



I. MURCIÉLAGOS FOSILES DE ESPAÑA. Paloma Sevilla

INTRODUCCION

Los murciélagos constituyen, después de los roedores, el orden de mamíferos con mayor número de especies, pero el conocimiento de sus fósiles está muy por detrás del de otros grupos menos frecuentes. Un motivo muy importante de esta subrepresentación de los murciélagos en el registro fósil es la fragilidad de su esqueleto, por lo que sus restos quedan reducidos casi exclusivamente a mandíbulas, maxilas o dientes aislados, a partir de los cuales ha de efectuarse su estudio. Otro motivo a considerar es la ausencia de depredadores especializados en murciélagos, tales como rapaces o carnívoros, que acumulen sus restos, como ocurre, por ejemplo, con los roedores. Un buen número de yacimientos ricos en micromamíferos parecen haberse originado precisamente a partir de acumulaciones de egagrópilas (CHALINE, 1974), excrementos de carnívoros (MELLET, 1974) o incluso de alimentación de reptiles. No obstante, ciertos hábitos de los murciélagos favorecen la formación de acumulaciones de restos que dan lugar a yacimientos excepcionalmente ricos. Nos referimos en concreto a la constitución de colonias, bien sean de hibernación, bien reproductivas. Los índices de mortalidad, relativamente altos durante la hibernación y/o reproducción, favorecen el acúmulo de restos de murciélagos en los lugares escogidos para formar estas agrupaciones. Cuando se trata de cuevas, las condiciones de humedad y temperatura constantes, así como la sedimentación continua, ayuda a su enterramiento en buen estado de conservación y, por tanto, aumentan sus probabilidades de llegar a convertirse en un fósil.

Este es el motivo de que la mayor parte de los buenos yacimientos de murciélagos se encuentren en rellanos de cuevas y fisuras, mientras que su representación en yacimientos fluvio-lacustres es muy baja, o incluso nula. No obstante, en la bibliografía existen descripciones de situaciones oportunistas de predación sobre murciélagos, que pueden conducir a acúmulos semejantes a los descritos para otros mamíferos (BAUER, 1956; DWYER, 1964; RUPRECHT, 1979; SILVA TABOADA, 1979; LESINSKI, 1983).

Además de la subrepresentación de los murciélagos en el registro fósil existen otros motivos que justifican la escasez de especies fósiles descritas. Uno de ellos radica en la evolución conservadora del grupo, que determina una amplia distribución estratigráfica de los taxones, lo que además limita su utilidad bioestratigráfica. No sólo influye a nivel genérico, como se manifiesta en Europa, donde un buen número de formas actuales tienen registros que se remontan al Paleógeno (p. ej., se conocen fósiles del género *Rhinolophus* desde el Eoceno medio, hace unos cuarenta y cinco millones de años), sino también a nivel de especie (existen restos de *Myotis nattereri* del Plioceno, de hace unos tres millones de años). Como consecuencia de esta baja tasa de cambio, el número de especies fósiles descritas es muy inferior al de cualquier otro grupo de mamíferos que presente una evolución más rápida.

Otro motivo es la dificultad de llevar a cabo una identificación sistemática de los restos cuando se encuentran en un estado muy fragmentario, obligando a llevar a cabo determinaciones a nivel de género, e incluso a veces de familia.

MATERIAL Y METODOS

Tipos de yacimientos

La formación de grandes colonias, así como las condiciones favorables de conservación y enterramiento que se dan en éstas, hacen que los rellenos de cuevas y fisuras constituyan los yacimientos más favorables para el hallazgo de murciélagos fósiles. Así, casi todos los yacimientos del Cuaternario y Plioceno con restos de quirópteros se encuentran en *karst*. Sin embargo, ocasionalmente también se encuentran restos en yacimientos de origen fluvial o lacustre, aunque en este caso suelen ser menos abundantes y de peor conservación. En este último tipo de yacimiento no es frecuente hallar mandíbulas o maxilas, sino que casi todos, los restos son dientes aislados, con frecuentes alteraciones en el esmalte, fracturas, etc. La mayoría de los yacimientos con restos de murciélagos del Mioceno o de mayor antigüedad estudiados en España son de este último tipo, lo que explica la escasez de datos de estas épocas.

El método de extracción de los restos de murciélagos del sedimento en el que se encuentran no varía de un tipo de yacimiento a otro, sino del grado de cementación de dicho sedimento. Así, si éste está suelto, el procedimiento suele

reducirse a su lavado a través de tamices de diferente luz y posterior separación de la lupa binocular de los restos óseos. Si el sedimento presenta cementación o compactación, no basta con el simple lavado con agua para disgregar los componentes, sino que es preciso acudir a otros procedimientos para conseguirlo. Lo más frecuente, sobre todo en los rellenos de cuevas y fisuras y también en algunos yacimientos de origen fluvio-lacustre, es que el cemento sea de naturaleza calcárea, por lo que la disgregación consiste en el ataque con un ácido débil, normalmente ácido acético. En otros casos es preciso el uso de agua oxigenada, ácido clorhídrico, etc. En cualquier caso, el procedimiento de extracción no presenta particularidades respecto al procedimiento de extracción general utilizado para la obtención de microvertebrados fósiles (KUMMEL y RAUP, 1965).

Una vez extraído e identificado el material, se tiene en cuenta el tipo de yacimiento del que proceden los restos, por su gran importancia a la hora de realizar interpretaciones de la paleofauna, ya que las especies representadas en unos y otros pueden ser muy diferentes. SIGE y LEGENDRE (1982) ponen esto en evidencia al realizar una revisión de los murciélagos fósiles de Europa: en los yacimientos de cueva o fisuras las especies son mayoritariamente cavernícolas, mientras que la representación de las arborícolas es mínima y, en la mayoría de los casos, nula. Por el contrario, en los yacimientos de origen fluvial o lacustre se encuentran fundamentalmente especies no cavernícolas, como ciertos Vespertiliónidos, Molóssidos, etc.

Debido a que los restos de murciélagos se encuentran frecuentemente fragmentados, diversos autores han desarrollado métodos de identificación basándose exclusivamente en la morfología de sus dientes, mandíbulas, articulación del codo, etc., es decir, de aquellos aspectos de la anatomía que muestran especializaciones a nivel genérico e incluso específico y que, además, se conservan en estado fósil (FELTEN *et al.*, 1973; MENU y SIGE, 1971; SEVILLA, 1986, 1988; MENU, 1985). De este modo se consigue suplir la información de un individuo completo con el estudio detallado de ciertas estructuras como los dientes, que presentan suficientes caracteres que permiten la identificación, incluso a nivel específico. Existen trabajos en los que se demuestra que el resultado del agrupamiento fenético de ciertas especies, empleando caracteres dentarios, tiene un alto grado de correlación con el agrupamiento fenético obtenido con los caracteres externos empleados habitualmente en la sistemática de los quirópteros (LEGENDRE, 1983; SEVILLA y LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1986). En otras palabras, el grado de fiabilidad de la identificación efectuada mediante caracteres dentarios parece suficientemente alto como para justificar la identificación de los fósiles de murciélagos a partir de sus dientes.

Identificación del material

Identificación a partir de los dientes. La identificación de los murciélagos fósiles se basa fundamentalmente en caracteres morfológicos dentarios y en menor grado en caracteres métricos. Esto se debe a que el relieve que presentan las cúspides y crestas de los dientes dificulta su orientación según planos definidos que permitan la obtención de medidas homogéneas. También se ve reflejado en el error estimado de las medidas, lo que da lugar a una variabilidad aparente superior a la que correspondería realmente a estas piezas. Este problema se subsana parcialmente efectuando las mediciones desde puntos de referencia fijos, en vez de buscar valores máximos de longitud y anchura.

De hecho, la morfología del diente por sí misma, sin necesidad de utilizar caracteres métricos, suele ser suficiente para llevar a cabo una identificación incluso a nivel de especie. Es más, la morfología dentaria no sólo tiene validez sistemática, sino que también posee valor filogenético, como muestra un trabajo de MENU (1989) en el que se reconstruye la filogenia de los Vespertilioninae a partir de su morfología dentaria.

Todas las piezas dentarias no tienen el mismo valor sistemático. Las más útiles son los caninos, cuartos premolares y molares, tanto superiores como inferiores, mientras que los incisivos y restantes premolares casi nunca permiten una identificación más fina que a nivel de género.

Los caninos superiores presentan variabilidad genérica y específica a nivel del desarrollo del talón lingual, cingulo, presencia y número de surcos longitudinales labiales y linguales de la cúspide, presencia de cúspides accesorias y curvatura de la cúspide principal y de la raíz.

En los caninos inferiores es importante el número de caras de la cúspide principal, su grado de curvatura distal, la localización y procedencia de las cúspides accesorias y el desarrollo del talón distal y del cingulo.

En el cuarto premolar superior es fundamental para su identificación el desarrollo del talón lingual, la presencia de estilo mesial, la continuidad del cingulo y el desarrollo sobre éste de una cúspide accesorias en la zona anterolingual.

Los cuartos premolares inferiores se identifican a partir de la forma de su contorno en vista oclusal, desarrollo del cíngulo y su forma en vista labial, presencia de cresta anterior y presencia de estilos linguales en los bordes anterior y posterior del cíngulo.

De todas las piezas dentarias, las que más información tienen para la identificación a nivel de especie son los molares, especialmente los superiores (fig. 1.a). En éstos es importante el contorno en vista oclusal, que presenta poca variabilidad, el desarrollo relativo de las diferentes crestas que constituyen el ectofofo, la presencia de paralofo, metalofo, metaconulo y paraconulo, las alturas relativas de las cúspides, presencia de talón, que puede llevar o no una cúspide adicional, hipocono, y el desarrollo del cíngulo y su continuidad.

Figura 1. Nomenclatura dentaria. **A: molares superiores.** 1: Parastilo. 2: Paracono. 3: Ectolofo. 4: Metacono. 5: Paralofo. 6: Paraconulo. 7: Protocono. 8: Hipocono. 9: Talón. 10: Metaconulo. 11: Metalofo. **B: molares inferiores.** 12: Paraconido. 13: Protocónido. 14: Hipocónido. 15: Postcréstida. 16: Hipoconúlido. 17: Entocónido. 18: Entocréstida. 19: Metaconido. Trgd.: Trigónido. Tld.: Talónido.

Teeth nomenclature. A: upper molars. 1: Parastyle. 2: Paracone. 3: Ectoloph. 4: Metacone. 5: Paraloph. 6: Paraconule. 7: Protocone. 8: Hypocone. 9: Talon. 10: Metaconule. 11: Metaloph. B: Lower molars. 12: Paraconid. 13: Protoconid. 14: Hypoconid. 15: Postcristid. 16: Hypoconulid. 17: Entoconid. 18: Entocristid. 19: Metaconid. Trgd.: Trigonid. Tld.: Talonid.

Figura 2. A: molar myotodonto. B: molar nyctalodonto.
A: *Myotodont molar*. B: *Nyctalodont molar*.

En los molares inferiores (fig. 1.b), el primer carácter a observar es la disposición de la entocréstida posteréstida en el talónido, ya que éste es un carácter constante a nivel de género (excepto en *Pipistrellus*). Este carácter define dos morfologías: la «myotodonta», que se encuentra en *Myotis*, y la «nyctalodonta», en *Nyctalus* (MENU y SIGE, 1971) (fig. 2). También son significativos el grosor del cíngulo en vista labial, el desarrollo relativo del talónido con respecto al trigónido, la forma del paralófidio y de la entocréstida en vista oclusal, así como la altura y localización relativa de las cúspides.

En los terceros molares de los murciélagos insectívoros, superiores e inferiores, existe una reducción parcial de la corona, reducción que varía no sólo a nivel genérico, sino también específico, de modo que el grado de reducción distal de los terceros molares es un dato útil para llevar a cabo la identificación de las especies.

Figura 3. Nomenclatura de la epifisis distal del húmero. 1: proceso estiloide. 2: tróclea. 3: cóndilo. 4: epicóndilo. 5: epitróclea.

Nomenclature for the distal epiphyses of the humera. 1: styloid process. 2: trochlea. 3: condylus. 4: epicondylus. 5: epitrochlea.

Identificación a partir de los números. Los húmeros poseen caracteres diagnósticos claros a nivel genérico. No siempre es fácil la identificación específica, sobre todo cuando se trata de distinguir entre especies del mismo género y de talla próxima, ya que presentan una morfología muy similar y un alto grado de solapamiento en cuanto a la talla. El método de identificación de los húmeros está detallado en FELTEN *et al.*, 1973. Consiste, fundamentalmente, en el análisis de la forma y tamaño del proceso estiloide, en el desarrollo de la epitróclea y del epicóndilo, y de la profundidad del surco entre la tróclea y el cóndilo y del cóndilo al epicóndilo (fig. 3).

REGISTRO FOSIL EN ESPAÑA

Si los datos de murciélagos fósiles en Europa, en comparación con los de otros grupos de mamíferos, son escasos, más lo son en España. No obstante, en los últimos años ha aumentado ligeramente el conocimiento sobre murciélagos fósiles españoles, proporcionando una visión, al menos general, de lo que parece haber sido su evolución desde el Oligoceno (tabla I).

Los datos más antiguos se remontan al Oligoceno, aunque actualmente se encuentra en estudio material procedente de yacimientos del Eoceno. El único yacimiento ibérico del Oligoceno hasta ahora conocido con fauna de murciélagos es el de Carrascosa del Campo (Cuenca). Es de tipo fluvio-lacustre y en él se han identificado restos de una especie del género *Megaderma*, dos de *Hipposideros* y una de *Rhinolophus* (SEVILLA, 1990). *Megaderma lopezae* de Carrascosa es una especie de pequeño tamaño, similar al *Megaderma spasma* actual. Las dos especies

del género *Hipposideros* pertenecen al subgénero fósil *Pseudorhinolophus*, con representantes fósiles en el Eoceno y Oligoceno. Una de ellas, *Hipposideros (Pseudorhinolophus) minor* es de tamaño pequeño, mientras que *Hipposideros (Pseudorhinolophus) conquensis* es de tamaño intermedio. Las especies del género *Pseudorhinolophus* se diferencian de los otros dos subgéneros de *Hipposideros* fósiles, *Syndesmotis* y *Brachhipposideros*, por la ausencia de cúspide accesoria en el canino superior, presente en los otros dos subgéneros, y por mostrar menordesarrollo del proceso coronoide en la mandíbula.. La especie de Carrascosa perteneciente al género *Rhinolophus* es de pequeño tamaño, ligeramente mayor que *Rhinolophus hipposideros* actual.

Tabla 1.
REGISTRO DE MURCIÉLAGOS FÓSILES EN ESPAÑA
Fossil record of bats in Spain.

	YACIMIENTOS KARSTICOS	YACIMIENTOS FLUVIALES
PLEISTOCENO	<i>Tadarida (1s)</i>	<i>Pipistrellus sp.</i>
	<i>Miniopterus (1s)</i>	
	<i>Eptesicus (1s)</i>	
	<i>Plecotus (2s)</i>	
	<i>Nyctalus (2s)</i>	
	<i>Pipistrellus (1s)</i>	
	<i>Myotis (5s)</i>	
	<i>Barbastella (4s)</i>	
	<i>Rhinolophus (1s)</i>	
PLIOCENO	<i>Miniopterus schreibersi</i>	<i>Rhinolophus delphinensis</i>
	<i>Miniopterus sp.</i>	
	<i>Myotis bechsteini</i>	
	<i>Myotis nattereri</i>	
	<i>Myotis daubentoni</i>	
	<i>Myotis cf. myotis</i>	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	
	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	
	<i>Megaderma gaillardi</i>	<i>Tadarida helvetica</i>
	<i>Rhinolophus delphinensis</i>	<i>Tadarida sp.</i>
	<i>Rhinolophus grivensis</i>	<i>Myotis boyeri</i>
	<i>Rhinolophus sp.</i>	<i>Myotis div sp.</i>
		<i>Rhinolophus grivensis</i>
		<i>Rhinolophus div sp.</i>
OLIGOCENO		<i>Megaderma lopezae</i>
		<i>Hipposideros minor</i>
		<i>Hipposideros conquensis</i>
		<i>Rhinolophus sp.</i>

La especie de Carrascosa perteneciente al género *Rhinolophus* es de pequeño tamaño, ligeramente mayor que

Rhinolophus hipposideros actual.

En el Mioceno, las citas de murciélagos fósiles son algo más frecuentes. Así, entre los yacimientos fluvio-lacustres destacan los de Buñol (ADROVER, 1968), Navarrete (ADROVER, 1972), Salobreña (AGUILAR *et al.*, 1984), Fuenmayor (MARTÍNEZ SÁNCHEZ, 1987) y Puente Minero (ALCALÁ *et al.*, 1991), con restos de Molósidos, Rinolófidos y Vespertiliónidos, algunos identificados sólo a nivel de género. En contraste, las especies representadas en el yacimiento kárstico de Escobosa (SESE, 1980, 1986) pertenecen a los géneros *Rhinolophus*, *Hipposideros* y *Megaderma*. Entre los diversos Molósidos descritos del Mioceno hay una especie, *Tadarida helvetica*, que se caracteriza por ser de menor tamaño que *Tadarida teniotis* actual, pero con un aspecto más robusto. Los molares superiores presentan el hipocono menos desarrollado y el talón menos independizado que en la especie actual. Los molares inferiores manifiestan variabilidad en la disposición nyctalodonta/myotodonta, incluso dentro de la misma hemimandíbula, de modo que los molares anteriores suelen ser myotodontos, mientras que el tercero es nyctalodonto. La mandíbula es más robusta en la especie fósil, con el proceso articular y el coronoide mucho más desarrollados. Asimismo, se aprecia un dimorfismo sexual, que se refleja en la talla y robustez de la dentición, especialmente en los caninos. Otra especie bien caracterizada en los yacimientos fluvio-lacustres del Mioceno español es *Myotis boyeri*, de talla mediana, dientes robustos, premolares relativamente grandes y poca reducción distal en los terceros molares. Además de estas dos especies se han descrito formas indeterminadas de los géneros *Tadarida*, *Myotis*, *Rhinolophus* y de algunos Vespertiliónidos de géneros indeterminados. La fauna del yacimiento kárstico, de Escobosa, incluye tres especies bien caracterizadas, dos de ellas del género *Rhinolophus*, y otra del género *Megaderma*. *Rhinolophus delphinensis* es de gran talla, aunque inferior a la de *Rhinolophus ferrumequinum* actual. En comparación con ésta, muestra premolares proporcionalmente más robustos, molares inferiores más estrechos y con cúspides más bajas, y molares superiores con talones menos desarrollados, aunque más anchos. *Rhinolophus grivensis* está relacionada, al menos en cuanto a talla, con *Rhinolophus euryale* actual, aunque ligeramente inferior a ésta. Sus diferencias con la especie actual son similares a las descritas para *Rhinolophus delphinensis* con *Rhinolophus ferrumequinum* actual, es decir, premolares proporcionalmente más robustos y menor reducción distal en los terceros molares. *Megaderma gaillardi* de Escobosa se caracteriza por ser de talla y morfología similar a la especie actual *Megaderma (Macroderma) gigas*.

Los datos del Plioceno hasta ahora conocidos proceden exclusivamente de yacimientos kársticos, como Layna (SIGE y LEGENDRE, 1982) y Casablanca (ESTEBAN-AENLLE, 1985), con diversas especies de *Rhinolophus*, *Myotis* y *Miniopterus*. En el yacimiento de Layna se cita la presencia de *Rhinolophus delphinensis*, pero la fauna del yacimiento de Casablanca, del Plioceno superior, tiene especies «modernas», muy relacionadas con las actuales (SEVILLA, en prep.). Dentro del género *Rhinolophus* hay restos de tres de las cuatro especies que se encuentran actualmente en la Península: *R. ferrumequinum*, *R. mehelyi* y *R. hipposideros*; dentro de *Myotis* aparecen *M. nattereri*, *M. daubentonii*, una forma de *M. bechsteinii* más robusta que la actual y otra de *Myotis* similar a *Myotis myotis*. Del género *Miniopterus* hay dos especies presentes en Casablanca, una es *M. schreibersii* y otra muy similar a la anterior, pero de doble talla. Finalmente, el género *Plecotus* se encuentra también representado en Casablanca por *P. auritus*.

Los yacimientos del Pleistoceno con restos de murciélagos son numerosísimos, la mayor parte de ellos procedentes de rellenos de cuevas, aunque también existen datos de un yacimiento fluvial, el de Aridos (Madrid), del Pleistoceno medio, con restos de *Pipistrellus*, posiblemente *P. savii* (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1980). Cubren prácticamente toda la geografía nacional, aunque faltan datos del norte de España (Galicia, Cantábrico, País Vasco, Aragón y Cataluña), donde las numerosísimas cuevas del Cantábrico, ocupadas como refugio por el hombre durante el Pleistoceno, han de contener sin duda alguna restos de murciélagos.

En el Pleistoceno inferior todavía se encuentran especies que difieren ligeramente en cuanto a talla de las actuales. Como ejemplo está el yacimiento de La Unión, con una población de *Myotis myotis* y *Rhinolophus mehelyi* cuyas tallas se sitúan en el extremo superior del rango de variabilidad de las formas actuales (SEVILLA, 1988). En el yacimiento de Las Yedras, del final del Pleistoceno inferior o principios del Pleistoceno medio, existen restos de *Myotis* de gran talla que pueden ser atribuidos indistintamente a *M. myotis* o *M. blythi*.

A partir del Pleistoceno medio, en numerosos yacimientos como los de Prádena, Guardo, El Higuero (SEVILLA, 1988), Son Bou (REUMER, 1982), no se observan diferencias con respecto a las especies actuales, salvo en el de Las Granjas, donde se han encontrado restos de *Eptesicus aff. serotinus* de talla superior a la especie actual. En el yacimiento de Atapuerca (SEVILLA, *op. cit.*) se ha recuperado un molar superior, de morfología similar a la de *Myotis myotis*, pero de talla superior a ésta. Finalmente, del yacimiento fluvial de Aridos (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1980) existe un resto de *Pipistrellus*, similar a *P. savii*, pero también de talla superior.

Ya en el Pleistoceno superior la fauna es idéntica a la actual. En la Cueva del Agua, La Carihuela y El Reguerillo las asociaciones parecen indicativas de fases frías (SEVILLA, *op. cit.*), mientras que en el abrigo La Torre del Diablo, en Gibraltar, de donde procede la única cita en ibérica de *Tadarida* del Pleistoceno (BATE, 1928) y, posiblemente, Cova Negra (PÉREZ RIPOLL, 1977), la fauna parece indicar un clima templado.

Todas las especies, cavernícolas distribuidas en la actualidad en la Península Ibérica se encuentran representadas en un yacimiento u otro del Pleistoceno, como muestra una revisión reciente de SEVILLA (1989). También se tienen datos de algunas especies arborícolas, como *Nyctalus lasiopterus*, *Nyctalus leisleri*, o de hábitat desconocido durante el Pleistoceno (posiblemente cuevas), como *Tadarida teniotis*. Hasta el momento, de las veinticinco especies que habitan actualmente la Península Ibérica no se han reconocido, durante el Pleistoceno, seis: *Myotis capaccinii*, *M. daudentonii*, *M. mystacinus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus kuhlii* y *P. nathusii*. Precisamente coincide en que son especies poco frecuentes en cuevas o egagrópilas, o poco abundantes en la Península.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos a partir del estudio de los murciélagos fósiles son de diversa naturaleza: paleobiológicos, paleoecológicos y biogeográficos, fundamentalmente, con numerosas aplicaciones, que permiten llevar a cabo interpretaciones de naturaleza diversa.

Resultados paleobiológicos

Los murciélagos constituyen un grupo interesante para estudios de evolución, pues presentan una diferenciación rápida y temprana, a partir de los primeros mamíferos. Posiblemente en el Paleoceno, o incluso en el Cretácico, como lo demuestra el hecho de que los primeros fósiles del Eoceno de Messel (Alemania) o de Wyoming (Estados Unidos), son ya murciélagos con sólo algunos caracteres primitivos. Sin embargo, en el momento en el que ya se muestran diferenciados como tal, manifiestan una evolución extremadamente lenta, como se ha comentado al principio del capítulo.

No obstante, se observan ciertas tendencias en la evolución de los murciélagos, algunas de las cuales son relativamente generales para los mamíferos. Observando el registro fósil se pone de manifiesto una tendencia fundamental en la evolución de la dentición, que consiste en el acortamiento de la longitud de la serie dentaria. Esto se lleva a cabo por varios mecanismos que se presentan solos o combinados. Fundamentalmente son el apretamiento de las piezas en la mandíbula o maxila, reducción del tamaño de algunas piezas dentarias (incisivos y premolares anteriores) o pérdida de algunas piezas dentarias, que, igual que en el caso de la reducción de tamaño, afecta, en la mayoría de los casos, a los incisivos y premolares anteriores.

Otra tendencia bastante generalizada es la reducción distal del tercer molar, tanto superior como inferior, que, considerando sólo las especies europeas, parece mínima en Rinolofidos y máxima dentro de algunos Vespertilionidos.

Esta característica observada en la dentición es el reflejo general de la disminución de la talla corporal. Sin embargo, esto es sólo un reflejo evidenciado desde el Plioceno, puesto que del Oligoceno al Plioceno la tendencia parece ser inversa, es decir, hacia el aumento de talla. Así, si se observa la evolución de la línea de *Rhinolophus ferrumequinum* desde el Mioceno, se aprecia una gradual disminución de talla, reflejada en que su representante en el Mioceno (*R. delphinensis*) es más pequeño que la especie actual. Su descendiente, *R. postdelphinensis*, es algo mayor que su antecesor, y ya en el Plioceno, *R. macrorhinus* es, incluso, superior que la especie actual. En el Pleistoceno medio los restos de *R. ferrumequinum* entran en el rango de variabilidad actual, pero ocupando los límites superiores. Otro ejemplo similar se da en la línea de *R. euryale*, en la que su representante, *R. grivensis* (Mioceno), presenta una talla ligeramente inferior a la especie actual, pero en el Plioceno es ligeramente superior y vuelve a disminuir en el Pleistoceno hasta la talla actual.

En algunos Vespertilionidos también se observa esta tendencia reciente a la disminución de talla. Tal es el caso del antecesor de *Eptesicus serotinus*, conocido como *E. praeglacialis*, que todavía en el Pleistoceno medio muestra una talla superior. En *Barbastella* se observa el mismo fenómeno con respecto a su posible antecesor del Pleistoceno medio, *Barbastella rostrata*. En Myotisesta tendencia es más difícil de seguir, debido a la existencia de especies de talla y morfología similar, por lo que el establecimiento de las relaciones antecesor/descendiente en las diferentes líneas evolutivas es menos evidente.

Resultados bioestratigráficos

Para que un taxón tenga utilidad bioestratigráfica debe cumplir dos condiciones: que sea un fósil frecuente y que muestre una evolución rápida. En principio, los murciélagos no cumplen ninguno de estos dos requisitos, por lo que su utilidad bioestratigráfica es escasa. No obstante, la existencia de ciertas tendencias, como las que se han descrito en el apartado anterior, y con una buena documentación pueden llegar a presentar utilidad bioestratigráfica. Así, la disminución gradual de talla de *E. praeglacialis*/*E. serotinus* a lo largo del Pleistoceno se ha empleado con fines bioestratigráficos en algún yacimiento de Europa central.

Resultados paleoecológicos

Una de las aplicaciones de mayor interés realizadas a partir del estudio de los murciélagos fósiles es su utilización como indicadores paleoecológicos, fundamentalmente para llevar a cabo interpretaciones paleoclimáticas. Estas se realizan partiendo de la presencia en una asociación fósil de una especie o conjunto de especies con unas exigencias ecológicas restringidas y conocidas y utilizando el principio del actualismo.

Así, las asociaciones de especies halladas en España, en yacimientos de edad anterior al Plioceno, indican climas más cálidos que el actual. Esta conclusión se obtiene a partir de la abundancia en los yacimientos fluvio-lacustres de Molossidae junto a Rhinolophidae e Hipposideridae, asociación que en la actualidad sólo se encuentra en zonas de clima subtropical. En los yacimientos kársticos de edad anterior al Plioceno la asociación de especies está constituida por Rhinolophidae, Hipposideridae y Megadermatidae, típica también en la actualidad en climas tropicales.

A partir del Plioceno superior las agrupaciones de especies ponen de manifiesto un enfriamiento gradual del clima. Así, a finales del Plioceno desaparecen los indicadores de climas cálidos (*Hipposideros*, *Megaderma* y *Tadarida*), aunque todavía se pueden interpretar como de tipo templado-cálido por la abundancia relativa de formas de talla media, tales como *Miniopterus* y *Rhinolophus*.

En el Pleistoceno hay yacimientos que indican claramente la existencia de fases climáticas frías. Esto se puede interpretar de diversas maneras, bien a partir de la presencia de «indicadores fríos», como son la abundancia de formas de montaña en yacimientos de baja altitud (p. ej., *Barbastella*), o la abundancia de especies arborícolas, que en condiciones de frío extremado tienden a refugiarse en la entrada en las cuevas (p. ej., *Nyctalus*), y también por la baja diversidad observada en algunos yacimientos que parecen reunir condiciones claramente favorables para haber albergado colonias interespecíficas.

Otro resultado paleoecológico es la detección de cambios en las abundancias relativas de las especies a lo largo del tiempo. Esto es especialmente interesante si se consideran estos cambios a lo largo del Pleistoceno, pues aportan datos importantes a tener en cuenta en el status actual de las especies.

Por último, en ciertos casos también es posible determinar el uso que hacían los murciélagos del refugio en el que se han acumulados sus restos. La presencia de dientes de leche, que no siempre se conservan debido a su fragilidad, permite deducir que la especie en cuestión ocupaba ese lugar durante la época de cría. También se puede obtener esta misma conclusión a partir del estudio del desgaste de las piezas dentarias, aunque no se hayan recuperado piezas dentarias deciduas, pues un porcentaje anormalmente alto de piezas sin desgaste, o con un desgaste muy ligero, es indicativo de una alta presencia de crías y, por tanto, la presencia de una colonia reproductiva en ese lugar. Así, por ejemplo, en el yacimiento del Pleistoceno superior de La Carihuela en Granada (SEVILLA, 1988) se han recogido piezas dentarias deciduas de *Myotis myotis*, por lo que se ha deducido que esa cueva era utilizada por esta especie para criar. Otro ejemplo es el del yacimiento de Las Granjas, del Pleistoceno medio (SEVILLA, ined.), que era utilizado por esa misma especie también como lugar de cría. Esto se ha deducido por el alto porcentaje de molares sin desgaste, frente a un bajísimo porcentaje de los que tienen un desgaste medio o elevado.

Resultados biogeográficos

Entre los datos biogeográficos de interés aportados por el estudio de los murciélagos fósiles en España están los cambios observados en la distribución de algunas especies a lo largo del Cuaternario. Posiblemente ello ha tenido lugar como consecuencia de las fluctuaciones climáticas y de los cambios en la distribución de la vegetación durante el Pleistoceno. Aunque la mayor parte de las especies actuales parecen haber tenido una distribución similar a la actual desde el Pleistoceno inferior o medio, en algunas se intuye una reducción de su área de distribución en la actualidad. Este es el caso de algunas especies arborícolas como *Myotis bechsteinii*, *M. emarginatus*, *Nyctalus leisleri*, *N. lasiopterus* y *Barbastella barbastellus*, cuyos restos han sido hallados en yacimientos localizados en zonas fuera de su área de distribución actual (SEVILLA, 1989). Estos cambios bien podrían deberse a la reducción

en la extensión de las áreas boscosas en la Península durante el Holoceno.

Otro cambio de distribución geográfica detectado, y de más difícil interpretación, es el de *Rhinolophus mehelyi*. El registro indica que la presencia de esta especie en la Península se remonta, al menos, al Pleistoceno inferior, cuando era muy abundante en la zona sur. Posiblemente se trate de un problema de competencia con *R. euryale*, con la que suele aparecer asociado a partir del Pleistoceno medio, y que conserva en la actualidad una distribución más amplia que la de *R. mehelyi*.

Un problema de biogeografía histórica que posiblemente se resuelva cuando existan datos del Pleistoceno y Cuaternario del norte de África, es el de la colonización de Europa por parte de los pares de especies *Myotis myotis* y *M. blythi* y de *Rhinolophus euryale* y *R. mehelyi*. Mientras en Europa oriental no existe registro de la presencia de *M. myotis* ni de *R. mehelyi* hasta el Holoceno, en España estas dos especies ya se encuentran desde el Pleistoceno inferior. Por el contrario, *M. blythi* y *R. euryale*, presentes en Europa oriental desde el Plioceno superior, no se encuentran registrados en la Península hasta el Pleistoceno medio (*R. euryale*) o hasta el Holoceno (*M. blythi*).

CONCLUSIONES

El estudio de la fauna de murciélagos fósiles de España, aunque se encuentra todavía en una fase temprana, permite extraer una serie de conclusiones sobre lo que ha debido ser la historia de este orden en la Península Ibérica desde su aparición en el Eoceno. Por un lado, parece que no difiere de forma importante con lo que se ha observado en el resto de Europa occidental y central durante el Terciario, aunque en el Cuaternario se encuentra una mayor diversidad de especies en la Península, y unas asociaciones indicativas de menos frío que en las regiones de Europa citadas.

La información que se extrae de yacimientos kársticos y fluvio-lacustres es complementaria y se necesita de ambas para realizar las reconstrucciones de un panorama faunístico completo. No obstante, la utilización de ambas fuentes de información se encuentra limitada por el hecho de que la mayor parte de los yacimientos con restos de murciélagos hasta el Plioceno son de origen fluvial o lacustre y a partir de entonces dominan los de origen kárstico. Desde el Oligoceno hasta mediados del Plioceno, la fauna ibérica de murciélagos parece ser de clima subtropical, similar al del norte de África en la actualidad, dominada por los géneros *Tadarida*, *Rhinolophus*, *Hipposideros* y *Megaderma*, junto a otras especies de Vespertiliónidos.

A partir del Plioceno superior la fauna cambia de forma importante, relacionándose con el enfriamiento gradual del clima. Inicialmente aparece un clima templado-cálido, con especies del género *Rhinolophus* y *Miniopterus*, acompañadas de Vespertiliónidos de los géneros *Myotis* y *Plecotus*. Posteriormente, en el Pleistoceno, se tiende hacia un clima templado, como el que reina actualmente en la Península, en el que se detectan fases frías coincidiendo con las glaciaciones. Esta época está marcada por la presencia de indicadores «fríos» como *Barbastella* y especies arborícolas en yacimientos de cueva.

En cuanto a la composición de especies, la fauna de murciélagos en España es idéntica a la actual a partir del Pleistoceno medio, aunque se observan diferenciadas, en cuanto a abundancias relativas y la distribución geográfica de algunas de ellas.

RESUMEN

En este trabajo se presenta el estado actual do conocimiento de los murciélagos fósiles en España, describiendo la metodología empleada para el estudio de esta fauna, así como los resultados que aportan los datos obtenidos hasta el momento, algunos de los cuales son de interés para el estudio de los murciélagos actuales. Asimismo, se relacionan las especies registradas desde el Oligoceno hasta la actualidad, y se comentan algunas tendencias observadas en la evolución de la dentición de los murciélagos.

SUMMARY

A general view of the knowledge on the fossil bats of Spain is presentes in this paper. The methodology used for the study of this fauna, as well as the results obtained up to the moment is described. A brief relation of the fossil species published up to now is given, from the Oligocene to the present. Finally, the results obtained with the study of fossil bats are commented, including certain trends observed in the evolution of the dentition of European Chiroptera, as well as other results with applications in the study of recent bats.

BIBLIOGRAFIA

- ADROVER, R. (1968): «Los primeros micromamíferos de la Cuenca valenciana en Buñol» (nota preliminar). *Acta Geológica*, 3: 78-80.
- ADROVER, R. (1972): «Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (provincia de Teruel, España)» (nota preliminar). *Acta Geológica Hispánica*, 7 (6): 176-177.
- AGUILAR, J. P.; GRANDY, L. D., y THALER, L. (1984): «Les rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le problème de la migration messinienne.» *Paleobiologie Continentale*, XIV (2): 3-17.
- ALCALÁ, L.; SESE, C.; HERRÁEZ, E., y ADROVER, R. (1991): «Mamíferos del Turolense inferior de Puente Minero (Teruel, España)». *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 86 (1-4): 205-251.
- BATE, D. M. A. (1928): «Excavation of a Mousterian Rockshelter at Devil's Tower, Gibraltar». *Journal Royal Anthropological Institute*, LVIII: 92-109.
- BAUER, K. (1956): «Schleiereule (*Tyto alba* Scop.) als Fledermausjäger». *Journal of Ornithology*, 97: 335-340.
- CHALINE, J. (1974): *Les Proies des Rapaces*. Doin Editeurs. París, 141 pp.
- DWYER, P. D. (1964): «Fox predation on cave-bats». *Australian Journal of Sciences*, 26:397-398.
- ESTEBAN AENLLE, F. J. (1985): *Estudio paleontológico de los Arvicólidos (Rodentia, Mammalia) del Plioceno Superior del Yacimiento de Casablanca (Almenara, Castellón)*. Tesis de licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.
- FELTEN, H.; HELFRICHT, A., y STORCH, G. (1973): «Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus». *Senckenbergiana Biologica*, 54: 291-297.
- KUMMEL, B., y RAUP, D. (eds.) (1965): *Handbook of Paleontological Techniques*. Editorial Freeman and Co.
- LEGENDRE, S. (1983): *Approche paléontologique des représentants actuels du groupe Tadarida (Mammalia, Chiroptera, Molossidae)*. Tesis doctoral. Universidad de Montpellier.
- LESINSKI, G. (1983): «The tawny owl *Strix aluco* L. hunts bats». *Przeglad Zoologiczny*, XXVII, 3: 371-372.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1980): «Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid)». *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Publicaciones de la Excma. Diputación Provincial de Madrid.
- MARTÍNEZ SÁNCHEZ, J. (1987): *Estudio paleontológico de los Micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja)*. Publicaciones del Instituto de Estudios Riojanos.
- MELLET, J. S. (1974): «Scatological origin of Microvertebrate fossil accumulations». *Science*, 185: 349-350.
- MENU, H. (1985): «Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 1ere Partie: Etude des morphologies dentaires». *Paleovertebrata*, 15 (2): 71-128.
- MENU, H. (1989): «Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 2^{ème} Partie: Implications systématiques et phylogéniques». *Paleovertebrata*, 17 (3): 77-150.
- MENU, H., y SIGE, B. (1971): «Nyctalodontie et Myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les Chiroptères entomophages». *CRS. Academie des Sciences de Paris*, 272: 1735-1738.

- PÉREZ RIPOLL, M. (1977): *Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia)*. Servicio de Investigaciones Prehistóricas de la Diputación Provincial de Valencia, 53: 1-147.
- REUMER, J. W. (1982): «Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain». *Proceedings Koninkliche Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 85 (1): 77-87.
- RUPRECHT, A. (1979): «Bats (Chiroptera) as constituents of the food of barn owls *Tyto alba* in Poland». *Ibis*, 121: 489-494.
- SESE BENITO, C. (1980): *Los micromamíferos del Mioceno medio de Escobosa de Calatañazor (Soria)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- SESE BENITO, C. (1986): «Chiroptera (Mammalia) del yacimiento del Mioceno medio de Escobosa de Calatañazor (Soria, España)». *Estudios Geológicos*, 42: 33-39.
- SEVILLA, P. (1986): «Identificación de los principales Quirópteros ibéricos a partir de sus dientes aislados. Valor sistemático de los caracteres morfológicos y métricos dentarios». *Doñana. Acta Vertebrata*, 13: 111-130.
- SEVILLA, P. (1988): «Estudio Paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español». *Paleontologia i Evolució*, 22: 3-233.
- SEVILLA, P. (1989): «Quaternary fauna of bats in Spain: Paleoecologie and biogeographic interest». En HANAK, V.; HORACEK, I., y GAISLER, J. (eds.): *European Bat Research 1987*. Charles University Press. Praga, pp. 349-355.
- SEVILLA, P. (1990): «Rhinolophoidea (Chiroptera, Mammalia) from the Upper Oligocene of Carrascosa del Campo (Central Spain)», *Geobios*, 23 (2): 173-188.
- SEVILLA, P., y LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1986): «Comparative Systematic value between Dental and External/Skeletal features in Western European Chiroptera». En RUSSELL, D.E.; SANTORO, J. P., y SIGOGNEAU-RUSSEL, D. (eds.): *VIIth International Symposium on Dental Morphology*. Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Série C, 53: 255-266.
- SIGE, B., y LEGENDRE, S. (1982): «L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen: l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluviolacustres». *Mémoires de Biospéléologie*, X: 209-225.
- SILVA TABOADA, G. (1979): *Los Murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana, 423 pp.