2013), que sin embargo no se incluye en este trabajo porque la determinación no llega a nivel específico, mencionando sólo *Ursus sp.* Estos restos datarían del Pleistoceno, pero al menos hasta la Edad Media el oso pardo era frecuente en la zona (Nores & Naves, 1993).

Muchos de los restos más recientes están asociados a asentamientos humanos como los de la Edad de Hierro del Este peninsular (Albizuri & Maroto, 2008); la Astorga romana (Fernández Rodríguez, 2003); el Alcázar de Santarém en el Portugal del S.XIII (Davis, 2006) que es el único resto óseo de oso pardo de Portugal atribuido al Holoceno, aunque en la literatura histórica sí que se nombra su presencia (Nores & Naves, 1993); y una zarpa de oso del S. XVI colocada en la puerta de la Iglesia de Navacepeda de Tormes de Ávila como exvoto (Valdiosera *et al.*, 2007) perteneciendo este resto quizás a uno de los últimos osos de la Sierra de Gredos.

Si nos atenemos a los yacimientos que presentan datación directa, la mayoría se sitúan en el Holoceno y más concretamente en los primeros milenios del mismo (Períodos Boreal y Atlántico) para ir descendiendo progresivamente.

4. DISCUSIÓN

4.1. Sesgos en el registro fósil y la problemática de la distribución del oso pardo en la Península Ibérica

Existen diferentes tipos de sesgos que afectan a la distribución del oso pardo aquí esbozada a partir de yacimientos que conservan restos óseos. El primero radica en la dificultad de establecer la distribución real de la especie en el pasado frente a la conservación de restos. Por ejemplo, en el Holoceno reciente esta especie está ausente en el registro fósil de amplias áreas en las que se ha referenciado su presencia en la literatura histórica.

El oso pardo tiene un registro mayor en yacimientos kársticos que en yacimientos a cielo abierto. Así de los 143 sitios en los que se nombra, 126 (88,11 %) se encuentran en cavidades naturales, mientras que 14 (9,79 %) están en yacimientos a cielo abierto asociados principalmente a contextos antrópicos. Los otros 3 sitios que no se han podido atribuir a ninguno de estos tipos de yacimiento son de procedencia desconocida o carecen de datos sobre el tipo de yacimiento.

Como hemos visto anteriormente, la disponibilidad de cuevas naturales no es un factor determinante en la distribución espacial del oso pardo actual, ya que pueden hibernar en otro tipo de oseras. Sin embargo, la existencia de medios kársticos favorece la posibilidad de preservar sus restos fósiles. De hecho, en la Península se observa una ausencia notable de yacimientos en amplias zonas de ambas mesetas, así como en prácticamente todo el Macizo Hespérico, lo que puede atribuirse a la ausencia de afloramientos calizos con cavidades capaces de preservar los restos óseos.

El tipo de cueva y la consecuente conservación de los huesos en ella es otro sesgo, porque como hemos visto (Tabla 1), aunque el oso pardo elige cavidades kársticas para la hibernación cuando están disponibles en la zona, no es por norma general un hibernante de cuevas profundas en las que, por otra parte, es más probable que se conserven los restos óseos.

En general es posible afirmar que la mayor parte de los yacimientos localizados se restringen a zonas con afloramientos calizos, incluso en aquellas zonas del Macizo Hespérico como Galicia o el oeste de Andalucía donde estos afloramientos son de muy escasas dimensiones (Vegas & Marcos, 1982). De este modo, la existencia de sustratos calizos parece un factor condicionante para la favorable preservación de los restos óseos de oso pardo (así como otras especies de mamíferos cuaternarios, Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997), aunque no necesariamente para su ocupación del territorio.

Ateniéndonos a los yacimientos pleistocenos, la distribución del oso pardo es más amplia que la del oso

de las cavernas. Una posible explicación es que ambas especies tuvieran una ecología diferente, estando el oso de las cavernas más ligado a los sistemas kársticos que el oso pardo (Stiller *et al.*, 2010). De este modo, la mayor plasticidad ecológica del oso pardo le permitiría poblar zonas con sustratos no calizos que sin embargo parecen haber actuado como barrera para el oso cavernario. Sería la no preservación de restos óseos en otro tipo de sustratos (por ejemplo, abrigos o cavidades graníticas) lo que produce la distribución interrumpida que observamos en los yacimientos peninsulares. Por el contrario, el oso de las cavernas está prácticamente ausente del Sur de la Península en el Pleistoceno. Una salvedad es la Cueva del Ángel, en la provincia de Córdoba, donde se identifica un único resto como oso de las cavernas basándose en su robusto tamaño (Barroso Ruíz *et al.*, 2011).

La propia investigación también produce sesgos. No todos los restos se descubren ni todos se estudian, y a veces, sobre todo en el contexto de estudios arqueológicos, simplemente se mencionan en un listado faunístico. La falta de dataciones radiométricas es otro problema. Muchos de los sitios carecen de ellas; otras veces las cronologías basadas en tecnocomplejos no son exactas e incluso se constata que son erróneas cuando se realizan dataciones absolutas. Los yacimientos del Holoceno que no se encuentran relacionados con presencia humana, como los que hemos estudiado nosotros, frecuentemente no son objeto de estudio. En el mapa (Fig. 2) se puede observar una gran concentración de yacimientos en el País Vasco y Navarra. Esta zona es rica en afloramientos calizos y por tanto en cuevas, siendo propicia a la ocupación por estos animales y a la conservación de sus restos. Pero además, y a diferencia de otras áreas de la Península Ibérica, los estudios arqueológicos y paleontológicos tienen una larga tradición en el País Vasco y Navarra que ha producido abundante literatura en el tema. Por el contrario, en Galicia existían apenas menciones de la presencia de esta especie hasta la realización de nuestras prospecciones sistematizadas, lo que prueba el importante sesgo causado por las diferencias en la intensidad investigadora.

4.2. Convivencia y posible competencia con *Ursus spelaeus*

Durante el Pleistoceno el oso pardo pudo haber competido con el oso de las cavernas por refugio y por recursos. En la cornisa cantábrica se constata la coexistencia de ambas especies en esta época, aunque no es frecuente encontrarlos en las mismas cuevas: aquellas en las que aparecen ambas especies sólo representan el 16,78 % del total. Esto no significa que no coexistieran en una misma zona geográfica, pero sí podría deberse a una segregación de hábitats en un mismo territorio. Al menos en el caso de Galicia, donde se han localizado restos de oso pardo de edad pleistocena, se observa que existe una selección

Tabla 2. Dataciones por ^{14}C de restos de oso pardo de los yacimientos estudiados. Referencias: 1. Este trabajo; 2. García-Vázquez *et al.*, 2011; 3. Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997; 4. Pinto Llona *et al.*, 2005; 5. Pinto Llona, 1999. NMI: Número mínimo de individuos. *Presencia de oso de las cavernas. Las edades brutas se han calibrado siguiendo la curva de Danzeglocke (2009).

Table 2. ^{14}C datings for brown bear remains of the studied sites. References: 1. This paper; 2. García-Vázquez *et al.*, 2011; 3. Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997; 4. Pinto Llona *et al.*, 2005; 5. Pinto Llona, 1999. NMI: Minimum number of individuals (=MNI). * Presence of cave bear. Raw radiocarbon ages were calibrated following Danzeglocke (2009) curve.

Cueva (NMI)	Localidad	*	Hueso	Sigla	Código de laboratorio	Datación ^{14}C	Datación calibrada	Ref
GALICIA								
A Tara (1)	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	No	Radio	CT-134	Ua-24250	2535 ± 40	2628 ± 93	2
Arcoia (1)	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	Sí	Pelvis	ARLU – 42	Ua-38113	31710 ± 720	36093 ± 1065	2
Longo de Meu (1)	Moreda, O Courel (Lugo)	No	Costilla	LOME-1	BETA-328016	8180 ± 40	9140 ± 81	1
			Costilla	SIPA-34	Ua-41794	6183 ± 40	7088 ± 62	2
			Costilla	SIPA-190	Ua-38127	6387 ± 43	7340 ± 55	2
Pena Paleira (7)	Devesa da Rogueira, O Courel (Lugo)	No	Costilla	SIPA-1	Ua-37110	6390 ± 45	7341 ± 55	2
			Fémur	SIPA-166	Ua-38126	6548 ± 45	7468 ± 31	2
			Tibia	SIPA-61	Ua-38125	7201 ± 46	8039 ± 58	2
			Fémur	SIPA-2	Ua-37111	>40000	>44000	2
Purruñal (1)	Vilariño do Monte, O Cebreiro (Lugo)	No	Costilla	Pur-Lu-4	Ua-12966	7815 ± 80	8641 ± 122	2
Sumio de Casares (1)	Zanfoga, O Courel (Lugo)	No	Cráneo	CALE-1	BETA-335200	25780 ± 220	30833 ± 381	1
			Costilla	T-B-100	Ua-4299	7460 ± 95	8274 ± 86	3
Tarelo (3)	Parada de Moreda, Folgoso do Courel (Lugo)	No	Cráneo	TA-193	Ua-41795	7652 ± 41	8461 ± 44	1
ASTURIAS								
Cincho de Valdejorada (2)	La Borbolla	No	Costilla	CCV 027	---	---	---	1
Cuetu Blanco (1)	Purón, Macizo del Cuera	No	Mandíbula	CB-014	BETA-335102	8730 ± 40	9703 ± 82	1
La Canal Fuerte (3)	Bezanes, Campo de Caso	No	Costilla	LCF-158	BETA-322886	8370 ± 40	9394 ± 58	1
			Mandíbula	LCF-003-1996	OxA-9688	9045 ± 55	10216 ± 28	4
Pozo La Veiga'l Retuertu (2)	Quirós, Macizo de Ubiña	No	Húmero	PVR-015	BETA-328017	9240 ± 40	10404 ± 81	1

Cueva (NMI)	Localidad	*	Hueso	Sigla	Código de laboratorio	Datación ¹⁴ C	Datación calibrada	Ref
Pozo Toneyo (2)	Amieva	No	Cráneo	RT-001	BETA-328015	8800 ± 40	9831 ± 82	1
Pozu La Cigacha (2)	Puerto Ventana, Macizo de Ubiña	No	Ulna	CGLL-051	BETA-322885	6750 ± 40	7619 ± 30	1
			Ulna	CGLL-050	BETA-322884	7430 ± 40	8265 ± 52	1
La Sima de los Osos (9)	Saliencia, Somiedo	No	Costilla	SH5-97-U29-059	Ua-13599	4115 ± 95	4648 ± 134	5
			Costilla	SH5-97-U28-7	BETA-322887	4250 ± 30	4836 ± 15	1
			Costilla	SH5-97-V29-1	BETA-328018	7100 ± 40	7924 ± 41	1
			Costilla	SH5-98-S28-082	BETA-322888	8720 ± 40	9681 ± 74	1
			Húmero	SH5-S28-095	OxA-9687	8990 ± 50	10105 ± 110	4
CANTABRIA								
Gonzalo Palomar (2)	Ubicación desconocida, Picos de Europa	No	Cráneo	GP-1	BETA-335105	2410 ± 30	2442 ± 61	1

Tabla 3. Lista de los sitios con restos de oso pardo en la Península Ibérica y sus cronologías. Se incluye la localidad del yacimiento, las dataciones por ¹⁴C y su edad calibrada siguiendo la curva de Danzeglocke (2009). En donde no existe dicha edad absoluta se mencionan los niveles asociados a los tecnocomplejos a los que se adscriben. Se menciona el número mínimo de individuos (NMI) cuando está disponible, la presencia de *Ursus spelaeus*, y la bibliografía consultada.

Table 3. List of sites with brown bears remains in the Iberian peninsula and their chronologies. It include the location of the site and ¹⁴C datings and their calibrated age following the curve of Danzeglocke (2009). Where doesn't exist an absolute date, it is ascribed to levels of technocomplexes. It is mentioned the minimum number of individuals (MNI), the presence of *Ursus spelaeus*, and the references.

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		¹⁴ C	Cal BP				
GALICIA							
A Valiña	Castroverde (Lugo)			Châtelperroniense; Paleolítico Sup. Inicial		Sí	Fernández Rodríguez, 2006; García-Vázquez, A., inédito
Cova da Venta	Becerreá (Lugo)				1	Sí	Grandal-d'Anglade, 1991
Cova do Eixe	Folgozo, O Courel (Lugo)				1	No	Fernández Rodríguez & Ramil Rego, 1995-1996
Furada dos Cas	Mondoñedo, (Lugo)				1	No	Grandal-d'Anglade, 1991
ASTURIAS							
Cueva de La Bodega	Sotres					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva de La Llanera	Oviedo					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva de La Paloma	Soto de Regueras	6145 ± 160	7024 ± 192	Aziliense, Magdaleniense superior e inferior	3	No	Castaños, 1980; Valdiosera <i>et al.</i> , 2008
Cueva del Llau	Puertas de Vidiago			Holoceno	1	No	
Cueva Noruega	Cangas de Onís, Macizo de Cornión					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		14C	Cal BP				
La Riera	Posada de Llanes			Solutrense, Magdaleniense		No	Altuna, 1986
CANTABRIA							
Cueva de La Corta	Treviso					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva de La Fuente	Llaguno					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva de La Jérica	Llaguno					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva de Trucios	Trucios					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva del Castillo	Puente Viesgo			Solutrense, Auriñaciense, Magdaleniense	4	Sí	Cabrera Valdés, 1984
Meaza	Ruiseñada, Comillas			Magdaleniense		No	Altuna, 1972
Ojebar	Rasines, Ramales de la Victoria			Pleistoceno Superior		No	Altuna, 1972
Sima T-20	Trucios					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Sima Treviso	Treviso					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
PAÍS VASCO							
Orixol 8	Valle de Aramaiona (Araba)						Maeztu <i>et al.</i> , 2006
Arrillor	Zigoitia (Araba)			Musteriense			Castaños, 2005
Castro de las Peñas de Oro	Munguía (Araba)			Edad de Hierro	1	No	Altuna, 1972
Las Grajas II	Sierra de Guibijo, Guillarte (Araba)			Holoceno	1	No	Altuna, 1973
Arlanpe	Lemona, Valle de Arratía (Bizkaia)	27178 ± 433	31879 ± 349	Pleistoceno Superior			Valdiosera <i>et al.</i> , 2011
Atxagakoa	Forua (Bizkaia)			Musteriense		No	López Quintana <i>et al.</i> , 2005
Cueva de Guetaleuta	Yurre (Bizkaia)			Mesolítico y Eneolítico	2	No	Altuna, 1972
ITX-133	Atxerre, Itxina (Bizkaia)				1	No	Quintela & Laiasa, 2000
Lumentxa	Lekeitio (Bizkaia)			Magdaleniense (Final, Superior y III)	3	No	Altuna, 1972
Santimamiñe	Kortezubi (Bizkaia)			Auriñaciense, Solutrense, Magdaleniense			Castaños, 1984
Txotxinkoba	Guizaburuaga (Bizkaia)			Eneolítico	1	No	Altuna, 1972
Urratxa III	Orozko (Bizkaia)					Sí	Muñoz Salvatierra & Berganza, 1997
Venta Laperra	Karrantza (Bizkaia)			Musteriense			Castaños, 1986
Aizkoltxo	Mendaro (Gipuzkoa)			Aziliense		No	Murelaga <i>et al.</i> , 2008
Aketegui	Aizkorri (Gipuzkoa)	1640 ± 35	1523 ± 61		2	Sí	Altuna, 1973; Valdiosera <i>et al.</i> , 2008
Aránzazu	Oñate (Gipuzkoa)					No	Altuna, 1973
Cueva de Torre o Torres	Oyarzun (Gipuzkoa)					No	Altuna, 1972

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		14C	Cal BP				
Ekain	Deba (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior (>30.600 años BP)		Sí	Altuna & Mariezkurrena, 1984
Gasteluko Koba	Deba (Gipuzkoa)				1	Sí	Altuna, 1973
Iruaxpe I	Aretxabaleta (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior	1	Sí	Mariezkurrena, 1987
Kiputz IX	Mutriku (Gipuzkoa)			Final del Pleistoceno Superior		No	Castaños <i>et al.</i> , 2014
Labeko Koba	Arrasate (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior		Sí	Altuna & Mariezkurrena, 2000
Laskolara	Parzonería de Urbía (Gipuzkoa)						Altuna, 1972
Lezetxiki	Arrasate (Gipuzkoa)			Auriñaciense, Musteriense	4	Sí	Altuna, 1972
Mandabeko Koba	Arrietzaga, Amézqueta (Gipuzkoa)					Sí	Altuna, 1973
Oltze A	Parzonería de Urbía-Oltze (Gipuzkoa)				1	No	Altuna, 1972
Praileaitz I	Deba (Gipuzkoa)			Magdaleniense Inferior		No	Castaños Ugarte, 2009
Troskaeta	S. Gregorio Ataún (Gipuzkoa)					Sí	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Urkizetako Leizia III (Sima de Urkizeta III)	Deba (Gipuzkoa)				1	No	Altuna, 1973
Uribe-arruako Lezia I (Sima de Uribe- arrua I)	Degurixa, Escoriaza (Gipuzkoa)				1	No	Altuna, 1973
Urtiaga	Deba (Gipuzkoa)			Solutrense, Magdaleniense	2	Sí	Altuna, 1972
NAVARRA							
Abauntz	Abaurrea Alta (Navarra)			Solutrense, Magdaleniense	3	Sí	Altuna <i>et al.</i> , 2001-2002
Coscobilo	Olazagutía (Navarra)					Sí	Altuna, 1972
Cueva FC-20	Baraibar (Navarra)					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Karaximeko Koba (cueva de Karaxime)	Azcárate (Navarra)				1	No	Altuna, 1973
Putxerriko Koba (Cueva de Putxerri)	Sierra de Aralar (Navarra)					Sí	Altuna, 1973
Sima de Illobi	Aralar (Navarra)			Pleistoceno Superior: 54800, 59200 y 64300 (racemización de amino ácidos), Holoceno	16	No	Villaluenga, 2011
Zatoya	Abaurrea Alta (Navarra)			Aziliense		Sí	Barandiarán & Cava, 2001
CASTILLA Y LEÓN							
<i>Puerta de la Iglesia</i>	Navacepeda de Tormes, Sierra de Gredos (Ávila)	350 ± 40	405 ± 63		1	No	Valdiosera <i>et al.</i> , 2007
Cueva de La Machorras	Espinosa de los Monteros (Burgos)			Época histórica	1	No	Torres <i>et al.</i> , 1991

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		14C	Cal BP				
Cueva de las Motas	Montes del Somo (Burgos)	4624 ± 45	5381 ± 62				Valdiosera <i>et al.</i> , 2007
Cueva de Saldarrañao	Espinosa de los Monteros (Burgos)				10	No	Torres Pérez-Hidalgo, 1979
Cueva de Tresmajuelos	Hortigüela (Burgos)	6325 ± 50	7254 ± 57				Valdiosera <i>et al.</i> , 2008
Cueva Mayor, El Portalón, Galería del sílex	Sierra de Atapuerca (Burgos)	17440 ± 425	20893 ± 562				Valdiosera <i>et al.</i> , 2007; De Torres Pérez-Hidalgo, 1978
GEE	Montes del Somo (Burgos)	5380 ± 45	6167 ± 91				Valdiosera <i>et al.</i> , 2007
La Cueva de Paño	Complejo Ojo Guareña, Puente de (Burgos)						García Gómez, 1999; Valdiosera <i>et al.</i> , 2007
Maza Cotina	(Burgos)	1695 ± 35	1621 ± 54				Valdiosera <i>et al.</i> , 2008
Sima de Los Morteros	Espinosa de los Monteros (Burgos)					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Valdegoba	Huércemes (Burgos)				6	Sí	Quam <i>et al.</i> , 2001
Vallecampo	Montes del Somo (Burgos)	7500 ± 55	8304 ± 67				Valdiosera <i>et al.</i> , 2007
Cueva del Oso	Embalse del Porma, cerca de Boñar (León)					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Astorga	(León)			Época romana	1	No	Fernández Rodríguez, 2003
Cueva de El Espertín	Cuenabres, Burón (León)			Mesolítico			Neira Campos <i>et al.</i> , 2006
Cueva de La Braña-Arintero	Valdelugeros (León)	6900 ± 50	7743 ± 51		1	No	Fernández Rodríguez, 2010
Cueva de La Uña	La Uña (León)			Holoceno			Neira Campos <i>et al.</i> , 2006
Peña Agujas	(Palencia)						García <i>et al.</i> , 2007
Sima de la Cuña	Cervera (Palencia)				3	No	Torres Pérez-Hidalgo, 1979
ARAGÓN							
Cueva de Chaves	Bastarás (Huesca)			Neolítico (5000-4000 aC)	3	No	Castaños Ugarte, 2004
Moncín	Borja (Zaragoza)			Edad de Bronce final		No	Legge, 1994
CATALUÑA							
Abric Romaní	Capellades (Barcelona)			Musteriense		No	Rosell <i>et al.</i> , 2012
Brecha del Vall de Joan	Cerca de Gavá (Barcelona)					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Can Roqueta	Can Revella (Barcelona)			Primera Edad del Hierro (725/700-575 Cal ANE)	3	No	Albizuri & Maroto, 2008
Cova de Les Toixoneres	Moià (Barcelona)			Musteriense		Sí	Castellví, 1972
Cova del Gegant	Sitges (Barcelona)			Musteriense		No	Daura <i>et al.</i> , 2005
Cova del Rinoceront	Castelldefels (Barcelona)			Pleistoceno Superior. MIS 5a	1	Sí	Daura Lujan <i>et al.</i> , 2005; Luján & Borràs, 2009
Cueva Simanya	Sant Llorenç Savall (Barcelona)					No	Nebot & Hernández, 2007

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		14C	Cal BP				
La Cova del Coll Verdaguer	Cervelló (Barcelona)			MIS II		No	Daura <i>et al.</i> , 2010
Turó de Can Olivé	Cerdanyola, Vallès Occidental (Barcelona)			Ibérico	1		Barberá <i>et al.</i> 1960-1961
Cova dels Ermitons	La Garrotxa (Girona)			Neolítico antiguo, Paleolítico Medio	2	Sí	Maroto i Genover, 1982-1983; Maroto i Genover, 1993
La Fonollera	Torroella de Montgrí, Alt Empordà (Girona)			Bronce Final	1	No	Estévez, 1977
Mas Castellar	Pontós, Alt Empordà (Girona)			425-375 aC	1	No	Colominas, 2006
Olopte B	Isovol (Girona)			Pleistoceno Superior			Villalta, 1972
Plansallosa	Montagut, Garrotxa (Girona)			Neolítico Antiguo epicardial	1	No	Bosch <i>et al.</i> , 1998
COMUNIDAD VALENCIANA							
Cova de les Bruixes	Rosell (Castellón)			Edad de Bronce	1	No	Mesado Oliver, 2005
La Morranda	Ballestar (Castellón)			200-100 aC Ibérico final	1	No	Iborra Eres, 2004
Montmirá	Onda (Castellón)				1	No	Iborra Eres, 2004
Pic dels Corbs	Sagunt (Castellón)			Edad del Bronce tardío		No	Mesado Oliver, 2005
Villavieja	Villavieja (Castellón)						Valdiosera <i>et al.</i> , 2008
Cova del Bolomor	La Valldigna (Valencia)			Pleistoceno Superior Inicial OIS 5 / Riss Wurm alpino			Fernández Peris, 1993
Cova Negra	Játiva (Valencia)			Musteriense		No	Perez Ripoll, 1977
MADRID							
Cueva del Camino	Pinilla del Valle (Madrid)			Pleistoceno MIS 5	4	No	Arsuaga <i>et al.</i> , 2012
El Reguerillo	Patones (Madrid)			Auriñaciense		Sí	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
CASTILLA LA MANCHA							
Cueva de las Figuras	El Congosto (Guadalajara)			Pleistoceno Medio		No	Arribas Herrera & Jordá Pardo, 1999
Cueva de los Torrejones	Tamajón (Guadalajara)			Pleistoceno Superior			Arribas Herrera & Jordá Pardo, 1999
Los Casares	Riba de Saelices (Guadalajara)			Musteriense	1	Sí	Yravedra Sainz de los Terreros, 2007
ANDALUCÍA							
Terrera Ventura	Tabernas (Almería)			2400-1900 aC Edad del Cobre MIS 11 – MIS 5 Finales del	1	No	Den Driesch & Morales, 1977
Cueva del Ángel	Lucena (Córdoba)			Pleistoceno Medio, principios del Pleistoceno Superior Achelense		Sí	Barroso Ruíz <i>et al.</i> , 2011
Cueva de los Murciélagos	Zuheros (Córdoba)			Musteriense Paleolítico Superior	5	No	Molina Expósito, 1999

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	<i>Ursus spelaeus</i>	Bibliografía
		14C	Cal BP				
Sima de Abraham	Zagrilla Alta, Priego de Córdoba (Córdoba)			Pleistoceno Superior	3	No	Martínez Sánchez <i>et al.</i> , 2012
Cueva del Agua	Iznalloz (Granada)						Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Cueva del Boquete de la Zafarraya	Alcaucín (Granada)			Musteriense		No	Geraads, 1995
La Cueva de la Sima	Constantina, Sierra Norte (Sevilla)						Rodríguez Vidal <i>et al.</i> , 2003
GIBRALTAR							
Devil's Tower	Gibraltar			Paleolítico Superior Paleolítico Medio			Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Genista Cave	Gibraltar			Paleolítico Superior Paleolítico Medio			Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Gorham's Cave	Gibraltar			Paleolítico Superior Musteriense		No	Stringer <i>et al.</i> , 2008
Vanguard Cave	Gibraltar			Musteriense	2	No	Stringer <i>et al.</i> , 2008
PORTUGAL							
Alcáçova de Santarém	Santarém			S XIII	1	No	Davis, 2006
Algar de Cascais	Cascais						Cardoso, 1993
Caldeirão	Tomar			Musteriense (>27000), Paleolítico Superior Inicial (27k-22k), Solutrense (22k-18k)		No	Davis, 2002
Furninha	Peniche			Würm inferior		No	Torres Pérez-Hidalgo, 1982
Galeria Pesada	Torres Novas			Pleistoceno Medio Pleistoceno Superior		No	Trinkaus <i>et al.</i> , 2003
Grota das Fontainhas	Sierra de Montejunto					No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a
Gruta da Figueira Brava	Setúbal			Pleistoceno Superior		No	Cardoso, 1993
Gruta de Salemas	Loures			Pleistoceno Superior		No	Cardoso, 1993
Gruta do Escoural	Montemor-o- Novo			Solutrense		No	Cardoso, 1993
Lorga do Dine	Vinhais			Pleistoceno Superior (Würm final)		No	Cardoso, 1993
Pedreira de Salemas	Loures			Pleistoceno Superior		No	Cardoso, 1993
Pego do Diabo				Auriñaciense	2	No	Valente, 2004
Serra dos Molianos	Alcobaça			Paleolítico Superior		No	Torres Pérez-Hidalgo, 1984a

Tabla 4. Número y porcentaje de evidencias de oso pardo en la Península Ibérica asociadas a intervalos temporales.
Table 4. Number and percentage of brown bear evidences in the Iberian peninsula associated to time intervals.

Época geocronológica	(n) y % del total	(n) y % con edad	(n) y % con datación directa
Holoceno	(48) 31,37 %	(48) 43,64 %	(31) 86,11 %
Pleistoceno	(62) 40,52 %	(62) 56,36 %	(5) 13,89 %
Sin cronología	(43) 28,10 %	-	-
Tecnocomplejos	(n) y % del total	(n) y % con edad	(n) y % con datación directa
Época Histórica	(7) 4,58 %	(7) 7,29 %	(3) 8,33 %
Edad de los Metales	(14) 9,15 %	(14) 14,58 %	(2) 5,56 %
Neolítico	(8) 5,23 %	(8) 8,33 %	(9) 25,00 %
Mesolítico	(16) 10,46 %	(16) 16,67 %	(17) 47,22 %
Paleolítico Superior	(27) 17,65 %	(27) 28,13 %	(4) 11,11 %
Paleolítico Medio	(24) 15,69 %	(24) 25,00 %	(1) 2,78 %
Sin datos	(57) 37,25 %	-	-

de tipos diferentes de cuevas, ocupando el oso pardo las zonas más elevadas y escarpadas (García-Vázquez *et al.*, 2011) mientras que el oso de las cavernas se restringe a las zonas de menor altitud. De este modo evitarían la competencia por los refugios y quizá también por los recursos alimentarios.

En cuanto a la alimentación, aunque el oso de las cavernas es eminentemente herbívoro (Bocherens *et al.*, 2014) y el oso pardo omnívoro, este último por término medio solo añade un 20 % de materia animal a su dieta (Pinto Llona *et al.*, 2005), por lo que pudo haber entrado en competencia por el otro 80 % restante. En yacimientos pleistocenos alemanes y mediante estudios de isótopos estables se describe una tendencia al hipercarnivorismo de aquellos osos pardos que compartían hábitat con los osos de las cavernas (Bocherens *et al.*, 2011). En la península Ibérica este tipo de estudios todavía no se ha abordado.

Kurtén (1968) propone que cuando el oso de las cavernas se extingue, las cuevas son habitadas por el oso pardo. Sin embargo, en las cuevas en las que existen dataciones y hay presencia de oso de las cavernas, los restos de oso pardo son también antiguos y no Holocenos, salvo en el caso de las cuevas de Zatoya (Barandiarán & Cava, 2001) y Aketegi (Altuna, 1973; Valdiosera *et al.*, 2008). Con la información que hemos podido reunir, podemos afirmar que la presencia de oso pardo tras la extinción del oso de las cavernas, en los sitios en los que aparecen las dos especies, es sólo del 12,5 % (3 sitios).

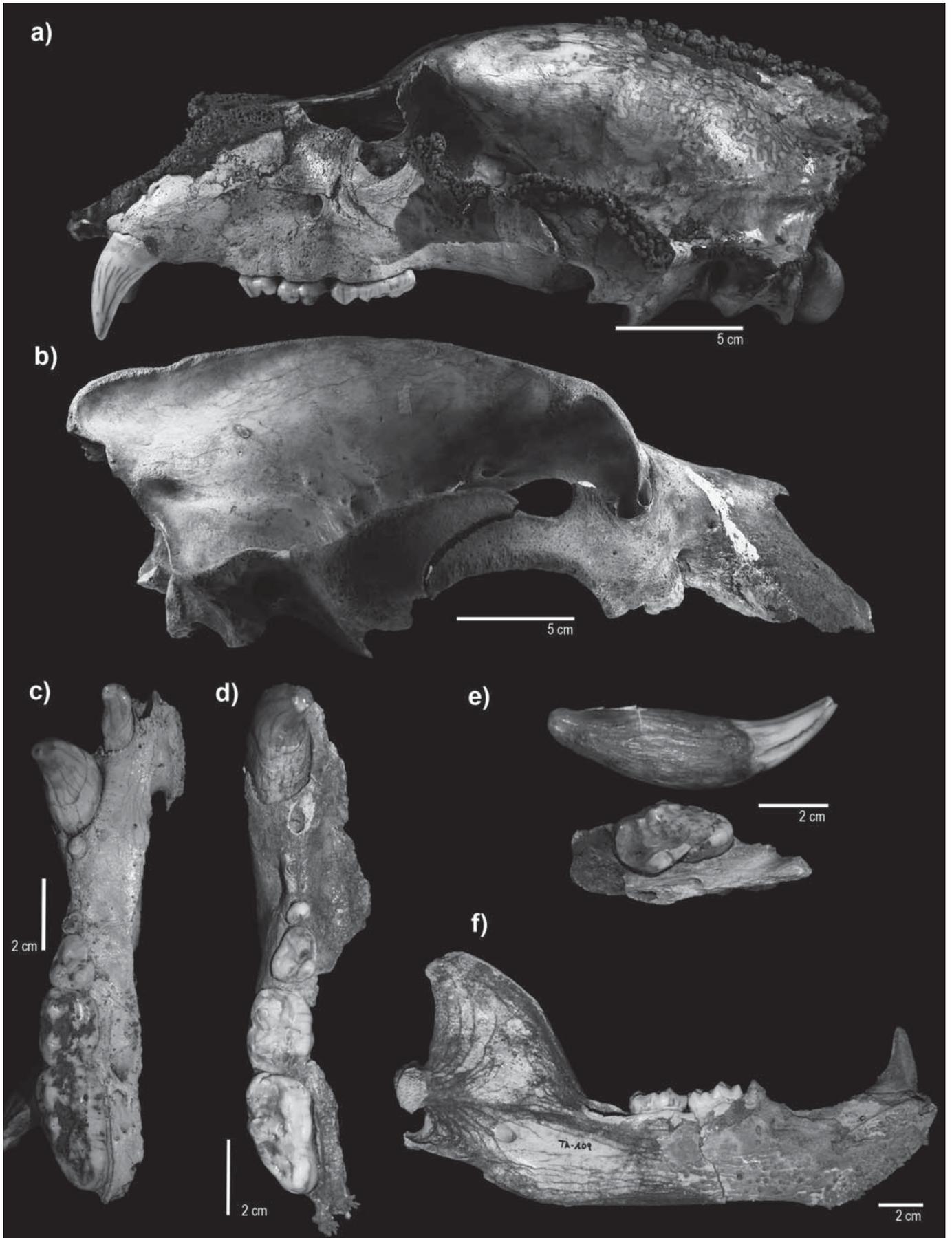
La mayor o menor abundancia de una u otra especie es difícil de cuantificar sólo mediante el estudio de los restos óseos conservados. En este punto, es interesante la aportación de los estudios de ADN antiguo. Basándose en la variabilidad del ADN mitocondrial, Stiller *et al.* (2010) comparan el tamaño de la población efectiva de hembras de oso de las cavernas y oso pardo en Europa. Concluyen que en el Pleistoceno ambas fueron prácticamente idénticas y constantes hasta que el oso de las cavernas sufre un descenso drástico a partir de hace 50.000 años, en la transición Paleolítico Medio-Superior, hasta su extinción hace 24.000 años (Pacher *et al.*, 2009). La población efectiva de oso pardo es constante hasta el Holoceno, y a partir de ahí se produce un pequeño descenso (Stiller *et al.*, 2010).

4.3. Relaciones entre el oso pardo y los humanos en el pasado

Diversos estudios tratan de dilucidar cuál fue la relación entre los grandes carnívoros cuaternarios y los humanos prehistóricos, aunque para el caso de los úrsidos suelen centrarse más en el oso cavernario. Durante el Pleistoceno, la ocupación de las cuevas con restos de úrsidos por los humanos suele ser puntual y se observa una alternancia más que una coexistencia entre hombres y osos (Villaluenga, 2009, 2011; Enloe, 2012). En líneas generales y al menos en lo que respecta a los neandertales, no se observan

Figura 1. Restos óseos representativos de los yacimientos estudiados. **a)** Cráneo de *U. arctos* de Arcoia (Galicia). Pleistoceno; **b)** Cráneo de *U. arctos* de Purruñal (Galicia); **c)** y **d)** Maxilas de *U. arctos* de Pena Paleira (Galicia); **e)** Segundo molar y canino superiores de *U. arctos* de Sumio de Casares (Galicia); **f)** Mandíbula de *U. arctos* de Tarelo (Galicia).

Figure 1. Representative skeletal remains of the studied sites. **a)** Skull of *U. arctos* from Arcoia (Galicia). Pleistocene; **b)** Skull of *U. arctos* from Purruñal (Galicia). Holocene; **c)** and **d)** maxillas of *U. arctos* from Pena Paleira (Galicia). Holocene; **e)** Second upper molar and canine of *U. arctos* from Sumio de Casares (Galicia). Pleistocene; **f)** Jaw of *U. arctos* from Tarelo (Galicia). Holocene.



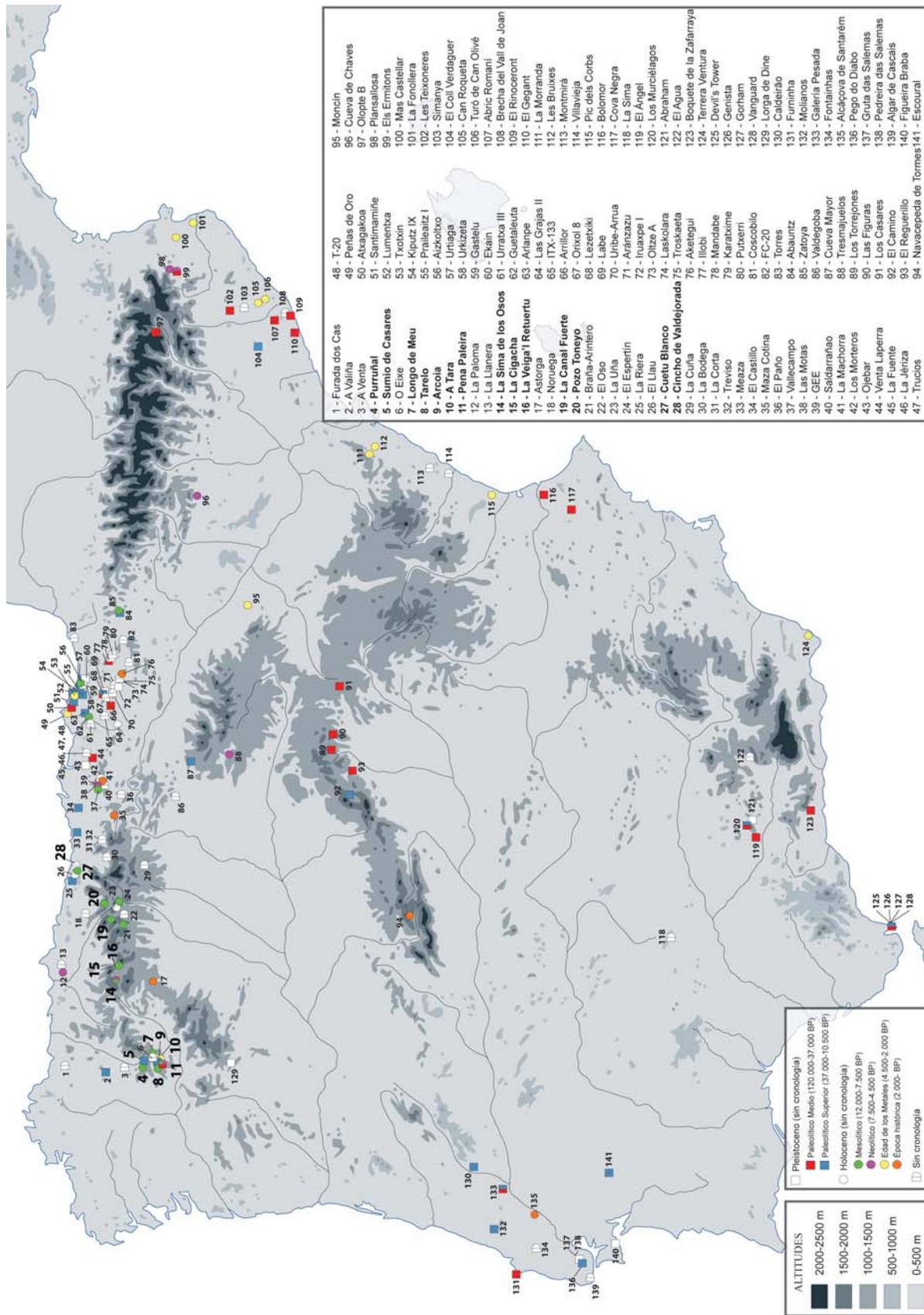


Figura 2. Mapa de la Península Ibérica con la situación de los sitios con restos de oso pardo y sus cronologías. Los números en tamaño mayor representan los yacimientos estudiados.

Figure 2. Map of the location of the sites with brown bear remains and their chronologies within the Iberian Peninsula. Bigger numbers represent the studied sites.

diferencias en las paleocomunidades que sugieran diferentes hábitats para los osos (pardos o cavernarios) y los humanos (Viranta & Grandal, 2012) por lo que la competencia sería posible.

En Eurasia, es después del UMG cuando las poblaciones humanas aumentan y se expanden (Stiner *et al.*, 2000; Pushkina & Raia, 2008). Según nuestros datos, los mayores porcentajes de yacimientos de oso pardo de la Península Ibérica datan del Paleolítico Superior y medio. Sin embargo, en los escasos 5.000 años de duración del Mesolítico se concentra un 16,67 % de los hallazgos. Centrándonos en las muestras con datación directa, se observa también que la mayor parte de fósiles son del Mesolítico, y al acercarnos al presente el número de yacimientos por época disminuye drásticamente. Si la presión ejercida por los humanos en expansión fue responsable del declive del oso pardo, ésta comenzó principalmente en el Neolítico, probablemente ligada al pleno desarrollo de la agricultura y ganadería.

4.4. Cambios climáticos y distribución del oso pardo

A lo largo del Pleistoceno se sucedieron importantes cambios climáticos, con alternancia de épocas glaciares e interglaciares, a su vez puntuadas por episodios más breves de fluctuaciones de menor escala temporal (Shackleton & Opdyke, 1976). El atemperamiento climático holoceno trajo consigo una expansión de la vegetación arbórea que modificó significativamente los ecosistemas (Fletcher *et al.*, 2010; Huntley *et al.*, 2013). Hasta qué punto influyeron estas fluctuaciones climáticas en la distribución del oso pardo en la Península es una cuestión difícil de resolver a partir de los datos recogidos.

Como se observa en la Tabla 4, los registros más antiguos confirman la presencia de oso pardo en contextos del Pleistoceno medio y principios del superior, abarcando diversos estadios isotópicos y climas igualmente diversos. Desde finales del MIS 3 hasta el Holoceno el registro fósil del oso pardo parece interrumpirse, ya que las dataciones Pleistocenas son anteriores al último máximo glaciar (UMG) salvo la de Cueva Mayor (Burgos). Sin embargo, existen numerosas citas de esta especie en contextos del Paleolítico superior (solutrenses y magdalenienses) en yacimientos cantábricos y portugueses, que podrían corresponder a las épocas frías del UMG. La datación directa y estudio molecular de estos individuos supondría una interesante aportación al conocimiento de la dinámica de esta especie durante las últimas pulsaciones glaciares y al papel de la Península como refugio faunístico, todavía no resuelto (Valdiosera *et al.*, 2007).

Ya en el Holoceno, la mayor parte de las dataciones se sitúan en los primeros momentos del mismo: del periodo climático Boreal de Blytt-Sernander (9.000 a 11.500 AP)

hay 8 dataciones, la mayor parte de las cuales se presentan en este trabajo. La mayor cantidad de dataciones (15), se enmarcan en el periodo climático Atlántico (entre 5.500 y 9.000 AP), período que comprende el óptimo climático del Holoceno, aunque también la pulsación fría de hace 8,200 años (Grafenstein *et al.*, 1998). En cuanto a los yacimientos holocenos sin datación directa, es también en el mesolítico cuando son más abundantes. Los yacimientos más recientes se encuentran al Norte, aunque aún hay sitios de la Edad del Cobre (Terrera Ventura, Almería) en el sur de la península. El descenso en número de yacimientos posterior, así como el declive real en las poblaciones, podría ser más un efecto colateral de la expansión humana que del clima.

Con estos datos no es posible, realmente, discernir si las fluctuaciones climáticas pleistocenas o el aumento de la temperatura y la expansión de los bosques en el óptimo climático holoceno influyó de alguna manera en la distribución del oso pardo como especie. Su plasticidad en cuanto a su ecología trófica y la habilidad de soportar largos inviernos en hibernación (que en la actualidad puede durar hasta 7 meses) le confieren actualmente la capacidad de ocupar amplias zonas de Eurasia y Norteamérica y distintos biomas, incluso de tundra (Pasitschniak-Arts, 1993). Sin embargo, la filogeografía de esta especie es compleja cuando se estudia su genoma, tanto actual (Davison *et al.*, 2011) como fósil (Valdiosera *et al.*, 2007, 2008) por lo que la relación entre el clima del pasado y el oso pardo es aún interesante objeto de estudio.

5. CONCLUSIONES

De los 143 yacimientos peninsulares con restos de oso pardo localizados sólo se dispone de 36 dataciones directas, 13 de las cuales se presentan por primera vez en este trabajo. Las dataciones permiten comprobar que el oso pardo está presente en el Norte de la Península Ibérica desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad. Se constata que aunque se trate de restos superficiales, pueden alcanzar decenas de miles de años de antigüedad.

En el conjunto de toda la Península el oso pardo probablemente aparece a finales del Pleistoceno Medio, al menos en el Sur. En el Pleistoceno Superior se distribuye por toda la Península. Teniendo en cuenta el registro fósil, parece que la competencia por refugio con el oso de las cavernas no fue demasiado importante, probablemente debido a la diferente ecología de estas dos especies en la selección de oseras y quizá a su diferente comportamiento alimentario.

Durante el Holoceno sigue ocupando toda la Península. Abundan más los yacimientos encuadrados en el Mesolítico, bajando en número a partir del Neolítico. En época histórica su presencia entra en un máximo declive, de Sur a Norte, por presión antrópica, ya sea la caza, ya

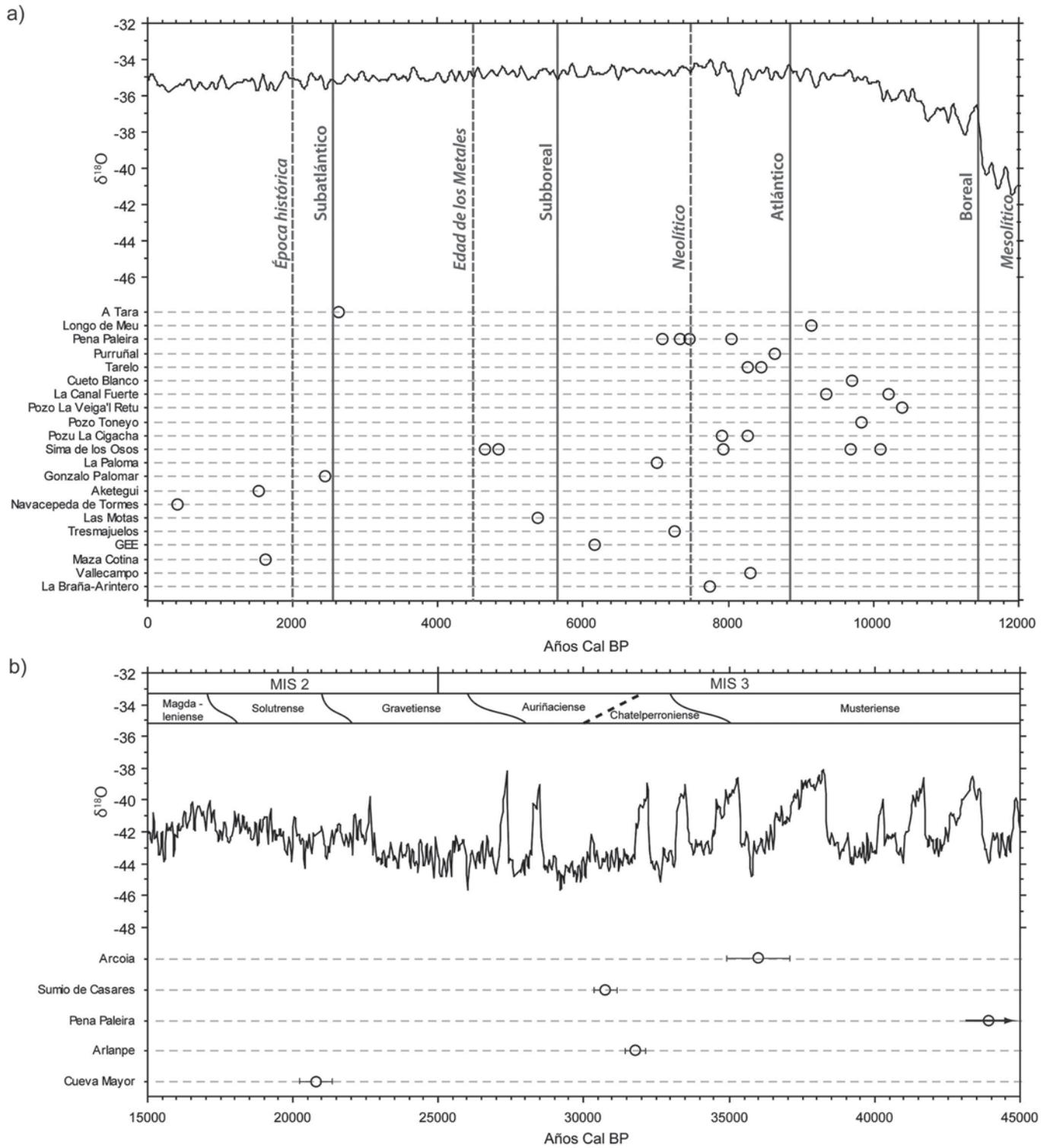


Figura 3. Dataciones calibradas de restos de oso pardo ibérico representadas junto a la curva del $\delta^{18}O$ del NGRIP (Andersen *et al.*, 2004). **a)** Holoceno. No se ha representado el error de las dataciones puesto que es menor al tamaño del símbolo. **b)** Pleistoceno.

Figure 3. Calibrated datings of brown bear iberic remains, related to $\delta^{18}O$ curve of the NGRIP core (Andersen *et al.*, 2004). **a)** Holocene. Dating error is not shown because it is smaller than the symbol size. **b)** Pleistocene.

sea la competencia por recursos y territorios. Es en el Norte donde sobreviven las últimas poblaciones, gracias a programas específicos de conservación.

Las fluctuaciones climáticas características del Pleistoceno y el atemperamiento climático holoceno no parecen tener un reflejo directo en la distribución de yacimientos ibéricos, lo que puede ser debido también a los sesgos en la preservación mencionados y a la interferencia con los grupos humanos.

La distribución geográfica y cronológica del oso pardo que se ofrece en este trabajo es una base significativa sobre la que progresar en nuestro conocimiento de esta especie y de su interacción con el medio y el hombre desde la prehistoria.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de la Tesis Doctoral de AGV, y una contribución al Proyecto de Investigación PROXIES II (CGL2011-30141), del Ministerio de Economía y Competitividad, y no sería posible sin el apoyo del Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal. Las muestras procedentes de Galicia fueron recogidas gracias a la inestimable ayuda de los grupos de espeleología G.E.S. Ártabros y G.E.S. Brigantium (A Coruña), G.E. Arcoia (Quiroga), G.E. Mauxo y C.E. A Trapa (Vigo), Federación Galega de Espeleoloxía y a D. Victorino Marzábal y D. Orlando Álvarez. Las de Asturias gracias a Grupu d' Espeleoloxia Gorfólí (Avilés), Grupo de Espeleología Esperteyu Cavernícola (Xixón), Spéléo-club Rouler-Bouler d'Yverdon (Jura-Nord, Suiza), Federación Asturiana de Espeleología y a D. Germán Rodríguez Calvo. Las autoras agradecen la valiosa aportación de dos revisores anónimos que contribuyeron a la redacción final del trabajo.

REFERENCIAS

- Albizuri, S. & Maroto, J. 2008. Restos de oso pardo en estructuras de la Edad del Hierro del yacimiento de Can Roqueta/Can Revella (Vallès Occidental). *Munibe*, 59, 187-197.
- Altuna, J. 1972. *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catálogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo occidental*. Sociedad de Ciencias, Aranzadi, San Sebastián.
- Altuna, J. 1973. Hallazgos de Oso Pardo (*Ursus arctos*, Mammalia) en cuevas del País Vasco. *Munibe*, XXV, 121-170.
- Altuna, J. 1986. The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera. *Antropological Research Paper*, 36, 237-274.
- Altuna, J. & Mariezkurrena, K. 1984. Bases de subsistencia de origen animal en el yacimiento de Ekain. In: *El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)*. Serie B1 (eds. Altuna, J. & Merino, J.M.). Eusko Ikaskuntza, San Sebastián, 211-280.
- Altuna, J. & Mariezkurrena, K. 2000. Macromamíferos del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe*, 52, 107-181.
- Altuna, J., Mariezkurrena, K. & Elorza, M. 2001-2002. Arqueozoología de los niveles Paleolíticos de la cueva de Abautz (Arraiz, Navarra). *Saldvie*, II, 1-26.
- Andersen, K. K., Azuma, N., Barnola, J.-M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Flückiger, J., Fritzsche, D., Fujii, Y., Goto-Azuma, K., Grønvold, K., Gundestrup, N. S., Hansson, M., Huber, C., Hvidberg, C. S., Johnsen, S. J., Jonsell, U., Jouzel, J., Kipfstuhl, S., Landais, A., Leuenberger, M., Lorrain, R., Masson-Delmotte, V., Miller, H., Motoyama, H., Narita, H., Popp, T., Rasmussen, S. O., Raynaud, D., Rothlisberger, R., Ruth, U., Samyn, D., Schwander, J., Shoji, H., Siggard-Andersen, M.-L., Steffensen, J. P., Stocker, T., Sveinbjörnsdóttir, A. E., Svensson, A., Takata, M., Tison, J.-L., Thorsteinsson, Th., Watanabe, O., Wilhelms, F., White, J. W. C. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, 431, 174-151.
- Arribas Herrera, A. & Jordá Pardo, J.F. 1999. Los mamíferos del Cuaternario kárstico de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España). In: *La Huella del Pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha* (eds. Aguirre, E. & Rábano, I.). Patrimonio Histórico, Arqueología: Castilla la Mancha, 327-353.
- Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R.M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D.J., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M.B., Sala, P., Gil-García, M.J., Uzquiano, P., Pantoja, A. & Márquez, B. 2012. Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Paleoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275, 55-75.
- Barandiarán, I. & Cava, A. 2001. El Paleolítico superior de la cueva de Zatoya (Navarra): actualización de los datos en 1997. *Trabajos de arqueología Navarra*, 15, 5-100.
- Barberá, J., Pascual, R., Caballé, M. & Rovira, J. 1960-1961. El Poblado prerromano del Turó de Can Olivé de Cerdanyola (Barcelona). *Ampurias*, XXII-XXIII, 183-219.
- Barroso Ruiz, C., Botella Ortega, D., Caparrós, M., Moigne, A.M., Celiberti, V., Testu, A., Barsky, D., Notter, O., Riquelme Cantal, J.A., Rodríguez, M.P., Carretero León, M.I., Monge Gómez, G., Khatib, S., Saos, T., Gregoire, S., Bailón, S., García Solano, J.A., Cabral Mesa, A.L., Djerrab, A., George Hedley, I., Abdessadok, S., Batalla LLasat, G., Astier, N., Bertin, L., Boulbes, N., Cauche, D., Filoux, A., Hanquet, C., Milizia, C., Moutoussamy, J., Rossoni, E., Verdú Bermejo, L. & de Lumley, H. 2011. The Cueva del Angel (Lucena, Spain): An Acheulean

- hunters habitat in the South of the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 243, 105-126.
- Bocherens, H., Grandal-d'Anglade, A. & Hobson, K.A. 2014. Pitfalls in comparing modern hair and fossil bone collagen C and N isotopic data to reconstruct ancient diets: a case study with cave bears (*Ursus spelaeus*). *Isotopes in Environmental and Earth Studies*, 50, 291-299.
- Bocherens, H., Stiller, M., Hobson, K.A., Pacher, M., Rabeder, G., Burns, J.A., Türken, T. & Hofreiter, M. 2011. Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International*, 245, 238-248.
- Bosch, A., Buxó, R., Palomo, T., Buch, M., Mateu, J., Taberner, E. & Casadevall, J. 1998. *El poblado neolítico de Plansallosa. L'explotació del territori dels primers agricultors-ramaders de l'Alta Garrotxa*. Publicacions Eventuals d'Arqueologia de la Garrotxa, Olot.
- Cabrera Valdés, V. 1984. *El yacimiento de la cueva de "El Castillo": Puente Viesgo, Santander*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto Español de Prehistoria, Madrid.
- Camarra, J.J. 1987. Caractéristiques et utilisation des tanières hivernales d'ours brun dans les Pyrénées Occidentales. *Gibier et Faune Sauvage*, 4, 391-405.
- Cardoso, J.L. 1993. *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico Superior de Portugal*. Câmara Municipal de Oeiras, Sintra.
- Castaños, J., Castaños, P., Murelaga, X., Alonso-Olazabal, A., Ortega, L.A. & Zuluaga, C. 2014. Osteometric analysis of scapula and humerus for Rangifer tarandus and Cervus elaphus: A contribution to cervid discrimination (Late Pleistocene, Southern Pyrenees). *Acta Palaeontologica Polonica*, 59, 799-786.
- Castaños, P. 1980. La macrofauna de la cueva de La Paloma (Pleistoceno terminal de Asturias). In: *La Cueva de La Paloma. Soto de Las Regueras. (Asturias)* (eds. Hoyos Gómez, H., Martínez Navarrete, M.I., Chapa Brunet, T., Castaños, P. & Sanchíz, F.B.) Ministerio de Cultura, Madrid, 65-100.
- Castaños, P. 1984. Estudio de los Macromamíferos de la Cueva de Santimamiñe (Vizcaya). *Kobie (Serie Paleoantropología y Ciencias Naturales)*, 14, 235-318.
- Castaños, P. 1986. *Los macromamíferos del Pleistoceno y Holoceno de Vizcaya. Faunas asociadas a yacimientos arqueológicos*. PhD Thesis, UPV-EHU (unpublished).
- Castaños, P. 2005. Revisión actualizada de las faunas de Macromamíferos del Würm antiguo en la región cantábrica. In: *Actas de la Reunión científica: Neandertales Cantábricos. Estado de la cuestión* (eds. Montes Barquín, R. & Lasheras Corruçhaga, J.A.). Ministerio de Cultura, Madrid, 201-207.
- Castaños Ugarte, P.M. 2004. Estudio arqueozoológico de los macromamíferos del Neolítico de la Cueva de Chaves (Huesca). *Saldvie*, 4, 125-171.
- Castaños Ugarte, P.M. 2009. Nuevas cavidades con carnívoros y humanos en el cantábrico oriental. *Zona Arqueológica*, 13, 262-268.
- Castellví, M. 1972. La fauna de la cueva de "Les Toixoneres". *Pyrenae*, 8, 14-40.
- Ciarniello, L.M., Boyce, M.S., Heard, D.C., & Seip, D.R. 2000. Denning behavior and den site selection of grizzly bears along the Parsnip River, British Columbia, Canada. *Ursus*, 16, 47-58.
- Clevenger, A.P. 1991. Ecología Invernal. *Ecología del oso pardo en España. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 4 (eds. Clevenger, A.P. & Purroy, F.J.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 115-123.
- Colominas, L. 2006. *L'estudi de la gestió ramadera a partir del registre arqueozoològic: Mas Castellar de Pontós (Girona). Segona meitat del primer mil·lenni*. Trabajo de Investigación de Tercer Ciclo. Universitat Autònoma de Barcelona (unpublished).
- Craighead, F.C. & Craighead, J.J. 1972. Data on grizzly bear denning activities and behavior obtained by using wildlife telemetry. *Bears: Their Biology and Management*, 23, 84-106.
- Danzeglocke, U., Jöris, O. & Weninger, B. 2009. *CalPal-2007online*. <http://www.calpal-online.de>.
- Daura, J., Sanz, M., Rosell, J. & Julià, R. 2010. La Cova del Coll Verdaguer (Cervelló, Barcelona): un cubil de hiena y oso con presencia humana durante el Paleolítico Medio. *Zona Arqueológica*, 13, 502-507.
- Daura, J., Sanz, M., Subirá, M.E., Quam, R., Fullola, J.M. & Arsuaga, J.L. 2005. A Neandertal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of human evolution*, 49, 56-70.
- Daura Lujan, J., Sanz Borràs, M. & Rodríguez, M.V. 2005. El Pleistoceno de la Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). *O Paleolítico. Actas do IV Congresso de Arqueologia Peninsular (Setembre 2004, Faro)* (ed. Dins Ferreira-Bicho, N.). Promontoria Monográfica, 02, 217-227.
- Davis, S.J.M. 2002. The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal. *Revista portuguesa de arqueologia*, 5, 29-98.
- Davis, S.J.M. 2006. *Faunal remains from Alcáçova de Santarém, Portugal*. Instituto Português de Arqueologia, Lisboa.
- Davison, J., Ho, S.Y.W., Bray, S.C., Korsten, M., Tammehleht, E., Hindrikson, M., Østbye, K., Østbye, E., Lauritzen, S.E., Austin, J., Cooper, A. & Saarma, U. 2011. Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. *Quaternary Science Review*, 30, 418-430.
- Den Driesch, A. von & Morales, A. 1977. Los restos animales del yacimiento de Terrera Ventura (Tabernas, Almería). *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología*, 4, 15-34.
- Elfström, M. & Swenson, J. E. 2009. Effects of sex and age on den site use by Scandinavian brown bears. *Ursus*, 20, 85-93.
- Enloe, J.G. 2012. Neanderthals, bears and hyenas, oh my! Competition for exclusive use of space. *Journal of Taphonomy*, 10, 185-195.
- Estévez, J. 1977. Estudio de la fauna. In: *La Fonollera (Torroella de Montgrí. Girona). Un poblado al aire libre*

- del Bronce Final. *Serie Monográfica, 1* (ed. Pons, E.). Servicio Técnico de Investigaciones Arqueológicas de Girona, 177-183.
- Fernández Peris, J. 1993. Cova del Bolomor. *Boletín Sedek*, 4, 34-47.
- Fernández Rodríguez, C. 2003. Ganadería, caza y animales de compañía en la Galicia romana: estudio arqueo-zoológico. *Brigantium*, 15, 238.
- Fernández Rodríguez, C. 2006. De humanos y carnívoros: la fauna de macromamíferos de la cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo). *Zona Arqueológica*, 7, 290-303.
- Fernández Rodríguez, C. 2010. Análisis de un esqueleto de oso pardo (*Ursus arctos* L.) hallado en la cueva de la Braña-Arintero. In: *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León)* (eds. Vidal Encinas, J.M. & Prada Marcos, M.E.). Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo, 146-157.
- Fernández Rodríguez, C. & Ramil Rego, P. 1995-1996. Catálogo y revisión crítica de las colecciones faunísticas del Museo Provincial de Lugo. *Boletín do Museo Provincial de Lugo*, 7, 189-218.
- Fletcher, W.J., Sánchez-Goñi, M.F., Allen, J.R.M., Cheddadi, R., Combourieu-Nebout, N., Huntley, B., Lawson, I., Londeix, L., Magri, D., Margari, V., Müller, U.C., Naughton, F., Novenko, E., Roucoux, K., and Tzedakis, P.C. 2010. Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews*, 29, 2839-2864.
- García Gómez, R.F. 1999. La Cueva de Paño. Una importante cavidad dentro del Karst de Ojo Guareña (Burgos). *Cubía*, 1, 24-26.
- García, N., 2003. *Osos y otros carnívoros de la Sierra de Atapuerca*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- García, N. & Arsuaga, J.L. 2011. The Sima de los Huesos (Burgos, Northern Spain): palaeoenvironment and habitats of *Homo heidelbergensis* during the Middle Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1413-1419.
- García, N., Santos, E., Arsuaga, J.L. & Carretero, J.M. 2007. Endocranial morphology of the *Ursus deningeri* Von Reichenau 1904 from the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) Middle Pleistocene site. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 1007-1017.
- García-Vázquez, A., Grandal-d'Anglade, A., Vaqueiro Rodríguez, M. & Vidal Romaní, J.R. 2011. On the relation between cave and brown bears in O Courel Sierra (Galicia, NW Spain). *Quaternaire*, Hors-série, 59-69.
- Geraads, D. 1995. Carnívoros musterienses de la Cueva de Zafarraya (Málaga). *Cuaternario y Geomorfología*, 9, 51-57.
- Grafenstien, U. von, Erlenkeuser, H., Müller, J., Jouzel, J. & Johnsen, S. 1998. The cold event 8200 years ago documented in oxygen isotope records of precipitation in Europe and Greenland. *Climate Dynamics*, 14, 73-81.
- Grandal-d'Anglade, A. 1991. Revisión de los fondos paleontológicos del Museo Provincial de Lugo: nuevos datos sobre fauna cuaternaria de Galicia. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 16, 23-35.
- Grandal-d'Anglade, A., López-Gonzalez, F. & Vidal Romaní, J.R. 1997. Condicionantes en la distribución de macromamíferos en Galicia (NW Península Ibérica) durante el Cuaternario superior. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 22, 43-66.
- Groff, C., Caliarì, A., Dorigatti, E. & Gozzi, A. 1998. Selection of denning caves by brown bears in Trentino, Italy. *International Conference on Bear Research and Management*, 10, 275-279.
- Harding, L.E. 1976. Den-site characteristics of arctic coastal grizzly bears (*Ursus arctos* L.) on Richards Island, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 54, 1357-1363.
- Huber, D. & Roth, H.U. 1997. Denning of brown bears in Croatia. *International Conference Bear Reserch and Management*, 9, 79-83.
- Huntley, B., Allen, J.R.M., Collingham, Y.C., Hickler, T., Lister, A.M., Singarayer, J., Stuart, A.J., Sykes, M. & Valdes, P.J. 2013. Millennial climatic fluctuations are key to the structure of last glacial ecosystems. *PLoS ONE*, 8, e61963.
- Iborra Eres, M.P. 2004. *La ganadería y la caza desde el bronce final hasta el Ibérico Final en el territorio valenciano*. Diputacion Provincial de Valencia. Servicio de Investigación Prehistórica, Valencia.
- IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1*. <http://www.iucnredlist.org>.
- Iversen, J. 1941. Land occupation in Denmark's Stone Age. A pollen analytical study of the influence of farmer culture on the vegetational development. *Danmarsk Geologiske Undersogelse II*, 66, 1-68.
- Jessen, K. 1934. Archaeological datings in the history of north Jutland's vegetation. *Acta Archaeologia*, V, 185-214.
- Judd, S.L., Knight, R.R. & Blanchard, B.M. 1986. Denning of grizzly bears in the Yellowstone National Park area. *International Conference Bear Reserch and Management*, 6, 111-117.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. Aldine, Chicago.
- Legge, A.J. 1994. Animal remains and their interpretation. Moncin: un poblado de la Edad del Bronce (Borja, Zaragoza). In: *Colección de Arqueología, 16* (eds. Harrison, R.J., Moreno, G. & Legge, A.J.). Gobierno de Aragón, Zaragoza, 453-482.
- Lentfer, J.W., Hensel, R.J., Miller, L.H., Glenn, L.P. & Berns, V.D. 1972. Remarks on Denning Habits of Alaska Brown Bears. *International Conference on Bear Research and Management*, 2, 125-132.
- López Quintana, J.C., Castaños Ugarte, P., Guenaga Lizaso, A., Murelaga, X., Areso, P. & Uriz, A. 2005. La cueva de Atxagakoa (Forua, Bizkaia): ocupación humana y guarida de carnívoros durante el Musteriense en Urdaibai. *Illunzar*, 01/05, 11-24.
- Luján, J.D. & Borràs, M.S. 2009. La Cova del Rinoceront: una secuencia del Pleistoceno Medio y Superior en el litoral mediterráneo. VII Reuniao do Quaternário Ibérico Faro (Portugal). Abstract book, p. 196-200.
- Madurell-Malapeira, J., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Alba, D.M., Aurell-Garrido, J.A. 2014. Villafranchian large mammals from the Iberian Peninsula: paleobiogeography,

- paleoecology and dispersal events. *Journal of Iberian Geology*, 40, 167-178.
- Maeztu, J.J., Elburgo, R. & Gorosarri, J. 2006. El karst de las Peñas de Arangio (Álava). *Koloska*, 4, 5-20.
- Mariezkurrena, K. 1987. Macromamíferos asociados a los enterramientos calcolíticos de la cueva Iruaxpe I (Guipúzcoa). *Munibe*, 39, 80.
- Maroto i Genover, J. 1982-1983. Estat actual de les recerques sobre la cova dels Ermitons. *Annals de l'Institut d'Estudis Gironins*, 26, 3-22.
- Maroto i Genover, J. 1993. La cueva de los Ermitons (Sales de Llierca, Girona): un yacimiento del Paleolítico Medio final. *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria y Arqueología*, 6, 13-30.
- Martínez-Sánchez, R.M., López-García, J.M., Alcalá-Ortiz, A., Blain, H.-A., Rabal-Garcés, R., Bretones-García, M. D., Rodríguez-Vida, J., Martínez-Aguirre, A. 2012. Bears and Hyenas from the Latest Pleistocene of Southern Iberia: Sima de Abraham, Priego de Córdoba, Andalusia. *Journal of Taphonomy*, 10, 545-559.
- Mesado Oliver, N. 2005. *La Cova de les Bruixes (Rosell, Castellón)*. Diputación Provincial de Valencia. Servicio de Investigación Prehistórica, Valencia.
- Miller, S.D. 1990. Denning Ecology of Brown Bears in Southcentral Alaska and Comparisons with a Sympatric Black Bear Population. *Bears: Their Biology and Management*, 8, 279-287.
- Molina Expósito, A. 1999. *Zuheros. Un recorrido por su pasado. Historia del municipio hasta la Edad Media*. Ayuntamiento de Zuheros-Cajasur, Zuheros.
- Muñoz Salvatierra, M. & Berganza, E. 1997. *El yacimiento de la cueva de Urratxa III (Orozko, Bizkaia)*. Universidad de Deusto, Bilbao.
- Murelaga, X., Mujika Alustiza, J.A., Bailon, S., Castaños, P. & de Lafuente, X.S. 2008. La fauna de vertebrados del yacimiento Holoceno (Aziliense) de Aizkoltxo (Mendaro, Gipuzkoa). *Geogaceta*, 45, 71-74.
- Naves, J. & Palomero, G. 1993. Ecología de la hibernación del oso en la Cordillera Cantabrica. In: *El Oso Pardo (Ursus arctos) en España* (eds. Naves, J. & Palomero, G.). Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid, 147-181.
- Nebot, M. & Hernández, T. 2007. Mamífers trobats a les cavitats de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. In: *VI Trobada d'Estudiosos de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Documents de Treball. Sèrie Territori 2* (eds. Hernández, J., Melero, J. & Grau, J.). Diputació de Barcelona, Barcelona, 121-124.
- Neira Campos, A., Fuentes Prieto, N., Fernández Rodríguez, C. & Bernaldo de Quirós, F. 2006. Paleolítico Superior y Epipaleolítico en la provincia de León. In: *El Paleolítico superior en la Meseta Norte española, Studia Archaeologica*, 94 (eds. Delibes de Castro, G. & Díez Martín, F.). Universidad de Valladolid, Valladolid, 113-148.
- Nores, C. & Naves, J. 1993. Distribucion Histórica del Oso Pardo en la Península Ibérica. In: *El Oso Pardo (Ursus arctos) en España* (eds. Naves, J. & Palomero, G.). Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid, 13-33.
- Osti, F. 1991. *L'orso bruno nel Trentino*. Arca, Trento.
- Pacher, M. & Stuart, A.J. 2009. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas*, 38, 189-206.
- Pasitschniak-Arts, M. 1993. *Ursus arctos. Mammalian Species*, 439, 1-10.
- Pearson, A.M. 1975. *The northern interior grizzly bear (Ursus arctos L.)*. Canada. Wildlife Service. Report series, 34, Ottawa.
- Perez Ripoll, M. 1977. *Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia)*. Servicio Técnico de Investigaciones Arqueológicas de Girona, Valencia.
- Pinto Llona, A.C. 1999. La Sima de los Osos de Somiedo (Asturias): Campañas de excavación de 1997 y 1998. In: *Excavaciones Arqueológicas en Asturias: 1995-1998*. Consejería de Cultura del Principado de Asturias, Oviedo, 25-29.
- Pinto Llona, A.C., Andrews, P.J. & Etxeberria, F. 2005. *Tafonomía y Paleoecología de Úrsidos Cuaternarios Cantabricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Pushkina, D & Raia, P. 2008. Human influence on distribution and extinctions of the late Pleistocene Eurasian megafauna. *Journal of Human Evolution*, 54, 769-782.
- Quam, R.M., Arsuaga, J.-L., Bermúdez de Castro, J.-M., Díez J.C., Lorenzo, C., Carretero, J.M., García, N. & Ortega, A.I. 2001. Human remains from Valdegoba Cave (Huérmeces, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 41, 385-435.
- Quintela, O. & Laiasa, I. 2000. Sobre el levantamiento del esqueleto de un oso pardo (*Ursus arctos*) en la cavidad ITX-133 (Atxerre, Itxina Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, 26, 273-284.
- Reynolds, H.V., Curatolo, J.A. & Quimby, R. 1976. Denning Ecology of Grizzly Bears in Northeastern Alaska. *International Conference on Bear Research and Management*, 3, 403-409.
- Rodríguez Vidal, J., Álvarez García, G., Cáceres, L.M., Martínez Aguirre, A., Alcaraz, J.M., López Sáez, J.A., Riquelme, J.A., Recio, J.M., Núñez Granados, M.A., Rodrigo, J.M., Molina, J. & Moreno, A.B. 2003. Registro sedimentario del cuaternario reciente en la cueva de La Sima, Sierra Norte de Sevilla. *Boletín de la Sedeck*, 5, 80-87.
- Rodríguez-Hidalgo, A.J., Saladié, P. & Canals, A. 2013. Following the white rabbit: A case of a small game procurement site in the upper palaeolithic (Sala de las Chimeneas, Maltravieso Cave, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology*, 23, 34-54.
- Rosell, J., Blasco, R., Fernández-Laso, M.C., Vaquero, M. & Carbonell, E. 2012. Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quaternary International*, 252, 56-67.
- Schoen, J.W., Beier, L.R., Lentfer, J.W. & Johnson, L.J. 1987. Denning ecology of brown bears on Admiralty and Chichagof islands. *International Conference Bear Reserch and Management*, 7, 293-304.

- Servheen, C. & Klaver, R. 1983. Grizzly bear dens and denning activity in the Mission and Rattlesnake Mountains, Montana. *International Conference on Bear Research and Management*, 5, 201-207.
- Shackleton, N.J. & Opdyke, N.D. 1976. Oxygen-isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific core V28-239, late Pliocene to latest Pleistocene. *Investigations of late Quaternary paleogeography and paleoclimatology. (Geological Society of American Mem.)*, 145, 449-464.
- Stiller, M., Baryshnikov, G., Bocherens, H., Grandal d'Anglade, A., Hilpert, B., Münzel, S.C., Pinhasi, R., Rabeder, G., Rosendahl, W., Trinkaus, E., Hofreiter, M. & Knapp, M. 2010. Withering away - 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 975-978.
- Stiner, M.C., Monro, N.D. & Surovell, T.A. 2000. The tortoise and the hare: small game use the Broad Spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Current Anthropology*, 41, 39-73.
- Stringer, C.B., Finlayson, J.C., Barton, R.N.E., Fernández-Jalvo, Y., Cáceres, I., Sabin, R.C., Rhodes, E.J., Carrant, A.P., Rodríguez-Vidal, J., Giles-Pacheco, F. & Riquelme-Cantal, J.A. 2008. Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 14319-14324.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1978. Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos-España). *Boletín Geológico y Minero*, 89, 123-132.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1979. Dos nuevos yacimientos de oso pardo (*Ursus arctos*, mammalia): la Cueva de Saldarrañao (Burgos) y la Sima de la Cuña (Palencia). *Comunicaciones.Grupo XVII*, 1, 1-17.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1982. Osos pardos fosiles encontrados en cuevas de Portugal. *Cuadernos de Espeleología*, 9-10, 157-167.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1984a. *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. PhD Thesis, Universidad Politécnica de Madrid (unpublished).
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1984b. El oso de las cavernas (*Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth) de los niveles inferiores de Ekain. In: *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipuzcoa)* (eds. Altuna, J. & Merino, J.M.). Editorial Eusko Ikaskuntza, Oyarzun, 297-316.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1992. The European descendants of *Ursus etruscus*. *Boletín Geológico y Minero*, 103, 632-642.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de. 1996. Osos y Hombres: historia de un desencuentro. In: *Arqueología e historia de la Minería y Metalurgia*. Museo histórico minero Don Felipe de Borbón y Grecia, Escuela Técnica Superior de ingenieros de Minas, 135-162.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de, Mansilla, H., García Cortes, Á. & Quintero, I. 1991. Los osos del Pleistoceno Europeo. *Industria Minera*, 49-54.
- Trinkaus, E., Marks, A.E., Brugal, J.-P., Bailey, S.E., Rink, W.J. & Richter, D. 2003. Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda Karstic system, Torres Novas, Portugal. *Journal of Human Evolution*, 45, 219-226.
- Valdiosera, C.E., García, N., Anderung, C., Dalén, L., Crégut-Bonnoure, E., Kahlke, R.-D., Stiller, M., Brandström, M., Thomas, M.G., Arsuaga, J.L., Götherström, A. & Barnes, I. 2007. Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears. *Molecular Ecology*, 16, 5140-5148.
- Valdiosera, C.E., Garcia-Garitagoitia, J.L., Garcia, N., Doadrio, I., Thomas, M.G., Hänni, C., Arsuaga, J.-L., Barnes, I., Hofreiter, M., Orlando, L. & Götherström, A. 2008. Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 5123-5128.
- Valdiosera, C., Gómez-Olivencia, A., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Svensson, E.M., Ureña, I., Rodríguez, R., Arceredillo, D., Iriarte, E. & Arsuaga, J.L. 2011. El ADN antiguo aplicado a contextos arqueopaleontológicos: el caso de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *Munibe*, 62, 49-63.
- Valente, M.J. 2004. Humans and Carnivores in the Early Upper Paleolithic in Portugal: Data from Pego do Diabo Cave. *Reveu de Paléobiologie*, 23, 611-626.
- Van Daele, L.J., Barnes, V.G. & Smith, R.B. 1989. Denning Characteristics of Brown Bears on Kodiak Island, Alaska. *Bears: Their Biology and Management*, 8, 257-267.
- Vegas, R. & Marcos, A. 1982. Mapa Geológico del Macizo Hespérico Peninsular 1:500.000. Publicación da área de Xeoloxía e Minería do Seminario de Estudos Galegos. Edición do Castro. A Coruña.
- Villalta, J.F. de. 1972. Presencia de la Marmota y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. *Acta Geológica Hispánica*, VII, 170-173.
- Villaluenga, A. 2009. Yacimientos del Pleistoceno superior en la Península Ibérica con presencia de restos de oso. *Munibe*, 60, 17-33.
- Villaluenga, A. 2011. Sima de Illobi (Aralar, Navarra) yacimiento de oso pardo (*U. arctos* Linnaeus, 1758). Estudio taxonómico y tafonómico. *Munibe*, 62, 145-174.
- Viranta, S. & Grandal-d'Anglade, A. 2012. Late Pleistocene large mammal paleocommunities: a comparative study between localities with Brown Bear (*Ursus arctos*), Cave Bear (*Ursus spelaeus*) and Mousterian lithic assemblage. *Journal of Taphonomy*, 10, 265-276.
- Vroom, G.W., Herrero, S. & Ogilvie, R.T. 1980. The ecology of winter den sites of grizzly bears in Banff National Park, Alberta. *International Conference on Bear Research and Management*, 4, 321-330.
- Yravedra Sainz de los Terreros, J. 2007. Aproximaciones tafonómicas a los cazadores de la segunda mitad del Pleistoceno Superior de la mitad Norte del interior de la Península Ibérica. *Arqueoweb*, 9. <http://pendientedemigracion.ucm.es/info/arqueoweb/pdf/9-2/josete.pdf>.
- Zunino, F. 1976. Orso bruno marsicano (risultai di una ricerca sull'ecologia ella specie). In: *SOS Fauna in Pericolo en Italia* (ed. Pedrotti, F.). WWF Italia, Roma, 603-710.

