

Artículo Invitado

El papel del Estrecho de Gibraltar en la conformación de la actual fauna de anfibios y reptiles en el Mediterráneo Occidental

Juan M. Pleguezuelos¹, Soumía Fahd² & Salvador Carranza³

¹ Dep. Biología Animal. Fac. Ciencias. Univ. Granada. 18071 Granada. España.

² Dép. Biologie. Fac. Sciences. Univ. Abdelmalek Essaâdi. BP 2121 Tetuán. Marruecos

³ Instituto de Biología Evolutiva (CSIC-UPF). Paseo Marítimo de la Barceloneta, 37-49. 08003 Barcelona. España.
C.e.: salvador.carranza@ibe.upf-csic.es

Fecha de aceptación: 22 de abril de 2008.

Key words: Biogeography, biodiversity, herpetofauna, Messinian, vicariance, western Mediterranean.

El Mediterráneo Occidental constituye uno de los 25 “hot-spots” de biodiversidad definidos a escala mundial (Myers *et al.*, 2000). Buena parte de su biodiversidad está explicada por la conjunción de una serie de factores paleogeográficos, ambientales y antropogénicos que hacen de esta región, especialmente del Estrecho de Gibraltar, una de las áreas biogeográficamente más interesantes de la Región Templada (De Jong, 1998). La zona se encuentra en el extremo de dos grandes continentes (Eurasia y África), que han sido importantes áreas de evolución para diferentes faunas, beneficiándose por tanto de un doble aporte de diversidad biológica. Durante el Paleoceno se diferenció un archipiélago intermedio entre los dos continentes, colonizado por especies procedentes del norte y del sur, pero que por su aislamiento generó varios casos de endemismos. A lo largo del Terciario y del Pleistoceno, incluidos los últimos eventos glaciares, aparecieron y desaparecieron barreras a la dispersión de los organismos terrestres, originando varios procesos de dispersión-vicarianza (Ronquist, 1997). Por último, el Mediterráneo ha sido una de las cunas de la cultura humana, con poblaciones asentadas en sus orillas y movi-

mientos a través del mar desde hace varios milenios, a veces transportando especies animales y vegetales en un proceso que viene a complicar el panorama de la biogeografía de la región (Dobson, 1998; Palmer *et al.*, 1999; Paulo *et al.*, 2002), pero que a su vez aporta una nueva variable en la constitución de las biotas a ambos lados del Estrecho de Gibraltar.

Los seres vivos objetos del presente análisis, los anfibios y reptiles, son organismos ideales para estudiar la biogeografía del Estrecho de Gibraltar. Sus poblaciones han soportado sin apenas extinciones las intensas modificaciones del medio que han ocurrido en los últimos milenios en la región (a diferencia de mamíferos y aves), son aún abundantes, fosilizan bien, y tienen escasa (reptiles) o muy escasa (anfibios) capacidad de superar barreras marinas (al menos comparados con las aves; Mateo *et al.*, 2003); además, son organismos propensos al aislamiento genético cuando se han de enfrentar a barreras a la dispersión (Lynch, 1989). Por ello, desde los estudios pioneros de Bons (1967) y Busack (1986a), los anfibios y reptiles son los seres vivos protagonistas de la mayor producción científica sobre biogeografía del Estrecho de Gibraltar.

Como resultado de toda esta carga de estudios sobre los herpetos en la región, también se ha realizado una profunda revisión de su taxonomía, que en los últimos 20 años ha implicado el cambio de nombre o la descripción de nuevas especies (p.e. Busack, 1986b, 1988; Montori *et al.*, 2005). Por todo ello, caracterizar la historia geográfica y la evolución de las poblaciones de anfibios y reptiles en el Mediterráneo Occidental es una de las tareas más sugestivas que se puedan afrontar en la biogeografía de la región. Además, el estudio de la biogeografía de estos vertebrados en el Estrecho de Gibraltar puede aportar un marco histórico, sistemático y comparativo, ideal para futuros estudios en esta y otras zonas de la cuenca Mediterránea sobre estos u otros organismos.

La utilización de filogenias en los estudios comparativos se ha incrementado de forma remarkable en las dos últimas décadas, pues son una excelente herramienta para reconstruir la historia evolutiva de un grupo en ausencia de registro fósil (Wiens & Donoghue, 2004; Carranza *et al.*, 2006). Las filogenias basadas en datos morfológicos pueden ser hoy día mejoradas gracias a la utilización de secuencias de ADN bajo el entorno de los modernos métodos de análisis filogenético. Además, los datos moleculares permiten la incorporación de relojes moleculares, proporcionando una razonable aproximación temporal a nuestros estudios (Carranza, 2002). Cuando se logra relacionar la tasa de evolución molecular con el tiempo, se obtiene un método muy potente para contrastar hipótesis biogeográficas en clados separados por barreras geográficas, como se ha realizado para diversos grupos en el Estrecho de Gibraltar (Castella *et al.*, 2000; Paulo, 2001; Sanmartín, 2003; Carranza & Arnold, 2004; Chappela & Garbelotto, 2004; Gantenbein, 2004; Cosson *et al.*, 2005; Guicking *et al.*, 2006).

Cuando comenzó a estudiarse la biogeografía de las herpetofaunas separadas por el Estrecho de Gibraltar, el principal hilo argumental fue que estábamos ante una barrera geo-

gráfica, formada en la transición Mioceno-Plioceno, que dio lugar a un importante proceso de vicarianza para poblaciones a ambos lados del estrecho. El proceso de vicarianza en el Estrecho de Gibraltar puede generalizarse para la mayoría de las especies de anfibios, para las cuales los escasos 14 km de agua marina que actualmente separan los dos continentes sí parecen constituir una barrera biogeográfica (ver sin embargo Carranza & Arnold, 2004; Recuero *et al.*, 2007); lo mismo se podría decir para otros grupos de vertebrados terrestres como los mamíferos (Steininger *et al.*, 1985). Pero los estudios más recientes parecen indicar que el fenómeno no ha sido tan general para los reptiles (Carranza *et al.*, 2004, 2006), grupo para el cual los procesos dispersivos a través del estrecho parecen ser más importantes que los vicariantes. Si dividimos la región en seis zonas, tres en cada orilla, y realizamos un análisis de similitud entre sus faunas de reptiles, observamos que otros factores geográficos, y sobre todo factores climáticos, parecen ser más importantes en la agrupación de estas comarcas según la similitud de sus faunas de reptiles. Tanto considerando todo el conjunto de reptiles a ambos lados del estrecho, como solo los saurios y anfisbenios, o solo los ofidios, las comarcas de la Yebala y el Rharb (respectivamente, parte central montañosa y parte atlántica del sur del estrecho) tienen más similitud a las comarcas del norte del estrecho, pero con clima similar, que con la próxima comarca de la costa del Rif (parte mediterránea del sur del estrecho; Mateo *et al.*, 2003).

A continuación realizamos una revisión de los procesos paleogeográficos, históricos, y en menor medida ambientales que han ocurrido en la región, y los procesos de dispersión-vicarianza que han afectado a los herpetos de la región, en un intento de explicar los patrones filopátricos de estos vertebrados en el área de Estrecho de Gibraltar.

Los seres vivos no ocupan en la actualidad áreas de distribución tan extensas como cabría esperar en función de su valencia ecológica. La distribución actual de las especies (y su historia evolutiva) están muy influenciadas por la historia geológica del entorno geográfico en el que se encuentran, especialmente por aquellos factores susceptibles de constituir barreras a su progresión o puentes que favorezcan procesos de colonización (Barbadillo *et al.*, 1997). El Mediterráneo Occidental muestra una compleja pero bien conocida historia geológica (Benson *et al.*, 1991; Maldonado, 1996; De Jong, 1998; Blondel & Aronson, 1999; Krijgsman *et al.*, 1999; Gómez *et al.*, 2000; Duggen *et al.*, 2003), cuyo estudio es del máximo interés para comprender la composición actual y evolución de las especies de herpetos presentes en ambas orillas del Estrecho de Gibraltar (Busack *et al.*, 1986a). Por extensión, servirá para comprender la composición de la herpetofauna de la Península Ibérica (el área europea con el mayor porcentaje de fauna africana) y del noroeste de África (el área de este continente con mayor porcentaje de fauna europea; Schleich *et al.*, 1996; Gasc, 1997).

En el tránsito del Mesozoico al Cenozoico, la Península Ibérica era una isla del gran archipiélago que formaba Europa, y se mantenía significativamente separada de África; es por ello que el registro fósil conocido no ha encontrado en el norte del estrecho herpetos de origen africano (revisión en Barbadillo *et al.*, 1997). En el Eoceno, terrenos sedimentarios formados al este del estrecho, pero que por deriva estaban migrando hacia el oeste, comienzan a encajarse entre las placas africanas e ibéricas (Lonergan & White, 1997); surge entonces el archipiélago Bético-Rifeño, que tanta importancia tendrá en la evolución de formas endémicas en la región (Fromhage *et al.*, 2004; Busack & Lawson, 2005; Busack *et al.*, 2005). Queda aislado de la placa ibérica por la transgresión marina norbética, y de África por la transgresión surrifeña (Maldonado, 1986). Durante el Oligoceno se produce una impor-

tante colonización de fauna asiática en todo el archipiélago europeo (p.e. colúbridos; Rage, 1986) que, favorecida por la formación de los Pirineos, en breve alcanza su borde más meridional, y genera la posibilidad de colonización del noroeste de África cuando la configuración de las masas continentales lo permita. Esto pudo suceder durante la crisis Bética, hace aproximadamente 14 millones de años, cuando el levantamiento de la placa de Alborán cerró o estrechó los canales marinos norbético y surrifeño (Lonergan & White, 1997). La presencia durante este periodo de elementos africanos en la fauna de Europa Occidental, como *Uromastix* o *Eryx* (Augé, 1988; Szyndlar & Schleich, 1994) sugiere que ya ocurrieron colonizaciones entre África y Europa, al menos en el sentido sur-norte. Probablemente sucedieron a través de la actual zona del Estrecho de Gibraltar, gracias al arco que formaban las sierras béticas y la cordillera del Rif (Smith *et al.*, 1994), independientemente que en el posterior Mioceno esas comunicaciones de África con Europa fueran generales en el Mediterráneo Central y Oriental (Pickford & Morales, 1994).

Hacia finales del Mioceno continua el levantamiento de la placa de Alborán por empuje desde el sur y desde el norte de las placas africana e ibérica, de mucho mayor tamaño (Lonergan & White, 1997), dando lugar a que contacten los dos continentes, hace 5.59 Ma (Krijgsman *et al.*, 1999; Duggen *et al.*, 2003). Este acontecimiento geológico es del máximo interés para comprender la constitución actual de la fauna transfretana en el área de Gibraltar. El puente debió ser muy amplio durante la crisis del Mesiniense, cuando el Mediterráneo se seca (Krijgsman 2002); aunque el área se convirtió en una cuenca inhóspita (Hsü, 1983), probablemente quedaron corredores de hábitats favorables que permitieron la dispersión de los animales terrestres (Barbadillo *et al.*, 1997; Blondel & Aronson, 1999).

En el paso Mioceno-Plioceno, hace 5.33 Ma, ocurre otro acontecimiento geológico del máximo interés para la biogeografía de la región, la formación del Estrecho de Gibraltar (Krijgsman *et al.*, 1999; Duggen *et al.*, 2003). Se crea una barrera marina para los animales terrestres en uno de los procesos de vicarianza más famosos y estudiados por la Biogeografía (Busack, 1986a; Cheylan, 1990; Caputo, 1993; de Jong, 1998; Plötner, 1998; Zardoya & Doadrio, 1998; Dobson & Wright, 2000; Palmer & Cambefort, 2000; Guicking *et al.*, 2002; García-París *et al.*, 2003; Sanmartín, 2003; Carranza & Arnold, 2004; Martínez-Solano *et al.*, 2004; Fromhage *et al.*, 2004; Oberprieler, 2005; Pinho *et al.*, 2006; Escoriza *et al.*, 2006; Recuero *et al.*, 2007; Barata *et al.*, 2008; Busack & Lawson, 2008).

Durante el Cuaternario las fuertes oscilaciones climáticas de nuevo afectaron a la estructura filogeográfica de las biotas en el Mediterráneo (La Greca, 1990; Hewitt, 1996, 1999; Santos *et al.*, 2008). En el área de lo que hoy en día es el Estrecho de Gibraltar no hay evidencias de conexiones terrestres entre los dos continentes a lo largo del Plioceno Superior y durante el Pleistoceno (Blondel & Aronson, 1999), pero las oscilaciones climáticas del Pleistoceno dieron lugar a importantes cambios del nivel del mar que hicieron al Estrecho de Gibraltar aún más estrecho, y por tanto aumentaron su permeabilidad a los proce-

sos de colonización por organismos terrestres. Los fondos marinos en el Estrecho de Gibraltar no tienen igual batimetría en toda su extensión; entre Punta Camarinal en el norte y el cabo Malabata en el sur, se extiende una pequeña dorsal con algunos fondos situados a tan solo decenas de metros (Brandt *et al.*, 1996). Durante la glaciación del Würm se estima que el nivel del mar pudo bajar hasta 130 m (Chappell & Shackleton, 1986; Zazo, 1999; Lario, 1996; Andersen & Borns, 1997), dejando por encima del nivel de las aguas algunas islas con una separación máxima de 3500 m entre ellas y por tanto, entre los dos continentes (Figura 1; véase también Zazo *et al.*, 2000; Collin-Girard, 2001; Cosson *et al.*, 2005); esta distancia es mucho más fácil de ser salvada por vertebrados terrestres que ocasionalmente pueden realizar incursiones en el mar, incluidos los humanos (Fa *et al.*, 2001), y que siempre pueden ser transportados en balsas de fortuna (almadrías). Actualmente el balance hídrico del Mediterráneo es negativo, lo que da lugar a una importante corriente de superficie de entrada de agua atlántica (próximo a un millón de metros cúbicos por segundo; Cano, 1978; Hopkins, 1985). Sin embargo es probable que en los periodos glaciares, con un régimen de precipitaciones más elevado y menos evaporación, el balance hídrico del Mediterráneo no fuera negativo, disminuyendo o incluso compen-

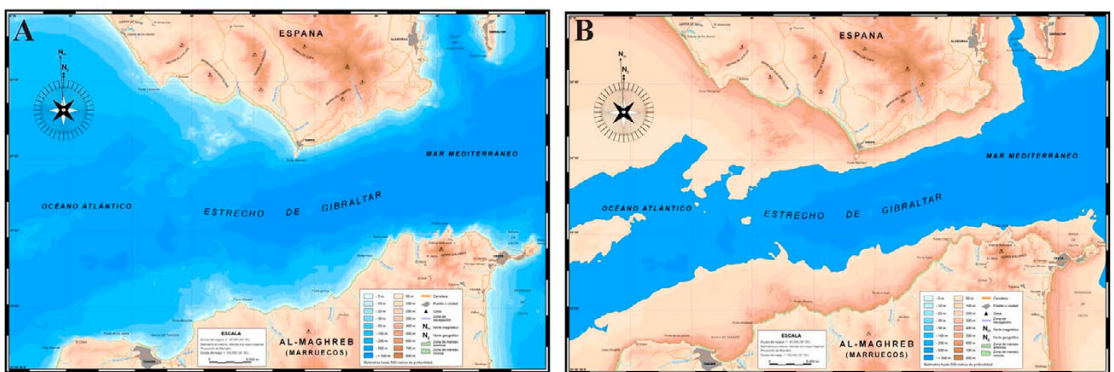


Figura 1. A) Mapa batimétrico del Estrecho de Gibraltar digitalizado a partir de la Carta del Estrecho de Gibraltar del 1998 del Instituto de la Marina, Cadiz, España. B) Mapa batimétrico del Estrecho de Gibraltar en el cual se han ilustrado como tierra todas las zonas marinas de profundidad inferior aproximada a unos 250 m, lo cual da una idea aproximada de la situación en el Estrecho de Gibraltar durante los descensos del nivel del mar ocurridos en los periodos más fríos de las glaciaciones Pleistocénicas.

sando la importante corriente superficial de entrada de agua atlántica a la altura de estrecho (Maldonado & Uriz, 1995), favoreciendo el cruce de seres vivos entre ambas orillas en balsas (Fa *et al.*, 2001).

Al final, un marco en el que se encuentran muy próximos dos continentes, con toda esta compleja historia geológica y climática, y una no menos compleja actividad del hombre, es ideal para contrastar toda una serie de hipótesis sobre la historia y evolución de anfibios y reptiles.

CORRELACIONES ENTRE PALEOGEOGRAFÍA, FÓSILES, MARCADORES MOLECULARES Y FAUNA ACTUAL

Durante la crisis del Tortoniense (14 Ma; Krijgsman, 2002) o la posterior crisis del Mesiniense, es probable que pasaran a la orilla norte del Estrecho de Gibraltar formas norteafricanas encontradas como fósiles en la Península Ibérica, como un ánguido (*Ophisaurus*), un agámido (*Laudakia*), una serpiente gato (*Telescopus*), una boa jabalina (*Eryx*) y cobras (*Naja*) (Szyndlar & Schleich, 1994; Szyndlar & Rage, 1990; Szyndlar, 2000; Gleed-Owen 2001; Blain 2005). Entre las especies que aún perduran en la fauna actual, se ha sugerido que durante la crisis del Mesiniense pasaron *Acanthodactylus erythrurus* (Harris *et al.*, 2004a), *Tarentola mauritanica* (Harris *et al.*, 2004b), *Natrix maura* (Guicking *et al.*, 2006) y *Chalcides bedriagae* (Carranza *et al.*, 2008). En sentido contrario (norte-sur), durante el Tortoniense se ha sugerido que pasó *Timon* (Figura 2; Paulo *et al.*, 2008) y unos 3-4 millones de años más tarde, durante el Mesiniense, se ha sugerido que pasaron *Podarcis* (Harris *et al.*, 2002; Pinho *et al.*, 2006), *Blanus* (Vasconcelos *et al.*, 2006; Albert *et al.*, 2007) y diversas especies de anfibios como *Discoglossus* (Zangari *et al.*, 2006); *Alytes* (Fromhage *et al.*, 2004; Solano *et al.*, 2004); *Pelobates* (Figura 3; García-París *et al.*, 2003); *Salamandra* (Escoriza *et al.*, 2006), *Pleurodeles* (Carranza & Arnold, 2004), *Pelophylax* (Beerli *et al.*, 1996) y, aunque aún no se ha publicado, existe la posibilidad de que



Figura 2. *Timon tangitanus* de Ifrane, Marruecos.

también sucediera con *Coronella girondica*, *Natrix natrix*, *Vipera latastei* y *Bufo bufo* como representantes de la fauna actual (Busack, 1986a; J.C. Brito, comunicación personal).

En relación a la formación del Estrecho de Gibraltar como proceso vicariante, hay algunas especies que han mostrado un dimorfismo morfológico y, sobre todo, una distancia genética, que está en concordancia con el tiempo transcurrido, aproximadamente 5.33 Ma. En anfibios seis de los siete grupos hasta ahora estudiados siguen este patrón vicariante (*Salamandra*, *Pleurodeles*, *Alytes*, *Discoglossus*, *Pelobates* y *Pelophylax*); mientras que en reptiles la apertura del Estrecho de Gibraltar parece haber afectado tan solo a seis de los 15 grupos estudiados hasta el momento (*Acanthodactylus*, *Blanus*, *Natrix maura*, *Chalcides*, *Tarentola* y *Vipera*). Si el proceso de vicarianza ocurrió para



Figura 3. *Pelobates varaldii* de Kenitra, Marruecos.

todas las poblaciones de seres vivos presentes en aquel momento en el área del Estrecho de Gibraltar, cabe plantearse porqué unos grupos muestran más parejas de especies vicariantes a ambos lados del estrecho que otros. Independientemente de las distintas tasas evolutivas que muestren anfibios y reptiles, la principal razón hay que buscarla en la diferente permeabilidad de una barrera a escala ecológica (Lomolino, 1993). Mientras que el mar es una verdadera barrera para los anfibios, apenas tiene tal papel para los reptiles (Nagy *et al.*, 2003). Las barreras tienden a mostrar una cierta permeabilidad, y algunas especies han tenido colonizaciones posteriores a la formación del estrecho, posiblemente a través de balsas que actualmente se siguen formando cuando ocurren tormentas excepcionales. Se sospecha que este ha sido el caso al menos para un linaje de *Podarcis hispanica*, que se supone cruzó el estrecho después de la formación de esta barrera geográfica (Harris *et al.*, 2002), tanto en sentido norte-sur como en el contrario (Pinho *et al.*, 2006), para *Psammotromus algirus* (Carranza *et al.*, 2006), que cruzó el estrecho en dirección norte-sur hace aproximadamente 1.9 Ma (Carranza *et al.*, 2006), y para *Chalcides striatus*, el ancestro del cual cruzó en dirección sur-norte hace aproximadamente 2.6 Ma (Carranza *et al.*, 2008).

Un caso interesante es el que plantean tres especies de colúbridos terrestres presentes actualmente en ambas orillas del estrecho, la culebra bastarda, *Malpolon monspessulanus*, la culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis* y la culebra de cogulla occidental, *Macroprotodon brevis*. La culebra bastarda pertenece a un grupo de ofidios, Psammophinae, que evolucionó en ambientes áridos de África (Kelly *et al.*, 2003; Nagy *et al.*, 2005); la existencia en machos de un ciclo espermatogénico de tipo primaveral (Feriche *et al.*, 2008), la presencia en el norte de África de la que hasta recientemente se consideraba única especie congénica, *Malpolon moilensis*, su

amplia distribución en el norte de este continente (Schleich *et al.*, 1996), y la mayor heterocigosis de esta población con respecto a la ibérica (Carranza *et al.*, 2006), dejan poca duda sobre el origen africano de la especie. En el caso de la culebra de herradura, el origen africano del género es de nuevo lo más plausible, pues las otras tres especies que lo conforman son norte-africanas (Nagy *et al.*, 2004), la especie está ampliamente distribuida en el noroeste de este continente (Schleich *et al.*, 1996), y de nuevo los machos presentan espermatogénesis primaveral (Pleguezuelos & Feriche, 1999). Y por último, el origen africano del género *Macroprotodon* también está fuera de duda, pues aunque no muestra espermatogénesis primaveral como las especies anteriores, hay suficientes razones filogenéticas y biogeográficas que lo avalan (Busack & McCoy, 1990; Nagy *et al.*, 2003; Carranza *et al.*, 2004). Vamos a afrontar detalladamente el caso de la culebra bastarda, la especie sobre la que más datos se poseen. El amplio registro fósil de esta especie en el sudoeste de Europa desde el Plioceno Medio (Bailón, 1991; Gleed-Owen, 2001; Blain, 2005), incluso la descripción de una especie fósil en el ámbito ibérico, *M. mlynarskii* (Szyndlar, 1988), hacía pensar en una colonización temprana de Iberia por parte del género. Sin embargo, no aparecen diferencias morfológicas entre las poblaciones de *M. monspessulanus* separadas por el Estrecho de Gibraltar (Fahd, 2001), y la distancia genética es insignificante (Carranza *et al.*, 2006). ¿Como interpretar una presencia temprana de *M. monspessulanus* en la Península Ibérica, una presencia aún más temprana del género *Malpolon*, y una ausencia de diferencias morfológicas y moleculares entre las poblaciones actuales de esta especie separadas por el Estrecho de Gibraltar? La ecología de la reproducción de esta especie puede ayudarnos a interpretar este rompecabezas. Como anteriormente hemos comentado, los machos de esta especie muestran espermatogénesis primaveral.

En el ciclo primaveral los espermatozoides se producen en primavera temprana, antes que ocurran las cópulas en primavera tardía, por lo que precisa de primaveras largas y suaves, después de un corto periodo de latencia invernal, ya que el proceso de la espermatogénesis es largo y energéticamente costoso (Saint Girons, 1982; Feriche *et al.*, 2008). En el Pleistoceno, durante las glaciaciones, es poco probable que hubieran primaveras suficientemente largas y cálidas (García & Arsuaga, 2003) como para permitir el mantenimiento en Europa de especies de reptiles con espermatogénesis primaveral, quizás con la excepción del refugio pleistocénico que representó el sur de las penínsulas mediterráneas (ver Caputo, 1993; Santos *et al.*, 2008); aunque esta zona también tuvo un clima mucho más húmedo durante el Pleistoceno con respecto a la actualidad (Biberson, 1970). Por ello, recientemente se ha postulado que el linaje pliocénico de *Malpolon* en la Península Ibérica probablemente se extinguió durante el Pleistoceno, y que la presencia de la especie al norte del Estrecho de Gibraltar en periodos interglaciares (Gleed-Owen, 2001; Blain, 2005), así como la similitud entre las poblaciones transfronteras, pudo ser debido a un proceso de dispersión a través de los “stepping-stones” que se formaron en el Estrecho de Gibraltar con motivo de los descensos del nivel del mar durante los máximos glaciares (Figura 1; ver también Carranza *et al.*, 2006). Cuando se consideran los valores de diversidad de haplotipos de *M. mopsalanus*, se calcula que la expansión de la población ibérica de esta especie ocurrió entre 21 000 y 55 000 generaciones, dependiendo de la tasa de mutación que se utilice (entre 1.6 y 3.2% por millón de años); si estos valores se confrontan con un tiempo generacional para la especie de entre 3-4 años, dependiendo del sexo (a partir de los datos de Hueso, 1997 y Feriche *et al.*, 2008), se concluye que la expansión de la especie en Iberia pudo haber ocurrido hace entre

83 000 y 160 000 años (Carranza *et al.*, 2006), lo que está dentro del rango de la glaciación del Würm (125 000-18 000 años AC). Es muy interesante hacer notar aquí que de manera independiente, Cosson *et al.* (2005) encuentran que otro organismo terrestre, *Crocidura russula*, colonizó la Península Ibérica a partir del norte de África aproximadamente en la misma época (50 000-80 000 años), y estos “stepping-stones” también han sido propuestos como el mecanismo que utilizaron poblaciones humanas para la colonización a Europa desde África a través del Estrecho de Gibraltar (Flemming *et al.*, 2003); al menos hace 25 000 años hay evidencias sobre una elevada similitud de la industria lítica entre las dos orillas del estrecho (Bouzouggar *et al.*, 2002; Collina-Girard, 2003). Todo esto nos hace pensar que diversos grupos de seres vivos pudieron aprovecharse de las condiciones que se formaron en el Estrecho de Gibraltar durante las glaciaciones para sus procesos dispersivos. Los “stepping-stones” formados con motivo del descenso del nivel del mar durante las glaciaciones también ha sido considerado como el mecanismo de paso de *Chalcides chalcides* desde Túnez a la Península Italiana a través del estrecho sicilo-tunecino (Caputo, 1993; Giovannotti *et al.*, 2007; Carranza *et al.*, 2008), y la utilización de balsas por parte de los reptiles en procesos de colonización a través del mar en distancias mucho más largas que las aquí consideradas es un fenómeno asumido (de Queiroz, 2005).

En el caso de *H. hippocrepis*, el material fósil presente en la Península Ibérica también avala estas tesis, pues es muy reciente (entre 3000 y 95 000 años; López-Martínez & Sanchíz, 1981; Bailón, 1986; Gleed-Owen, 2001; Blain, 2005), y en el caso de *M. brevis*, el material fósil de esta especie en la Península Ibérica muestra asignación específica algo dudosa (Carranza *et al.*, 2004).

Hay otras especies de reptiles que no muestran distancia genética entre las poblaciones separadas por el Estrecho de Gibraltar, pero en

ellas se da la circunstancia que son acuáticas, e incluso esporádicamente se pueden ver en la actualidad nadando en el mar. Es el caso de *Emys orbicularis* (Lenk *et al.*, 1999; Velo-Antón *et al.*, 2008) y *Mauremys leprosa* (Figura 4; Feldman & Parham, 2004; Fritz *et al.*, 2005a). Se supone que de manera natural, las poblaciones de ambas orillas del estrecho han cruzado esta barrera, incluso en los dos sentidos (Fritz *et al.*, 2006), y han estado en contacto reproductivo.

Por último, hay especies con poblaciones en ambas orillas del estrecho que no muestran diferencias morfológicas o genéticas, y que aparentemente no realizan incursiones en el mar; son aquellas que han estado ligadas al hombre por razones religiosas, mágicas, como animales de

cautividad por diversas culturas Mediterráneas (Fahd & Pleguezuelos, 1996), por lo que no es de extrañar su introducción de forma voluntaria por parte del hombre, como sigue ocurriendo actualmente a través del Estrecho de Gibraltar (Mateo *et al.*, 2003). *Chamaeleo chamaeleon* (Figura 5) ha tenido un sentido mágico para el hombre a lo largo de la historia (Blasco *et al.*, 2001), que continuamente lo ha desplazado a lo ancho del Mediterráneo; incluso, los marcadores moleculares han permitido detectar que las poblaciones ibéricas han tenido un origen doble en época reciente (Paulo *et al.*, 2002). Los hábitos rupícolas de las salamanguetas presentes en el área de estudio favorece el que frecuenten las habitaciones humanas, y es bien conocido la amplia disper-



Figura 4. *Mauremys leprosa saharica* de Ued Masa, Marruecos.



Figura 5. *Chamaeleo chamaeleon* de Barbate, Cadiz, España.

compañía, o por su carácter de especies comensales. Su presencia en ambas orillas del estrecho probablemente se deba a introducción activa o pasiva por parte del hombre, y date de épocas históricas o a lo sumo prehistóricas. En islas del Mediterráneo Occidental este es el origen conocido para numerosas especies de vertebrados (Vigne & Alcover, 1985; Mayol, 1997). Sería el caso de *Testudo graeca* (Alvarez *et al.*, 2000), *Chamaeleo chamaeleon* (Hofman *et al.*, 1991; Paulo *et al.*, 2002), algunos linajes de *Tarentola mauritanica* (Harris *et al.*, 2004a, c) y *Hemidactylus turcicus* (Carranza & Arnold, 2006). *Testudo graeca* ha sido mantenida en semi-

sión de estos reptiles que el hombre ha realizado a través de todo el Mediterráneo (Carranza & Arnold, 2006). Los cartagineses, en sus batallas navales, tenían la costumbre de lanzar a la cubierta de las naves contrarias vasijas de cerámica cargadas de ofidios, con el afán de crear nerviosismo entre los contrarios (Bruno & Mauguier, 1990); incluso podríamos especular que este hubiera sido también un mecanismo de traslocación de ofidios a través del Mediterráneo, incluidas las orillas del Estrecho de Gibraltar. Recientemente se ha comprobado que las poblaciones de *Hyla meridionalis* a ambos lados del

TABLA 1. Especies de Anfibios y Reptiles presentes en ambas orillas del Estrecho de Gibraltar. Especies con poblaciones vicariantes en ambas orillas, bien a nivel intra- o interespecifico, aparecen enfrentadas. Tras el nombre de cada especie se incluye su carácter autóctono (1), probable introducción (2) o estatus específico dudoso (3).

ORILLA SUR	ORILLA NORTE
Anfibios	
<i>Salamandra tangitana</i> (1)	<i>Salamandra salamandra</i> (1)
	<i>Triturus pygmaeus</i> (1)
<i>Pleurodeles waltl</i> (1)	<i>Pleurodeles waltl</i> (1)
<i>Alytes maurus</i> (1)	<i>Alytes dickhilleni</i> (1)
<i>Discoglossus scovazzi</i> (1)	<i>Discoglossus jeanneae</i> (1)
	<i>Pelodytes ibericus</i> (1)
<i>Pelobates varaldi</i> (1)	<i>Pelobates cultripes</i> (1)
<i>Pelophylax saharica</i> (1)	<i>Pelophylax perezi</i> (1)
<i>Hyla meridionalis</i> (1)	<i>Hyla meridionalis</i> (2)
<i>Bufo bufo</i> (1)	<i>Bufo bufo</i> (1)
<i>Bufo mauritanicus</i> (1)	
	<i>Epidalea calamita</i> (1)
Reptiles	
<i>Testudo graeca</i> (1)	<i>Testudo graeca</i> (2)
<i>Emys orbicularis</i> (1)	<i>Emys orbicularis</i> (1)
<i>Mayremys leprosa</i> (1)	<i>Mauremys leprosa</i> (1)
<i>Hemidactylus turcicus</i> (2)	<i>Hemidactylus turcicus</i> (2)
<i>Saurodactylus fasciatus</i> (1)	
<i>Saurodactylus mauritanicus</i> (1)	
<i>Tarentola mauritanica</i> (1)	<i>Tarentola mauritanica</i> (1),(2)
<i>Agama impalearis</i> (1)	
<i>Chamaeleo chamaeleon</i> (1)	<i>Chamaeleo chamaeleon</i> (2)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> (1)	<i>Acanthodactylus erythrurus</i> (1)
<i>Acanthodactylus lineomaculatus</i> (3)	
<i>Podarcis vaucheri</i> (1)	<i>Podarcis vaucheri</i> (1)
<i>Psammodromus algirus</i> (1)	<i>Psammodromus jeanneae</i> (1)
<i>Psammodromus microdactylus</i> (1)	<i>Psammodromus hispanicus</i> (1)
<i>Timon tangitanus</i> (1)	<i>Timon lepidus</i> (1)
<i>Chalcides colosii</i> (1)	<i>Chalcides bedriagai</i> (1)
<i>Chalcides ocellatus</i> (1)	
<i>Chalcides mionecton</i> (1)	
<i>Chalcides polylepis</i> (1)	
<i>Chalcides pseudostriatus</i> (1)	<i>Chalcides striatus</i> (1)
<i>Eumeces algeriensis</i> (1)	
<i>Blanus tingitanus</i> (1)	<i>Blanus cinereus</i> (1)
<i>Trogonophis wiegmanni</i> (1)	
<i>Hemorrhhois hippocrepis</i> (1)	<i>Hemorrhhois hippocrepis</i> (1)
<i>Coronella girondica</i> (1)	<i>Coronella girondica</i> (1)
	<i>Coronella austriaca</i> (1)
	<i>Rhinechis scalaris</i> (1)
<i>Macroprotodon brevis</i> (1)	<i>Macroprotodon brevis</i> (1)
<i>Malpolon monspessulanus</i> (1)	<i>Malpolon monspessulanus</i> (1)
<i>Natrix maura</i> (1)	<i>Natrix maura</i> (1)
<i>Natrix natrix</i> (1)	<i>Natrix natrix</i> (1)
<i>Psammophis schokari</i> (1)	
<i>Macrovipera mauritanica</i> (1)	
<i>Vipera latastei</i> (1)	<i>Vipera latastei</i> (1)

Estrecho de Gibraltar presentan un patrón biogeográfico que indica que quizás se haya producido un fenómeno de introducción voluntaria o involuntaria por parte del hombre de las poblaciones noribéricas a partir de poblaciones del norte de Marruecos (Recuero *et al.*, 2007). Aunque las poblaciones suribéricas también podrían haber sido introducidas en la Península Ibérica a partir de poblaciones del oeste de Marruecos, este caso es más dudoso y se ha sugerido que podría tratarse se una colonización natural ocurrida en época reciente (Recuero *et al.*, 2007).

Hemos estado hablando de los procesos dispersivos y de vicarianza a través del Estrecho de Gibraltar, pero no debemos acabar esta revisión sin hacer mención a las especies presentes actualmente en cada una de las orillas del estrecho que no se encuentran presentes en la contraria, ni siquiera con una especie vicariante. En la orilla norte es tan solo el caso de dos especies de ofidios, *Rhinechis scalaris* y *Coronella austriaca*. La primera pertenece a un grupo de colúbridos que no tiene ningún representante actual en el continente africano y *C. austriaca* se ha localizado en la orilla norte del estrecho en una sola localidad, la Sierra del Aljibe (Donaire *et al.*, 2001). Ninguna de las dos especies aparecen en el registro fosil del Norte de África. Su presencia aquí y en otras aisladas montañas del sur ibérico es una prueba que algunas áreas del sur y suroeste de la Península Ibérica, especialmente el entorno de la orilla norte del Estrecho de Gibraltar, actuó como refugio en el oeste de Europa (el superrefugio; C. Finlayson, comunicación personal) durante las glaciaciones para fauna sensible a condiciones climáticas frías, como son los vertebrados ectotermos (Santos *et al.*, 2008). Las condiciones climáticas frías que repetidamente ocurrieron durante el Pleistoceno probablemente causaron la extinción de poblaciones septentrionales y la contracción de su rango de distribución hacia los refugios del sur de Europa, para posteriormente expandirse

hacia el norte en los interglaciares (Hewit, 1996). Dentro del rango de distribución de las especies europeas sujetas a tales fenómenos de contracción y expansión, se podría predecir que las actuales poblaciones septentrionales hayan estado sujetas al efecto fundador y que tengan menos diversidad genética que las meridionales, a partir de las cuales ocurrió la colonización (Taberlet *et al.*, 1998; Guicking *et al.*, 2002). Resultados preliminares en las poblaciones de *Emys orbicularis*, *Mauremys leprosa* y *Natrix maura* de Europa Occidental confirman esta hipótesis (Lenk *et al.*, 1999; Guicking *et al.*, 2002; Fritz *et al.*, 2005b; 2006), y sugieren un valor añadido a las poblaciones de seres vivos del sur de la Península Ibérica, que son las que conservan la mayor parte del polimorfismo intraespecífico de la especie (Santos *et al.*, 2008). En resumen, la composición faunística de reptiles de la orilla norte del estrecho está tan marcada por la proximidad al continente africano, que tan solo dos de sus 23 especies (Tabla 1) no tienen una historia ligada, en alguna manera, al continente africano.

La composición de la fauna en la orilla sur del estrecho es el resultado de una historia más complicada de la que dibuja la simple dispersión hacia el noroeste de África de formas etiópicas, o la formación del Estrecho de Gibraltar. Algunos de los factores que se supone han intervenido en la conformación de esa fauna, se citan a continuación:



Figura 6. *Salamandra algira tingitana* de Tagramt, Marruecos.

- a) Del mismo modo que la transgresión marina norbética dio lugar a procesos de vicarianza en la Península Ibérica, las transgresiones marinas ocurridas en el noroeste de África, como por ejemplo la transgresión surribeña, dieron lugar a otros procesos de vicarianza que han favorecido la diversidad de formas en el Magreb. Entre los grupos que se vieron afectados por estos fenómenos se encuentran los sapillos pintojos (Martínez-Solano, 2004; Zangari *et al.*, 2006), las ranas del género *Pelophylax* (Buckley *et al.*, 1994) y las salamandras (Steinfartz *et al.*, 2000; Escoriza *et al.*, 2006). Entre los reptiles se encuentran las especies de menor tamaño del género *Psammotromus* (*P. microdactylus*, *P. blanci*), los lagartos ocelados del género *Timon* (Paulo *et al.*, 2008), las culebras de cogulla del género *Macroprotodon* (Carranza *et al.*, 2004) y los eslizones de tres dedos del género *Chalcides* (Caputo, 1993; Carranza *et al.*, 2008).
- b) La orogenia de las montañas del Atlas podrían estar en el origen de los clados que actualmente se reconocen al norte y al sur de esta cadena montañosa, como es el caso para *Agama impalearis*, *Mauremys leprosa* e *Hyla meridionalis* (Brown *et al.*, 2002; Fritz *et al.*, 2005a, Rercuero *et al.*, 2007). La divergencia entre los clados de la primera especie se ha estimado que ocurrió entre 8.5-9.4 Ma (Brown *et al.*, 2002).
- c) Los procesos de aislamiento ocurridos en las islas que constituían la parte sur del archipiélago bético-rifeño han quedado reflejados en la actualidad en la frecuencia con la que aparecen especies congénicas a ambos lados de una línea ahora imaginaria, situada en el límite entre Argelia y Túnez, o en otras zonas del Magreb, como por ejemplo la península de Annaba, una posible "isla fósil" durante los periodos de transgresiones marinas. Entre los anfibios, podría ser el caso de la ranita meri-

dional (Recuero *et al.*, 2007) y los tritones del género *Pleurodeles* (Carranza & Arnold, 2004). Entre los reptiles es el caso de *Malpolon monspessulanus* y *M. insignitus* (Carranza *et al.*, 2006), de *Chalcides chalcides* y *C. mertensi* (Caputo, 1993; Carranza *et al.*, 2008), de los anfisbénidos del género *Trogonophis* (datos no publicados de los autores) o del polimorfismo encontrado en *Natrix maura* (Guicking *et al.*, 2002, 2006) y en *Mauremys leprosa* (Fritz *et al.*, 2006), pero se pueden encontrar ejemplos entre otros grupos, como es el caso de las musarañas del género *Crocidura* (Lo Brutto *et al.*, 2004).

d) La composición faunística en esta región ha de ser también el resultado de la alternancia de fases húmedas e hiperáridas en el norte de África desde mediados del Plioceno y durante todo el Pleistoceno (Spaulding, 1991; Kowalski, 1991; Quezel & Barbero, 1993; Classen *et al.*, 2003), y en general en toda la cuenca Mediterránea (Suc, 1989). Las consecuencias filogeográficas de estas oscilaciones parecen haber afectado a especies en procesos de cladogénesis que normalmente ocurrieron durante los últimos 3 Ma; podría ser el caso de la ranita meridional, que encontró refugio en las montañas del norte de África en fases hiperáridas (Recuero *et al.*, 2007) de los diferentes clados de *Salamandra algira* (Figura

6) y de *Pleurodeles nebulosus* (Figura 7) existentes en el Magreb (Escoriza *et al.*, 2006; Carranza & Wake, 2004), y entre los reptiles del complejo *Chalcides pseudostriatus* / *C. minutus* / *C. mertensi* (Caputo, 1993; Carranza *et al.*, 2008), *Macroprotodon abubakeri* / *M. mauritanicus* (Carranza *et al.*, 2004), o más especies de otros grupos faunísticos (Cosson *et al.*, 2005).

e) Por último, en un contexto temporal más próximo, Le Houerou (1992) ha reconstruido el progreso de los límites del desierto del Sahara desde hace 18 000 años, estudiando la vegetación y las dunas fósiles; ha concluido que el límite septentrional del desierto se ha movido hacia el norte durante este periodo, alcanzando la costa del Mediterráneo en el Marruecos Oriental. Ello explica el importante contingente de reptiles saharianos que alcanzan el Mediterráneo en el Rif Oriental (*Uromastix acanthinurus*, *Acanthodactylus boskianus*, *A. maculatus*, *Stenodactylus sthenodactylus*, *Spalerosophis dolichospilus*; Fahd & Pleguezuelos, 2001), algunos de ellos aproximándose o alcanzando el Estrecho de Gibraltar a través de las áridas costas del Mediterráneo, como *Psammophis schockari* (Mateo *et al.*, 2003). En cualquier caso, la distribución de los reptiles a lo largo de la franja del Rif da lugar a un proceso de reemplazamiento de fauna Mediterránea y Paleártica de Oeste a Este, por fauna sahariana de Este a Oeste (Figura 1 en Fahd & Pleguezuelos, 2001). Sin embargo, las especies afectadas por este reemplazamiento apenas se agrupan en corotipos, probablemente como consecuencia que el proceso de colonización de fauna sahariana hacia la costa del Mediterráneo a través del valle del Ued Muluya está aún en un proceso actual y dinámico (Real *et al.*, 1997).



Figura 7. *Pleurodeles nebulosus* de Ain Draham, Túnez.

El resultado de toda esta complicada historia evolutiva para la fauna de la orilla sur del Estrecho de Gibraltar es que estamos ante la región con mayor tasa de endemismo en la cuenca del Mediterráneo para los reptiles (Bons *et al.*, 1984, Saint Girons, 1986; Caputo, 1993), y para otros grupos de vertebrados (Busack, 1986a, 1986b; Cheylan, 1990), representando un “hotspot” de diversidad a escala global (Myers *et al.*, 2000). En la orilla sur del Estrecho de Gibraltar encontramos actualmente nueve especies de anfibios y 31 especies de reptiles; del mismo modo que observábamos en la orilla norte, la

mayoría de estas especies tienen poblaciones vicariantes (en anfibios, 8 parejas de poblaciones vicariantes, y en reptiles, 21 parejas de poblaciones vicariantes, en ambos casos a nivel intra- o interespecífico) al otro lado del estrecho (Tabla 1). Sin embargo, en la orilla sur, el número de especies de reptiles exclusivas es de 10, significativamente más que las solo dos especies exclusivas de la orilla norte (Tabla 1), fruto de esa complicada historia geológica a la que aludíamos, y de que el continente africano ha sido un centro de evolución de reptiles más importante que lo que ha podido ser Europa (Minh *et al.*, 2006).

REFERENCIAS

- Albert, E.M., Zardoya, R., & García-París, M. 2007. Phylogeographical and speciation patterns in subterranean worm lizards of the genus *Blanus* (Amphisbaenia: Blanidae). *Molecular Ecology*, 16 : 1519-1531.
- Andersen, B.G. & Borns, H.W. 1997. *The Ice Age World. An Introduction to Quaternary History and Research with Emphasis on Northamerica and Europe during the last 2.5 Ma.* Scandinavian Univ. Press, Oslo.
- Alvarez, Y., Mateo J.A., Andreu A.C., Díaz-Paniagua C., Díez A. & Bautista J.M. 2000. Mitochondrial DNA haplotyping of *Testudo graeca* on both continental sides of the Straits of Gibraltar. *Journal of Heredity*, 91: 39-41.
- Augé, M. 1988. Revision du lézard *Uromastix europaeus* (Reptilia, Lacertilia) de l'Oligocène français. Analyse fonctionnelle de l'appareil masticateur de genre *Uromastix* et implications paleoécologiques. *Revue de Paléobiologie*, 7: 317-325.
- Azzaroli, A. 1971. Il significato delle faune insulari quaternarie. *Le Scienze*, 6: 84-93.
- Bailón, S. 1986. Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva-Horá (Darro, Granada). *Antropología y Paleontología Humana*, 4:131-155.
- Bailón, S. 1991. *Amphibiens et reptiles du Pliocène te du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes.* 2 vol. Thèse Doct. Univ. Paris VII. Paris.
- Barata, M., Harris, D.J. & Castilho, R. 2008. Comparative phylogeography of northwest African *Natrix maura* (Serpentes: Colubridae) inferred from mtDNA sequences. *African Zoology*, 43: 1-7.
- Barbadillo, L.J., García-París, M. & Sanchíz B. 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. 47-100. In: Pleguezuelos, J.M. (ed.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal. Monografías de Herpetología*, 3. Univeridad de Granada – Asociación Herpetológica Española. Granada.
- Benson, R.H., Rakic-El Beid, K. & Bonaduce G. 1991. An important current reversal (influx) in the Rifian Corridor (Morocco) at the Tortonian-Messinian boundary: the end of the Tethys Ocean. *Paleoceanography*, 6: 164-192.
- Beerli, P., Hotz, H. & Uzzell T. 1996. Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for Aegean water frogs. *Evolution*, 50: 1676-1687.
- Biberson, P. 1970. The problem of correlations between south Europe and North Africa during the Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 8: 113-127.
- Blain, H. 2005. *Contribution de la paleoherpetofaune (Amphibia, Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du Paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne.* Diplôme doctorat Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Paris.
- Blasco M., Pérez-Boté, J.L., Matilla, M. & Romero J. 2001. El camaleón común (*Chamaeleo chamaeleon* L.): propuestas para la conservación de una especie en situación de riesgo en Andalucía. *Ecología*, 15: 309-315.
- Blondel, J. & Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of Mediterranean Region.* Oxford Univ. Press. Oxford.
- Bons, J. 1967. *Recherches sur la Biogéographie et la Biologie des Amphibiens et Reptiles du Maroc.* Thèse Doc. Univ. Montpellier. Montpellier.
- Bons, J., Cheylan M. & Guillaume C.P. 1984. Les Reptiles méditerranées. *Bulletin de la Société Herpetologique de France*, 1984: 7-17.
- Bouzouggar, A., Kozłowski, J.K. & Otte M. 2002. Study of the Aterian lithic assemblages from El Aliya cave in Tangier (Morocco). *L'Anthropologie*, 106: 207-248.
- Brandt, P., Alpers, W. & Backhaus J.O. 1996. Study of the generation and propagation of internal waves in the Strait of Gibraltar using a numerical model and synthetic aperture radar images of the European ERS 1 satellite. *Journal of Geophysics Research*, 101: 14237-14252.
- Brown, R.P., Suárez, N.M. & Pestano, J. 2002. The Atlas mountain as a biogeographical divide in North-West Africa: evidence from mtDNA evolution in the agamid lizard *Agama impalearis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 324-332.
- Bruno, S. & Mauguier, S. 1990. *Serpenti d'Italia e d'Europa.* G. Mondadori, Milán.

- Buckley, D., Arano, B., Llorente, G.A., Esteban, M. & Herrero, P. 1994. Moroccan water frogs vs. *R. perezi*: allozyme studies show up their differences. *Zoologica Poloniae*, 39: 393-401.
- Busack, S.D. 1986a. Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research*, 2: 17-36.
- Busack, S.D. 1986b. Biochemical and morphological differentiation on Spanish and Moroccan populations of *Discoglossus* with the description of a new species from Southern Spain (Amphibia, Anura, Discoglossidae). *Annals of Carnegie Museum*, 55: 41-61.
- Busack, S.D. 1988. Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Blanus* and the description of a new species from northern Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Copeia* 1988: 101-109.
- Busack, S.D. & Lawson, R. 2005. Historical biogeography, mitochondrial DNA, and allozymes of *Psammadromos algirus* (Lacertidae): a preliminary hypothesis. *Amphibia-Reptilia*, 27: 181-193.
- Busack, S.D. & McCoy, C.J. 1990. Distribution, variation and biology of *Macroprotodon cucullatus* (Reptilia, Colubridae, Boiginae). *Annals of the Carnegie Museum*, 59: 261-285.
- Busack, S.J., Lawson, R. & Arjo, W.M. 2005. Mitochondrial DNA, allozymes, morphology and historical biogeography in the *Podarcis vaucheri* (Lacertidae) species complex. *Amphibia-Reptilia*, 26: 239-256.
- Busack, S.D., Salvador, A. & Lawson, R. 2006. Two new species in the genus *Psammadromus* (Reptilia: Lacertidae) from the Iberian Peninsula. *Annals of Carnegie Museum*, 75: 1-10.
- Cano, N. 1978. Hidrología del Mar de Alborán en primavera-verano. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 248: 52-66.
- Caputo, V. 1993. Taxonomy and evolution of the *Chalcides chalcides* complex (Reptilia, Scincidae) with description of two new species. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 11: 47-120.
- Carranza, S. 2002. Los métodos moleculares en el estudio de la sistemática y filogenia de los Anfibios y Reptiles ibéricos. 549-579. In: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Ministerio de Medio Ambiente Asociación Herpetológica Española (2ª impresión). Madrid.
- Carranza, S. & Arnold, E.N. 2004. History of west Mediterranean newts, *Pleurodeles* (Amphibia: Salamandridae), inferred from old and recent DNA sequences. *Systematics and Biodiversity*, 1: 327-337.
- Carranza, S. & Arnold, E.N. 2006. Systematics, biogeography and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 531-545.
- Carranza, S. & Wake, E. 2004. Taxonomic revision of Algero-Tunisian *Pleurodeles* (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). *Zootaxa*, 488: 1-24.
- Carranza, S., Harris, D.J., Arnold, E.N., Batista, V. & Gonzalez de la Vega, J.P. 2006. Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammadromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography*, 33: 1279-1288.
- Carranza, S., Arnold, E.N., Wade, E. & Fahd, S. 2004. Phylogeography of the false smooth snakes, *Macroprotodon* (Serpentes, Colubridae): mitochondrial DNA sequences show European populations arrived recently from Northwest Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 523-532.
- Carranza, S., Arnold, E.N. & Pleguezuelos, J.M. 2006. Mitochondrial DNA indicates the Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), are recent colonizers of the Iberian Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 532-546.
- Carranza, S., Arnold, E.N., Geniez, Ph., Roca, J. & Mateo, J.A. 2008. Radiation, multiple dispersal and parallelism in the skinks, *Chalcides* and *Sphenops* (Squamata: Scincidae), with comments on *Scincus* and *Scincopus* and the age of the Sahara Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1071-1094.
- Castella, V., Ruedi, M., Excoffier, L., Ibáñez, C., Arlettaz, R. & Hausser, J. 2000. Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Molecular Ecology*, 9: 1761-1772.
- Chapela, I.H. & Garbelotto, M. 2004. Phylogeography and evolution in matsutake and close allies inferred by analyses of ITS sequences and AFLPs. *Mycologia*, 96: 730-741.
- Chappel, J. & Schackleton, N.J. 1986. Oxygen isotopes and sea levels. *Nature*, 324: 137-139.
- Cheyland, G. 1990. Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. 227-262. In: Groves, R.H. & di Castri, F. (eds.), *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Claussen, M., Brovkin, V., Ganopolski, A., Kubatzki, C. & Petoukhov, V. 2003. Climate change in northern Africa: the past is not the future. *Climatic Change*, 57: 99-118.
- Collina-Girard, J. 2001. Atlantis off the Gibraltar Strait? Mith and Geology. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences serie II*, 333: 233-240.
- Cosson, J-F, Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P. & Vogel, P. 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, 14: 1151-1162.
- De Jong, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 99-164.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 68-73.
- Dobson, M. 1998. Mammal distributions in the western Mediterranean: the role of human intervention. *Mammal Review*, 28: 77-88.
- Dobson, M. & Wright, A. 2000. Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in north-west Africa. *Journal of Biogeography*, 27: 417-424.
- Donaire, D., Cuadrado, A., González, J.P. & Barnestein, J.A. 2001. Sobre la presencia de *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768) en la mitad sur de la Península Ibérica. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 15: 115-120.

- Duggen, S., Hoernle, K., van den Bogaard, P., Rüpke, L. & Phipps Morgan, J. 2003. Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 422: 602–605.
- Escoriza, D., Comas, M.M., Donaire, D. & Carranza S. 2006. Rediscovery of *Salamandra algira* Bedriaga, 1833 from the Beni Snassen massif (Morocco) and phylogenetic relationships of North African *Salamandra*. *Amphibia-Reptilia*, 27: 448-455.
- Fa, D.A., Finlayson, C., Giles, F., Finlayson, G. & Aguilera, J. 2001. Building Bridges: new perspectives on out of Africa. 31-34. In: Finlayson, C. (ed.), *Neanderthals and Modern Humans in Late Pleistocene of Eurasia*. Gibraltar Government Heritage Publications. Gibraltar.
- Fahd, S. 2001. *Biogéographie, Morphologie et Ecologie des ofidiens du Rif (Nord du Maroc)*. Tes. Doc., Fac. Sciences. Tetuán, Marruecos.
- Fahd, S. & Pleguezuelos, J.M. 1996. Los reptiles del Rif, I: Quelonios y Saurios. *Revista Española de Herpetología*, 10: 55-89.
- Fahd, S. & Pleguezuelos, J.M. 2001. Los reptiles del Rif (Norte de Marruecos), II: anfisbenios, ofidios. Comentarios sobre la biogeografía del grupo. *Revista Española de Herpetología*, 15: 13-36.
- Feldman, C.R. & Parham, J.F. 2004. Molecular systematics of Old World stripe-necked turtles (Testudines: *Mauremys*). *Asiatic Herpetological Research*, 10: 28-37.
- Ferliche, M. 1998. *Ecología reproductora de los Colúbridos del sureste de la Península Ibérica*, Tes. Doc. Univ.Granada. Granada.
- Ferliche, M., Pleguezuelos, J.M. & Santos, X. 2008. Reproductive ecology of the Montpellier snake *Malpolon monspessulanus* (Colubridae) and comparison with other sympatric colubrids in the Iberian Peninsula. *Copeia* 2008: 279-285.
- Flemming, N., Bailey, G. & Courtillot, V. 2003. Coastal and marine palaeo-environments and human dispersal points across the Africa-Eurasia boundary. 13. In: Brebbia, C.A. & Gambin, T. (eds.), *Maritime Heritage*. Wessex Institute of Technology. Southampton. UK; and University of Malta. Malta.
- Fritz, U., Fritzsche, G., Lehr, E., Ducotterd, J-M. & Müller, A. 2005a. The Atlas Mountains, not the Strait of Gibraltar, as a biogeographic barrier for *Mauremys leprosa* (Reptilia: Testudines). *Salamandra*, 41: 97-106.
- Fritz, U., Cadi, A., Cheylan, M., Coïc, Ch., Détaint, M., Olivier, A., Rosecchi, E., Guicking, D., Lenk, P., Joger, U. & Wink, M. 2005b. Distribution of mtDNA haplotypes (cyt b) of *Emys orbicularis* in France and implications for postglacial recolonization. *Amphibia-Reptilia*, 26: 231-238.
- Fritz, U., Barata, M., Busack, S.D., Fritzsche, G. & Castilho, R. 2006. Impact of mountain chains, sea straits and peripheral populations on genetic and taxonomic structure of a freshwater turtle, *Mauremys leprosa* (Reptilia, Testudines, Geoemydidae). *Zoologica Scripta*, 35: 97-108.
- Fromhage, L., Vences, M. & Veith, M. 2004. Testing alternative vicariance scenarios in western Mediterranean discoglossid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 308-322.
- Gantenbein, B. 2004. The genetic population structure of *Buthus occitanus* (Scorpiones: Buthidae) across the Strait of Gibraltar: calibrating a molecular clock using nuclear allozyme variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 519-534.
- Gantenbein, B. & Largiader, C.R. 2003. The phylogeographic importance of the Strait of Gibraltar as a gene flow barrier in terrestrial arthropods: a case study with the scorpion *Buthus occitanus* as a model organism. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 222-235.
- García, N. & Arsuaga, J.L. 2003. Last glaciation cold-adapted faunas in the Iberian Peninsula. *Deinsea*, 9: 159-169.
- García-París, M., Buchholz, D.R. & Parra, G. 2003. Phylogenetics relationships of Pelobatoidea re-examined using mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 12-23.
- Gasc, J.P. 1997. *Atlas of the Amphibians and Reptiles in Europe*. Museum Nationale de Histoire Naturelle-SEH, Paris.
- Giovannotti, M., Nisi-Cerioni, P., Kalbousi, M., Aprea, G. & Caputo, V. 2007. Phylogeographic inferences from the mtDNA variation of the three-toed skink, *Chalcides chalcides* (Reptilia: Scincidae). *Journal of Experimental Zoology*, 308B: 297-307.
- Gleed-Owen, D.P. 2001. A preliminary report on the late Pleistocene amphibians and reptiles from Gorham's Cave and Vanguard Cave, Gibraltar. *Herpetological Journal*, 11: 167-170.
- Gómez, F., Beauchamp, W. & Barazangi, M. 2000. Role of the Atlas Mountains (northwest Africa) within the African-Eurasian plate-boundary zone. *Geology*, 28: 775-778.
- Guicking, D., Joger, U. & Wink, M. 2002. Molecular Phylogeography of the Viperine Snake *Natrix maura* and the Dice Snake *Natrix tessellata*: first results. *Biota*, 3: 49-59.
- Guicking, D., Lawson, R., Joger, U. & Wink, M. 2006. Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 127-143.
- Harris, D.J., Carranza, S., Arnold, E.N., Pinho, C. & Ferrand, N. 2002. Complex biogeographical distribution of genetic variation within *Podarcis* Wall lizards across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography*, 29: 1-6.
- Harris, D.J., Batista, V. & Carretero, M.A. 2004a. Assessment of genetic diversity within *Acanthodactylus erythrurus* (Reptilia: Lacertidae) in Morocco and the Iberian Peninsula using mitochondrial DNA sequence data. *Amphibia-Reptilia*, 25: 227-232.
- Harris, D.J., Batista, V., Carretero, M.A. & Ferrand, N. 2004b. Genetic variation in *Tarentola mauritanica* (Reptilia: Gekkonidae) across the Strait of Gibraltar derived from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Amphibia-Reptilia*, 25: 451-459.
- Harris, D.J., Batista, V., Lymberakis, P. & Carretero, M.A. 2004c. Complex estimates of evolutionary relationships in *Tarentola mauritanica* (Reptilia: Gekkonidae) derived from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 855-859.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial recolonisation of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- Hofman, A., Maxson, L.R. & Arntzen, J.W. 1991. Biochemical evidence pertaining to the taxonomic relationships within the family Chamaeleonidae. *Amphibia-Reptilia*, 12: 245-265.

- Hopkins, T.S. 1985. Physics of the Sea. 116-117. In: Margalef, R. (ed.), *Key Environments: Western Mediterranean*. Pergamon Press Ltd. Oxford. U.K.
- Hsü, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press. Princeton.
- Hueso, F.A. 1997. *Biometría, fósidos y esquelocronología de la Culebra bastarda* Malpolon monspessulanus Hermann, 1804 en Extremadura. Tesis de Licenciatura. Univ. Extremadura. Badajoz.
- Kelly, C.M., Barker, N.P. & Villet, M.H. 2003. Phylogenetic of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. *Systematics Biology*, 52: 439-459.
- Kowalsky, K. 1991. L'histoire de la fauna de rongeurs de la zone aride de l'ancien monde pendant le Quaternaire. 167-175. In: Le Berre M. & Le Guelte L. (eds.), *Le Rongeur et l'Espace*. Chabaud, Paris. pp.
- Krijgsman, W. 2002. The Mediterranean: *Mare Nostrum* of Earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters*, 205: 1-12.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Siero, F.J. & Wilson, D.S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-654.
- La Greca, M. 1990. Considerazioni sul popolamento animale dell'Africa orientale. *Biogeographia*, 14: 541-579.
- Lario, J. 1996. *Ultimo y presente interglacial en el área de conexión Atlántico-Mediterráneo (Sur de España)*. Variaciones del nivel del mar, paleoclima y paleoambientes. Tesis Doctoral, Univ. Complutense. Madrid.
- Le Houerou, H.N. 1992. Outline of the biological history of the Sahara. *Journal of Arid Environments*, 22: 3-30.
- Lenk, P., Fritz, U., Joger, U. & Wink, M. 1999. Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). *Molecular Ecology*, 8: 1911-1922.
- Lo Brutto, S., Arculeo, M. & Sarà, M. 2004. Mitochondrial simple sequence repeats (SSR) and 12S-rRNA gene reveal two distinct lineages of *Crocodyrus russula* (Mammalia. Soricidae). *Heredity*, 92: 527-533.
- Lomolino, M.V. 1993. Winter filtering, immigrant selection and species composition of insular mammals of lake Huron. *Ecography*, 16: 24-30.
- Lonergan, L. & White, N. 1997. Origin of the Betic-Rif mountain belt. *Tectonics*, 16: 504-522.
- López-Martínez, N. & Sanchiz, F.B., 1981. Notas sobre los microvertebrados del yacimiento arqueológico de Pontones, Jaén. *Trabajos de Prehistoria*, 38: 134-138.
- Lynch, J.D. 1989. The gauge of speciation: on the frequencies of speciation. 527-556. In: Otte, D. & Andler, J. (eds.), *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publ. Sunderland. Massachusetts.
- Maldonado, A. 1989. Evolución de las cuencas mediterráneas y reconstrucción detallada de la Paleogeografía Cenozoica. 18-61. In: Margalef, R. (ed.), *El Mediterráneo Occidental*. Omega. Barcelona.
- Maldonado, M. & Uriz, M.J. 1995. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Gibraltar. *Journal of Biogeography*, 22: 89-110.
- Martínez-Solano, I., Gonçalves, H.A., Arntzen, J.W. & García-París, M. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*). *Journal of Biogeography*, 31: 603-618.
- Mateo, J.A., Pleguezuelos, J.M., Fahd, S., Geniez, Ph. & Martínez-Medina, F.J. 2003. *Reptiles y Anfibios de Ceuta y su entorno*. Instituto de Estudio Ceutíes. Ceuta.
- Mayol, J. 1997. Biogeografía de los anfibios y reptiles de las Islas Baleares. 371-379. In: Pleguezuelos, J.M. (ed.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología, 3. Universidad de Granada – Asociación Herpetológica Española. Granada.
- Minh, L., Christopher, J.R., William, McCord, P. & Mertz, L. 2006. Molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 517-531.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.C., da Fonseca, G.A. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Nagy, T.N., Joger, U., Wink, M., Glaw, F. & Vences, M. 2003. Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 270: 2613-2621.
- Nagy, Z.T., Lawson, R., Joger, U. & Wink, M. 2004. Molecular systematics or racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, 42: 223-233.
- Nagy, Z.T., Vidal, N., Vences, M., Granch, W.R., Puuwels, O.S., Winck, M. & Joger, U. 2005. Molecular systematics of African Colubroidea (Squamata: Serpentes). 221-228. In: Huber, B.A., Sinclair, B.J. & Lampe K-H. (eds.), *African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems*. Museum Koenig, Springer Verlag, Bonn.
- Oberprieler, C. 2005. Temporal and spatial diversification of Circum-Mediterranean Compositae-Anthemideae. *Taxon*, 54: 951-966.
- Palmer, M. & Cambefort, Y. 2000. Evidence for reticulate paleogeography: beetle diversity linked to connection-disjunction cycles of the Gibraltar strait. *Journal of Biogeography*, 27: 403-416.
- Palmer, M., Pons, G.X., Cambefort, I. & Alcover, J.A. 1999. Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography*, 26: 813-823.
- Paulo, O.S. 2001. *Phylogeography of reptiles of the Iberian Peninsula*. PhD. Thesis. Univ. of London. London.
- Paulo, O.S., Pinto, I., Bruford, M.W., Jordan, W.C. & Nicholls, R.A. 2002. The double origin of Iberian peninsular chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 1-7.
- Paulo, O.S., Pinheiro, J., Miraldo, A., Bruford, M.W., Jordan, W.C. & Nichols, R.A. 2008. The role of vicariance vs. dispersal in shaping genetic patterns in ocellated lizard species in the western Mediterranean. *Molecular Ecology*, 17: 1535-1551.
- Pickford, M. & Morales, J. 1994. Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112: 297-322.
- Pinho, C., Ferrand, N. & Harris, D.J. 2006. Reexamination of the Iberian and North African *Podarcis* (Squamata: Lacertidae) phylogeny based on increased mitochondrial DNA sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 266-273.
- Pleguezuelos, J.M. & Feriche, M. 1998. Reproductive biology of the secretive Mediterranean Colubrid, *Macroprotodon cucullatus*. *Herpetological Journal*, 8: 195-200.

- Pleguezuelos, J.M. & Feriche, M. 1999. Reproductive ecology of the Horseshoe Whip Snake, *Coluber hippocrepis*, in the Southeast of the Iberian Peninsula. *Journal of Herpetology*, 33: 202-207.
- Plötner, J. 1998. Genetic diversity in mitochondrial 12S rDNA of western Palaearctic water frogs (Anura, Ranidae) and implication for their systematics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 36:191-201.
- Prüser, F. & Mossakowski, D. 1998. Low substitution rates in mitochondrial DNA in Mediterranean carabid species. *Insect Molecular Biology*, 7: 121-128.
- Rage, J.C. 1986. The amphibians and reptiles at the Eocene-Oligocene transition in Western Europe: an outline of the fauna alteration. 309-310. In: Pomerol C. & Premoli-Silva I. (eds.), *Terminal Eocene Events*. Elsevier. Amsterdam.
- Real, R., Pleguezuelos, J.M. & Fahd, S. 1997. Distribution Patterns of Reptiles in the Riff Region (Northern Morocco). *African Journal of Ecology*, 35: 312-325.
- Recuero, E., Ainhoa, I., Xabier, R., Machordom, A. & García-Paris, M. 2007 Mitochondrial differentiation and biogeography of *Hyla meridionalis* (Anura: Hylidae): an unusual phylogeographical pattern. *Journal of Biogeography*, 34: 1207-1219
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46: 195-203.
- Saint-Girons, H. 1982. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetology*, 38: 5-16.
- Saint-Girons, H. 1986. Exemples de vicariance chez les Reptiles. *Bulletin d'Ecologie*, 17: 155-159.
- Sanmartín, A. 2003. Dispersal vs. Vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydemiae (Coleoptera, Scarabeoidea). *Journal of Biogeography*, 30: 1883-1897.
- Santos, X., Roca, J., Pleguezuelos, J.M., Donaire, D. & Carranza, S. 2008. Biogeography and evolution of the smooth snake *Coronella austriaca* (Serpentes: Colubridae) in the Iberian Peninsula: Evidence for Messinian refuges and Pleistocene range expansions. *Amphibia-Reptilia*, 29: 35-47.
- Schleich, H.H., Kästle, W. & Kabisch, K. 1996. *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books. Koenigstein.
- Smith, A.G., Smith, D.G. & Funnell, B.M. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Spaulding, W.G. 1991. Pluvial climatic episodes in North America and North Africa: types and correlation with global climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 84: 217-227.
- Steinfartz, S., Veith, M. & Tautz, D. 2000. Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonization of Central Europe from distinct source populations of *S. salamandra*. *Molecular Ecology*, 9: 397-410.
- Steininger, F.F., Rabeder, G. & Rogl, F. 1985. Land mammal distribution in the Mewditerranean Neogene: a consequence of geokinematic and climatic events. 559-571. In: Stanley D.J. & Wezel F.C. (eds.), *Geological evolution of the Mediterranean Basin*. Springer-Verlag. New York.
- Suc, J.P. 1989. Distribution latitudinale et étagement des associations végétales au Cénozoïque supérieur dans l'aire ouest-méditerranéenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5: 541-550.
- Szyndlar, Z. 1988. Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain). *Acta Zoologica Cracoviensis*, 31: 687-706.
- Szyndlar, Z. 2000. The Snakes (Reptilia, Serpentes) of the Miocene of Portugal. *Ciencias da Terra*, 14: 359-364.
- Szyndlar, Z. & Rage, J.C. 1990. West Palaearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes: Elapidae): interrelationships among extinct and extant species. *Amphibia-Reptilia*, 11: 385-400.
- Szyndlar, Z. & Schleich, H.H. 1994. Two species of the genus *Eryx* (Serpentes; Boidae; Erycinae) from the Spanish Neogene with comments on the past distribution of the genus in Europe. *Amphibia-Reptilia*, 15: 233-248.
- Taberlet, L., Fumagalli, A.G., Wust-Saucy, J.F. & Cosson. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- Vasconcelos, R., Carretero, M.A., Harris, D.J. 2006. Phylogeography of the genus *Blanus* (worm lizards) in Iberia and Morocco based on mitochondrial and nuclear markers. Preliminary analysis. *Amphibia-Reptilia*, 27: 339-346.
- Veith, M., Mayer, C., Samroui, B., Donaire, D. & Bogaerts, S. 2004. From Europe to Africa and viceversa: evidence for multiple intercontinental dispersal in ribber salamanders (Genus *Pleurodeles*). *Journal of Biogeography*, 31: 159-171.
- Velo-Antón, G., García-Paris, M. & Cordero, A. 2008. Patterns of nuclear and mitochondrial DNA variation in Iberian populations of *Emys orbicularis* (Emyidae): conservation implications. *Conservation Genetics*, 9: 1263-1274.
- Vigne, J.D. & Alcover, J.A. 1985. Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. *Actes 110 Congrès national des Sociétés savantes*. Montpellier. Sciences 28: 79-91.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Zangari, F., Cimaruta, R. & Nascetti, G. 2007. Genetic relationships of the western Mediterranean painted frogs based on allozymes and mitochondrial markers: evolutionary and taxonomic inferences (Amphibia, Anura, Discoglossidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 515-536
- Zardoya, R. & Doadrio, I. 1998. Phylogenetics relationships of Iberian cyprinids: systematics and biogeographical implications. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 265: 1365-1372.
- Zazo, C. 1999. Interglacial sea levels. *Quaternary International*, 55: 101-113.
- Zazo, C., Goy, J.L., Hillaire-Marcel, J., Lario, J., Dabrio, J., Hoyos, C.J., Bardaji, M., Silva, P.G. & Somoza, L. 2000. The record of hghstand sea-level during the last interglacials. 87-92. In: Finlayson, C., Finlayson G. & Fa, D. (eds.), *Gibraltar during the Quaternary. The southernmost part of Europe in the last two million years*. Gibraltar Government Heritage Publications Monographs, 1. Gibraltar.