

Julia Galán García

Estudio de los quirópteros
(Chiroptera, Mammalia) del
Cuaternario de Aragón y el norte
de la península ibérica

Departamento
Ciencias de la Tierra

Director/es
López García, Juan Manuel
Cuenca Bescós, Gloria

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606



Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral

ESTUDIO DE LOS QUIRÓPTEROS (CHIROPTERA,
MAMMALIA) DEL CUATERNARIO DE ARAGÓN Y
EL NORTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Autor

Julia Galán García

Director/es

López García, Juan Manuel
Cuenca Bescós, Gloria

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA

Ciencias de la Tierra

2019



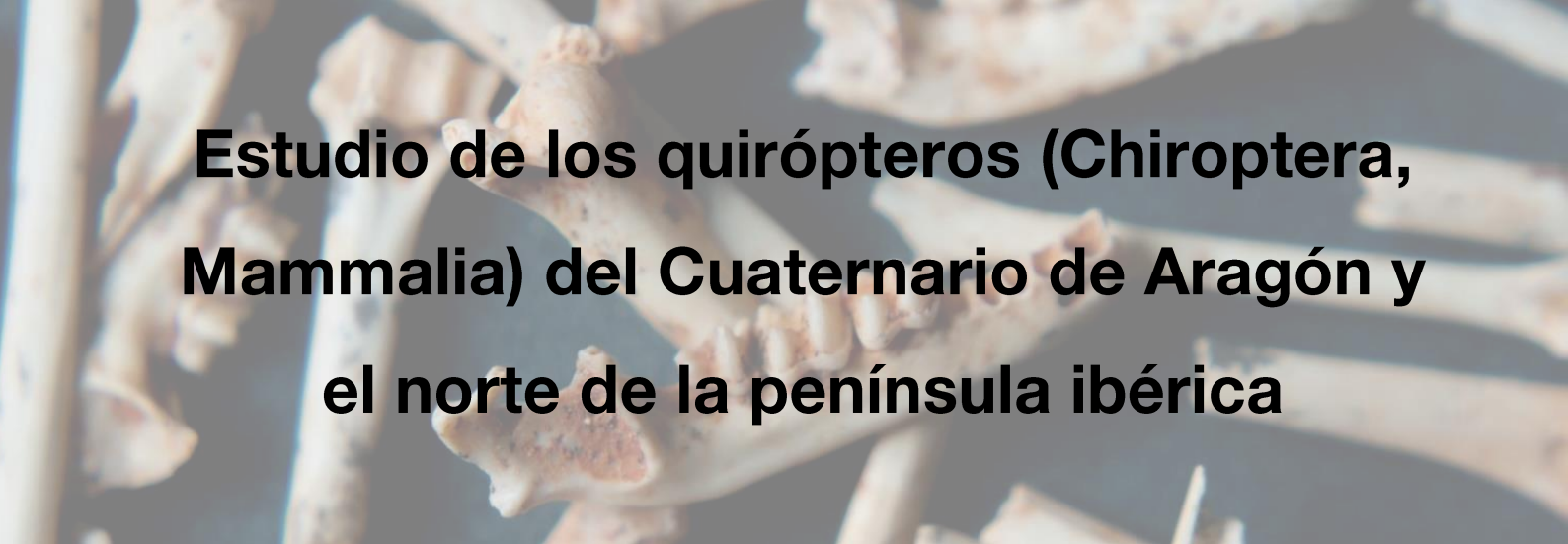
**Estudio de los quirópteros (Chiroptera,
Mammalia) del Cuaternario de Aragón
y el norte de la península ibérica**

Julia Galán García

Universidad de Zaragoza

Tesis dirigida por los doctores:
Gloria Cuenca-Bescós
Juan Manuel López García

TESIS DOCTORAL



Estudio de los quirópteros (Chiroptera, Mammalia) del Cuaternario de Aragón y el norte de la península ibérica

Julia Galán García

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Directores

Gloria Cuenca Bescós

Juan Manuel López García

Zaragoza, 2018-2019



Universidad
Zaragoza



Portada: cráneo de *Myotis blythii* (autora: Julia Galán), dibujo *Plecotus auritus* (autor: Ernst Haeckel)

Portadilla: restos fósiles de *Myotis myotis* de la Gran Dolina (autora: Carmen Núñez)

Esta tesis se presenta en el formato mixto de memoria por compendio de publicaciones junto con capítulos inéditos. Para cumplir la normativa de la tesis por compendio de publicaciones, se han publicado cuatro trabajos en revistas incluidas en el Journal Citation Report (JCR). Las referencias de estos artículos que constituyen cuatro capítulos de la presente tesis son:

Galán, J., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2016). The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): First results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *Comptes Rendus Palevol*, 15 (6), 647-657.

Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Sauqué, V. & Núñez-Lahuerta, C. (2016). Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15 (5), 501-514.

Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2018). Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene. *Quaternary International*, 481, 135-145.

Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2018). Cranial Biometrics of the Iberian *Myotis myotis*/*Myotis blythii* Complex: New Data for Studying the Fossil Record. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12.

A Felisa, Alfonso, Trinidad y Gregorio

Índice

Índice.....	i
Estructura formal y unidad temática	v
Agradecimientos.....	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1. Orden Chiroptera Blumenbach, 1779	2
2. Los quirópteros como componentes del registro fósil en la península ibérica, antecedentes.....	6
3. Objetivos de la tesis	10
4. Metodología general.....	11
PARTE 1. Biometría de poblaciones actuales de <i>Myotis myotis</i> y <i>Myotis blythii</i>	
Capítulo 2. Biometría craneal del complejo <i>Myotis myotis</i>/<i>Myotis blythii</i> en la península ibérica: nuevos data para el estudio del registro fósil	19
1. Introduction	20
2. Material and methods	22
3. Results	24
4. Discussion	33
PARTE 2. Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca	
Capítulo 3. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Inferior de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (Atapuerca, España).....	37
1. Introduction	38
2. The locality	38
3. Material and methods	40
4. Systematic palaeontology.....	42
5. Taphonomic remarks	48
6. Results	49
7. Discussion	51

Capítulo 4. Los quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio de la secuencia de la Gran Dolina..... 53

1. Introducción.....	54
2. Material y métodos.....	56
3. Resultados.....	58
4. Discusión.....	75
5. Conclusiones.....	80

Capítulo 5. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y el nivel GIIIa de Trinchera Galería..... 82

1. Introducción.....	83
2. Material y métodos.....	86
3. Resultados.....	87
4. Discusión.....	99
5. Conclusiones.....	102

PARTE 3. Los yacimientos de Aragón

Capítulo 6. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Superior del yacimiento de la Cueva Aguilón P7 (Zaragoza, España) 104

1. Introduction.....	105
2. The locality.....	105
3. Material and methods.....	108
4. Recorded taxa.....	109
5. Results and discussion.....	120
6. Conclusions.....	124

Capítulo 7. Los Batanes (Biescas, España), un refugio para los murciélagos de herradura en los Pirineos durante el Pleistoceno final 126

1. Introduction.....	127
2. Karstic fissure-fill and cave sediments from los Batanes: geographical and geological location and chronological correlation.....	129
3. Material and methods.....	131
4. Results.....	132
5. Discussion.....	143
6. Conclusions.....	145

Capítulo 8. Nuevos hallazgos de restos de quirópteros fósiles y subfósiles en las sierras interiores del Pirineo aragonés..... 146

1. Introducción.....147
2. Situación geográfica y geológica de las cuevas prospectadas149
3. Material y métodos155
4. Resultados.....157
5. Discusión167
6. Conclusiones169

PARTE 4. Discusión y conclusiones

Capítulo 9. Discusión general 170

1. El registro cuaternario del Orden Chiroptera en la mitad norte de la península ibérica. Vacío de registro y aportaciones.....171
2. El registro fósil de especies crípticas. El caso de los murciélagos ratoneros del complejo *Myotis myotis/blythii* en el Pleistoceno peninsular182
3. El valor de las asociaciones de las especies del orden Chiroptera como indicador paleoclimático y paleoambiental185
4. Interacción entre el ser humano y los quirópteros en el registro fósil.....189

Capítulo 10. Conclusiones y perspectivas de futuro..... 192

1. El registro cuaternario del Orden Chiroptera en la mitad norte de la península ibérica. Vacío de registro y aportaciones.....193
2. El caso de los murciélagos ratoneros del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii* en el Cuaternario peninsular194
3. El valor de las asociaciones de las especies del orden Chiroptera como indicador paleoclimático y paleoambiental194
4. Interacción entre el ser humano y los quirópteros en el registro fósil.....195
1. The Quaternary record of order Chiroptera in the northern half of the Iberian Peninsula. Record gaps and contributions197
2. The case of the mouse-eared bats complex *Myotis myotis/ Myotis blythii* in the Quaternary Iberian record.....198
3. The suitability of the associations of species from order Chiroptera as palaeoclimatic and palaeoenvironmental indicators199
4. The interaction between humans and bats in the fossil record199

Bibliografía.....	202
Índice de Tablas	228
Índice de Figuras	232
Anexo 1.....	241
Anexo 2.....	253
Anexo 3.....	265
Anexo 4.....	279

Estructura formal y unidad temática

Esta tesis está compuesta por diez capítulos principales y cuatro apéndices. El primer capítulo corresponde a la introducción general de la tesis. Los Capítulos 2 a 8 son manuscritos de trabajos científicos; cuatro de estos manuscritos están publicados en revistas científicas indexadas (SCI); los tres restantes se encuentran en preparación y serán enviados en los próximos meses. Los Capítulos 9 y 10 corresponden a la discusión y las conclusiones generales de la tesis, respectivamente. Por último, en los Apéndices 1 a 4 se adjuntan los artículos publicados en las siguientes revistas científicas: *Journal of Mammalian Evolution* (Anexo 1) *Comptes Rendus Palevol* (Anexo 2 y 3) y *Quaternary International* (Anexo 4). Los capítulos correspondientes a artículos ya publicados se encuentran escritos en el idioma de publicación de los mismos (inglés). Los restantes capítulos están escritos en español. Se trata de una tesis de mención internacional, por lo que el resumen de cada capítulo, así como los pies de figuras y tablas, se encuentran escritos en ambos idiomas.

Capítulo 1. Introducción

En este capítulo se realiza una introducción general a la temática de la tesis, escrito en español. Se describen brevemente las principales características de los quirópteros o murciélagos como forma biológica, su historia evolutiva y las relaciones filogenéticas entre el orden Chiroptera y el resto de los mamíferos placentados, y entre las distintas familias que conforman este orden en la actualidad. Se presentan unos breves antecedentes del registro fósil de quirópteros en la península ibérica. Se especifican los objetivos de la tesis. Se describe la metodología general empleada en los posteriores capítulos.

PARTE 1. Biometría de poblaciones actuales de *Myotis myotis* y *Myotis blythii*

Capítulo 2. Biometría craneal del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii* en la península ibérica: nuevos data para el estudio del registro fósil

Este capítulo corresponde al manuscrito del artículo científico publicado en la revista *Journal of Mammalian Evolution* y está escrito en inglés. En él se presentan los resultados del estudio biométrico del esqueleto craneal de una muestra de poblaciones actuales ibéricas del complejo de especies crípticas *Myotis myotis/Myotis blythii*, y se discute la aplicabilidad de los datos obtenidos como herramienta para la identificación de material fósil fragmentario perteneciente a este complejo de especies.

PARTE 2. Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca

Capítulo 3. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Inferior de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (Atapuerca, España)

Este capítulo corresponde al manuscrito de uno de los artículos científicos publicados en la revista *Comptes Rendus Palevol* y está escrito en inglés. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera de Unidad Inferior Roja (TELRO) del yacimiento de la Sima del Elefante. Se realiza una aproximación paleoambiental empleando los quirópteros como indicador indirecto y se comparan los resultados con los obtenidos mediante el empleo de otros proxies.

Capítulo 4. Los quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio de la secuencia de la Gran Dolina

Este capítulo corresponde a uno de los manuscritos no publicados y está escrito en español. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera del

yacimiento de la Gran Dolina. Se realiza una aproximación paleoclimática y paleoambiental empleando los quirópteros como indicador indirecto y se comparan los resultados con los obtenidos mediante el empleo de otros proxis. Se discute la influencia del uso antrópico de la cavidad en la asociación de quirópteros coetáneos a lo largo del registro del Pleistoceno Inferior y Medio.

Capítulo 5. Estudio preliminar de los quirópteros del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y el nivel GIIIa de Trinchera Galería (Complejo Galería-Zarpazos)

Este capítulo corresponde a uno de los manuscritos no publicados y está escrito en español. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera de los yacimientos de la Sima de los Huesos y Trinchera Galería. Se realiza una aproximación paleoclimática y paleoambiental empleando los quirópteros como indicador indirecto y se comparan los resultados con los obtenidos mediante el empleo de otros proxis. Se discute la influencia del uso antrópico de ambas cavidades en la asociación de quirópteros coetáneos a lo largo del registro del Pleistoceno Medio.

PARTE 3. Los yacimientos de Aragón

Capítulo 6. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Superior del yacimiento de la Cueva Aguilón P7 (Zaragoza, España)

Este capítulo corresponde al manuscrito de uno de los artículos científicos publicados en la revista *Comptes Rendus Palevol* y está escrito en inglés. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera del yacimiento Aguilón P7. Se realiza una aproximación paleoambiental empleando los quirópteros como indicador indirecto y se comparan los resultados con los obtenidos mediante el empleo de otros proxis.

Capítulo 7. Los Batanes (Biescas, España), un refugio para los murciélagos de herradura en los Pirineos durante el Pleistoceno final

Este capítulo corresponde al manuscrito del artículo científico publicado en la revista *Quaternary International* y está escrito en inglés. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera del yacimiento de los Batanes. Se realiza una aproximación paleoambiental empleando los quirópteros como indicador indirecto y se discute la influencia de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno final sobre las poblaciones de quirópteros que habitaban la zona del Prepirineo aragonés.

Capítulo 8. Nuevos hallazgos de restos de quirópteros fósiles y subfósiles en las sierras interiores del Pirineo aragonés

Este capítulo corresponde a uno de los manuscritos no publicados y está escrito en español. En él se identifican los restos fósiles pertenecientes al orden Chiroptera recuperados en varias cuevas de alta montaña en los Pirineos de Aragón. Se compara la composición específica de las asociaciones fósiles recuperadas en el relleno sedimentario de tres de esas cuevas (cueva B-9, B-8 y D-2, Holoceno) con la de los especímenes subactuales o actuales recuperados en superficie y se discuten las implicaciones paleoambientales.

PARTE 4. Discusión y conclusiones

Capítulo 9. Discusión general

En este capítulo, escrito en español, se discuten cuatro aspectos fundamentales de las aportaciones de esta tesis y se plantean futuras vías de investigación para cada uno de ellos. Primero, las nuevas aportaciones al conocimiento global del registro de quirópteros en el Cuaternario de la mitad norte de la península ibérica. Segundo, el caso particular del complejo de especies *Myotis myotis/Myotis blythii* en el registro ibérico del Pleistoceno. Tercero, el uso de los quirópteros como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales indirectos y su

aplicabilidad. Cuarto, las evidencias en el registro fósil de la influencia de los homínidos del pasado en las poblaciones de quirópteros coetáneas.

Capítulo 10. Conclusiones y perspectivas de futuro

En este capítulo, escrito en español e inglés, se hace un compendio de las principales conclusiones de esta tesis, y se proponen futuras líneas de investigación relacionadas con ellas.

Anexo 1.

Artículo publicado en *Journal of Mammalian Evolution*, 2018, 1-12.

Anexo 2.

Artículo publicado en *Comptes Rendus Palevol*, 2016, 15(6), 647-657.

Anexo 3.

Artículo publicado en *Comptes Rendus Palevol*, 2016, 5(5), 501-514.

Anexo 4.

Artículo publicado en *Quaternary International*, 2018, 481, 135-145.

Formal structure and thematic unit

This PhD dissertation is composed of ten main chapters and four appendices. The first chapter corresponds to the general introduction to the thesis. Chapters 2 to 8 are manuscripts of scientific works; four of these manuscripts are already published in indexed scientific journals (SCI), the remaining three are in preparation and will be submitted in the next few months. Chapters 9 and 10 correspond to the discussion and the general conclusions to the thesis, respectively. Finally, Appendices 1 to 4 include the papers published in the following scientific journals: *Journal of Mammalian Evolution* (Appendix 1) *Comptes Rendus Palevol* (Appendix 2 and 3), and *Quaternary International* (Appendix 4). The chapters corresponding to articles already published are written in the language of these publications (English). The remaining chapters are written in Spanish. The summary of each chapter, as well as the figures and tables captions, are written in both English and Spanish.

Chapter 1. Introduction

In this chapter a general introduction is made to the topic of the thesis. It is written in Spanish. The main characteristics of bats as biological form are briefly described, as well as their evolutionary history and the phylogenetic relationships between the order Chiroptera and the remaining placental mammals, and between the different families that make up this order today. A brief background on the Iberian bat fossil record is presented. The objectives of the thesis are specified. The general methodology used in the later chapters is described.

PART 1. Biometry of current populations of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*

Chapter 2. Cranial biometrics of the Iberian *Myotis myotis*/*Myotis blythii* complex: new data for studying the fossil record

This chapter corresponds to the manuscript of the scientific article published in the *Journal of Mammalian Evolution* and is written in English. Here it is presented the results of a biometric study of the cranial skeleton of the complex of cryptic species *Myotis tis myotis*/*Myotis blythii*, performed on a sample of current Iberian populations. It discusses the applicability of the data obtained as tools for the identification of fragmentary fossil remains belonging to this species complex.

PART 2. The deposits of the Sierra de Atapuerca

Chapter 3. The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): first results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site

This chapter corresponds to the manuscript of one of the scientific articles published in the journal *Comptes Rendus Palevol* and is written in English. The bat fossil remains recovered from the Lower Red Unit (TELRO) of the Sima del Elefante site are identified. A palaeoenvironmental approach is carried out using the fossil bat associations as indirect indicators and the results are compared with those obtained by other proxies.

Chapter 4. Lower and Middle Pleistocene chiropters from the Gran Dolina

This chapter corresponds to one of the unpublished manuscripts and is written in Spanish. The bat fossil remains recovered from the Gran Dolina site are identified. A palaeoclimatic and palaeoenvironmental approach is carried out using the fossil bat associations as indirect indicators and the results are compared with those obtained by other proxies. The influence of the anthropic use of the cavity on the contemporaneous bats associations roosting there and evidenced throughout the Lower and Middle Pleistocene record is discussed.

Chapter 5. Preliminary study of the Chiroptera of the Middle Pleistocene of the Sima de los Huesos and the level GIIIa of Trinchera Galería (Complejo Galería-Zarpazos)

This chapter corresponds to one of the unpublished manuscripts and is written in Spanish. The bat fossil remains recovered from Sima de los Huesos and Trinchera Galería sites are identified. A palaeoclimatic and palaeoenvironmental approach is carried out using the fossil bat associations as indirect indicators and the results are compared with those obtained by other proxies. The influence of the anthropic use of both cavities on the bat populations roosting there and evidenced throughout the Middle Pleistocene record is discussed.

PART 3. The deposits of Aragón

Chapter 6. Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain)

This chapter corresponds to the manuscript of the other scientific article published in the journal *Comptes Rendus Palevol* and is written in English. The bat fossil remains recovered from the Aguilón P7 site are identified. A paleoenvironmental approach is carried out using the bats associations as indirect indicators and the results are compared with those obtained by other proxies.

Chapter 7. Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene

This chapter corresponds to the manuscript of the scientific article published in the journal *Quaternary International* and is written in English. The bat fossil remains recovered from Los Batanes site are identified. A paleoenvironmental approach is carried out using the bats associations as indirect indicators. The influence of climatic fluctuations at the ending Late Pleistocene on the populations of bats inhabiting the area of the Aragonese pre-Pyrenees is discussed.

Chapter 8. New findings of fossil and subfossil bat remains in the Internal Spanish, Aragonese Pyrenees

This chapter corresponds to one of the unpublished manuscripts and is written in Spanish. The bat skeletal remains recovered in several high-mountain cave-localities in the Aragonese Pyrenees are identified. The specific composition of the fossil associations recovered in the sedimentary fill of three of these caves (cave B-9, B-8 and D-2, Holocene) is compared with that of the subfossil or extant specimens recovered from the surfaces of the caves and the paleoenvironmental implications are discussed.

PART 4. Discussion and conclusions

Chapter 9. General discussion

In this chapter, written in Spanish, four main aspects of this thesis contributions are discussed, and future research paths are proposed for each one. First, the new contributions to the global knowledge of the Quaternary bat fossil record in the northern half of the Iberian Peninsula. Second, the case of the *Myotis myotis/Myotis blythii* species complex in the Iberian Pleistocene record. Third, the use and suitability of fossil bats as palaeoclimatic and palaeoenvironmental indirect indicators. Fourth, the evidence in the fossil record of the influence of hominids on populations of contemporary chiroptera in the past.

Chapter 10. General conclusions and future perspectives

In this chapter, written in English, the main conclusions of this thesis are summarized.

Annex 1.

Scientific paper published on the *Journal of Mammalian Evolution*, 2018, 1-12.

Annex 2.

Scientific paper published on the journal *Comptes Rendus Palevol*, 2016, 15(6), 647-657.

Annex 3.

Scientific paper published on the journal *Comptes Rendus Palevol*, 2016, 5(5), 501-514.

Annex 4.

Scientific paper published on the journal *Quaternary International*, 2018, 481, 135-145.

Agradecimientos

Esta tesis doctoral ha sido financiada económicamente por una beca predoctoral otorgada por la Diputación General de Aragón. Además, el trabajo realizado en esta tesis forma parte de los proyectos MICINN CGL2009-12703-C03-03, CGL2012-38434-C03-01, CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358, CGL2015-65387-C3-2-P (MINECO/ FEDER), Fundación Atapuerca, H54 Grupos consolidados del gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo (Fondo Social Europeo). Parte del trabajo realizado ha sido subvencionado por el Instituto de Estudios Altoaragoneses mediante la concesión de la Beca “Ayudas a la investigación del IEA, 2014” a la Dr. Raquel Rabal y al Dr. Víctor Sauqué. Durante el desarrollo de esta tesis se ha asistido y participado en numerosos congresos internacionales, parte de los cuales han sido financiados por las ayudas de la Universidad de Zaragoza destinadas a este fin.

Gracias a la Prof. Gloria Cuenca por darme la oportunidad de realizar la tesis doctoral, y guiarme en mi investigación científica a lo largo de este tiempo. Gracias también al Dr. Juan Manuel López García por aceptar codirigir esta tesis, por toda su ayuda a lo largo del proceso investigador y especialmente durante los meses en la Università degli Studi di Ferrara.

Gracias al Prof. Carlo Peretto, al Prof. Benedetto Sala, a la Dr. Marta Arzarello y al Dr. Claudio Berto por aprobar la realización de una estancia de cuatro meses en la Università degli Studi di Ferrara, por recibirme y darme acceso a las colecciones del Dipartimento di Studi Umanistici, Sezione di Scienze Antropologiche e Preistoriche. Gracias a la Prof. Paloma Sevilla por permitirme realizar una estancia de una semana en la Universidad Complutense de Madrid, recibirme, darme acceso a las colecciones de la Facultad de Geología, y por la ayuda prestada. Agradecer al Dr. Francisco Javier Juste y al Dr. Carlos Ibáñez el recibirme y permitirme el acceso a la colección de quirópteros de la Estación Biológica de Doñana en Sevilla, gracias a la cual se ha podido llevar a cabo una parte importante de esta tesis. Además, quiero agradecer a las siguientes instituciones el permitirme el acceso a sus colecciones a lo largo de la realización de esta tesis: Centro Internacional del Agua y el Medioambiente (CIAMA) de La Alfranca en Zaragoza, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (y al Dr. Salvador Bailón por su ayuda), Smithsonian Institution de Washington D.C., Laboratório de Arqueociências de Lisboa (y al Dr. Carlos Pimenta por su recibimiento y ayuda). Gran parte de esta tesis se ha realizado con material procente de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; gracias a los tres codirectores de las excavaciones, Juan Luis Arsuaga, Jose María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell.

Gracias a los revisores anónimos de los cuatro artículos que conforman esta tesis, a las tres revistas que han aceptado los trabajos y a los editores que se hicieron cargo de los mismos.

Muchas gracias a Carmen, Edu, Ester, Goyo, Jara y Raquel por la revisión del texto y el formato, y a Carmen por su ayuda en la maquetación.

Finalmente, agradecer a los miembros del tribunal, Prof. Ivan Horáček, Prof. Paloma Sevilla, Cat. José Ignacio Canudo, Prof. Beatriz Azanza y Dr. Hughes-Alexandre Blain su disposición a formar parte del mismo.

Pero a una tesis no solo se contribuye con las aportaciones en el campo académico. Por eso aquí quiero agradecer a todas aquellas personas que me han acompañado a lo largo de este trayecto y que me han ayudado en otros muchos aspectos.

En primer lugar, a mi familia. Al núcleo duro que forman mis padres y mi hermana, por todo el apoyo prestado, sobre todo en los momentos finales de máximo estrés. Ha sido especialmente reconfortante cuando la ayuda se ha expresado en forma de terraceo o de tupper de comida (aquí incluyo también a mi tía Cruz, por hacer de segunda madre). Pero también a la familia amplia, compuesta por múltiples tíos, tías, primos (sobre todo primas), y por supuesto a mis abuelos. Siempre habéis valorado mi trabajo y os habéis interesado por él, aunque a priori esto de estudiar murciélagos muertos pareciese raro.

En segundo lugar, quiero darles las gracias a Gloria y Juanma, más allá del aspecto académico o institucional. Gracias a Gloria por invitarme a participar en el equipo de Atapuerca en el lejano 2011, esa campaña fue el germen de esta tesis. Cuando entré a tu despacho aquellas Navidades del año 2010 a presentarme y pedirte acudir a excavar a Aguilón no podía imaginarme que la cosa acabaría así. Gracias a Juanma, que prácticamente sin conocerme en el aspecto académico (y poco en el aspecto personal) se ofreció a codirigir esta tesis y supo transmitirme todo su entusiasmo por el estudio de los murciélagos.

Guardo un lugar especial para dar las gracias a todas aquellas personas con las que he compartido equipo de trabajo en las distintas campañas de campo en las que he participado en el marco de esta tesis. Al equipo de los Pirineos, a Raquel y al afamado Sauqué por animarme a participar en la campaña de Secús de 2015 y en la prospección de Lecherines del mismo año. Y por supuesto a Mario Gisbert (¡una tesis más que se te agradece, para tu colección!) y al resto de los espeleólogos del CEA sin los que la campaña paleontológica no habría sido posible. El otro gran equipo de campo al que quiero agradecer su ayuda es el EQUIPO RÍO de Atapuerca. Han sido muchos años, y mucha gente la que ha pasado por allí y con la que he tenido la suerte de coincidir y entablar amistad. Aunque es arriesgado hacer una lista (después de 8 años ¡seguro que me dejo a alguien!) voy a intentar enumerar a los imprescindibles del río y los fichajes estrella: Gloria (amada líder), Mila, Juanma, Juan, Hugo, Iván, Sandra, Carmen, Sullivan, Toni, Arvidas, Mónica, Mercedes, Raquel, Alicia, Ana, Cris, el trío Paleoymas (Jeilu, Javi, Cristóbal), Tania, María, Raxa, Elisa, Claudio, Guido, Marcel, Manu. Mención especial a mis queridas Atacerdas, menudas tías más pepinas.

La Dr. Sandra Bañuls se ha ganado por mérito propio un apartado especial en estos agradecimientos. No sabría definir con propiedad la relación que nos une, en todo el tiempo que ha tenido que aguantarme ha sido madre, sorella, mentora, cucheta promiscua, illuminatti, atacerda, profesora de italiano, asesora científica y doctora de referencia. Por muchos años más haciendo el canelo dentro y fuera de España.

Muchísimas gracias a los compañeros de tesis del departamento. Aragosaureros y no aragosaureros, ha sido una suerte compartir lugar de trabajo con vosotros. El buen rollo que tenemos por aquí es la envidia del resto de grupos de investigación (que yo lo sé). A los mentores: Víctor (creo que es el momento del traspaso de poderes), Diego y Colmenar, que fueron los primeros en hacerme sentir como en casa y que nos han tutorizado de noche y de día. Gracias al paleogineceo: Ester, Jara, Raquel, Lucía, Gabi, Alba, me encanta haber hecho

piña con vosotras, hay que retomar los jeviplanes, loquiplanes varios (té, pastas, kilts, etc.) y las citas musicales. Gracias a las figuras de referencia del departamento: Miguel, Gasca, Samuel, Peni, Esteve, ¡siempre es una suerte poder recurrir a vosotros! Gracias a los amos de la Zeta: Edu Suchus y Colás (auténticos generadores de anécdotas). A Toni y Carmen, que aparecen en esta sección de la tesis repetidas veces (por algo será). Y como no, a los pupilos: Edu y Mauel (el futuro está en vuestras manos), y a las nuevas incorporaciones Vicente y Cristian.

Por último, gracias a todos aquellos amigos fuera del ámbito paleontológico que me han acompañado a lo largo de estos cinco años de forma incondicional. A mis cachorrillas de barrio: Vanessa, Andrea, María, Luzia, Lucy, nos hemos hecho viejas juntas, pero ahí seguimos, con la amistad inacta a través del tiempo y los kilómetros. Al equipo Josif: Carmen, Toni y Sullivan, en algunas temporadas os he visto las caras más que a mis propios padres, y aún así me seguís gustando. Al resto de colegas geólogos (y asociados): Arzer, Rafa, Chechu, siempre se agradecen unas cervecillas con vosotros. A mi pareja favorita Rafa y Vanessa; aunque en disciplinas diferentes, hemos avanzado en esto de la tesis más o menos a la par y los momentos terapéuticos basados en cervecar y despotricar de la investigación han sido de suma importancia para mí en estos últimos dos años.

Y como punto final, agradecer a mi gemela científica, la Pili de mi Mili, la Thelma de mi Louis, la Jota de mi Gi(...)as, la Flying de mi Free, la otra rata del aire, la imprescindible Carmen. No podría haber tenido una compañera mejor, y aunque suene muy cursi nada me hace más feliz que haber construido una relación casi fraternal entre nosotras, cuando habría sido tan fácil que la competición hubiera terminado por deteriorar la amistad previa. Sabes que eres una parte muy importante de esta tesis, ¡un abrazo compañera!

Introducción

1

Introduction

Los quirópteros o murciélagos (orden Chiroptera, Mammalia) son los únicos mamíferos adaptados al vuelo activo. Con frecuencia aparecen representados en las asociaciones fósiles de pequeños vertebrados, especialmente en yacimientos formados en el interior de cavidades kársticas, por lo que su estudio desde un punto de vista paleontológico reporta gran interés. El estudio de los quirópteros fósiles aporta datos de importancia referidos a la paleogeografía, la paleoecología y la paleodiversidad de este grupo. Además, los quirópteros fósiles pueden ser empleados como indicadores paleoambientales y paleoclimáticos indirectos. El registro de quirópteros fósiles en la península ibérica comprende desde el Oligoceno Superior hasta el Holoceno, con el mayor número de yacimientos estudiados de edad Pleistoceno. En este capítulo se apuntan brevemente las características biológicas que caracterizan al orden Chiroptera; se resume el estado de la cuestión del estudio de quirópteros fósiles en la península ibérica, con especial incapié en el registro de edades Pleistoceno a Holoceno (periodos a los que pertenecen los yacimientos presentados en esta tesis); y se indica la metodología general empleada en esta tesis.

Bats (order Chiroptera, Mammalia) are the only mammals adapted to active flight. They are often represented in fossil associations of small vertebrates, especially in deposits accumulated inside karstic cavities. Thus, their study under a palaeontological point of view reverts great interest. The study of fossil bats provides important data related to the palaeogeography, palaeoecology and palaeodiversity of this group. In addition, fossil bats can be used as palaeoenvironmental and palaeoclimatic indirect indicators. The Iberian record of fossil bats ranges from the Upper Oligocene to the Holocene, with the largest number of studied sites being Pleistocene in age. In this chapter, the biological characteristics that characterize the order Chiroptera are briefly mentioned; the state of the art of the study of fossil bats in the Iberian Peninsula is summarized, with special emphasis on the Pleistocene to Holocene record (periods to which the sites presented in this thesis belong); and the general methodology used in this thesis is presented.

1. Orden Chiroptera Blumenbach, 1779

1.1. Qué es un quiróptero o murciélago

El orden Chiroptera (quirópteros o murciélagos) está conformado por los únicos mamíferos con capacidad para el vuelo activo. El nombre científico Chiroptera proviene de dos vocablos griegos, cheir (χειρ), mano, y pteron (πτερον), ala ("Chiroptera"). De acuerdo con la Real Academia Española de la Lengua, el nombre que en castellano se da a estos animales procede de una metátesis histórica de la palabra «murciégalo», formada por los términos latinos *mus*, *muris*, ratón, y *caeculus*, diminutivo de *caecus*, ciego. Este nombre revela dos creencias populares más o menos generalizadas sobre estos animales que son falsas: los murciélagos no son ciegos (aunque se guían preferentemente por su sentido del oído), ni están próximamente emparentados con los roedores.

Los quirópteros pertenecen a la clase Mammalia, constituyen más del 20% de los mamíferos existentes y en la actualidad existen en nuestro planeta alrededor de 1.100 especies (Simmons 2005; Teeling et al. 2005). Son los únicos mamíferos que han desarrollado la capacidad del vuelo activo, a menudo con alta maniobrabilidad (Norberg & Rayner 1978).

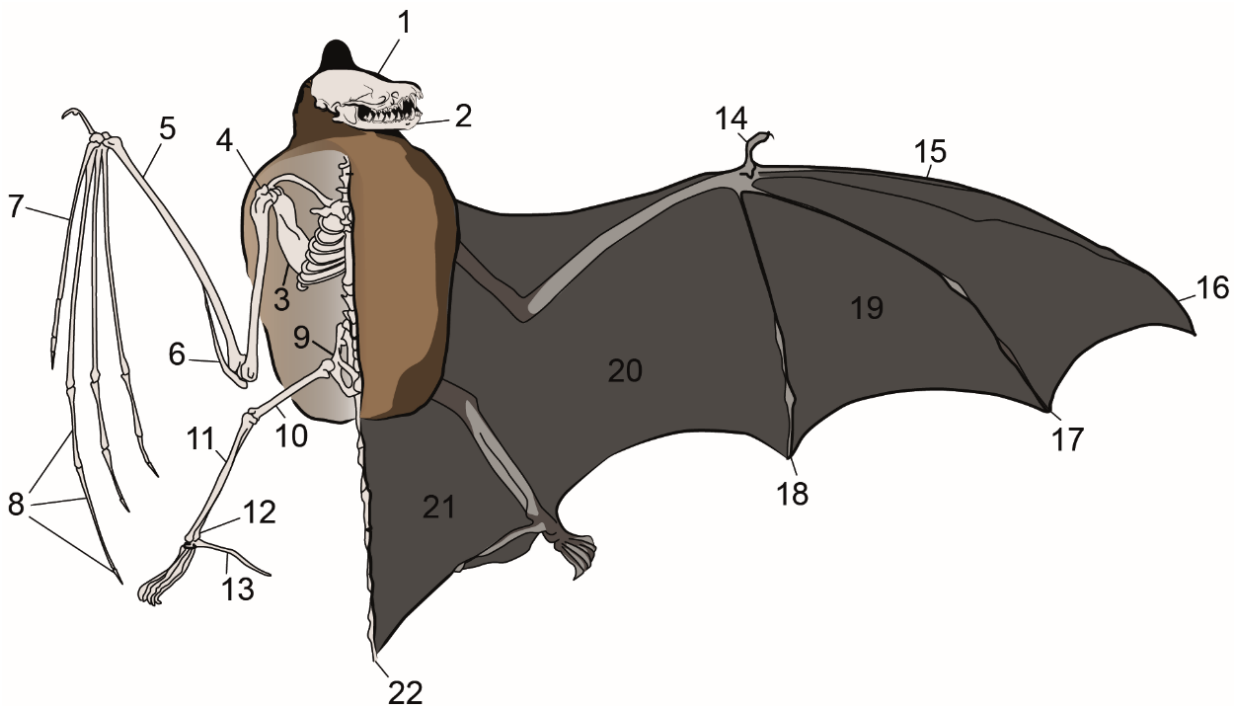


Figura 1. Anatomía básica de los quirópteros; 1: cráneo; 2: mandíbula; 3: escápula; 4: húmero; 5: radio; 6: ulna; 7: metacarpo II; 8: falanges; 9: pelvis; 10: fémur; 11: tibia; 12: fibula; 13: espolón; 14: dedo I; 15: dedo II; 16: dedo III; 17: dedo IV; 18: dedo V; 19: dactilopatagio; 20: plagiopatagio; 21: uropatagio; 22: cola. Modificado de de Paz & Benzal (1990).

Figure 1. Bats anatomy; 1: cranium; 2: mandible; 3: scapula; 4: humerua; 5: radius; 6: ulna; 7: metacarpal II; 8: falanges; 9: pelvis; 10: femur; 11: tibia; 12: fibula; 13: calcar; 14: finger I; 15: finger II; 16: finger III; 17: finger IV; 18: finger V; 19: dactylopatagium; 20: plagiopatagium; 21: uropatagium; 22: tail. Modified from de Paz & Benzal (1990).

La adaptación al vuelo activo, junto con el desarrollo de ecolocalización laríngea, son en gran parte responsables del éxito global, la riqueza de especies y la capacidad de los murciélagos para explotar nichos diversos (Jones & Teeling 2006). Además, el vuelo y la postura invertida adoptada por los murciélagos en reposo han condicionado la aparición de una serie de complejos cambios estructurales en su esqueleto axial y pectoral, así como la reorientación lateral de sus extremidades posteriores (Figura , Gunnell & Simmons 2005; Hill & Smith 1984;

Simmons 1994, 1995). Al contrario que otros mamíferos con capacidad de planear, como las ardillas voladoras (Sciuridae), los colugos (Dermoptera) o los marsupiales voladores (Petauridae y Acrobatidae), el patagio o membrana alar de los murciélagos se extiende entre los dedos II a V de las extremidades anteriores (Figura 1, Dietz et al. 2009). Por otro lado, el uso de la ecolocalización por ultrasonidos como forma de percepción activa de su entorno es una singularidad única entre los mamíferos terrestres, un «sonar» biológico a través del cual el animal emite sonidos para producir ecos que a su retorno se transmiten al cerebro a través del sistema auditivo y les ayuda a orientarse, detectar obstáculos, localizar presas o comunicarse con otros miembros de la comunidad (Dietz et al. 2009). Las características de estas emisiones (duración, frecuencia y estructura) varían inter e intraespecíficamente (Dietz et al. 2009). La mayoría de las familias de quirópteros poseen este sistema de localización mediante el que desenvolverse en ausencia de luz, a excepción de los murciélagos de la fruta del Viejo Mundo (familia Pteropodidae) que no usan la ecolocalización para la orientación (aunque el género *Rousettus* produce sonidos de ecolocalización con la lengua, conocidos como “clicks” (Jones & Teeling 2006).

1.2. Breve nota sobre filogenia e historia evolutiva del orden Chiroptera

El origen filogenético y geográfico del orden Chiroptera, así como las relaciones filogenéticas de este orden tanto respecto a otros grupos como dentro del mismo, son cuestiones que han provocado fuertes controversias a lo largo de las tres últimas décadas (Van Den Bussche & Hooper 2004; Jones & Teeling 2006). Treinta años atrás, la hipótesis vigente consideraba a Chiroptera como grupo hermano de Primates, colugos (Dermoptera) y musarañas arborícolas (Scandentia) dentro del superorden Arconta. Sin embargo, la teoría aceptada actualmente, que se apoya en análisis genéticos, sitúa a Chiroptera en el superorden Laurasiatheria (Figura 2), al que también pertenecen los órdenes Cetartiodactyla, Perissodactyla, Carnivora, Pholidota, y Eulipothyphla (Van Den Busschet & Hooper 2004, Teeling et al. 2005). Esta nueva teoría filogenética sitúa el origen geográfico del orden Chiroptera en el hemisferio norte, ya que se trataría de un linaje laurasiático (Teeling et al. 2005). El orden Chiroptera ha sido tradicionalmente dividido en dos subórdenes, Megachiroptera y Microchiroptera (Miller 1907), una clasificación basada en criterios morfológicos, en la polarización de la adquisición de caracteres dentro del actualmente rechazado superorden Archonta (Van Den Bussche & Hooper 2004), y en la asunción de que la ecolocalización evolucionó una sola vez en el grupo (Jones & Teeling 2006). El suborden Megachiroptera estaría integrado únicamente por la familia Pteropodidae (murciélagos de la fruta del Viejo Mundo, carentes de ecolocalización), mientras que el suborden Microchiroptera incluiría al resto de familias (Van Den Busschet & Hooper 2004) (Figura 3). En 1985, Koopman propone una subdivisión dentro de Microchiroptera: por un lado, agrupa a Rhinopomatidae, Rhinolophidae y Megadermatidae y por el otro al resto de familias, denominando a estos grupos Yinohiroptera y Yangohiroptera respectivamente. Una década después, Hutcheon & Kirsch proponen por vez primera el carácter parafilético de Microchiroptera en base a datos obtenidos mediante estudios de hibridación de ADN (Kirsch 1996; Kirsch & Hutcheon 1997; Hutcheon et al. 1998). Telling et al. (2002) proponen una nueva división: el suborden Yinpterochiroptera, formado por los el antiguo Megachiroptera junto con las familias Rhinopomatidae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Megadermatidae y

Craseonycteridae, y el suborden Yangochiroptera, que incluye al resto de Microchiroptera (Figura 3) (Jones & Teeling 2006).

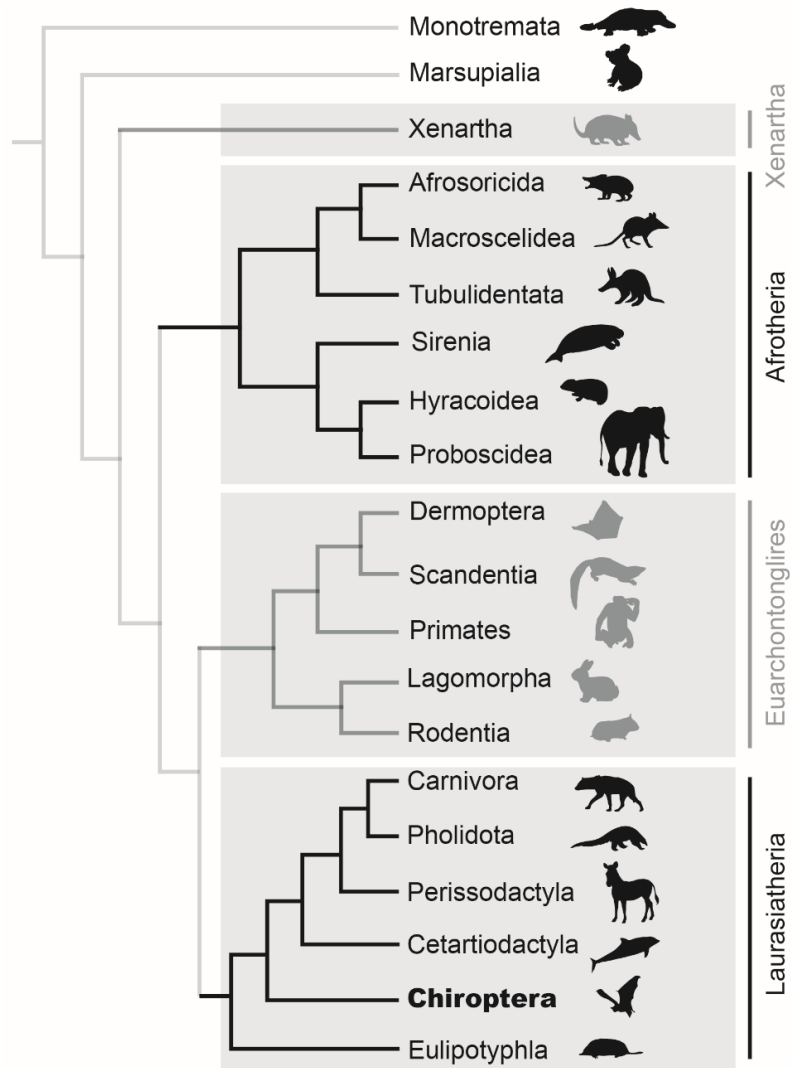


Figura 2. Árbol filogenético de los mamíferos, con los cuatro clados principales de mamíferos placentados (Afrotheria, Xenarthra, Laurasiatheria y Euarchontoglires) y la posición del orden Chiroptera (modificado de Foley et al. 2016).

Figure 2. Mammal phylogenetical tree, with the four main clades of placental mammals (Afrotheria, Xenarthra, Laurasiatheria and Euarchontoglires), and order Chiroptera location (modified from Foley et al. 2016).

La aparición de la adaptación al vuelo y la del sónar son muy tempranas en el grupo, habiéndose recuperado especímenes fósiles representantes de géneros basales que ya presentan ambas características. Los especímenes de murciélago más antiguos en el registro fósil proceden de la Green River Formation de Wyoming (Eoceno Inferior, 52,5 Ma aproximadamente, Estados Unidos, Jepsen 1966; Simmons & Geisler 1998; Simmons et al. 2008; entre otros). El primero de los géneros en ser descubierto y descrito fue *Icaronycteris* (cuatro individuos de conservación excepcional asignados a la especie *Icaronycteris index*, Jepsen 1966; Novacek 1985, 1987; Simmons & Geisler 1998). Durante décadas ha sido considerado como el quiróptero más antiguo del mundo. Se trata de un animal que ya presenta unas características morfológicas muy similares a las de los microquirópteros actuales (Gunnell &

Simmons 2005; Novacek 1985, 1987). Sin embargo, en el año 2008 se describe una nueva especie a partir de un individuo también procedente de la Green River Formation y coetáneo al anterior, *Onychonycteris finneyi* (Simmons et al. 2008). Aunque cronológicamente similares, *Onychonycteris* presenta caracteres más primitivos que *Icaronycteris*: si bien posee alas bien desarrolladas, carece de la cóclea agrandada que presentan los murciélagos actuales con ecolocalización, un hecho que parece apoyar la hipótesis de que fue la capacidad para el vuelo activo la primera en aparecer en este grupo (Simmons et al. 2008). Otros especímenes de quirópteros del Eoceno temprano y el tránsito Eoceno Inferior-Medio se han recuperado también en Europa (e.g. *Hassianycteris*, *Archaeonycteris* y *Paleochiropteryx* (Messel, tránsito Eoceno Inferior-Medio; Habersetzer & Storch 1987, 1989, 1992; Simmons & Geisler 1998; Storch et al. 2002), en África, y en Australia (*Australonycteris*, Queensland, Eoceno Inferior) (Gunnell & Simmons 2005).

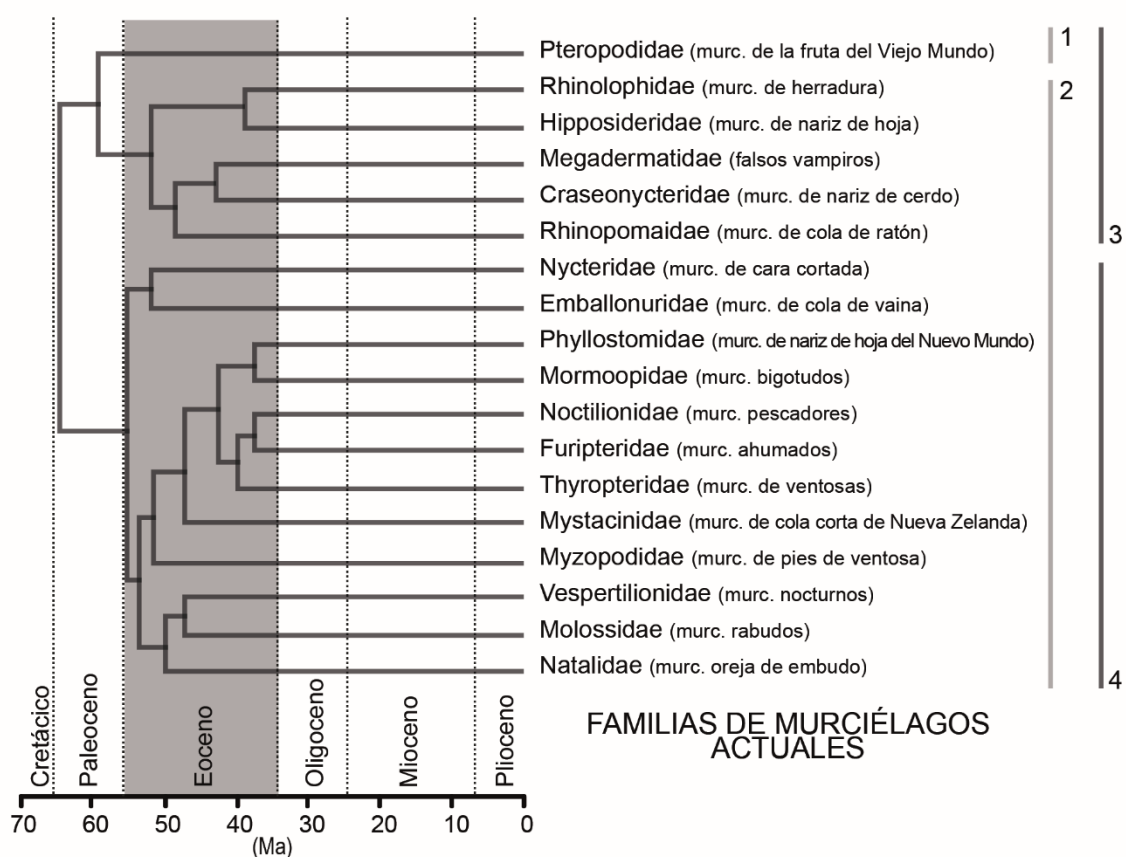


Figura 3. Relaciones filogenéticas e historia evolutiva del orden Chiroptera. Subórdenes tradicionales; 1: Megachiroptera; 2: Microchiroptera; subórdenes según Teeling et al. (2005); 3: Yinpterochiroptera; 4: Yangochiroptera. Modificado de Simmons (2005) y Teeling et al. (2005).

Figure 3. Phylogenetic relationships and evolutionary history of order Chiroptera. Traditional suborders; 1: Megachiroptera; 2: Microchiroptera; suborders according to Teeling et al. (2005); 3: Yinpterochiroptera; 4: Yangochiroptera. Modified from Simmons (2005) and Teeling et al. (2005).

1.3. El orden Chiroptera en la península ibérica, especies actuales

Los murciélagos son un grupo de mamíferos muy diversificado, también en nuestro territorio. Actualmente, existen 35 especies de quirópteros que habitan en España, Portugal y Gibraltar, de las cuales 31 están presentes en el territorio peninsular (de acuerdo con Palomo

et al. 2007; <http://secemu.org/>). A continuación, se incluye un listado de las especies de murciélagos que habitan la península ibérica en la actualidad:

Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774), murciélago grande de herradura
Rhinolophus hipposideros (Bechstein, 1800), murciélago pequeño de herradura
Rhinolophus euryale Blasius, 1853, murciélago mediterráneo de herradura
Rhinolophus mehelyi Matschie, 1901, murciélago mediano de herradura
Myotis myotis (Borkhausen, 1797), murciélago ratonero grande
Myotis blythii (Tomes, 1857), murciélago ratonero mediano
Myotis bechsteinii (Kuhl, 1817), murciélago ratonero forestal
Myotis capaccinii (Bonaparte, 1837), murciélago ratonero patudo
Myotis daubentonii (Kuhl, 1817), murciélago ratonero ribereño
Myotis escaleraei Cabrera, 1904, murciélago ratonero ibérico
Myotis cf. *nattereri* (Kuhl, 1817), murciélago ratonero de Natterer
Myotis emarginatus (E. Geoffroy, 1806), murciélago ratonero pardo
Myotis alcaethoe von Helversen & Heller, 2001, murciélago ratonero bigotudo de Alcaethoe
Myotis mystacinus (Kuhl, 1817), murciélago ratonero bigotudo
Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774), murciélago enano
Pipistrellus pygmaeus (Leach, 1825), murciélago de Cabrera
Pipistrellus kuhlii Kuhl, 1817, murciélago de borde claro
Pipistrellus nathusii (Keyserling & Blasius, 1839), murciélago de Nathusius
Hypsugo savii (Bonaparte, 1837), murciélago montañero
Eptesicus serotinus (Schreber, 1774), murciélago hortelano
Eptesicus isabellinus (Temminck, 1839), murciélago hortelano pardo
Vespertilio murinus (Linnaeus, 1758), murciélago bicolor
Nyctalus leisleri (Kuhl, 1817) nóctulo pequeño
Nyctalus lasiopterus (Schreber, 1780) nóctulo grande
Nyctalus noctula (Schreber, 1774) nóctulo mediano
Barbastella barbastellus (Schreber, 1774), barbastela
Plecotus auritus (Linnaeus, 1758), murciélago orejudo dorado
Plecotus austriacus (J. Fischer, 1829), murciélago orejudo gris
Plecotus macronullaris Kuzynkin, 1965, murciélago orejudo alpino
Miniopterus schreibersii (Kuhl, 1817), murciélago de cueva
Tadarida teniotis, (Rafinesque, 1814) murciélago rabudo

2. Los quirópteros como componentes del registro fósil en la península ibérica, antecedentes

Desde el Oligoceno Superior, se citan los siguientes géneros en la península ibérica: *Rhinolophus*, *Hipposideros* y *Megadema* (Carrascosa del Campo, Cuenca, Sevilla 1990a), los dos últimos carecen de representantes actuales en este territorio. Desde el Mioceno Inferior se cita el género *Myotis* (Navarrete del Río, Teruel, Adrover 1972; Fuenmayor, La Rioja, Martínez Salanova 1987). Desde el Mioceno Medio los géneros *Miniopterus* (Salobreña, Granada, Aguilar et al. 1984), *Tadarida* (Buñol, Valencia, Adrover 1968), *Eptesicus* (Casetón, Teruel, Sevilla 2002), y *Asellia* (Casetón, Teruel, Sevilla 2002), este último tampoco tiene representantes actuales en la península ibérica. Desde el Mioceno Superior los géneros *Pipistrellus* y *Nyctalus*

(Venta del Moro, Valencia, Crespo et al. 2017). Desde el Plioceno Medio el género *Plecotus* (Almenara-Casablanca 4, Castellón, Agustí et al. 2011). El género *Barbastella* tiene su primer registro fósil ya en el Cuaternario, en el Pleistoceno Medio (Prádena, Segovia, Sevilla 1988); del género *Hypsugo* no se han encontrado datos en el registro fósil por ahora. Los yacimientos fosilíferos con registro de quirópteros en la península ibérica de edad Cuaternario (Figura 4, 5, 6 y 7) son notablemente más numerosos en comparación con los yacimientos de edad Paleógeno y Neógeno. A continuación, se incluye la localización de los yacimientos cuaternarios ibéricos con registro de quirópteros, incluidas las nuevas localidades presentadas en esta tesis.

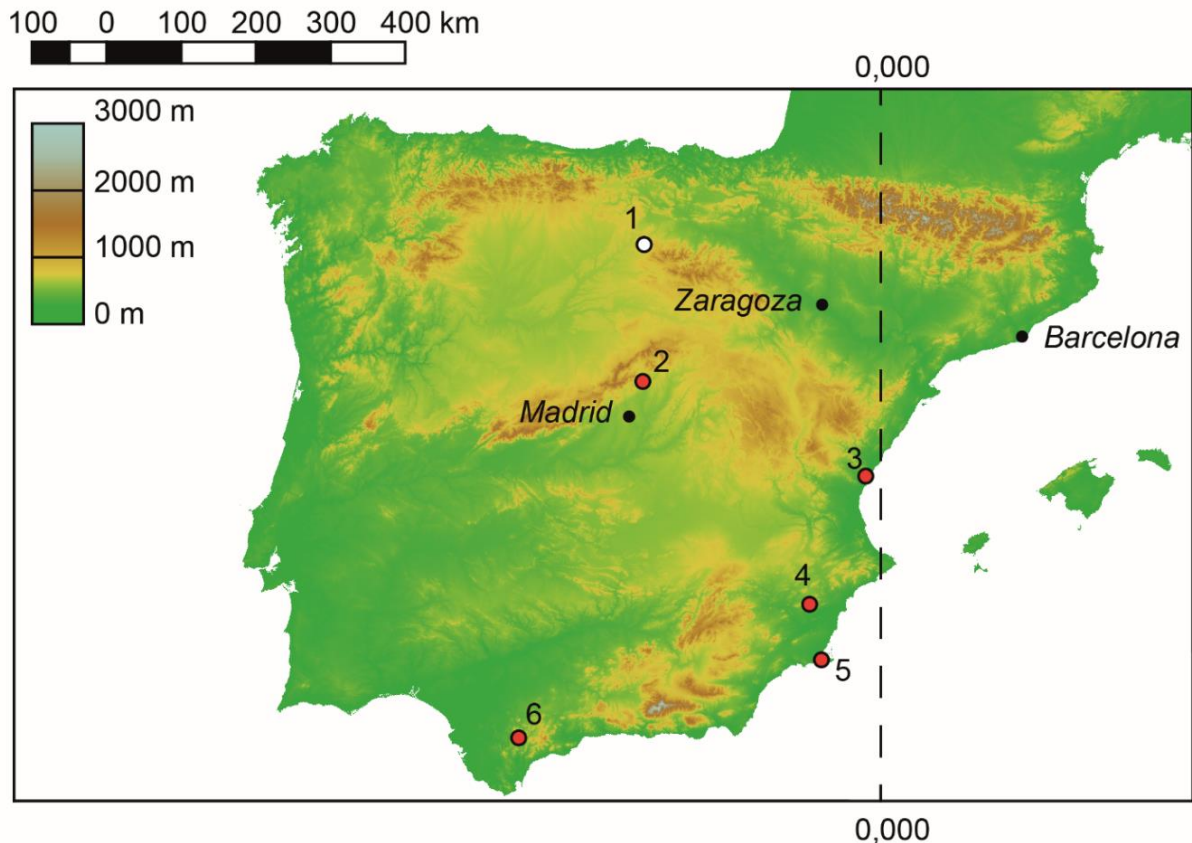


Figura 4. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Inferior con registro fósil de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Atapuerca (Sima del Elefante, Galán et al. 2016a; Gran Dolina, Capítulo 4); 2: Pontón de la Oliva (Sesé & Ruiz-Bustos 1992); 3: Almenara-Casablanca (Agustí et al. 2011); 4: Quibas (Sevilla et al. 2014); 5: Cueva Victoria (Sevilla 2012); 6: El Chaparral (Giles-Pacheco et al. 2011).

Figure 4. Geographical location of the Early Pleistocene Iberian sites with fossil bats record (red circles: previous localities, white circles: contributions of this thesis).

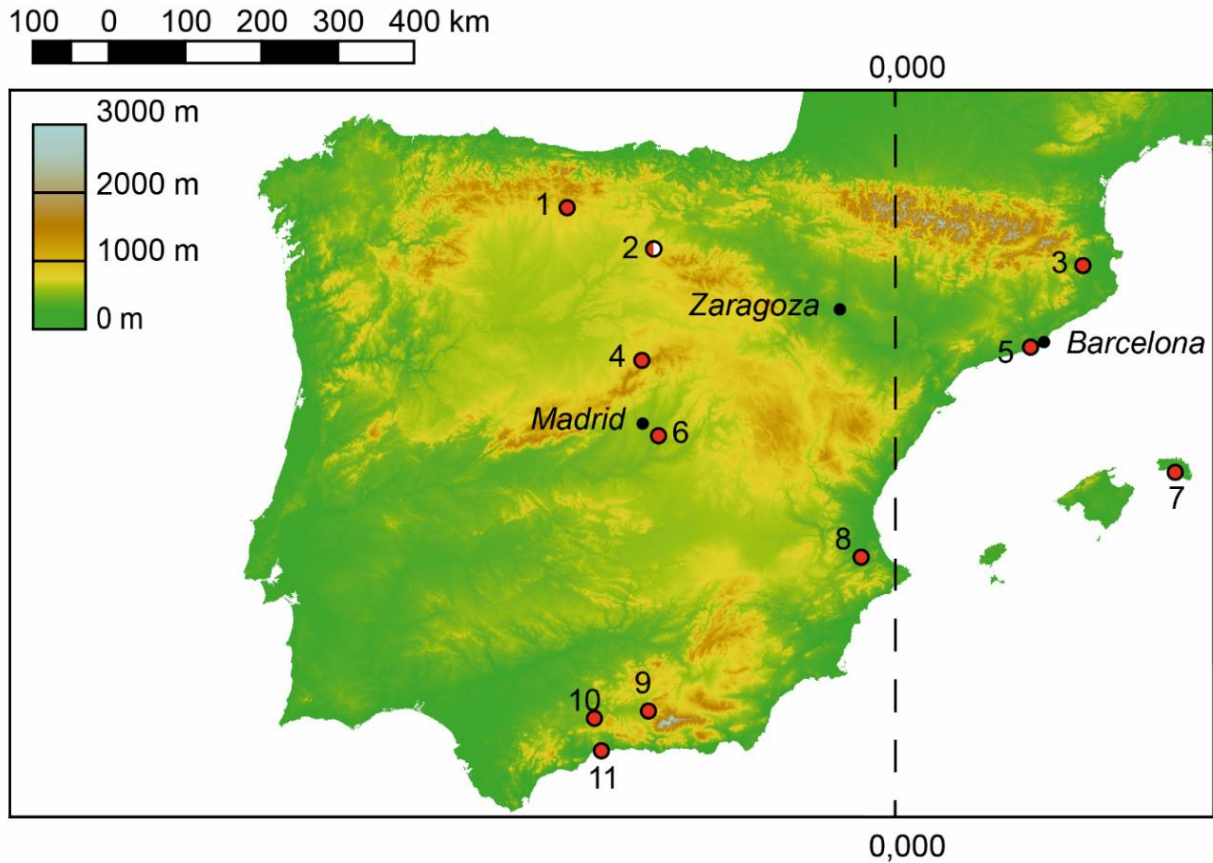


Figura 5. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Medio con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: El Guardo (Sevilla 1988); 2: Atapuerca (Sima del Elefante, López-García et al. 2011b; Gran Dolina, Capítulo 4; Galería-Zarpazos, Capítulo 5; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011); Sima de los Huesos, Capítulo 5); 3: Mollet (López-García et al. 2014c; Maroto et al. 2012); 4: Prádena (Sevilla 1988); 5: Cova del Rinoceront (Daura et al. 2015); 6: El Congosto (Alberdi et al. 1977) y Áridos-1 (López-Martínez 1980); 7: Son Bou (Reumer 1982); 8: La Salema (Marquina-Blasco et al. 2016); 9: Las Yedras (Sevilla 1988); 10: Las Grajas (Sevilla 1988); 11: El Higuero (Sevilla 1988).

Figure 5. Geographical location of the Middle Pleistocene Iberian sites with fossil bats record (red circles: previous localities, white circles: contributions of this thesis).

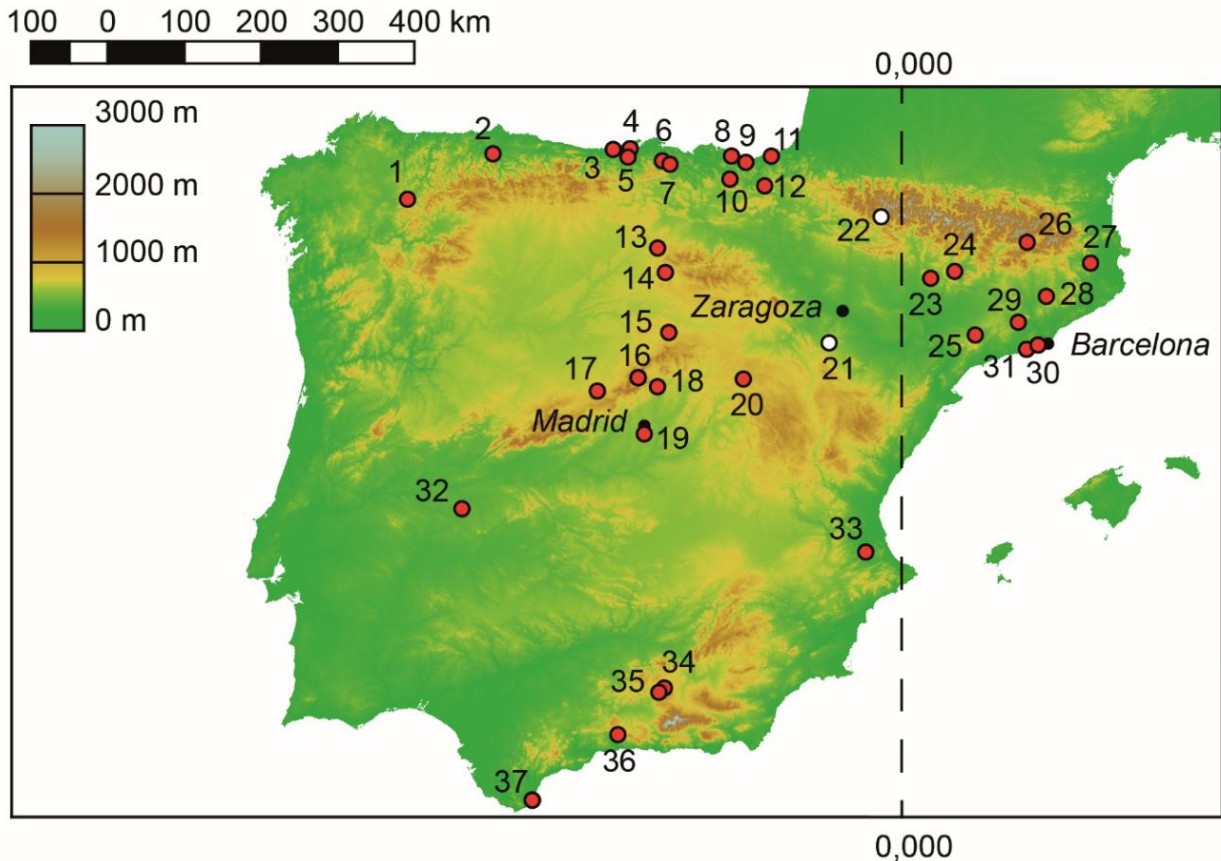


Figura 6. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Superior con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Valdavara-1 y 3 (López-García et al. 2011a; Vaquero et al. 2018); 2: Las Caldas (Laplana et al. 2006); 3: Cueva de las Aguas (Sesé 2016); 4: Cueva de Covalejos (Sesé 2005); 5: El Castillo (Sesé 2017); 6: El Mirón (Cuenca-Bescós et al. 2009); 7: Ventalaperra (Murelaga et al. 2007); 8: Laminak (Pemán 1994); 9: Erralla (Pemán 1985); 10: Labeko Koba (Pemán 2000), Lezetxiki (Altuna 1972); 11: Aitzbitarte (Altuna 1972); 12: Amutxate (Sesé 2014); 13: Atapuerca (El Portalón, López-García et al. 2010b; El Mirador, Bañuls-Cardona et al. 2017); 14: Cueva Millán (Álvarez et al. 1992); 15: Estebanvela (Sesé 2007); 16: Pinilla del Valle (Camino, Arsuaga et al. 2012; Cueva de la Buena Pinta, Baquedano & Laplana 2006); 17: Villacastín (Arribas 1994); 18: El Reguerillo (Sevilla 1988); 19: PRERESA (Sesé et al. 2011); 20: Los Casares (Mingo-Álvarez et al. 2014); 21: Aguilón P7 (Galán et al. 2016b); 22: Los Batanes (Galán et al. 2018a); 23: Cueva de los Moros de Gabasa (Blasco-Sáncho 1995); 24: Cova Colomera (López-García & Cuenca-Bescós 2010); 25: Xaragalls (López-García et al. 2012a), Gals Carboners (López-García et al. 2014a); 26: Olopte (López-García 2008); 27: Cova de l'Arbreda (Alcalde & Galobart 2002; López-García & Cuenca-Bescós 2010); 28: Teixonerres (López-García et al. 2012b, 2014b); 29: Abric Romaní (Burjachs et al. 2012); 30: macizo del Garraf (Villalta & Crusafont 1950), Cova del Rinoceront (Daura et al. 2015); 31: Cova del Gegant (López-García et al. 2014b), Cova del Muscle (López-García 2008); 32: Maltravieso-Chimeneas (Bañuls-Cardona et al. 2012); 33: Cova Negra (Guillem 2009); 34: La Carihueta (Sevilla 1988); 35: Cueva del Agua (Sevilla 1988); 36: Zafarraya (Barroso-Ruiz et al. 2003; Barroso & Desclaux 2006); 37: Gorhams Cave (López-García et al. 2011c).

Figure 6. Geographical location of the Late Pleistocene Iberian sites with fossil bats record (red circles: previous localities, white circles: contributions of this thesis).

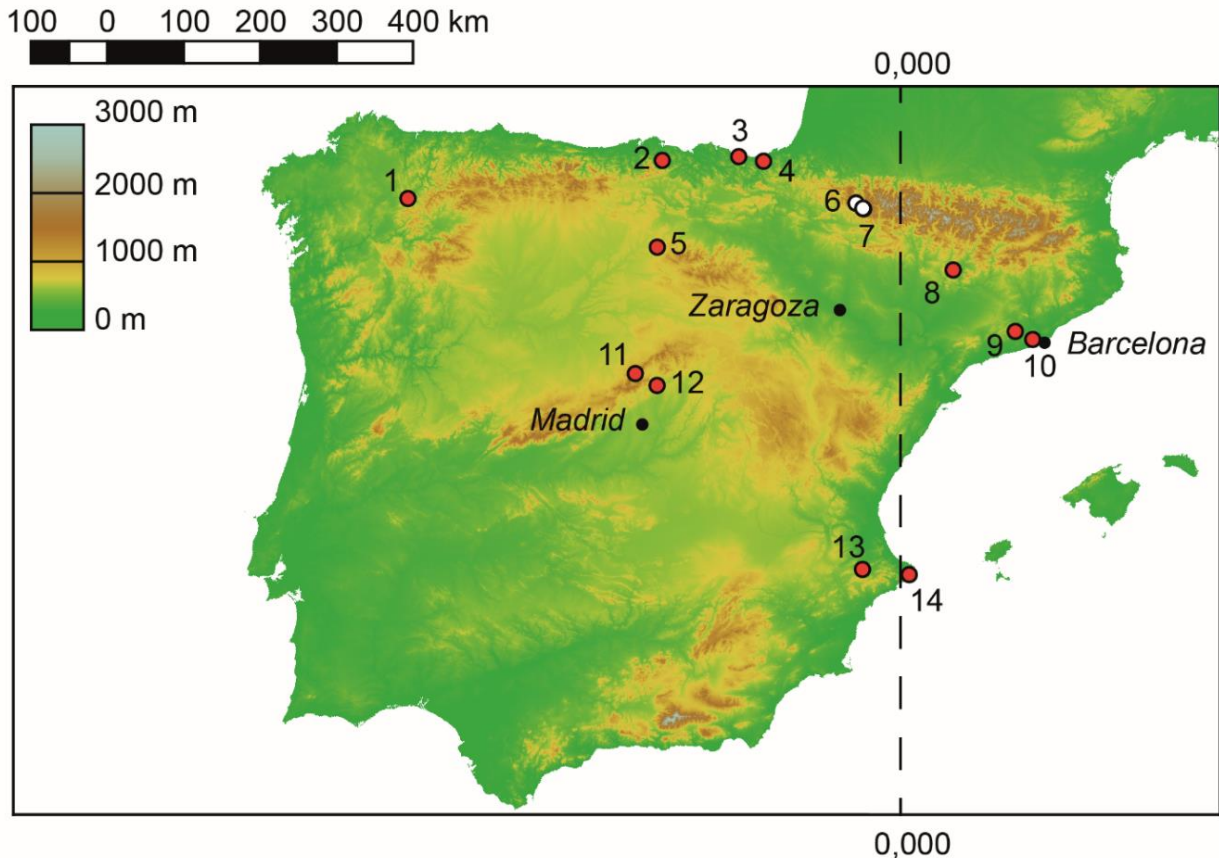


Figura 7. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Holoceno con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Valdavara-1 (López-García et al. 2011a); 2: El Mirón (Cuenca-Bescós et al. 2009); 3: Ekain (Zabala 1984) y Urtiagako Leizea (Altuna 1972); 4: Marizulo (Altuna 1972); 5: El Mirador (Bañuls-Cardona et al. 2017); 6: Secús (cuevas B-9 y B-8, Capítulo 8); 7: Lecherines (cueva D-2, Capítulo 8); 8: Cova Colomera (Oms et al. 2009); 9: Cova de la Guineu (Galobart et al. 1991); 10: Can Sadurní (Millán & Blanch 1989); 11: Cueva de la Buena Pinta (Baquedano & Laplana 2006); 12: cueva de la Ventana (Sánchez-Marco et al. 2005); 13: La Sarsa (Sevilla 1988) y Cova Bolomini (Guillem 1999); 14: Cova de les Cendres (Guillem 1999).

Figure 7. Geographical location of the Holocene Iberian sites with fossil bats record (red circles: previous localities, white circles: contributions of this thesis).

3. Objetivos de la tesis

La presente tesis tiene dos principales metas. En primer lugar, la **aportación de nuevos datos al registro fósil del orden Chiroptera** en el Cuaternario de la mitad norte de la península ibérica, contribuyendo a llenar el vacío de registro especialmente marcado en el Pleistoceno Inferior y Medio. En segundo lugar, el **análisis de la dinámica de las poblaciones de quirópteros del pasado a través del tiempo**. Para ello, se han establecido los siguientes objetivos:

1. Caracterización sistemática de los taxones pertenecientes al orden Chiroptera representados en los nueve yacimientos estudiados en este trabajo: los yacimientos revisados del Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca, i. e. la Sima del Elefante, la Gran Dolina, Trinchera Galería y la Sima de los Huesos; y los nuevos yacimientos del Pleistoceno Superior, tránsito Pleistoceno Superior-Holoceno y Holoceno de Aragón, i.e. Aguilón P7, los Batanes, las cuevas B-9 y B-8 de la Sierra de Secús y la cueva D-2 de Lecherines.

2. Recopilación de parámetros biométricos sobre poblaciones actuales para la identificación del complejo de especies crípticas *Myotis myotis/blythii* en el registro fósil.

3. Empleo de las asociaciones de quirópteros fósiles como indicadores indirectos de parámetros paleoclimáticos y paleoambientales y comparación de las señales obtenidas con las de otros proxis empleados en los mismos yacimientos (por ejemplo: análisis palinológicos, asociaciones de otros pequeños mamíferos o asociaciones de herpetofauna).

4. Análisis de la posible interacción entre las poblaciones humanas prehistóricas y las poblaciones de quirópteros en los casos de ocupación de un mismo refugio.

4. Metodología general

Debido a que en esta tesis se abordan trabajos de distinto tipo en cada capítulo, la descripción de la metodología específica empleada en cada uno de estos trabajos se aborda en un apartado propio dentro de dichos capítulos. A continuación, sin embargo, se va a exponer de manera breve la metodología común empleada para el procesado de las muestras, en el trabajo de campo en primer lugar, y en el trabajo de gabinete en segundo lugar.

4.1. Trabajo de campo: obtención de los restos de pequeños vertebrados

Los restos de pequeños vertebrados se recuperan mediante el método del lavado-tamizado de los sedimentos excavados con ayuda de una corriente de agua, con el objetivo de eliminar la matriz arcillosa. El sedimento extraído en la excavación arqueológica o paleontológica (Figura 8) que va a ser procesado debe siempre estar organizado en muestras, donde cada una de ellas consiste en un volumen de sedimento bien delimitado (por unidad litoestratigráfica, por cuadro excavado y por profundidad de sedimento excavado, Figura b,c,d) que se lava de manera independiente. En excavaciones donde se procesa una gran cantidad de sedimento, como es el caso de Atapuerca (Figura 8, Figura), cuando las muestras llegan al centro de lavado-tamizado (Figura 9) se organizan de tal manera que quedan distribuidas en cuadrículas que replican las de cada yacimiento de origen (Figura 9a), para facilitar así su procesado y evitar la mezcla de distintas muestras. La muestra debe permanecer en remojo una cantidad de tiempo variable (que depende de la naturaleza litológica del sedimento) para que la fracción arcillosa se disgregue (Figura 9b). En el caso del material procesado en esta tesis el rango de tiempo empleado ha sido de entre 5 y 24 horas. Para el lavado-tamizado de sedimento se emplea una columna de tres tamices superpuestos con luz de malla 10, 5 y 0,5 mm respectivamente (de arriba abajo) y la ayuda de una corriente de agua. En los casos más sofisticados, como en la excavación en Atapuerca, el agua se extrae de un río (u otra masa de agua) mediante una bomba de agua con motor de gasolina y se hace caer sobre los tamices mediante un montaje de mangueras (Figura 9c). El sedimento se vuelca sobre el tamiz superior y se hace pasar a través de la columna de tamices junto con la corriente de agua (Figura 9d) hasta que la matriz arcillosa se elimina por completo (Figura 9e). En excavaciones donde no se dispone de este mecanismo, como es el caso de las realizadas en los yacimientos de los Pirineos, los tamices empleados eran de dimensiones menores y el proceso de lavado se realizó aprovechando la corriente de un pequeño arroyo de montaña, sumergiendo los tamices parcialmente en él. Tras el proceso de lavado-tamizado, el concentrado no arcilloso de la muestra (técnicamente denominado levigado) queda dividido en dos fracciones en función del tamaño de grano: grueso (recogido en el tamiz de luz 5 mm) y fino (recogido en el tamiz de

luz 0,5 mm). Dicho concentrado se seca al aire libre (Figura f) y se empaqueta manteniendo siempre la unidad de cada muestra.



Figura 8. Proceso de transporte de las muestras desde la excavación arqueológica hasta el centro de lavado-tamizado en Atapuerca; a: excavación del yacimiento de la Gran Dolina; b: acumulación de las muestras de sedimento extraído en la excavación almacenadas en sacos; c: etiqueta de una muestra de sedimento correspondiente a la campaña de excavación del año 2014, procedente del yacimiento Trinchera-Dolina, unidad TD10.3, cuadro H13 y profundidad 240-250 cm; d: organización de los sacos de sedimento en el centro de lavado-tamizado, agrupados por yacimientos y distribuidos en cuadrículas. Autoría fotos: Julia Galán, Carmen Núñez, Mercedes Conde.

Figure 8. Transporting the samples from the archaeological excavation to the washing-sieving centre in Atapuerca; a: excavation of the Gran Dolina site; b: accumulation of the samples of sediment extracted in the excavation, stored in sacks; c: organization of the sediment sacks at the washing-sieving centre, grouped by sites and distributed in squares; d: label of a sediment sample corresponding to the 2014 excavation campaign, at the Trinchera-Dolina site, unit TD10.3, square H13 and depth 240-250 cm. Pictures by: Julia Galán, Carmen Núñez, Mercedes Conde.



Figura 9. Procesado de las muestras de sedimento el centro de lavado-tamizado en Atapuerca; a: llenado de cubos; b: remojado de las muestras; c: estructura de andamios para sostener los puestos de lavado-tamizado, cada uno formado por una columna de tamices y dos mangueras ; d: volcado de cubos de muestra húmeda sobre la columna de tamices; e: eliminación de la matriz arcillosa con la ayuda de la corriente de agua para obtener el concentrado de sedimento formado por pequeños clastos y restos fósiles; f: secado de cada muestra de concentrado de sedimento. Autoría fotos: José Luis Barco, Mercedes Conde.

Figure 9. Sediment samples processing at the washing-sieving centre in Atapuerca; a: cube filling; b: samples soaking; c: structure of scaffolds supporting the washing-sieving stations, each station

consisting of a column of sieves and two hoses; d: dumping of the cubes containing the wet sample on the columns of sieves; e: clay matrix removal with the water stream to obtain the concentrate of sediment formed by small clasts and fossil remains; f: concentrate samples drying. Pictures by: José Luis Barco, Mercedes Conde.

4.2. Trabajo de gabinete: estudio de los restos esqueléticos de quirópteros

El estudio de los restos esqueléticos de quirópteros, tanto de los restos fósiles separados mediante el triado de los levigados (Figura 10a, c), como de los especímenes actuales en el caso de toma de datos biométricos o del estudio de colecciones de referencia en anatomía comparada, se ha realizado siempre con la ayuda de un microscopio estereoscópico o lupa binocular modelo Olympus SZ61 (Figura 10b) debido al pequeño tamaño de los elementos estudiados. La manipulación de los restos esqueléticos requiere el empleo de pinzas (Figura 10b, c). La toma de medidas de las piezas dentales se ha realizado sobre fotografías digitales de los restos objeto de estudio, empleando para ello una cámara digital (modelo LC20) acoplada a la lupa binocular (Figura 10d) a 1,5x aumentos, así como software adecuado a la toma de medidas (en este caso, Photoshop). Para la toma de medidas sobre el esqueleto craneal (excepto dientes) y postcraneal, se ha empleado un calibre electrónico (modelo Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX, Japan) con precisión teórica de 0,01 mm (Figura 10e).

La identificación de los restos de quirópteros se ha basado en los criterios taxonómicos propuestos por los siguientes autores: para restos craneales Dupuis (1986), Menu & Popelard (1987), Sevilla (1988), Jenrich et al. (2012) y Galán et al. (2018b); para restos del esqueleto postcraneal Felten et al. (1973), Dupuis (1986), Dodelin (2002) y Răduleț (2003). La nomenclatura anatómica empleada aquí es la proporcionada por los autores previamente mencionados junto con Strikler (1978) (Figura 11, 12). Además, se ha llevado a cabo la comparación de los restos recuperados con especímenes actuales procedentes de las colecciones de las siguientes instituciones: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Centro Internacional del Agua y el Medioambiente (CIAMA) de La Alfranca en Zaragoza, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Estación Biológica de Doñana-CSIC de Sevilla, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratório de Arqueociências de Lisboa, Magyar Természettudományi Múzeum de Budapest, y Smithsonian Institution de Washington.



Figura 10. Procesado de las muestras en la Universidad de Zaragoza; a: muestra para triado, compuesta por pequeños clastos y fragmentos fósiles; b: triado de las muestras con lupa binocular; c: restos fósiles de quirópteros triados; d: toma de imágenes de los restos con cámara digital acoplada a la lupa binocular; e: toma de medidas de los restos con calibre electrónico.

Figure 10. Processing samples at the University of Zaragoza; a: sample for picking up, composed of small clasts and fossil fragments; b: picking up the samples with binocular microscope; c: picked up fossil remains of bats; d: taking images of the remains with a digital camera attached to the binocular microscope; e: taking measurements of the remains with an electronic calliper.

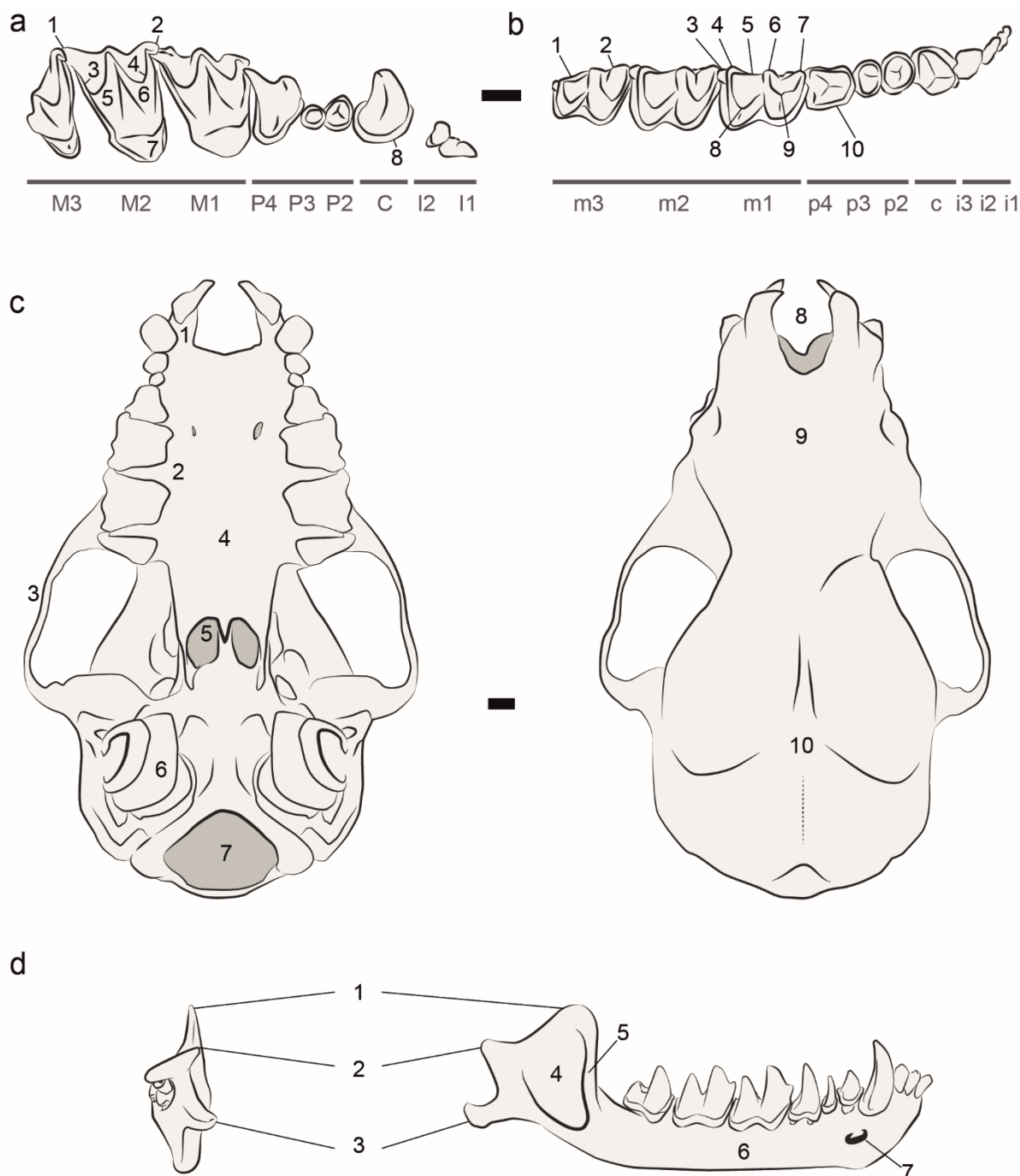


Figura 11. Esqueleto craneal; a: serie dental superior derecha en vista oclusal; 1, metastilo; 2, parastilo; 3, metacresta; 4, paracresta; 5, metacono; 6, paracono; 7, protocono; 8, cíngulo; b: serie dental inferior derecha en vista oclusal; 1, talónido; 2, trigónido; 3, hipoconúlido; 4, entocónido; 5, entocréstida; 6, metaconídeo; 7, paraconídeo; 8, hipoconídeo; 9, paraconídeo; 10, cíngulo; c: cráneo en vista ventral y dorsal; 1, premaxilar; 2, maxilar; 3, arco cigomático; 4, lámina horizontal del palatino; 5, coana; 6, cóclea; 7, forámen magnum; 8, escotadura nasal; 9, rostró; 10, cavidad craneal; d: mandíbula derecha en vista posterior y labial; 1, proceso coronoides; 2, proceso articular; 3, proceso angular; 4, rama mandibular; 5, cresta masetérica; 6, cuerpo mandibular; 7, forámen mentoniano. Escala=1 mm.

Figure 11. Cranial skeleton; a: upper right dental row in occlusal view; 1, metastyle; 2, parastyle; 2, metacrista; 4, paracrista; 5, metacono; 6, paracono; 7, protocono; 8, cingulum; b: lower right dental row in occlusal view; 1, talonid; 2, trigonid; 3, hypoconulid; 4, entoconid; 5, entocristid; 6, metaconid; 7, paraconid; 8, hypoconid; 9, paraconid; 10, cingulum; c: skull in ventral and dorsal view; 1, premaxilla; 2, maxilla; 3, zygomatic arc; 4, palatine horizontal plate; 5, choana; 6, cochlea; 7, foramen magnum; 8, nasal cavity; 9, rostrum; 10, cranial cavity; d: right mandible in posterior and labial view; 1, coronoid process; 2, articular process; 3, angular process; 4, mandibular ramus; 5, masseteric crista; 6, mandibular body; 7, mental foramen. Scale=1 mm.

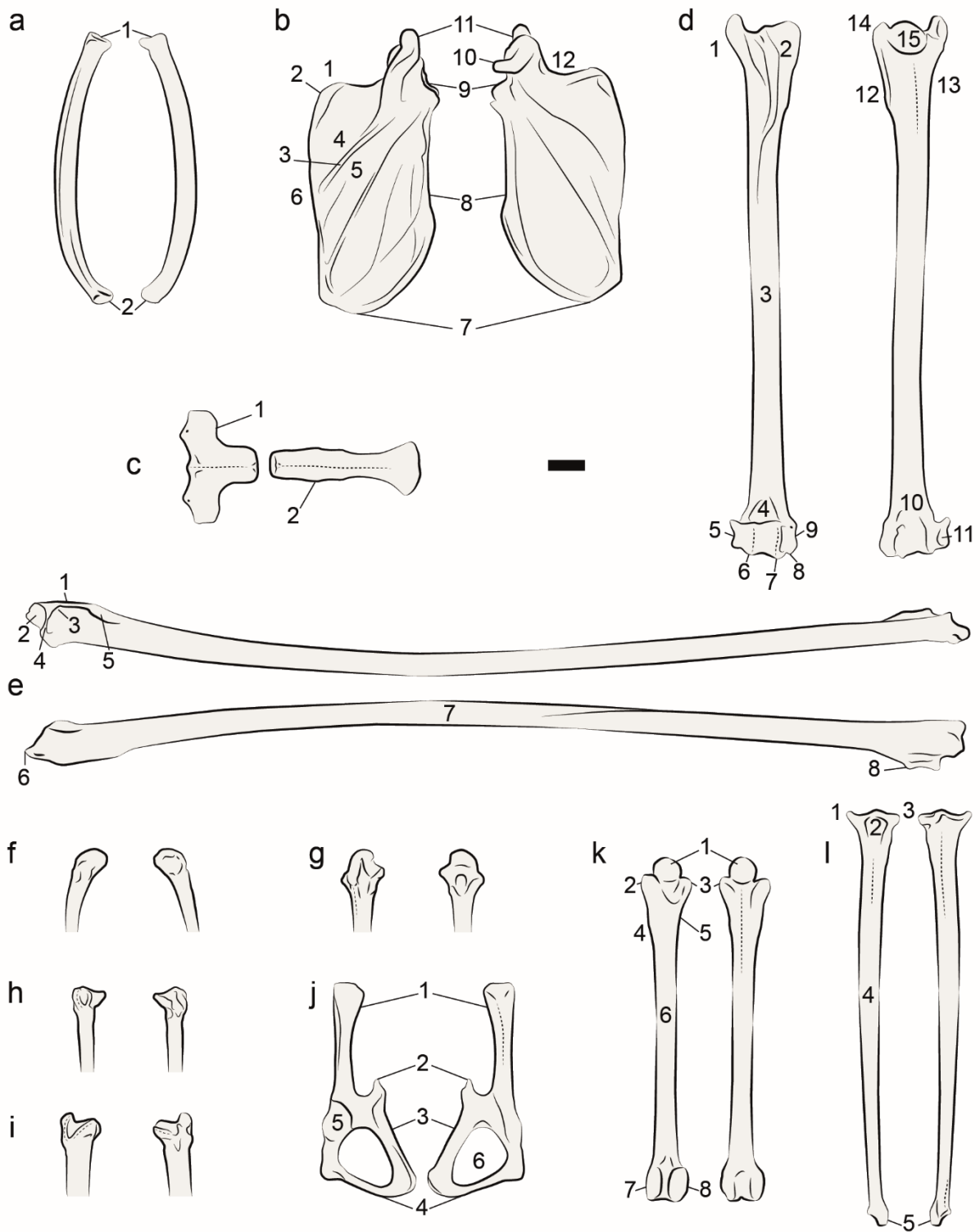


Figura 12. Esqueleto postcraneal, principales huesos descritos; a: clavícula derecha, vista superior e inferior; 1, extremo esternal; 2, extremo acromial; b: escápula derecha, vista dorsal y ventral; 1, borde superior; 2, ángulo superior; 3, espina; 4, fosa supraespinal; 5, fosa infraespinal; 6, borde medial; 7, ángulo inferior; 8, borde lateral; 9, cavidad glenoidea; 10, proceso coracoide; 11, acromion; 12, muesca supraescapular; c: esternón; 1, manubrio; 2, cuerpo esternón; d: húmero derecho en vista externa e interna; 1, troquíter; 2, cresta pectoral; 3, diáfisis; 4, fosa radial; 5, epicóndilo; 6, cóndilo; 7, tróclea; 8, proceso estilóide; 9, epitróclea; 10, fosa antecubital; 11, fosa lateral; 12, cresta ventral; 13, cresta dorsal; 14, troquín, 15, cabeza; e: radio derecho en vista ventral y dorsal; 1, barra longitudinal; 2, superficie articular; 3, fosa de inserción del bíceps; 4, barra transversal; 5, engrosamiento de la barra longitudinal;

6, proceso proximal; 7, diáfisis; 8, apófisis ulnar; f: epífisis proximal del segundo metacarpo derecho; g: epífisis proximal del tercer metacarpo derecho; h: epífisis proximal del cuarto metacarpo derecho; i: epífisis proximal del quinto metacarpo derecho; j: pelvis derecha en vista lateral y mesial; 1, ilio; 2, espina púbica; 3, púbis; 4, isquío; 5, acetábulo; 6, foramen obturador; k: fémur derecho en vista ventral y dorsal; 1, cabeza; 2, trocánter menor; 3, trocánter mayor; 4, cresta medial; 5, cresta lateral; 6, diáfisis; 7, cóndilo medial; 8, cóndilo lateral; l: tibia derecha en vista dorsal y ventral; 1, cóndilo lateral; 2, tuberosidad; 3, cóndilo medial; 4, diáfisis; 5, maléolo medial. Escala=2 mm.

Figure 12. Postcranial skeleton, main described bones; a: right clavicle, superior and inferior view; 1, sternal end; 2, acromial end; b: right scapula, dorsal and ventral view; 1, superior border; 2, superior angle; 3, spine; 4, supraspinal fossa; 5, infraspinal fossa; 6, medial border; 7, inferior angle; 8, lateral border; 9, glenoid cavity; 10, coracoid process; 11, acromion; 12, suprascapular notch; c: sternum; 1, manubrium; 2, body of sternum; d: right humerus in external and internal view; 1, trochiter; 2, pectoral ridge; 3, diaphysis; 4, radial fossa; 5, epicondyle; 6, condyle; 7, trochlea; 8, styloid process; 9, epitrochlea; 10, antecubital fossa; 11, lateral fossa; 12, ventral ridge; 13, dorsal ridge; 14, trochin, 15, head; e: right radius in ventral and dorsal view; 1, longitudinal bar; 2, articular surface; 3, biceps insertion fossa; 4, transversal bar; 5, longitudinal bar thickening; 6, proximal process; 7, diaphysis; 8, ulnar apophysis; f: second right metacarpal proximal epiphysis; g: third right metacarpal proximal epiphysis; h: fourth right metacarpal proximal epiphysis; i: fifth right metacarpal proximal epiphysis; j: right pelvis in lateral and mesial view; 1, ilium; 2, pubic spine; 3, pubis; 4, ischium; 5, acetabulum; 6, obturator foramen; k: right femur in ventral and dorsal view; 1, head; 2, lesser trochanter; 3, greater trochanter; 4, medial ridge; 5, lateral ridge; 6, diaphysis; 7, medial condyle; 8, lateral condyle; l: right tibia in dorsal and ventral view; 1, lateral condyle; 2, tuberosity; 3, medial condyle; 4, diaphysis; 5, medial maleollus. Scale=2 mm.

Biometría craneal del complejo *Myotis myotis*/*Myotis blythii* en la península ibérica: nuevos data para el estudio del registro fósil

2

Cranial biometrics of the Iberian *Myotis myotis*/*Myotis blythii* complex: new data for studying the fossil record

The *Myotis myotis*/*M. blythii* species complex, spread across the Western Palearctic, is a problematic group for which the taxonomy of the species is not yet satisfactorily resolved. The Iberian Peninsula played a key role in its evolutionary history as a Pleistocene refuge and as the starting point for the eastward expansion of *M. myotis* in the early Holocene, while *M. blythii* reached the Iberian Peninsula only during the middle Holocene. The study of Iberian populations and particularly of the Iberian fossil record is of high interest in this regard. However, there are few data available on the biometry of the skulls and teeth of Iberian populations (which differ somewhat in size from those of other regions of Europe and Asia) or tools for the identification of fragmentary cranial remains. Much of the Quaternary Iberian record of large *Myotis* remains unassigned. Here, we contribute to the task of determining fragmentary cranial remains by providing new cranial and dental biometric data from extant Iberian populations, predictive models for isolated upper molar identification, and a set of indices that allow quantitative evaluation of the differences in anatomical traits (in skull and molars) between the two species.

El complejo de especies *Myotis myotis*/*M. blythii*, extendido a lo largo del Paleártico occidental, es un grupo problemático para el cual la taxonomía de las especies no está satisfactoriamente resuelta todavía. La península ibérica jugó un papel principal en la historia evolutiva de este grupo como refugio Pleistoceno y como punto de expansión hacia el este de la especie *M. myotis*, mientras que *M. blythii* alcanzó la península ibérica en cronologías más recientes, Holoceno medio. El estudio de las poblaciones ibéricas, y en particular del registro fósil ibérico de este complejo de especies revierte por ello gran interés. Sin embargo, los datos biométricos obtenidos mediante la medición de parámetros craneales y dentales en especímenes procedentes de poblaciones ibéricas (los cuales difieren ligeramente en talla de los de poblaciones procedentes de otras zonas de Europa y de Asia) así como otro tipo de herramientas para la comparación y la diagnosis de restos craneales fragmentarios son escasos. Gran parte del registro ibérico cuaternario de *Myotis* de talla grande permanece sin asignar. La contribución de este trabajo a la tarea de determinación de restos craneales fragmentarios consiste en: una nueva y amplia colección de datos biométricos craneales y dentales procedentes de poblaciones ibéricas actuales, modelos predictivos para la identificación de molares superiores aislados y un conjunto de índices biométricos que permiten la evaluación cuantitativa de las diferentes tendencias anatómicas (en cráneos y molares) que presentan las dos especies.

1. Introduction

Traditionally, two taxa have been distinguished among the species complex of large *Myotis* Kaup 1829, widespread across the Western Palearctic: the greater mouse-eared bat, *Myotis myotis* (Borkhausen 1797), and the lesser mouse-eared bat, *Myotis blythii* (Tomes 1857) (Figure 1). Both show size clines and morphological variations across their geographical distribution (Arlettaz et al. 1997; Benda & Horáček 1995b). Consequently, the taxonomic status of some populations has been a matter of controversy (Arlettaz et al. 1997; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Bogan et al. 1978; Castella et al. 2000; Felten et al. 1977; Gulia 1913; Lanza 1959; Strelkov 1972). In regions of sympatry of the greater and the lesser mouse-eared bats (Figure 1), they commonly share nursery and reproductive roosts (Berthier et al. 2006; Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007), and cases of hybridization have been reported (Bachanek & Postawa 2010; Berthier et al. 2006).

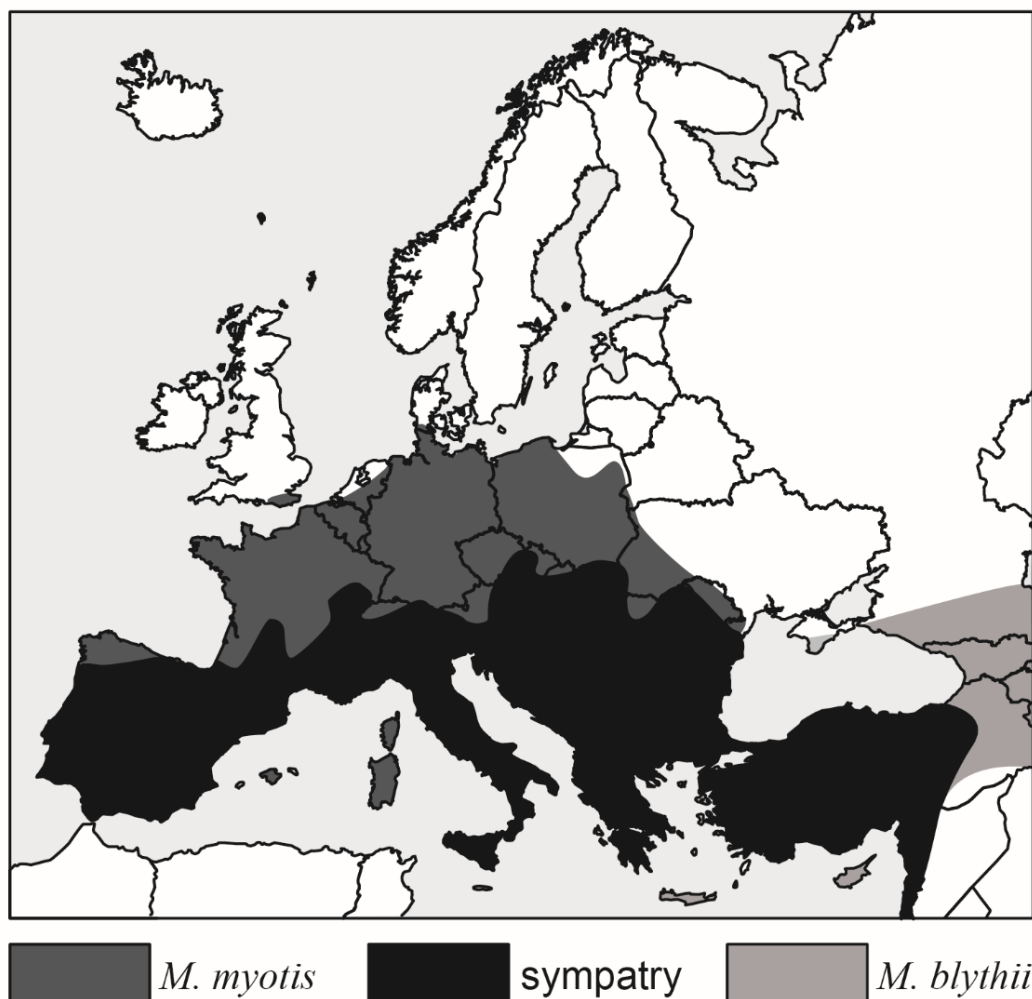


Figure 1. Current geographical distribution of the two species of large mouse-eared bats studied in this work. After Dietz et al. (2009) and the EMMA Database maintained by the Societas Europaea Mammalogica (European-mammals 2017, www.european-mammals.org).

Figura 1. Distribución geográfica actual de las dos especies de murciélagos ratoneros estudiadas en este trabajo. Basado en Dietz et al. (2009) y la EMMA Database de la Societas Europaea Mammalogica (European-mammals 2017, www.european-mammals.org).

According to Corbet (1978), the greater mouse-eared bat is represented by the nominal form *Myotis myotis myotis*, and a larger subspecies in the Levant, *M. m. macrocephalicus* Harrison & Lewis, 1961. According to Strelkov (1972), the lesser mouse-eared bat is represented by the nominal, Himalayan form *Myotis blythii blythii*, by the Western Palearctic form *M. b. oxygnathus* Monticelli 1885, by the Anatolian form *M. b. omari* Thomas 1906, by the Eastern Palearctic form *M. b. ancilla* Thomas 1919, and by the Altaian form *M. b. altaicus* (see also Dzeverin & Strelkov 2008). Simmons (2005) also recognized *M. b. lesviacus* Iliopoulou-Georgudaki 1984, in Greece, and raised *M. oxygnathus* to species level in accordance with Ruedi & Mayer (2001). The North African form *M. punicus* Felten et al. 1977, constitutes a well-defined allopatric species that does not coexist with the other two forms in Europe (Castella et al. 2000). Furman et al. (2014) established the biological species status of *M. myotis* and *M. blythii* in Europe but refused to recognize the morphological subspecies defined in Europe as significant evolutionary units and recommended keeping the Central Asian forms of lesser mouse-eared bats as *M. blythii* s. l. until further sampling allows the taxonomic question to be resolved.

Regarding the evolutionary history of the two groups, Furman et al. (2014) proposed that an isolation process of *M. myotis* and *M. blythii* s. l. took place in scattered glacial refuges in Western Europe and Asia, respectively. Molecular studies (Bogdanowicz et al. 2009) date the branching between these taxa at 560 ka BP (middle Pleistocene). The importance of the fossil record of large *Myotis* in the Iberian Peninsula, a refuge for mammalian faunas during the late Pleistocene (e. g., Cuenca-Bescós et al. 2010c; Hewitt 1996, 1999, 2000; Sauqué & Cuenca-Bescós 2013), is due to its key location. The evidence indicates that this region was the starting point for the expansion of *M. myotis* towards Central Europe and the Balkans, together with the expansion of forested habitats, during interglacial periods of the Pleistocene-Holocene transition (Furman et al. 2014; Ruedi & Castella 2003). On the other hand, it has been established that the eventual entrance into Iberia of *M. blythii* after its westwards expansion from Asia occurred subsequently, in the middle Holocene (Benda & Horáček 1995a; Sevilla 1989; Topál & Ruedi 2001). However, a few remains from the latest Pleistocene of L'Arbreda and Cova Colomera (Spain) have recently been identified as *M. blythii* and *M. myotis/blythii* (López-García 2011), and there is a notable late Pleistocene Iberian record of large *Myotis* that remains unassigned (Galán et al. 2016b; López-García 2011; Sevilla 1988).

The problem of assigning the fossil bones of these bats is grounded in the very similar morphology of *M. myotis* and *M. blythii* and on the fragmentary nature of this type of remains, commonly isolated teeth or fragmentary skeletal remains (examples in Galán et al. 2016a, 2016b; López-García 2011; Sevilla 1988). The assignment of cranial and dental remains is mostly based on metric parameters, where the first species is usually smaller than the second although there is a non-negligible overlap of size between the two (Arlettaz 1995, 1997, 1999; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Bachanek & Postawa 2010; Evin et al. 2008; Kowalski & Ruprecht 1981; Topál & Tusnády 1963). This is especially problematic when working with Iberian *M. myotis* specimens, which currently represent the Western, smaller-size extreme of a size cline across Europe.

Works on the cranial biometrics of the European *M. myotis/M. blythii* complex are abundant in the literature. Topál & Tusnády (1963) distinguished Carpathian populations of *M. myotis* and *M. oxygnathus* (*M. blythii* s. l.) by differences in size and also by allometric trends based on six measurements on both the cranium and mandible. Arlettaz (1995, 1997), Benda

& Horáček (1995a, 1995b) addressed the issue of the geographical distribution and variation of the large *Myotis* complex through the Palearctic by, amongst other procedures, a cranial biometric approach. Arlettaz (1995) proposed two diagnostic relationships: the total length of the cranium versus the length of the upper tooth row, and the total length of the cranium versus the zygomatic breadth. Evin et al. (2008) employed a landmark-based, geometric morphometric method in order to analyze the skull variability within the species complex. Bachanek & Postawa (2010) performed a traditional morphometric study on a sample of *M. myotis* and *M. blythii* from the Carpathian Basin in order to find potential hybrid specimens, revealing intermediate specimens that the authors interpreted as hybrids. Regarding the assignation of isolated teeth, the relationship between the talonid width and the total length of the third lower molar was employed by Mein (1975) to assign middle Pleistocene bat remains from La Fague (France) to *M. myotis*. Sevilla (1988) also applied this criterion in assigning bat remains from several Quaternary Iberian sites. Dupuis (1986) and Menu & Popelard (1987) distinguished the two species using the length of the tooth row (from canine to third molar) and the molar row, both upper and lower. These authors also proposed the lengths of upper first and second molars as diagnostic criteria. Finally, Ghazali (2009) developed a new identification tool by obtaining canonical models of the lower molars and premolars based on tooth biometry from Eastern European populations of the two species.

The first objective of this work is to characterize the cranial and dental biometrics of the Iberian *M. myotis* and *M. blythii*. The second is to provide further morphometric data that allow the determination of fragmentary skull remains and isolated teeth from Iberian populations. A final aim is to recognize and quantify specific trends in the shape and cranial proportions of each taxon which can be analysed in further studies on fragmentary fossil remains.

2. Material and methods

The sample studied here comprises a total of 120 individuals belonging to extant Iberian populations and originally assigned to *M. myotis* (n=67) and *M. blythii* (n=53) (Appendix 1).

The specimens belong to the collections of the Museo de Ciencias Naturales de Zaragoza, MCNZ (*M. myotis*, n=6, *M. blythii*, n=24); the Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, MNCN-CSIC (*M. myotis*, n=10, *M. blythii*, n=6); and the Estación Biológica de Doñana, EBD-CSIC (*M. myotis*, n=51, *M. blythii*, n=23). The biometric analysis of the bat crania is based on nine parameters following Arlettaz (1995, 1997), Bachanek & Postawa (2010), Benda (1996), among others: CBL (condylo-basal length), CC (distance between the upper canines), CM3 (length of upper tooth row from canine to third molar), CrB (maximum width of the cranium base), CrL (total cranial length), IC (interorbital constriction width), M1M3 (length of upper molar row), MM (distance between the upper third molars), ZB (maximum width between the two zygomatic arches) (Figure 2a). The analysis of the mandibles is based on nine parameters following Bachanek & Postawa (2010) and Jenrich et al. (2012): cm3 (length of lower tooth row from canine to third molar), conan (distance between the condylar and the angular processes of the ramus), conW (width of the condylar process of the ramus), coran (distance between the coronoid and the angular processes of the ramus), m1m3 (length of lower molar row), mdL (total mandible length), raH (height of mandibular ramus) (Figure 2b). The analysis of the molars is based on 18 parameters

measured, following Sevilla (1988); for the upper molars M1, M2, and M3: L_1 (greater length, distance from the parastyle to the metastyle), L_2 (medium length, measuring the constriction of the protoconal basin) and W (width, distance from the parastyle to the base of the protocone) (Figure 2c); for the lower molars m1, m2, and m3: l (length, distance from the paraconid to the hypoconulid), w_1 (trigonid width, distance from the metaconid to the protoconid) and w_2 (talonid width, distance from the entoconid to the hypoconid) (Figure 2c).

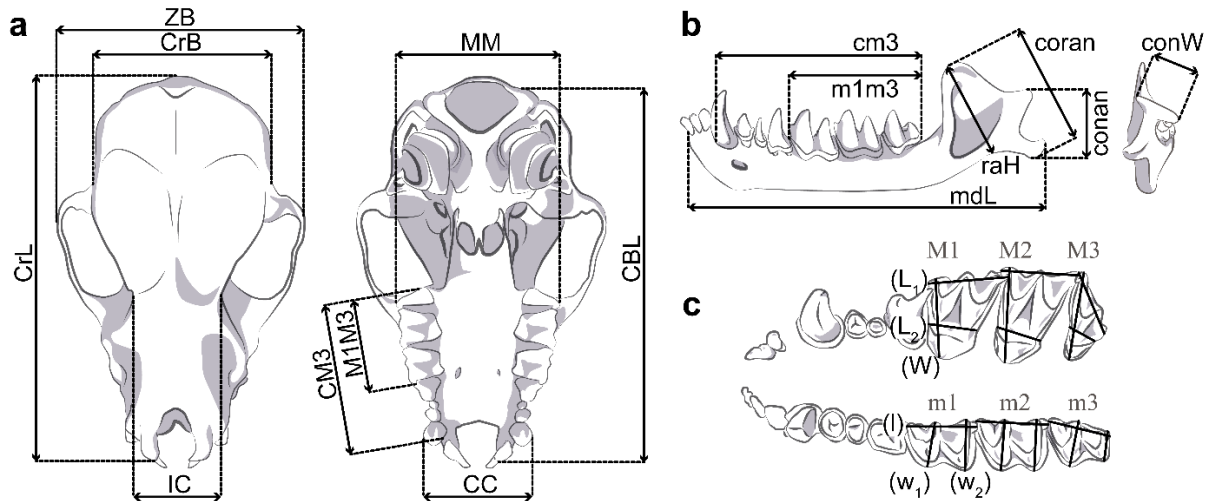


Figure 2. Scheme of the 34 parameters measured on the crania of genus *Myotis* (Chiroptera, Mammalia) in the present work (description of the abbreviations in the Material and Methods section); a: measurements taken on the cranium, in dorsal and ventral views; b: measurements taken on the mandible, in lateral and posterior views; c: measurements taken on the molars, in occlusal view, on the upper left tooth row (top) and lower left tooth row (bottom).

Figura 2. Esquema de los 34 parámetros medidos en los cráneos del género *Myotis* (Chiroptera, Mammalia) en este trabajo (descripción de las abreviaturas en la sección “Material and Methods”); a: medidas tomadas en el cráneo, en vistas dorsal y ventral; b, medidas tomadas en la mandíbula, en vistas lateral y posterior; c: medidas tomadas en los molares, en vista oclusal, para la serie dental superior (arriba) y la serie dental inferior (abajo).

The measurements of the crania and mandibles were taken using an electronic digital caliper (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8” CX, Japan) with 0.01 mm theoretical precision. The teeth were measured on photographs of the specimens taken by an Olympus SZ61 binocular stereo microscope with a LC20 camera at 1.5x magnification. All the measurements are provided in mm.

A preliminary reassignment of all specimens was performed using the relation between CrL and CM3 (following Arlettaz 1995; Arlettaz et al. 1997). As hybrid specimens occur in the areas of sympatry and sometimes they have been reported to present cranial biometrics of one of the parental forms but dental biometrics of the other (Bachanek & Postawa 2010), we also employed the relation between $M2(L_1)$ and $M1(L_1)$ in order to observe whether the cranial and molar parameters yield congruent results.

The free software PAST v.2.14 (Hammer et al. 2001) was employed for the statistical processing of the measured data. A multivariate test (HOTELLING’S T^2 , Bonferroni corrected) was applied in order to test the homogeneity of the sample. A principal component analysis (PCA) was performed in order to ascertain which of our selected variables exerted a

major influence in characterizing the two groups of the sample. As all our variables were taken in the same units (mm), we used variance-covariance matrices (non-standardized data). A discriminant analysis was applied in order to provide predictive models for identifying the individuals by their upper and lower molars, following Ghazali (2009). For each multivariate analysis performed, all the specimens with missing values for more than 25% of the variables were removed. The missing values of those specimens included in the analysis were imputed using the EM algorithm (Dempster et al. 1977). Finally, in order to establish possible trends in the cranial conformation of the two species leaving size out of account, several indices were obtained by pairing parameters, and their statistical significance tested with F and t tests. The box-and-whisker plots for the graphic visualization of the indices follow the convention of assigning the lower and upper edges of the boxes to the 25-75 percent quartiles, respectively, the line inside the boxes to the median, and the whiskers to the inner fence values (the largest data point less than 1.5 times the box height from the box in the case of the upper inner fences, and similarly below).

The datasets generated during and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

3. Results

3.1. Testing the sample

In the preliminary reassignment using the CrL-CM3 ratio, four in-collection specimens labeled as *M. blythii* appeared grouped with *M. myotis* (Figure 3a, dots in light grey within the black group), while nine in-collection specimens labelled as *M. myotis* appeared grouped with *M. blythii* (Figure 3a, dots in black within the light grey group). The M2(L₁)-M1(L₁) ratio yielded congruent results to the CrL-CM3 reassignment except for five specimens previously grouped in the *M. blythii* cluster that now appear within the *M. myotis* one (Figure 3b, white circles). Two were infant individuals still with deciduous teeth in some of the anterior alveoli (although the permanent dentition had already erupted). Their still incomplete growth would explain their small cranium size (similar to that of *M. blythii*) with a molar size large enough to be *M. myotis*. These specimens were excluded from further study. The other three showed different degrees of tooth wear, but plainly they were all already adults. These specimens with incongruent results between the two reassignment tests have been removed from the biometric characterization of the species but have been included in the PCA graphic representations in order to observe the affinities that they present.

The specimens of known sex were analysed ($n_{\text{myotis}}=38$, $n_{\text{blythii}}=20$) in order to detect possible sexual dimorphism within groups. No differences between males and females were found on analysing the samples of *M. myotis* (the statistics for cranial parameters were as follows: Hotelling's t^2 : 31.76, F: 1.1803, p: 0.3527; for molar parameters, Hotelling's t^2 : 31.501, F: 0.94897, p: 0.5415). No differences between males and females were found among the *M. blythii* sample either (the statistics for cranial parameters were as follows: Hotelling's t^2 : 70.646, F: 0.51945, p: 0.8218; for molar parameters, Hotelling's t^2 : 1087.1, F: 12.789, p: 0.02916). In the case of molars, the results pointed to a greater degree of difference than previously, but p is still not significant.

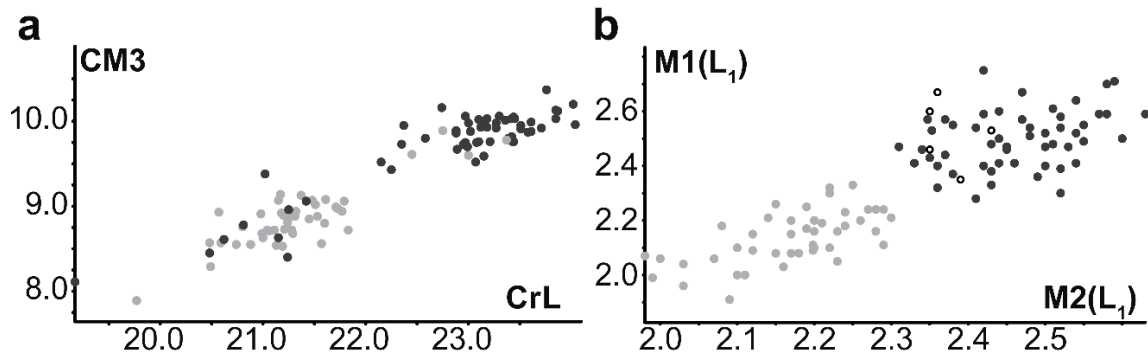


Figure 3. Reassignment of the sample specimens; a, scatter plot of the relationship between CrL (total cranial length, in mm) and CM3 (total length of upper tooth row, in mm), the specimens originally assigned to *M. blythii* in grey dots, those originally assigned to *M. myotis* in black dots; b, scatter plot of the relationship between M1(L₁) (greater length of the first upper molar, in mm) and M2(L₁) (greater length of the second upper molar, in mm), the specimens reassigned by cranial size to *M. blythii* in grey dots, those reassigned to *M. myotis* in black dots, specimens with cranial size as *M. blythii* but molar size as *M. myotis* in white circles.

Figura 3. Reasignación de los especímenes de la muestra; a, gráfico de dispersión de puntos, relación entre CrL (longitud total del cráneo, en mm) y CM3 (longitud total de la serie dental superior, en mm), los especímenes originalmente asignados a *M. blythii* en puntos grises, los originalmente asignados a *M. myotis* en puntos negros; b, gráfico de dispersión de puntos, relación entre M1(L₁) (longitud máxima del primer molar superior, en mm) and M2(L₁) (longitud máxima del segundo molar superior, en mm), los especímenes reasignados mediante las medidas craneales a *M. blythii* en puntos grises, los reasignados a *M. myotis* en puntos negros, los especímenes con tamaño craneal dentro de la variación de *M. blythii* pero el tamaño de los molares dentro de la variación de *M. myotis* en círculos blancos.

When testing the homogeneity of the whole sample, important differences were found between the two a priori distinguished groups (Hotelling's t^2 : 1808.3, F: 34.108, p: 5.992×10^{-28}), so they most likely represent two different species.

3.2. The skull biometrics

3.2.1. The cranium

The items measuring antero-posterior cranial lengths (CrL, CBL, CM3, and M1M3) show small or non-existing overlapping values in the sample studied here, but the overlap is notable in lateral cranial breadths (CC, MM, IC, ZB and CrB) (Table 1). In the PCA performed (matrix: $v=9$, $n_{myotis}=55$, $n_{blythii}=46$), the first three principal components accounted for 95.3 % of the total variation (Table 2, PCA cranium). The scatter plot obtained (Figure 4a) shows two well-separated groups. The three non-fitting specimens detected in the preliminary reassignment fall within the 95% confidence ellipse of *M. blythii*. And there are two outliers in the *M. blythii* cluster (Figure 4a). All the original variables have positive loadings on PC1; thus, it can be assumed that this component is an indicator of size. All the parameters show strong, positive correlations (the major loadings corresponding to antero-posterior lengths CrL, CBL, and CM3) except for IC (Table 2, cranium PCA). By contrast, antero-posterior lengths have negative values in PC2, where the major positive loading is given by ZB (a lateral breadth) and major negative loading by CrL; major loadings on PC3 are given by CC and MM (also lateral breadths) (Table 2, PCA cranium). Several indices connecting the antero-posterior length of the cranium to different lateral breadths, as well as indices connecting the parameter IC to other lateral breadths, were analyzed. The most marked differences between the two species

were exposed by the indices ZB/CBL, IC/CBL, IC/ZB and IC/CrB (Figure 5, Table 3). *Myotis myotis* presented lower values than *M. blythii* in all cases. However, the indices do not provide clear-cut differences between the two species.

	<i>Myotis myotis</i>							<i>Myotis blythii</i>						
	n	min	max	M	SE	SD	CV	n	min	max	M	SE	SD	CV
CrL	53	22.15	24.04	23.20	0.060	0.436	1.879	45	19.17	21.83	21.10	0.077	0.516	2.445
LCB	52	20.90	23.12	22.24	0.062	0.445	2.003	46	18.61	20.98	20.23	0.073	0.497	2.458
Cm3	55	9.43	10.37	9.88	0.025	0.182	1.842	46	7.89	9.14	8.75	0.038	0.259	2.966
M1M3	54	5.54	6.04	5.75	0.018	0.132	2.297	44	4.82	5.43	5.12	0.020	0.130	2.541
CC	54	5.46	6.49	6.09	0.032	0.232	3.813	46	4.83	6.00	5.62	0.038	0.256	4.554
MM	55	8.86	10.33	9.71	0.041	0.303	3.126	46	7.77	9.70	8.87	0.051	0.346	3.896
IC	55	5.01	5.77	5.37	0.021	0.156	2.896	46	4.79	5.56	5.23	0.024	0.164	3.144
ZB	52	13.70	15.54	14.79	0.054	0.386	2.608	41	11.59	14.27	13.79	0.067	0.430	3.116
CrB	54	9.78	11.39	10.70	0.046	0.335	3.134	46	9.37	10.55	10.01	0.041	0.281	2.803
mdL	53	17.45	18.98	18.19	0.046	0.333	1.829	46	14.81	17.06	16.60	0.064	0.432	2.602
cm3	53	10.02	11.00	10.61	0.028	0.207	1.956	47	8.39	9.99	9.36	0.042	0.286	3.060
m1m3	53	6.14	6.80	6.42	0.023	0.165	2.578	47	5.32	6.05	5.70	0.021	0.143	2.514
raH	54	5.24	6.43	5.91	0.041	0.300	5.080	47	4.02	5.75	5.00	0.061	0.417	8.341
conan	54	2.63	3.74	3.46	0.027	0.196	5.660	47	2.43	3.52	3.11	0.027	0.182	5.862
coran	53	5.61	7.23	6.71	0.040	0.289	4.300	47	5.07	6.38	6.05	0.041	0.280	4.634
conW	54	1.94	2.96	2.59	0.026	0.188	7.232	47	1.68	2.54	2.33	0.027	0.188	8.099
M1 (W)	56	2.20	2.67	2.45	0.013	0.100	4.088	46	1.97	2.41	2.17	0.014	0.095	4.394
M1 (L₁)	56	2.28	2.75	2.50	0.014	0.103	4.105	46	1.91	2.35	2.14	0.015	0.100	4.662
M1 (L₂)	56	1.43	1.74	1.60	0.009	0.069	4.294	46	1.24	1.49	1.37	0.010	0.069	5.016
M2 (W)	56	2.77	3.21	2.98	0.014	0.106	3.559	46	2.50	2.89	2.65	0.014	0.093	3.491
M2 (L₁)	56	2.31	2.63	2.47	0.010	0.078	3.166	46	1.98	2.39	2.18	0.013	0.089	4.091
M2 (L₂)	56	1.33	1.73	1.56	0.010	0.077	4.948	46	1.27	1.49	1.37	0.008	0.056	4.085
M3 (W)	56	2.53	2.90	2.70	0.012	0.089	3.303	46	2.26	2.78	2.51	0.015	0.104	4.144
M3 (L₁)	56	1.84	2.21	2.01	0.010	0.077	3.846	46	1.57	2.19	1.95	0.015	0.104	5.369
M3 (L₂)	56	0.77	1.04	0.90	0.009	0.065	7.182	46	0.72	1.00	0.85	0.009	0.064	7.556
m1 (w₁)	55	1.37	1.69	1.53	0.011	0.082	5.365	48	1.19	1.51	1.30	0.010	0.072	5.502
m1 (w₂)	56	1.56	1.88	1.72	0.011	0.083	4.844	48	1.37	1.65	1.49	0.008	0.058	3.879
m1 (l)	56	2.03	2.38	2.20	0.010	0.073	3.331	48	1.87	2.15	2.01	0.010	0.069	3.424
m2 (w₁)	56	1.48	1.98	1.69	0.014	0.107	6.318	48	1.30	1.69	1.45	0.013	0.092	6.347
m2 (w₂)	56	1.59	1.93	1.77	0.012	0.087	4.930	48	1.41	1.68	1.53	0.009	0.061	3.997
m2 (l)	56	2.20	2.47	2.33	0.008	0.062	2.675	48	1.92	2.21	2.07	0.010	0.070	3.359
m3 (w₁)	56	1.33	1.74	1.53	0.012	0.089	5.827	48	1.17	1.49	1.31	0.010	0.070	5.296
m3 (w₂)	56	0.67	1.10	0.89	0.010	0.078	8.708	48	0.75	1.02	0.89	0.009	0.062	7.011
m3 (l)	56	1.82	2.31	1.99	0.011	0.080	4.030	48	1.61	1.90	1.78	0.009	0.063	3.520

Table 1. Biometric characterization of the Iberian *M. myotis* and *M. blythii*; n: number of measured specimens; min: minimum value of the sample (mm); max: maximum value of the sample (mm); M: mean value (mm); SE: standard error (mm); SD: standard deviation (mm); CV: coefficient of variation (%).

Tabla 1. Caracterización biométrica de las poblaciones ibéricas de *M. myotis* y *M. blythii*; n: número de especímenes medidos; min: valor mínimo de la muestra (mm); max: valor máximo de la muestra (mm); M: valor medio de la muestra (mm); SE: error estándar (mm); SD: desviación estándar (mm); CV: coeficiente de variación (%).

Cranium PCA				Mandible PCA			
PC	Eigenvalue	% variance		PC	Eigenvalue	% variance	
1	3.707	90.627		1	1.835	88.255	
2	0.128	3.127		2	0.105	5.051	
3	0.065	1.579		3	0.062	2.980	
4	0.061	1.486		4	0.040	1.912	
5	0.046	1.117		5	0.019	0.897	
6	0.031	0.757		6	0.011	0.549	
7	0.025	0.609		7	0.007	0.357	
8	0.017	0.424					
9	0.0113	0.276					
Jolliffe cut-off: 0.3181				Jolliffe cut-off: 0.2079			
Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)	Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)
CrL	0.582	-0.355	0.451	mdL	0.657	-0.390	0.123
CBL	0.570	-0.268	-0.542	cm3	0.485	-0.132	-0.361
CM3	0.306	-0.112	-0.036	m1m3	0.265	-0.207	-0.404
M1M3	0.162	-0.095	0.084	raH	0.372	0.877	-0.221
CC	0.147	0.262	0.253	conan	0.157	0.061	0.382
MM	0.246	0.402	0.534	coran	0.292	0.118	0.644
IC	0.042	0.070	-0.038	conW	0.125	0.040	0.287
ZB	0.302	0.644	-0.378				
CrB	0.202	0.363	-0.045				
Upper molar row PCA				Lower molar row PCA			
PC	Eigenvalue	% variance		PC	Eigenvalue	% variance	
1	0.159	78.871		1	0.130	82.397	
2	0.0118	5.838		2	0.012	7.854	
3	0.010	5.093		3	0.006	3.912	
4	0.007	3.339		4	0.003	1.802	
5	0.005	2.339		5	0.002	1.253	
6	0.003	1.653		6	0.002	1.028	
7	0.003	1.241		7	0.001	0.776	
8	0.002	0.978		8	0.001	0.681	
9	0.001	0.650		9	0.000*	0.299	
Jolliffe cut-off: 0.01564				Jolliffe cut-off: 0.0123			
Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)	Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)
M1 (W)	0.393	0.159	-0.489	m1 (w ₁)	0.356	-0.172	-0.209
M1 (L1)	0.479	-0.582	0.0442	m1 (w ₂)	0.360	-0.126	-0.167
M1 (L2)	0.303	0.139	0.109	m1 (l)	0.273	0.546	-0.169
M2 (W)	0.459	0.256	-0.369	m2 (w ₁)	0.413	-0.381	-0.173
M2 (L1)	0.384	-0.239	0.390	m2 (w ₂)	0.384	-0.201	0.027
M2 (L2)	0.263	0.068	0.217	m2 (l)	0.359	0.562	-0.037
M3 (W)	0.280	0.555	0.037	m3 (w ₁)	0.354	-0.229	0.110
M3 (L1)	0.126	0.413	0.596	m3 (w ₂)	0.048	-0.186	0.713
M3 (L2)	0.126	0.105	0.237	m3 (l)	0.309	0.261	0.589

Table 2. Summary of the four PCAs performed: the cranium analysis (top left), the mandible analysis (top right), the upper molar row analysis (bottom left), and the lower molar row analysis (bottom right). The amount of variance explained by each principal component (PC) expressed as Eigenvalues and percentages; the loadings of the items on each of the three first axes expressed as regression coefficients (coef).

Tabla 2. Resumen de los cuatro PCAs realizados: el análisis del cráneo (arriba izquierda), el análisis de la mandíbula (arriba derecha), el análisis de la serie molar superior (abajo izquierda), y el análisis de la serie molar inferior (abajo derecha). La varianza explicada por cada componente principal (PC) se expresa en Valores propios y porcentajes, la carga de cada parámetro sobre cada uno de los tres primeros ejes se expresa en coeficientes de regresión (coef).

3.2.2. The mandible

The items measuring the antero-posterior lengths of the mandible (mdL and cm3) show values with a low degree of overlap between the two species (Table 1). The overlap is greater for the items measured on the mandibular ramus. Particularly notable is the greater variation in raH values shown by *M. blythii* in comparison to *M. myotis* (Table 1). The PCA (matrix: $v=7$, $n_{myotis}=55$, $n_{blythii}=47$) showed that the first three principal components accounted for 96.3 % of the total variation (Table 2, mandible PCA). The two groups appear well separated in the scatter plot. The non-fitting specimens fall within the 95% confidence ellipse of *M. blythii* (Figure 4b). There are two outliers in the *M. blythii* cluster that are the same specimens than in the cranium PCA (Figure 4b). As in the previous case, all the original variables have positive loadings on PC1. The mandible parameters generally show quite strong, positive correlations among one another, with the major loadings given by the antero-posterior lengths mdL and cm3, but they are somewhat smaller for the parameters related to the condylar process, with the lowest loading corresponding to conW, the only lateral breadth measured (Table 2, mandible PCA). The antero-posterior lengths have negative values in PC2, where the major positive loading corresponds to raH (a dorso-ventral height) and the major negative loading to mdL. In PC3, the items coran and conan present the greatest weights (Table 2, mandible PCA).

Several indices connecting the parameters of the mandibular ramus to the antero-posterior length of the mandible, as well as indices connecting the parameters of the mandibular ramus to each other, were analyzed. The most marked differences between the two species were observed in raH/mdL, conan/raH, coran/raH, and conW/raH (Figure 5, Table 3). *Myotis blythii* shows lower values for raH/mdL, whereas *M. myotis* shows lower values for the other three indices. As previously, no clear-cut differences between the two species are shown, although coran/raH yields a reasonable degree of difference.

3.3. The molar biometrics

3.3.1. The upper molar row

The lowest degree of overlap among measurements is observed in the antero-posterior lengths of M1 and M2; on the other hand, there is quite a wide range of overlapping values for the parameters relating to M3 (Table 1).

The PCA (matrix: $v=9$, $n_{myotis}=55$, $n_{blythii}=46$) showed that the first three principal components accounted for 89.8 % of the total variation (Table 2, upper molar row PCA). The scatter plot presents two well-separated groups, with the non-fitting specimens grouped within (or very close to) the 95% confidence ellipse of *M. myotis* (Figure 4c). All the original variables show positive loadings on the first component. The parameters relating to M1 and M2 show relatively strong correlations between one another, in descending order the major loadings are given by M1(L₁), M2(W), M1(W), and M2(L₁). M3(W) shows a notable correlation with the parameters of the other two molars, but not M3(L₁) and M3(L₂), which present the lowest loadings on PC1 (Table 2, upper molar row PCA). The variables measuring M3(W) and M3(L₁) have the major positive loadings on PC2, and the greatest negative value is given by M1(L₁). M3(L₁) gives the greatest positive loading on PC3 (Table 2, upper molar row PCA). When analyzing the ratio of the parameters of length and width for the same molar, or for one molar with another molar, or for one molar with the total length of the molar row, the most marked differences between the two species were observed in M3(L₁)/M3(W),

M3(W)/M2(W), M3(L₁)/M1M3, and M3(W)/M1M3 (Figure 5, Table 3). These all showed lower values for *M. myotis* (Figure 5). Notable differences were also observed in the relationships M2(L₁)/M1M3 and M1(L₁)/M1M3, with lower values for *M. blythii*, but these were reporting the same phenomenon as the previous values, as the relative length of M3 was larger in this species.

3.3.2. The lower molar row

The lowest degree of overlap among measurements is observed in the antero-posterior lengths (l) of both m1 and m2; by contrast, there is quite a wide range of overlapping values for the parameters relating to m3, as well as the labio-lingual widths of the trigonid (w₁) and the talonid (w₂) of m1 and m2 (Table 1).

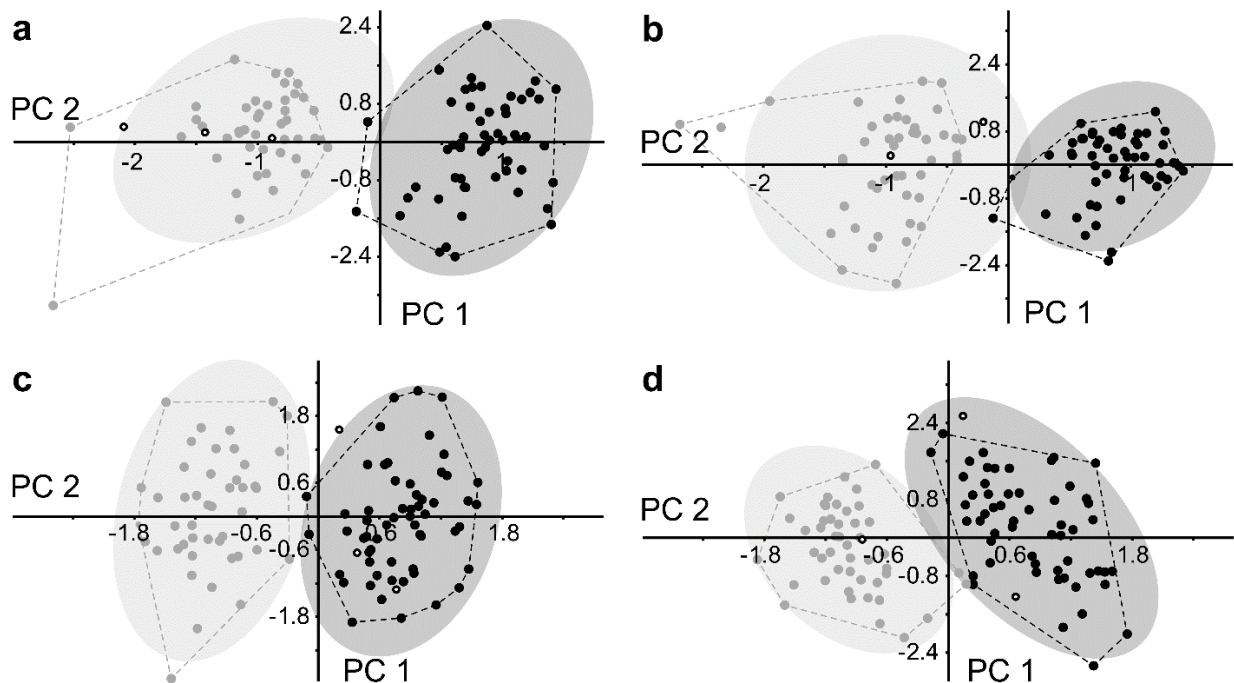


Figure 4. PCA scatter plots; a: analysis of the cranium; b: analysis of the mandible; c: analysis of the upper molar row; d: analysis of the lower molar row. The first and second principal components were employed as axes; eigenvalue scale; 95 % confidence ellipse of each group represented; *M. blythii* in grey dots, *M. myotis* in black dots, anomalous individuals in white circles.

Figura 4. Gráficos de dispersion de los PCA; a: análisis del cráneo; b: análisis de la mandíbula; c: análisis de la serie molar superior; d: análisis de la serie molar inferior. Se han empleado como ejes los componentes principales primero y segundo; escala de valor propio; elipses del 95 % de confianza de cada grupo representadas; *M. blythii* en puntos grises, *M. myotis* en puntos negros, individuos anómalos en círculos blancos.

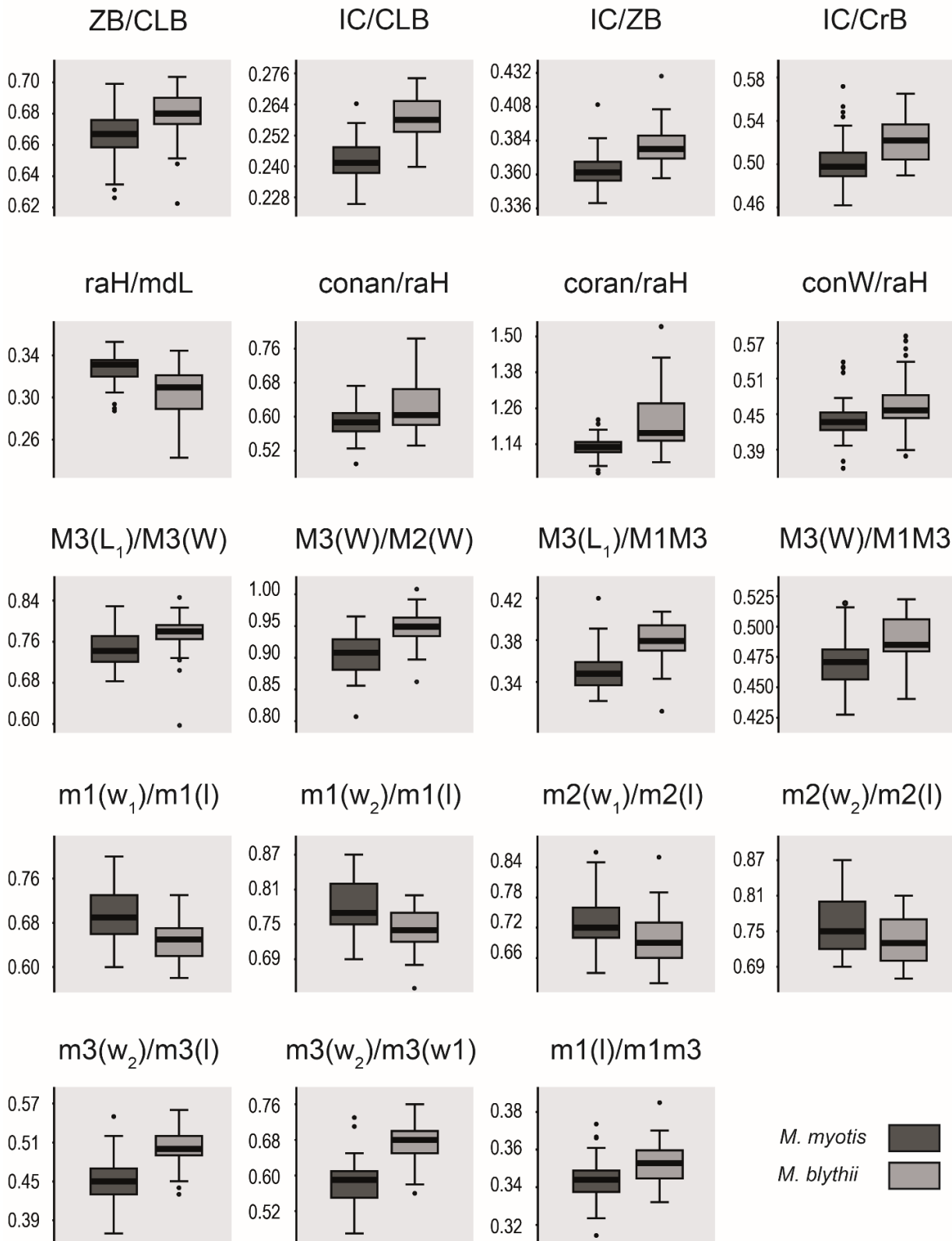


Figure 5. Box-and-whisker plots of the indices found to express the greatest differences between the two species; *M. myotis* in dark grey, *M. blythii* in light grey; the black dots represent the outliers.

Figura 5. Diagramas de caja de los índices que expresan las mayores diferencias entre las dos especies; *M. myotis* en gris oscuro, *M. blythii* en gris claro; los puntos negros representan valores atípicos.

The PCA (matrix: $v=9$, $n_{myotis}=57$, $n_{blythii}=48$) showed that the first three principal components accounted for 94.2 % of the total variation (Table 2, lower molar row PCA). In the scatter plot obtained, the two groups appear well separated. Two of the non-fitting specimens appeared within the 95% confidence ellipse of *M. myotis* and one in the *M. blythii* ellipse (Figure 4d). All the original variables show a strong correlation to each other, with high positive loadings on PC1 except for $m3(w_2)$, and the greatest loadings are given by $m2(w_1)$ and $m2(w_2)$ (Table 2, lower molar row PCA). All items measuring lateral widths have negative coefficients in PC2, where the largest positive loadings are given by $m2(l)$ and $m1(l)$, and the largest negative loading by $m2(w_1)$. Major loadings on PC3 are given by $m3(w_2)$ and $m3(l)$ (Table 2, lower molar row PCA). The values obtained for several indices were analyzed as in the previous cases (Fig 5, Table 3). The main differences between the species observed for $m3$ were given by the relationships $m3(w_2)/m3(w_1)$ and $m3(w_2)/m3(l)$, with lower values for *M. myotis* (Figure 5). The indices showing the main differences for $m2$ were $m2(w_1)/m2(l)$ and $m2(w_2)/m2(l)$, with lower values for *M. blythii* (Figure 5). The indices showing the main differences for $m1$ were $m1(w_1)/m1(l)$ and $m1(w_2)/m1(l)$, both with lower values for *M. blythii*; and $m1(l)/m1m3$, with lower values for *M. myotis* (Figure 5).

	F	p	t	P
ZB/CLB	1,032	0,908	-4,463	0,000*
IC/CLB	1,040	0,888	-9,077	0,000*
IC/ZB	1,345	0,318	-5,904	0,000*
IC/CrB	1,345	0,318	-5,904	0,000*
raH/mdL	2,757	0,000	5,906	0,000*
conan/raH	3,828	0,000	-3,993	0,000*
coran/raH	3,539	0,000	-4,862	0,000*
conW/raH	1,740	0,052	-3,525	0,000*
M3(L1)/M3(W)	1,289	0,361	-4,203	0,000*
M3(W)/M2(W)	1,285	0,383	-6,479	0,000*
M3(L1)/M1M3	1,008	0,988	-7,583	0,000*
M3(W)/M1M3	1,143	0,654	-4,695	0,000*
m1(w1)/m1(l)	1,309	0,347	5,360	0,000*
m1(w2)/m1(l)	1,337	0,312	-7,979	0,000*
m2(w1)/m2(l)	1,042	0,877	2,901	0,0045
m2(w2)/m2(l)	1,173	0,578	2,952	0,0039
m3(w2)/m3(l)	1,505	0,154	4,912	0,000*
m3(w1)/m1(l)	1,170	0,587	-10,641	0,000*
m1(l)/m1m3	1,352	0,293	-4,197	0,000*

Table 3. F and t statistics for the indices found to express the greatest differences between the two species.

Tabla 3. Estadísticos F y t para los índices que expresan las mayores diferencias entre las dos especies.

3.3.3. Predictive models for molars in extant Iberian populations

A total of 14 discriminant functions were obtained on the basis of the molar parameters measured in this work. For all these functions, those individuals yielding values above 0 will probably belong to *M. myotis*, whereas individuals with values under 0 will belong to *M. blythii*. The majority of the models present a reasonably high quality of prediction (above 95 %) except model c (for isolated M3) (Table 4). In general, the models for the upper molar row show higher values for predictive quality than those for the lower row. When considering isolated molars, the predictive quality is greater for the first and the second molars than for the third molar of both the upper and lower rows. Finally, the predictive quality of the models increases when more than one tooth is taken into account.

model	molar	coefficients:			constant	predictive quality
		(W)	(L ₁)	(L ₂)		
a	M1	14.996	24.685	27.341	135.4690	98.02%
b	M2	24.169	34.238	22.345	180.026	100%
c	M3	23.503	-2.7526	15.063	68.8935	90.01%
d	M1	3.6624	14.793	15.255	191.146	100 %
	M2	17.058	25.405	12.887		
e	M2	27.079	39.493	22.622	185.274	100 %
	M3	2.4416	-19.26	18.525		
f	M1	11.574	35.422	18.205	189.345	100 %
	M3	19.413	-13.659	34.297		
g	M1	5.1514	23.717	9.1204	215.338	100 %
	M2	15.077	26.78	12.544		
	M3	9.8933	-20.21	30.09		

model	molar	coefficients:			constant	predictive quality
		(w ₁)	(w ₂)	(l)		
h	m1	9.077	26.412	26.622	111.444	97.17%
i	m2	-4.9247	34.612	36.17	129.261	97.17%
j	m3	26.103	-35.468	45.442	91.2434	96%
k	m1	20.407	6.1622	-1.2507	193.14	100 %
	m2	-27.205	47.864	54.919		
l	m2	-12.449	55.227	51.069	195.285	99.03 %
	m3	3.4462	-38.903	21.877		
m	m1	19.585	17.72	23.145	164.182	100 %
	m3	8.3214	-40.279	44.324		
n	m1	33.569	-0.66253	-3.403	205.567	99.03 %
	m2	-30.369	58.278	49.285		
	m3	-3.5958	-41.473	27.42		

Table 4. Coefficients and constants provided for the discrimination functions obtained for each model, and the predictive quality of the models. On the top, models for the upper molar row; on the bottom, models for the lower molar row.

Tabla 4. Coeficientes y constantes de las funciones discriminantes obtenidas para cada modelo, y el poder predictivo de dichos modelos. Arriba, modelos para la serie molar superior; abajo, modelos para la serie molar inferior.

4. Discussion

4.1. Intraspecific variability and non-fitting specimens

As suggested in previous works on the cranial biometrics of these two sibling species, there is no sexual dimorphism (Arlettaz 1995; Bachanek & Postawa 2010). The PCAs on cranium and mandible traits showed two outliers in the *M. blythii* cluster (Figure 4b). The permanent dentition had already outcropped in all, but we observed that the teeth did not show any wear. Considering that the two individuals fall within the *M. blythii* cluster when molar traits were analysed, the outlying position in the first two PCAs probably reflect their still ongoing growth; i.e., they did not yet attain the adult size. Regarding the three non-fitting individuals, all of which are adults, the PCA results reflect the same incongruence as the preliminary reassignment tests in at least two of the specimens, which fall within the *M. blythii* cluster when cranium and/or mandible parameters are analysed, but within the *M. myotis* cluster when the molar parameters are studied (Figure 4). The third specimen falls within the *M. blythii* cluster when the cranium, mandible, and lower molar parameters are analysed, and close to the *M. myotis* cluster when the upper molar parameters are under analysis. A possible explanation for these characteristics could be the occurrence of hybridization. Hybrid specimens are known to occur in areas where the two species live in sympatry (Afonso et al. 2017; Bachanek & Postawa 2010; Berthier et al. 2006). Bachanek & Postawa (2010) reported hybrids from the Carpathian Basin that were similar in skull size to *M. myotis* but have a tooth-row configuration similar to *M. blythii*, in contrast to our results. The authors argued that in many cases of interbreeding among closely-related species of small mammals, the first generation of hybrid specimens rarely shows intermediate forms but rather inherits most of the features from one of the parental forms, although in some aspects they may present characters of the other parent, or display heterotic effects differing from both of the parents. The non-fitting individuals detected here could indeed be hybrids, but no definitive affirmation can be made in this regard without a genetic analysis of the specimens.

4.2. Differences in size

The results corroborate the existence of significant differences in cranial size between the two groups, as established by many previous works on this feature (Arlettaz 1995, 1997; Bachanek & Postawa 2010; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Evin et al. 2008; Furman et al. 2014). Both the cranial and the molar analysis indicated that the main differences between the two species are due to size (as indicated by Arlettaz 1995, 1997; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Dupuis 1986; Menu & Popelard 1987; Sevilla 1988; Topál & Tusnádi 1963; among others), and that these differences in size are mainly expressed by the antero-posterior lengths of the skull. The following biometric parameters have been found to provide the best differentiation between extant Iberian *M. myotis* and *M. blythii*: for cranial and mandible traits CrL, CBL, CM3, mdL, and cm3; for molar traits M1(L₁), M2(W), M2(L₁), m2(l), m2(w₂), m1(w₂), and m1(w₂). All these items have been employed in the previous literature as discriminating tools (Arlettaz 1995, 1997; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Dupuis 1986; Jenrich et al. 2012; Menu & Popelard 1978; de Paz and Benzal 1991; among others), although our results provide slightly lower values for both species (specially for *M. myotis*). This is due to having focused our study on extant Iberian populations, which are smaller in size than other populations from continental Europe (Arlettaz 1995, 1997; Benda & Horáček 1995a, 1995b;

Sevilla 1988; Topál & Tusnádi 1963; among others). Thus, the biometrics given here are better fitted for the purpose of identifying Iberian specimens of large *Myotis* and may prove helpful in assigning the fragmentary fossil material that in many cases remains undetermined. Further, we here provide several predictive models based on molar measurements for this purpose, following the work of Ghazali (2009). The predictive quality of models c and j (Table 4), for molars M3 and m3, respectively, is weaker than that of the models for isolated first and second molars (both upper and lower). This is consistent with the fact that the first and second molars show clear-cut differences in size between the two species in our sample, as was also observed in lower teeth by Ghazali (2009). The models for lower molars provided by Ghazali (2009) based on Eastern European samples have been applied to Iberian samples, and their predictive quality compared with the quality of our models. The amount of correctly assigned specimens was almost equal in the two cases; unlike univariate or bivariate analyses, multivariate models based on extant Iberian populations do not provide a clearly superior diagnostic quality when applied to Iberian samples than models based on populations from other regions. Nevertheless, here we provide reliable models for upper molars and also for the combination of m1 and m3 as a complementary tool (Table 4).

4.3. Differences in shape

Here we observe that *M. myotis* shows a major degree of cranial elongation together with a relatively lower interorbital constriction width, whereas *M. blythii* is characterized by a relatively broader cranium and a shorter rostrum. This confirms studies of previous authors who already established these differences using other approaches (e.g., Evin et al. 2008; Jenrich et al. 2012; Ghazali & Dzeverin 2013). Evin and colleagues (2008) interpreted them as being the result of different feeding adaptations. Both species have an insectivorous, durophagous diet (Ghazali & Dzeverin 2013). *Myotis myotis* feeds on a relatively harder diet than *M. blythii* (Arlettaz 1996; Evin et al. 2008), and so a more robust cranium and shorter rostrum should be expected according to Freeman (1981, 2000). However, Ghazali and Dzeverin (2013) indicated that this pattern is not shown by these two *Myotis* species, where the larger cranial size of *M. myotis* apparently allows a stronger masticatory musculature in spite of having a relatively more elongated skull and rostrum.

The two species also differ in the shape of the mandibular ramus. *Myotis myotis* shows a tendency to have higher rami, with less projected condylar and angular processes and narrower condyles than the other species. By contrast, *M. blythii* is characterized by lower rami, and by condylar and angular processes that project posteriorward more markedly. A mandibular ramus with higher coronoid processes in *M. myotis* has also been described in Jenrich et al. (2012), and the development of higher coronoid processes in genus *Myotis* has been associated with harder diets by Ghazali & Dzeverin (2013).

In *M. myotis* the length and width of M3 are reduced in comparison to the length of the upper tooth row, confirming Jenrich et al. (2012). Also the m3 talonid is reduced (in agreement with, e.g., Topál & Tusnádi 1963; Mein 1975; Sevilla 1988; Jenrich et al. 2012), and the m1 length is shortened. This might reflect dietary adaptation. According to Ghazali & Dzeverin (2013), the contribution of the second molars to the total area of the molar row increases significantly with increasing hardness of the diet in genus *Myotis*. *Myotis blythii* shows a tendency to compress m1 and m2 laterally, producing a more elongated shape in the direction of the tooth row (a characteristic also indicated by Jenrich et al. 2012); the more

robust lower molars in *M. myotis* by comparison could also be an adaptation to a harder diet. The shape of the lower molar row shows greater differences between the species than the upper one. Finally, although the degree of reduction of the m3 talonid in *M. myotis* has been considered diagnostic (López-García 2011; Mein 1975; Sevilla 1988; Topál & Tusnàdi 1963; among others), we found that it is not a valid criterion by itself. Our results show a non-negligible amount of overlap between the two taxa for the index $m3(w_2)/m3(l)$. The overlap is smaller when the reduction of the talonid is compared to the trigonid width instead of the total length of the molar, i.e., index $m3(w_2)/m3(w_1)$ (Figure 5). Although the indices presented here (Figure 5) cannot be employed as diagnostic criteria (they do not show a clear-cut differentiation between *M. myotis* and *M. blythii*), they do allow a quantitative evaluation of the differences in anatomical traits between the two species.

5. Conclusions

The cranial and molar biometry of a sample of the extant Iberian populations of the *M. myotis/M. blythii* complex was studied here. Two forms can be distinguished beyond any doubt, corresponding to the two species *M. myotis* and *M. blythii* s.l. Three individuals that showed incongruent results in the preliminary reassignment tests also displayed opposite affinities when the cranial or dental parameters underwent PCA. Hybridization could explain the characteristics of these specimens, but this cannot be confirmed definitively without genetic analysis.

In this work we corroborate that there are no significant differences due to sex in the size and proportions of the cranium and the molars of these species. Our work also corroborates that even if the amount of size overlap between the two species is non-negligible, some cranial and dental parameters allow a reasonably good differentiation. According to our results these parameters are the antero-posterior lengths of the cranium and mandible, and the traits of the first and second upper and lower molars. The set of parameters provided here are measured exclusively on extant Iberian large *Myotis* populations and may prove helpful in assigning the fragmentary fossil material from Iberian sites that remains undetermined. As a new feature, we present predictive models for isolated molar identification, not only for lower molars but also for the upper ones. In this work we also present a set of indices that allow a quantitative evaluation of the differences in anatomical traits between the two taxa. By means of these indices, a general trend towards a major elongation of the skull in *M. myotis* together with some gracilization of the rostrum can be recognized, mainly expressed in this species as a narrower interorbital constriction. In *M. blythii*, the lateral surface of the muscle insertions of the mandibular ramus is projected posteriorward more markedly, and the condyle is wider than in *M. myotis*, where the ramus is projected in a dorsal direction. *M. myotis* presents a reduction in the relative size of M3 and m3, as well as a shortened m1, whereas *M. blythii* shows a more laterally compressed, less robust m1 and m2. Most of these differences are probably related to feeding adaptations. Although their use as diagnostic tools should be cautious due to the wide degree of overlap between the two species (even the reduction index of the m3 talonid, which has been widely used in the previous literature), this approach can be applied to the study of fragmentary fossil remains in order to observe if the two taxa have maintained these anatomical traits through time.

In further studies, we plan to compare these extant data with our Pleistocene fossils from Atapuerca and other Iberian paleontological sites.

Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Inferior de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (Atapuerca, España)

3

The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): first results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site

Los quirópteros fósiles de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (TEL RU) en la Sierra de Atapuerca (Burgos, España), de edad Pleistoceno Inferior, se han analizado exhaustivamente por primera vez. Las asociaciones fósiles de murciélagos pueden ser de particular relevancia en la realización de la aproximación paleoambiental de un yacimiento. En este trabajo se integran los nuevos datos acerca de la fauna de quirópteros fósiles con los datos proporcionados por otros autores en base a las asociaciones de otros pequeños vertebrados y la palinología del yacimiento. Los resultados aquí obtenidos son consistentes con resultados anteriores, ya que indican un clima en general más cálido que el actual en el área, así como condiciones ambientales estables a lo largo de la mayor parte de la secuencia TELRU. Sin embargo, las asociaciones de murciélagos fósiles a veces conducen a problemas cuando se usan para la reconstrucción del paisaje. Estos problemas se discuten aquí y se deben tener en cuenta en trabajos futuros.

The fossil bat assemblage from the Lower Red Unit of Sima del Elefante (TEL RU) in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain), aged Early Pleistocene, has been exhaustively analysed for the first time. Bat fossil assemblages can be of particular relevance to palaeoenvironmental approaches to sites. Here we integrate the new data on the chiropteran fauna with the data previously provided by other authors on the basis of the small-vertebrate assemblages and the palynology of the site. The results here obtained are consistent with the earlier results in that they indicate a generally warmer climate than at present in the area and stable environmental conditions throughout the major part of the TELRU sequence. However, fossil bat assemblages sometimes lead to problems when they are used in landscape reconstruction. These problems are discussed here and should be taken into account in future works.

1. Introduction

Fossil chiropteran assemblages are interesting palaeoenvironmental indicators in Quaternary sites mainly due to the specific habitat preferences of bats. Bats are only occasionally preyed upon by owls and other predators such as carnivorous mammals, snakes or lizards, which means that frequently they are hardly represented in fossil small-vertebrate assemblages (García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009). In some circumstances, however, the formation of exceptionally abundant, well-preserved fossil bat assemblages may occur within karst-cavity fillings as the thanatocoenosis generated when the individuals of a bat colony roosting inside the cave die and accumulate in situ (López-García & Sevilla 2012). Thus, as bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as other small-vertebrate assemblages, we think that they may provide a valuable independent source of palaeoenvironmental information. This confers great importance upon the study of this group of flying mammals. The fossil bat assemblage from the Lower Red Unit of Sima del Elefante (TELRU) in Atapuerca (Burgos, Spain) has been exhaustively analysed here for the first time. The Sima del Elefante site in the Sierra de Atapuerca (Figure 1), also called Trinchera Elefante (TE), is an archaeo-palaeontological locality where some of the oldest European hominine remains have been found. More specifically, an incomplete jaw bone was recovered in level TE9c, ca ~1.22 Ma, which is the oldest hominin fossil found in western Europe and was provisionally attributed to *Homo antecessor* (Carbonell et al. 2008) although it is currently under revision (Bermúdez de Castro et al. 2011). The study of this level together with the other levels that make up the Early Pleistocene stratigraphic sequence of TE, known as TELRU (Trinchera Elefante-Lower Red Unit), is of great importance in understanding the physical and ecological factors that led to the rapid occupation of Europe by hominins, as well as the evolution of these hominins. The analysis of the fossils of small vertebrates from TELRU such as insectivores, rodents, lagomorphs, amphibians and squamate reptiles has already been employed successfully as part of a palaeoenvironmental approach to the site (Blain et al. 2010; Cuenca-Bescós et al. 2013, 2015; Rodríguez et al. 2011; Cuenca-Bescós & Rofes, 2004; Rofes & Cuenca-Bescós, 2009b). However, the remains of chiropters from the site have remained poorly studied to date. Here we integrate our new data on the chiropteran fauna of the site with the data provided by these previous works. In addition, this study is of particular importance since the Iberian fossil bat assemblages reported from this time period (such as those from the Guadix-Baza sites or the Almenara-Casablanca site) are rather scarce (Agustí et al. 2011; Sesé & Sevilla 1996; Sevilla 1988).

2. The locality

The Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) rises about 1080 m a.s.l. (meters above sea level), dominating the flat landscape of the Castilian plains. It comprises a set of Quaternary localities containing a very complete stratigraphic and palaeontological record (Figure 1). The deposits—which have been studied and dated in great detail—are detritic sediments filling a complex karst system which was developed in the Cretaceous limestone of the area during the Pliocene and Early Pleistocene. The Sima del Elefante stratigraphic section (Figure 1) comprises 16 excavated levels (from TE7 to TE21), grouped into three sedimentary phases.

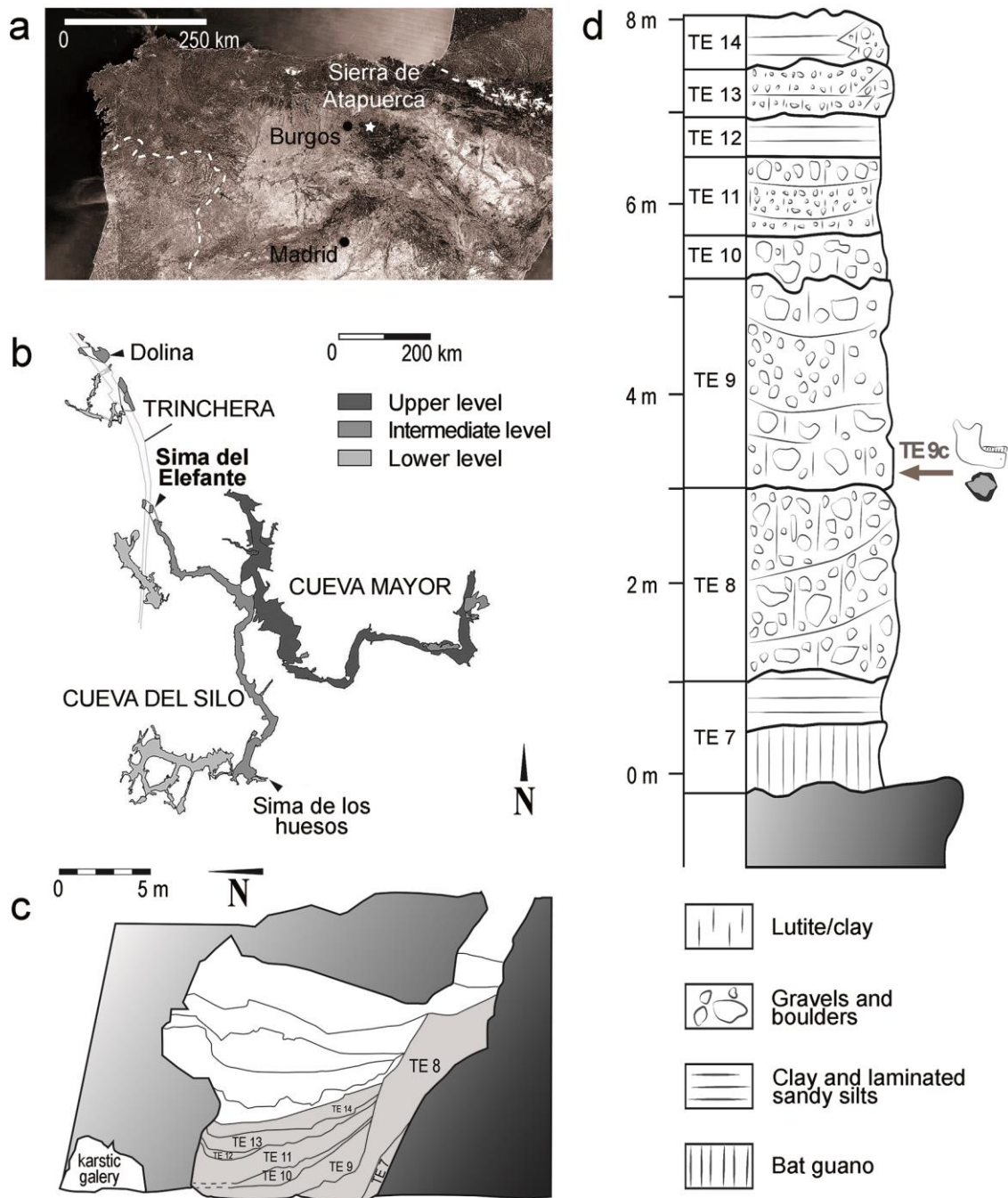


Figure 1. Geographical and geological location of the Sima del Elefante site; a: location of the Sierra de Atapuerca (Burgos) in the Iberian Peninsula; b: schematic plan of the Sierra de Atapuerca karstic system (modified from Ortega et al. 2013); c: Sima del Elefante simplified stratigraphic profile (modified from Cuenca et al. 2013); d: TELRU stratigraphic sequence (modified from Blain et al. 2010).

Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de la Sima del Elefante; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca (modificado de Ortega et al. 2013); c: perfil estratigráfico simplificado de la Sima del Elefante (modificado de Cuenca et al. 2013); d: columna estratigráfica de la secuencia de TELRU (modificado de Blain et al. 2010).

The lower phase of TELRU studied in the present paper ranges from TE7 to TE14. The site was an old output point for groundwater flow from the intermediate level of the Cueva Mayor Complex (Ortega et al. 2013). By the time that TELRU was deposited the

opening of the pit was suspended on the mountain slope due to the fall of the base level, becoming a cave entrance which connected this intermediate level of Cueva Mayor—a vadose karst-conduit by then—with the outside. The TELRU levels are formed by detritic sediments from the immediate vicinity, displaying a marked inclination of the strata. Furthermore, they are extremely rich in faunal remains: amphibians, reptiles, birds and mammals (bats, rodents, insectivores, lagomorphs, in addition to large herbivores and carnivores).

In addition to the palaeomagnetic and cosmogenic data, which give an Early Pleistocene age for the TELRU levels, from a biostratigraphic perspective the vertebrates of the TELRU levels represent Atapuerca Faunal Unit 1 (FU 1) (Cuenca-Bescós & García 2007; Cuenca-Bescós et al. 2010b, 2013, 2015), i.e. the oldest FU of the Atapuerca record, which is also Early Pleistocene in age. No further biostratigraphic subdivisions have been identified so far within Atapuerca FU 1 because TELRU has identical small-mammal assemblages from level TE7 to level TE14 (Cuenca-Bescós et al. 2010b, 2013, 2015; Rofes & Cuenca-Bescós 2006, 2009b, 2011, 2013).

3. Material and methods

3.1. Sample processing and fossil sorting

The studied material consists of disarticulated cranial and postcranial bat remains collected by water-screening the rock matrix obtained during the excavation field campaigns at the Atapuerca sites. A system of towers of superimposed sieves arranged in parallel was used to this end; the sieves were provided with 10, 5 and 0.5 mm mesh. Each sample was bagged by square, layer and excavation sub-level (see a general explanation of the method in Cuenca-Bescós et al. 2015). The sediments were excavated at the Sima del Elefante site from 1996 to 2007. The samples from each level have been studied as independent assemblages so we can compare the evolution of the fossil bat assemblages from the bottom to the top of the TELRU stratigraphic sequence. The assemblage of fossil bat's bones recovered and studied comprise a total of 353 remains corresponding to a minimum number of 56 individuals (Table 1). These were mainly identified following the palaeontological criteria (morphological features and measurements) proposed by the following authors: for cranial remains Dupuis (1986), Menu & Popelard (1987) and Sevilla (1988); for humeri Dupuis (1986) and Felten et al. (1973); for the other postcranial elements the remains recovered were compared with extant specimens belonging to the Doñana Biological Station-CSIC, the *Aragosaurus* Group-IUCA and the CIAMA-La Alfranca (International Centre for Water and Environment); the anatomical nomenclature employed here is that provided by the above-mentioned authors together with Strickler (1978). The determination of the specimens was performed to species level whenever possible. The minimum number of individuals (MNI) was calculated by counting the most abundant bone or tooth from either the left or right side of a given taxon. All the bat fossil material mentioned in this paper is housed in the University of Zaragoza.

	TE 7		TE 8		TE 9c		TE 9b		TE 9a		TE 9a+		TE 10		TE 11		TE 12		TE 13		TE 14		TOTAL	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>R. ferrumequinum</i>					1	1											1	1					2	2
<i>R. mehelyi</i>	2	1																					2	1
<i>M. myotis</i>	44	8	6	1	118	10	50	7	4	2	15	2	40	4			1*	1*			2	1	280	35
cf. <i>Eptesicus</i>									1	1	1	1											2	2
<i>Myotis</i> sp.	1	1																					1	1
<i>M. schreibersii</i>	17	4	4	1	17	4	6	2	1	1	7	1	4	1			3	1					59	15
Chiroptera indet.	2	-	4	-					1	-													7	-
TOTAL	66	14	14	2	136	15	56	9	7	4	23	4	44	5			5	2			2	1	353	56

Table 1. Presence in terms of NISP (number of identified specimens) and MNI (minimum numbers of individuals) of each identified bat taxon through the TELRU levels.

Tabla 1. Presencia en términos de NISP (número de especímenes identificados) y MNI (mínimo número de individuos) de cada taxón de quiróptero identificado en los niveles de TELRU.

3.2. Taphonomy

Regarding the origin of fossil bat assemblages, the most usual way for a cave-accumulation to be produced is by the natural death of the individuals forming a colony, although in some cases the accumulation may be a result of predation upon bats (Kowalski 1995; López-García & Sevilla 2012). For the taphonomical analysis of the fossil bat assemblage under study, the state of preservation of the remains (breakage pattern, dissolution, presence of mineral precipitation on the surface) as well as the composition of the assemblage in terms of anatomical elements (absolute presence and relative abundance of the different anatomical elements) have been considered, in accordance with Andrews (1990) and Bennàsar (2010). The sorting of the assemblage by age on the basis of the tooth-wear pattern of the fossil bats has been undertaken in accordance with Sevilla (1986).

3.3. Palaeoenvironmental interpretation

To undertake a palaeoenvironmental interpretation of the site on the basis of our fossil bat assemblage, aspects of the extant ecology, habitat preferences and geographical distribution of the identified taxa have been used (in accordance with Palomo et al. 2007; de Paz & Benzal 1991; Sevilla 1988), as all the identified species in the site have extant representation on modern populations. The habitat weighting method (Andrews 2006; Evans et al. 1981) has been employed here in an attempt to reconstruct the habitat. The performance of the analysis involved the following steps: firstly, the habitat types of the studied region may be defined; here we followed the five habitat types established by Blain et al. (2010) who already applied this method to the analysis of the herpetofauna assemblage from the TELRU. Secondly, for every identified taxon a habitat score or percentage was provided proportionally to its current living preferences. Then the assigned habitat scores were multiplied by the percentage that each taxon represents within the whole assemblage in terms of MNI (minimal number of individuals). Finally, the summation of the values obtained to every type of habitat provided an approach of the composition of the palaeoenvironment of the site. However, the results obtained here have not been satisfactory; the problems associated with using this method on our assemblage are discussed in the section 7.

4. Systematic palaeontology

4.1. Rhinolophidae Gray, 1825

4.1.1. *Rhinolophus* Lacépède, 1799

- ***Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) (Greater Horseshoe bats)**

Rhinolophus ferrumequinum (Figure 2h) appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The identification of this taxon is unequivocal. Its dental formula (1.1.2.3/2.1.3.3), the morphology of the mandible (particularly the mandibular ramus, which is flat and square) and the morphology of the lower molars (which are nyctalodont and present a narrow and regular cingulum) allow this genus to be distinguished from other nyctalodont bats, while the large size of the specimens clearly shows that they belong to this species, which is by far the largest horseshoe bat in the Palearctic region. The greater horseshoe bat currently inhabits the middle latitudes of Europe from England to the Mediterranean peninsulas; it is a common species throughout Spain—including the Balearic Islands, although it is scarcer there—reaching altitudes of 1600 m a.s.l. In Spain it is a

ubiquitous species although it mainly prefers transitional woodland areas; it roosts in caves forming small colonies (Palomo et al. 2007).

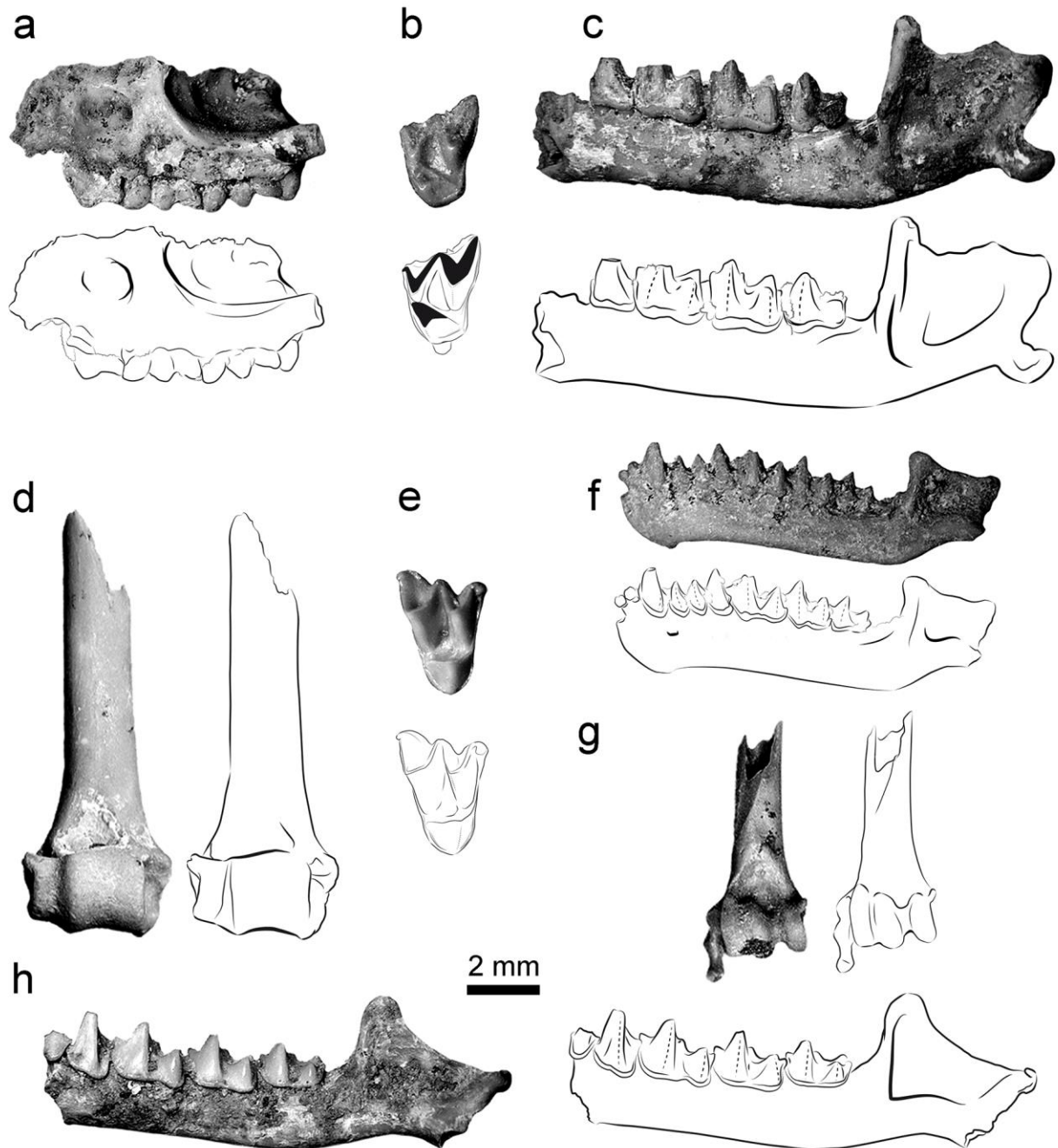


Figure 2. Fossil bat remains from Sima del Elefante Lower Red Unit. *M. myotis*, a: fragment of left maxilla (TE9c); b: left M1 (TE9c); c: fragmented left mandible (TE9c); d: distal epiphysis of right humerus (TE9c); e: right M2 (TE9c). *M. schreibersii*, f: left mandible (TE9c); g: distal epiphysis of left humerus (TE9c). *R. ferrumequinum*, h: fragmented left mandible (TE9c).

Figura 2. Restos fósiles de quirópteros de la Unidad Roja Inferior de la Sima del Elefante. *M. myotis*, a: fragmento de maxila izquierda (TE9c); b: M1 izquierdo (TE9c); c: mandíbula izquierda fragmentada (TE9c); d: epífisis distal de húmero izquierdo (TE9c); e: M2 derecho (TE9c). *M. schreibersii*, f: mandíbula izquierda (TE9c); g: epífisis distal de húmero izquierdo (TE9c). *R. ferrumequinum*, h: mandíbula izquierda fragmentada (TE9c).

- ***Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901 (Mehely's horseshoe bat)**

Rhinolophus mehelyi appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The morphology of the lower molars, which is quite similar to the previous case, allows the mandible to be assigned to this genus. The size of m2 and m3 is under the lower limit of size variation for *R. ferrumequinum* but above the upper limit of size variation for the medium-sized horseshoe bat *Rhinolophus euryale*, so we have assigned the mandible to *R. mehelyi*, which is the other medium-sized form of this genus that usually appears in the Pleistocene sites of the Iberian Peninsula (Sevilla 1988). The proximal epiphysis of the humerus presents great development of the trochin in this genus, and both the trochin and the trochiter extend proximally to a similar level beyond the humeral head, which is triangular rather than rounded and dips towards the trochin. The size of the specimen (3.6 mm wide) and the morphology of the ventral ridge, which is flat, agree with the material used for comparison for this taxon.

Mehely's horseshoe bat currently inhabits Mediterranean Europe, albeit only discontinuously; it occurs in the Mediterranean margin and the southern half of Spain but does not usually reach altitudes above 500 m a.s.l., although some isolated citations exist at altitudes as great as 1200 m a.s.l. In Spain, it mainly prefers transitional woodland areas where the trees are more scattered; it roosts in caves, forming colonies of variable size (Palomo et al. 2007). This is one of the few species classified nowadays as Vulnerable by the IUCN (International Union for Conservation of Nature) in Spain, with decreasing trends in populations which has been estimated as 10% in the last 10 years in Andalucía while the datum remains unquantified in other regions of the country but still appears to have been considerable (Hutson et al. 2008).

4.2. Vespertilionidae Gray, 1821

4.2.1. *Myotis* Kaup, 1829

- ***Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) (Greater Mouse-eared bat)**

Myotis myotis (Figure 2a-e) appears frequently throughout the TELRU sequence, being present in all levels except TE11, TE12 (where a fragmented mandible was recovered though this seems more likely to be a reworked specimen from lower levels) and TE13 (Table 1; list of material in Table 2). Identification of the cranial remains as a large-sized form of the genus *Myotis* is straightforward on the basis of the dental formula (2.1.2.3/3.1.3.3), the morphology of the mandible (particularly the mandibular ramus, which is wide and presents a considerably higher coronoid process in relation to the articular process), the myotodont lower molars, the thick and quite irregular cingulum present on all teeth, and the large size of the specimens. The proximal epiphysis of the humerus presents a rounded head and a rather small trochin ridge but lacks any trochiter ridge; the trochin and the proximal edges of the head reach a similar height while the proximal edge of the trochiter extends above the other two. The distal epiphysis of the humerus lacks a styloid process and the epicondylar spine is rather reduced; in external view, the proximal edges of the trochlea and condyle reach a similar height. The femur (L=19.93 mm) presents trochanters similar in size to each other, the head is almost spherical and the whole proximal epiphysis is more lateromedially symmetrical than it is in other genera. The proximal end of the radius presents a not very pointed proximal process; the articular surface is somewhat trilobed in shape but lacks any crossing ridge, and the biceps insertion fossa is open. The distal end of the radius presents two knob-like anterior processes and a posterior, longitudinal crest.

The two large-sized Eurasian forms of this genus, *M. myotis* and *Myotis blythii* (which are accepted as different species even though recent genetic studies have demonstrated that they may have fertile hybrid offspring; see Bogdanowicz et al. 2009), are difficult to distinguish from each other due to the extreme similarity of their morphology. The first species is generally larger although both share an overlapping range of size variation. The measured molars are of a size above the upper limit for *M. blythii* (Figure 3), except for the specimens from level TE9, where the lower molars mostly lie within the range of overlap between the two taxa while the upper molars are above the upper limit of size variation for *M. blythii*. As it has previously been indicated by some authors, the sympatric presence of the two-sibling species in Europe did not occur until the Holocene; previously, the western region of Europe had been occupied by the *M. myotis* group while *M. blythii* was an Asian species (Berthier et al. 2006; Bogdanowicz et al. 2009). However, the moment of separation of the two taxa is not clear. Work based on molecular data gives a date of about 0.56 Ma for the split, but according to Sevilla (1988) *M. myotis* has been identified in the Iberian Lower Pleistocene site of La Unión. As no different characters have been observed allowing us to attribute our remains to any other species, here we have decided to assign them to the taxon *M. myotis*.

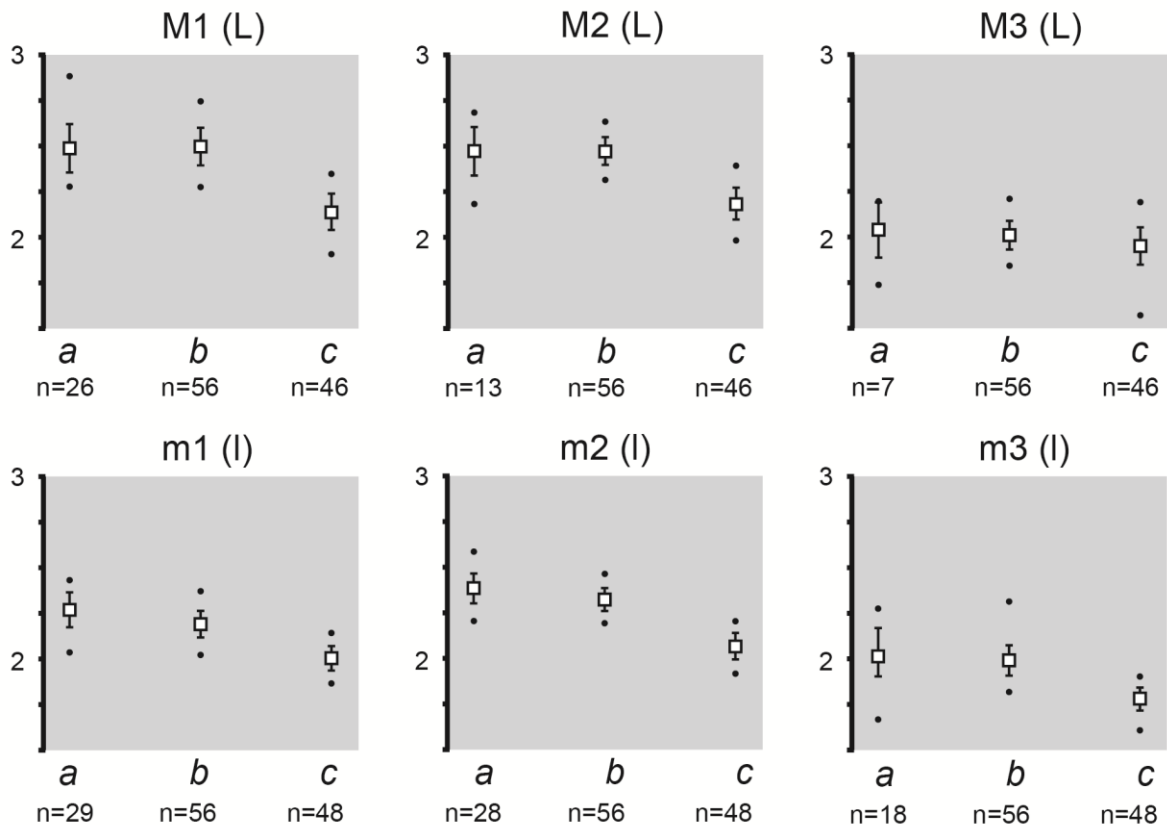


Figure 3. Representation of the mean, the standard deviation and the minimum and maximum values for the length (in mm) of the three upper molars, M1 (L), M2 (L) and M3 (L), and the three lower molars, m1 (l), m2 (l) and m3 (l) of specimens of the *Myotis myotis/Myotis blythii* complex; a: fossil specimens from TELRU; b: extant individuals of *M. myotis* (data of Galán et al. 2018b); c: extant individuals of *M. blythii* (data from Galán et al. 2018b); n: number of measurements taken.

Figura 3. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: especímenes fósiles de TD; b: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); c: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.

The Greater Mouse-eared bat currently inhabits western, central and southern Europe. It occurs throughout Spain—where it reaches altitudes of 2060 m a.s.l.—including the Balearic Islands, though it is scarcer in the central Ebro Valley and the South Submeseta. Its usual foraging habitats are woodland, transitional woodland and woodland margins, and it roosts in caves, forming massive nursery colonies and smaller hibernating colonies (Palomo et al. 2007).

Taxon	n	element	n	element
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	md with p3 - m3	1	md (fr) with m1 and c
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	1	md (fr) with m2 - m3	1	hu (p. e. + diap.)
	1	max (fr) with M1	1	md (fr) with p4 - m3
	2	max (fr) with M2	3	md (fr) with p4
	1	max (fr) with M2 - M3	2	md (fr) with m1 - m2
	1	max (fr) with P4 - M1	2	md (fr) with m1
	1	max (fr) with P4 and M2	3	md (fr) with m2 - m3
	1	max (fr) with M1 - M3	9	md (fr) with m2
	2	max (fr) with P4	9	md (fr) with m3
	3	max (fr) with P4 - M3	3	i3
	3	I2	5	c
	13	C	7	p2
	8	P4	8	p3
	17	M1	15	p4
	11	M2	21	m1
<i>Myotis myotis</i>	5	M3	10	m2
	7	M (fr)	7	m3
	1	md with p3 - m3	21	m (fg)
	2	md with p4 - m3	3	hu (p. e.)
	1	md with m1 - m3	9	hu (p. e. + diap.)
	1	md with m1 - m2	6	hu (d. e.)
	2	md with m2 - m3	16	hu (d. e. + diap.)
	2	md with m2	2	hu (diap)
	0	md with m3	1	rad (d. e. + diap.)
	1	md	6	rad (p. e.)
	7	md (fr)	6	rad (p. e. + diap.)
	1	md (fr) with c - p3	1	fem
	1	md (fr) with c-p2 and m1	6	fem (p. e.)
	1	md (fr) with p3	2	fem (d. e. + diap.)
cf. <i>Eptesicus</i>	1	md (fr)	1	hu (d. e. + diap.)
<i>Myotis</i> sp.	1	hu (d. e. + diap.)		
	1	max (fr) with M2 - M3		
	4	C	3	md (fr) with m2 - m3
	2	P4	1	c
	2	M1	2	p4
	2	M3	9	m1
<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	M (fr)	1	m3
	1	md with i2 - m3	6	m (fr)
	2	md with m2 - m3	7	hu (d. e.)
	1	md (fr)	3	hu (d. e. + diap.)
	2	md (fr) with p4 - m3	3	hu (p. e.)
	1	md (fr) with p4 and m3	2	hu (p. e. + diap.)
	1	md (fr) with m2	2	rad (p. e. + diap.)
Chiroptera indet.	4	md (fr)	1	fem (d. e.)
	1	P4 (fr)	1	diap

Table 2. List of the recovered material for each bat taxon. I: upper incisor; C: upper canine; P: upper premolar; M: upper molar; i: lower incisor; c: lower canine; p: lower premolar; m: lower molar; md: mandible; max: maxilla; hu: humerus; rad: radius; fem: femur; fr: fragment; p. e., proximal epiphysis; d. e.: distal epiphysis; diap.: diaphysis.

Tabla 2. Lista del material recuperado para cada taxón. I: incisivo superior; C: canino superior; P: premolar superior; M: molar superior; i: incisivo inferior; c: canino inferior; p: premolar inferior; m: molar inferior; md: mandíbula; max: maxilar; hu: húmero; rad: radio; fem: fémur; fr: fragmento; p. e.: epífisis proximal; d. e.: epífisis distal; diap.: diáfisis.

- ***Myotis* sp.**

Myotis sp. appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The humerus is partially fragmented, but the following distinctive features of the *Myotis* genus can be observed: the styloid process is reduced, the proximal edge of the trochlea does not reach the epiphyseal border; it differs from *Plecotus* in that the proximal edge of the union between the trochlea and the condyle does not form a bulge in external view. The specimen corresponds to a small-sized form of *Myotis* such as *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus* or *Myotis nattereri*. As the ventral edge of the trochlea does not reach the edge of the epiphysis, assignation to the taxon *Myotis capaccinii* can be ruled out, but a more precise identification is not possible due to its fragmentation.

4.2.2. ***Eptesicus* Rafinesque, 1820**

- **cf. *Eptesicus***

cf. *Eptesicus* appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The recovered mandible presents a dental formula of 3.1.2.3 corresponding to 13 alveoli, which coincides with the genera *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Barbastella*, *Pipistrellus*, *Hypsugo* and *Nyctalus*. However, it lacks any teeth, and the mandibular ramus is also absent. The size corresponds to a small-medium-sized bat slightly larger than the extant *Hypsugo savii* and *Pipistrellus*. The mental foramen lies between the c and the p3 alveoli, approximately at the mid height of the mandible body, and it is circular and rather small. The mandibular body is quite robust and presents neither a narrowing towards the posterior side nor a marked mental bulge, which points to it belonging to *Eptesicus* as opposed to the other mentioned genera. Due to the lack of any other distinctive feature, we have preferred to maintain the identification as indicated. The distal epiphysis of the humerus (2.5 mm wide) presents a relatively well-developed styloid process and a rather long epicondylar spine, excluding the possibility of it being a small-sized *Myotis* or a *Plecotus*. The former feature can be observed despite the loss of the tip of the styloid process. The olecranon fossa forms a semicircle in internal view, and the union between the trochlea and the condyle is flatter than in *Pipistrellus*, *Hypsugo* and *Vespertilio*, where the furrow between the two structures is deeper. The remnant corresponds to a form of serotine bat that is definitely smaller than the two species of the genus that currently inhabit Spain: *Eptesicus serotinus* and *Eptesicus isabellinus* (Palomo et al. 2007). Three other species inhabit Europe at present: *Eptesicus bottae* (which is larger than the Iberian ones), *Eptesicus nilssonii* and *Eptesicus anatolicus* (these two being small-sized forms). One more fossil species has been described in the Lower Pleistocene of Europe: *Eptesicus praeglacialis*, which is also a large-sized form (Sevilla 1988). Our remains are close to those of the species *Eptesicus nilssonii* but our specimen is slightly smaller, and given the lack of any other distinctive feature we have preferred to maintain the identification as indicated.

4.3. **Miniopteridae Dobson, 1875**

4.3.1. ***Miniopterus* Bonaparte, 1837**

- ***Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817 (Schreibers' Bent-winged bat)**

Miniopterus schreibersii (Figure 2f, g) appears frequently throughout the TELRU sequence, being present in all levels except TE11, TE13 and TE14 (Table 1; list of material in Table 2). The assignment of the items to this taxon is unequivocal: the species is characterized by the dental formula of 2.1.2.3/3.1.3.3 and the long, narrow and slender cusps of the teeth;

another specific characteristic is its large p3 with two roots, which adds an extra alveolus to the mandible. The C has an oval occlusal section and deep longitudinal furrows on both the labial and lingual surfaces. P4, M1 and M2 present well-developed heels where the cingulum becomes relatively thicker; the former presents a mesiolingual longitudinal arris which ends as an extra cusp at the contact with the cingulum. The lower molars are of a nyctalodont type with a narrow but irregular cingulum, and p4 has a triangular occlusal outline. The mandible body is quite slender and shows a well-developed and angulated mental bulge; the mental foramen is large and is located close under and between the alveoli of p2 and c. The mandibular ramus is square-shaped and joins the body forming a well-marked angle; the coronoid and the articular processes reach a similar height. The distal epiphysis of the humerus is diagnostic due to the long and flattened blade-shaped styloid process, the marked olecranon fossa and the deep furrow between condyle and epicondyle. The proximal epiphysis is characterized by a wide, ear-shaped trochin and a diagonally oriented oval head, which dips towards the trochiter and extends slightly above the trochin; the ventral ridge is not very prominent and joins the trochin forming a depression, whereas there is no dorsal ridge. The proximal end of the radius is diagnostic due to the long, pointed proximal process, the two articular surfaces separated by a well-developed ridge which arises from the tip of the proximal process, and the deep, kidney-shaped biceps insertion fossa, which has an almost closed contour.

Schreibers' bat currently inhabits southern Europe. It occurs throughout Spain—where it reaches altitudes of 1400 m a.s.l.—including the Balearic Islands. Its foraging habitats are both open lands and forest. This is a species linked to rocky areas where caves or crevices may occur (not necessarily close to the feeding areas since it is able to fly along great distances), as *M. schreibersii* uses them for roosting, forming massive nursery and hibernation colonies (Palomo et al. 2007).

5. Taphonomic remarks

Two levels in the sequence lack bat remains: TE 11 and TE 13, while their presence in levels TE 8, TE 12 and TE14 is rather scarce. This absence or scarcity of bat remains has no parallelism in other groups of small vertebrates such as the herpetofauna studied by Blain et al. (2010), where a significant descent in the number of remains is only noted for level TE12. Regarding the horizontal distribution of the bat remains in each bat-fossil-bearing level, no differential distribution patterns have been observed; specifically, in sublevel TE 9c, which has been excavated extensively, the bat remains occur in almost all the squares.

The abundance of bat remains within the TELRU levels (Table 1) is very low in comparison with other groups of small vertebrates such as rodents, insectivores, amphibians or reptiles (Blain et al. 2010; Rodríguez et al. 2011). The bat assemblage is composed of disarticulated cranial and postcranial remains, and the occurrence of teeth attached to bone is notable. The presence of complete long bones and cranial bones is very scarce, if not non-existent, in all the levels, but the breakage pattern generally observed consists of angulated fractures rather than rounded surfaces and is not linked to dissolution surfaces; in some cases, the identification of fragments belonging to the same specimen is even possible within a sample. In our opinion, this corresponds to trampling as the origin of the breakage rather than to predation or a long process of transport. The presence of isolated teeth is generally high in terms of their percentage within the total bat NISP of every level, but when the relative

abundance of each element is taken into account (after Andrews 1990) the most abundant elements are mandibles in all levels except TE 9b, where they are molars.

Only a few bones present clear marks of dissolution where digestion is the origin: specifically, a couple of humeral distal epiphyses from TE 7 (one from a *Myotis myotis*, the other from a *Miniopterus schreibersii*) and the mandible of cf. *Eptesicus* from TE 9a (this last is not a typical cave-dwelling bat so it seems logical that the agent of accumulation was a predator in this case). This is a small amount considering the size of the TELRU bat sample as a whole.

Carbonate precipitation has been observed in some bat specimens. In the majority of cases, the presence of carbonates is linked to a better state of conservation of the remains, such as the complete preservation of the teeth attached to a mandible or maxilla bone; in some cases, the identification of different anatomical remains belonging to the same individual and affected by superficial carbonate precipitation is even possible within a sample. This precipitation must thus have occurred in the early stages of deposition; it could have been favored by the decomposition of the organic tissues attached to bone, which produces a local increase in pH.

The specimens forming the bat assemblage are mainly subadults according to their tooth wear, but interesting exceptions to the age distribution may be found in some levels. In levels TE 10, TE 9c and TE 7, subadults, adults and even old adults are represented by the *M. myotis* group; *M. schreibersii* specimens are subadults in almost all the levels except TE 8 and TE 9c, where adult individuals have also been found, and the two individuals of *Rhinolophus ferrumequinum* from levels TE 9c and TE 12 respectively were also adults.

This leads us to conclude that the origin of the main TELRU bat assemblage was as a thanatocoenosis generated by the death of the individuals that formed colonies in the ancient cave. The colonies had been mainly of the nursery-type judging by the predominance of subadults except for the afore-mentioned cases where adult individuals have been found. On the other hand, the few isolated remains that show evidence of digestion could have been deposited by opportunistic predators such as owls, as is the case with the majority of the small-vertebrate remains within the sequence (Blain et al. 2010; Cuenca-Bescós & Rofes 2004; Cuenca-Bescós et al. 2013, 2015; Rodríguez et al. 2011; Rofes & Cuenca-Bescós 2009).

6. Results

6.1. Species composition

A total of 353 bat remains have been recovered from TELRU, 346 of which could be identified at least to genus level (MNI = 56). Six bat taxa have been identified within the sequence: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis* sp., cf. *Eptesicus* and *Miniopterus schreibersii*. All the identified species currently inhabit Europe. The vertical distribution of these taxa through the sequence as a whole is characterized by the almost constant presence of *M. myotis* and *M. schreibersii*, which are also the most abundant species in each level (Table 1). Both of them are typical cave-dwelling bats and appear frequently in Iberian Pleistocene and extant bat communities; the *Rhinolophus* species recorded are also among the typical cave-dwelling species in the Iberian Peninsula and frequently occur in the Iberian Pleistocene record too (de Paz & Benzal 1991; Galán et al. 2016b; Palomo et al. 2007; Sevilla 1988), although their presence in the studied locality is a minority.

	OD	OH	Wo	Ro	Wa
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>			0.8	0.2	
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	0.6		0.2	0.2	
<i>Myotis myotis</i>			0.8	0.2	
<i>Miniopterus schreibersii</i>	0.2	0.2	0.4	0.2	

Table 3. Habitat preferences of each identified species of bat. OD: open dry habitat; OH: open humid habitat; Wo: woodland/woodland margin habitat; Ro: rocky habitat; Wa: water.

Tabla 3. Preferencia de hábitat de cada especie identificada de murciélago. OD: hábitat abierto y seco; OH: hábitat abierto y húmedo; Wo: hábitat de bosque/margen de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua.

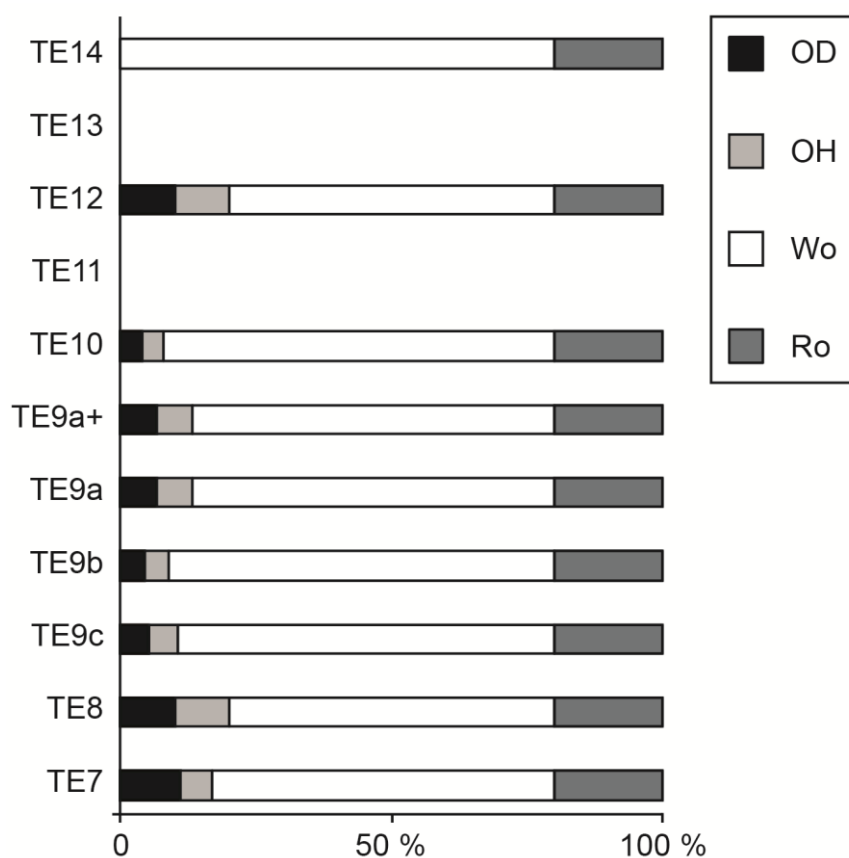


Figure 4. Habitat weighting results. OD: open dry habitat; OH: open humid habitat; Wo: woodland/woodland margin habitat; Ro: rocky habitat.

Figura 4. Resultados de la ponderación de hábitats. OD: hábitat abierto y seco; OH: hábitat abierto y húmedo; Wo: hábitat de bosque/margen de bosque; Ro: roquedal.

6.2. Palaeoenvironmental interpretation

There are two dominant bat taxa, *Myotis myotis* and *Miniopterus schreibersii*, which appear together throughout almost the whole sequence, constituting an association typical of warm, Mediterranean climate conditions (de Paz & Benzal 1991; Palomo et al. 2007; Sevilla 1988).

The landscape inferred from our analysis of the chiropteran faunal assemblages and taking the habitat preferences of each taxon into account (see Table 3) comprises a predominantly woodland habitat, which includes mature forest, transitional areas, and

woodland margins and forest patches with moderate ground cover. Areas of open land or meadows and rocky dwellings including caves, fissures and bare rock substrates would be present to a lesser extent (Figure 4). The habitat composition presents little variation throughout the levels analyzed; it should also be borne in mind that the small amount of remains recovered in levels TE 8, TE 9a, TE 9a+, TE 12 and TE 14 (Table 1) may bias the results for these levels.

7. Discussion

Of the two constant taxa in the assemblage, *Miniopterus schreibersii* is a markedly thermophilic species, as is *Rhinolophus mehelyi* (Palomo et al. 2007; Sevilla 1988), whose sporadic presence in level TE 7 reinforces this general idea of warm climatic conditions previously expounded by Blain et al. (2010), Cuenca-Bescós et al. (2013, 2015), Rodríguez et al. (2011), and Cuenca-Bescós & Rofes (2004, 2009). It is also notable that the current occurrence of *Myotis myotis* in natural cave-roosts within the central and eastern Iberian regions is rather accidental, whereas this species is very frequent in the cave-roosts of southern Iberian regions (de Paz & Benzal 1991). In this sense the chiropteran fauna from TELRU is consistent with the above-mentioned results of previous studies of small vertebrates and the palynological record from this sequence, which reported warmer conditions than at present.

Regarding the habitat composition, previous results pointed to a mixed landscape with little variation throughout the sequence, but the extent of the woodland areas indicated by analyses of other groups of small vertebrates is clearly less than in our results (Blain et al. 2010; Cuenca-Bescós et al. 2013; Rodríguez et al. 2011). Three possible causes for this disagreement may be considered and expounded here. Firstly, as woodland areas are the most important foraging habitat for European bats (Cel'uch & Kropil 2008), a palaeoecological approach based only on the bat assemblage separately from other small-vertebrate groups may result in an overrepresentation of this type of habitat that would not occur if the fossil community as a whole were considered. Secondly, the use of the habitat weighting method—or any other method of habitat reconstruction which considers the abundance of a taxon in terms of its MNI to be a reflection of the abundance of this taxon in the palaeocommunity—may also lead to problems when working with cave-dwelling animal assemblages characterized by the in situ mortality of the individuals as in this case, since the abundance of one taxon in the association may be caused by a combination of ethological and taphonomic factors. The use of a cave-roost by different bat species simultaneously is quite common; many present-day examples of *M. myotis* and *M. schreibersii* sharing caves have been reported and it might occur either that they form interspecific clusters, or that each taxon occupies a different hall in the cave depending on the environmental conditions (e.g. Borda et al. 2004; de Paz & Benzal 1991; Vincent et al. 2011). The greater presence of one taxon as opposed to another in the Sima del Elefante site, which corresponds to a quite external area of this ancient cave, could be due to the different locations of the past bat colonies within the cave instead of a dominance of a given species. Furthermore, another issue should be taken into account when interpreting a landscape on the basis of this type of assemblage: the different spatial scale of influence of each group of animals. The main bat taxa identified here are known to cover distances of about 25-29 km away from their roosts for hunting (Arlettaz 1996; Vincent et al. 2011), while owls—a typical agent of accumulation of small-vertebrate assemblages—limit their range of action to distances of 1-5 km from their nests (e.g. Martínez & Zuberogoitia

2004). Thus, a bat assemblage produced by the death of the individuals within the cave would be providing us with palaeoecological data from an area at least ten times larger than a small-vertebrate assemblage accumulated by the action of owls; the same applies to other predators.

Finally, the changes in the bat association observed in the upper levels of the sequence (from TE 11 to TE 14) should also be discussed. Noteworthy is the decrease in the number of bat remains, if not their total absence as in TE 11 and TE13 (Table 1), which may be due to taphonomic processes that exclusively affect the chiropteran fauna since the other small-vertebrate groups do not show a similar pattern, as pointed out above in the Taphonomic remarks paragraph. However, changes in the composition of the association can also be observed: TE 12 lacks remains of *M. myotis* and TE 14 lacks remains of *M. schreibersii*. This could be related to changes in the general environmental conditions, such as the woodland regression registered for levels TE 11 and TE 12 and the climate deterioration registered for levels TE 13 and TE 14 (Blain et al. 2010). Besides, an interesting point is the life-span and reproductive strategy of bats and the implications that this biological condition could have in their fossil record. Bats are incredibly long-lived comparing to other mammals of similar size—in Central Europe the life-span average among the different species is between 25 and 30 years (Dietz et al. 2009), while concerning the two main species of TELRU record, *M. myotis* maximum life-time recorded is 25 years (Kulzer 2003) while *M. schreibersii* is known to live at least 16 years (Spitzenberger 1981)—and they have also a low ratio of offspring per year, from one to two breedings (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). This definitely determines the recovery of a bat population within a region after a decrease process due to an unfavorable environmental situation since it is much slower than in most other small mammals with more opportunistic strategies, and eventually can lead into a different pattern of record throughout the same stratigraphic sequence as occurs in TELRU.

8. Conclusions

The fossil bat assemblage from TELRU has been exhaustively analyzed for the first time, and the following six taxa have been identified: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis* sp., cf. *Eptesicus* and *Miniopterus schreibersii*. The origin of the accumulation is the death within the cave of the members of fossil bat colonies roosting in it. The sequence is characterized by the (almost) constant presence of two taxa: *M. myotis* and *M. schreibersii*. This is a typical Mediterranean association and would point to warmer climate conditions in the region of Atapuerca during this period than at present, as reported by previous work from the site. We have found that fossil bat assemblages are useful for drawing palaeoclimatic inferences and also as indicators of palaeoenvironmental stability when associations of taxa rather than abundances of taxa are taken into account. However, the use of fossil bat assemblages whose origin is the in situ death of the individuals as palaeoecological indicators leads to certain problems that may call for consideration in further papers. Indeed, the habitat weighting method is not very appropriate in such cases. The habitat preferences shown by extant bats can be used to provide an approximate, qualitative description of the past landscape, but establishing quantitative percentages of the abundance of each habitat on the basis of the abundance of each taxon would probably not yield representative results.

Los quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio de la secuencia de la Gran Dolina

4

Lower and Middle Pleistocene chiropters from the Gran Dolina

El yacimiento estudiado en este capítulo, la Gran Dolina de la Sierra de Atapuerca, proporciona la oportunidad de estudiar las variaciones en la asociación fósil de quirópteros a lo largo de una secuencia estratigráfica bien conocida, de edad Pleistoceno Inferior a Pleistoceno Medio. Este yacimiento destaca por contener tres unidades litoestratigráficas con importantes acumulaciones arqueo-paleontológicas: la unidad TD4, con restos de industria lítica y fauna datada en 0,91 Ma; la unidad TD6, con restos humanos pertenecientes a *Homo antecessor*, industria lítica y fauna de edad 0,73-0,85 Ma; y la unidad TD10, con dos capas ricas en industria lítica achelense y fauna interpretadas como una ocupación humana intensiva, datada en 0,34 Ma. En este capítulo se muestra la gran diversidad registrada en el yacimiento (hasta 10 especies de murciélagos identificadas), y cómo los cambios en la diversidad a lo largo de la secuencia se correlacionan con otros eventos: la aparición y desaparición de determinadas especies se pone en relación con fenómenos paleoclimáticos detectados en estudios previos sobre la secuencia; además, las variaciones en la composición taxonómica de la asociación y en los grupos de edad representados se relacionan también con la presencia de poblaciones humanas en la cavidad de la Gran Dolina. Futuros trabajos de ampliación de la muestra y la resolución aportarán datos de gran interés en lo referente a la correlación entre la dinámica de las poblaciones de quirópteros del pasado, las variaciones climáticas y el factor antrópico.

The site studied in this chapter, the Gran Dolina at the Sierra de Atapuerca, provides the opportunity of studying the variations in the bat fossil assemblage through a well-known stratigraphic succession aged Early Pleistocene to Middle Pleistocene. This site is remarkable for having three lithostratigraphic units with important archaeo-palaeontological accumulations: the unit TD4 with lithic tools and faunal remains dated as 0,91 Ma, the unit TD6 with human remains belonging to *Homo antecessor*, lithic tools and faunal remains dated as 0,73-0,85 Ma; and the unit TD10, with two layers rich in Acheulian lithic tools and faunal remains interpreted as moments of intensive human occupation, dated as 0,34 Ma. In this chapter, it is shown the great diversity registered at the site, with up to 10 bat species identified, and how the changes in diversity through the sequence correlates with other events: appearance and disappearance of certain species is related to palaeoclimatic phenomena detected in previous studies on the sequence; besides, variations in the taxonomic composition of the association and in the age-groups represented are also related to the presence of human populations in the cavity of the Gran Dolina. Future works expanding both sample and resolution will provide data of great interest regarding the correlation between the dynamics of the past bats populations, the climatic variations and the anthropic factor.

1. Introducción

Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) son internacionalmente conocidos por sus fósiles humanos, que evidencian la presencia del género *Homo* en Europa occidental desde el Pleistoceno Inferior, hace al menos 1,2 Ma (Carbonell et al. 2008; Bermúdez de Castro et al. 2011; entre otros). Otro de los aspectos que confiere gran importancia a este conjunto de yacimientos es que proporcionan un registro sedimentario y paleontológico bastante continuo y completo del Cuaternario continental ibérico, consistente en depósitos de relleno de antiguas cavidades kársticas ahora colmatadas (Ortega et al. 2014).

Los murciélagos o quirópteros son presas poco frecuentes de los depredadores con tendencia a formar acumulaciones de huesos por regurgitación o excreción (como rapaces nocturnas, otras aves y mamíferos carnívoros; García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009), lo que hace que habitualmente aparezcan infrarrepresentados en las acumulaciones de pequeños vertebrados generadas en los niveles de ocupación de estos depredadores. Sin embargo, en ciertas circunstancias se originan depósitos de quirópteros excepcionalmente abundantes y bien preservados: es el caso de las acumulaciones generadas por la muerte natural de los integrantes de una colonia en el interior de una cueva ocupada de forma prolongada (López-García et al. 2011d). Dado que las acumulaciones de quirópteros fósiles no están necesariamente originadas por los mismos procesos que las de otros pequeños vertebrados, constituyen una fuente independiente y valiosa de información paleoambiental especialmente relevante en yacimientos generados en el relleno de cavidades kársticas, como es el caso de la Gran Dolina

Si bien el registro de la mayoría de los grupos de pequeños vertebrados de la Gran Dolina (herpetofauna, aves, insectívoros y roedores) ha sido ampliamente estudiado por diversos autores (Blain et al. 2009, 2012; Cuenca-Bescós et al. 1995, 1999b, 2005, 2011, 2016b, 2017; Núñez-Lahuerta et al. 2016; Rofes & Cuenca-Bescós 2009a, 2009b; entre otros), no hay hasta la fecha un estudio exhaustivo del orden Chiroptera.

Los objetivos del presente trabajo son: (1) realizar la caracterización taxonómica y tafonómica del conjunto de quirópteros fósiles registrados en el yacimiento de la Gran Dolina, (2) contribuir a la aproximación paleoclimática y paleoambiental de este yacimiento, y (3) contribuir al conocimiento global del orden Chiroptera y su presencia en la mitad norte de la península ibérica durante el Pleistoceno Inferior y Medio.

1.1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de la Gran Dolina

El yacimiento de la Gran Dolina es uno de los yacimientos del complejo de la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca situada en la provincia de Burgos, en el norte de España, entre las localidades de Atapuerca e Iberas de Juarros (Figura 1a). La Sierra de Atapuerca es un conjunto montañoso de escasa altitud (cota máxima a 1080 m s. n. m.) conformado en calizas del Cretácico final, que se extiende de noroeste a sureste entre la cordillera Cantábrica y el sistema Ibérico. La disolución de estas calizas dio lugar durante el Mioceno Superior (Vallesiense) al desarrollo de un complejo kárstico que recibe el nombre de Las Torcas y comprende dos sistemas principales: Cueva Mayor y Trinchera del Ferrocarril (Ortega et al. 2013) (Figura 1b). Su descubrimiento tuvo lugar a finales del siglo XIX durante la construcción del trazado de ferrocarril minero que unía la sierra de la Demanda con Burgos y de ahí enlazaba con la línea de ferrocarril Burgos-Bilbao. Cuando se dinamitó parte de la Sierra de Atapuerca, una serie de cavidades rellenas de sedimento quedaron expuestas (ver Bermúdez de Castro et al. 2004 y Carbonell et al. 2008 para una visión completa). Las cuevas y galerías del sistema contienen sedimento de al menos 1,4 Ma de antigüedad (Falguères et al. 2001). El sistema de la Trinchera (Figura 1b) posee tres principales yacimientos consistentes en cavidades colmatadas: La Sima del Elefante (TE), La Gran Dolina (TD) y Galería (TG), que se encuentran en un área inferior a los 1500 m².

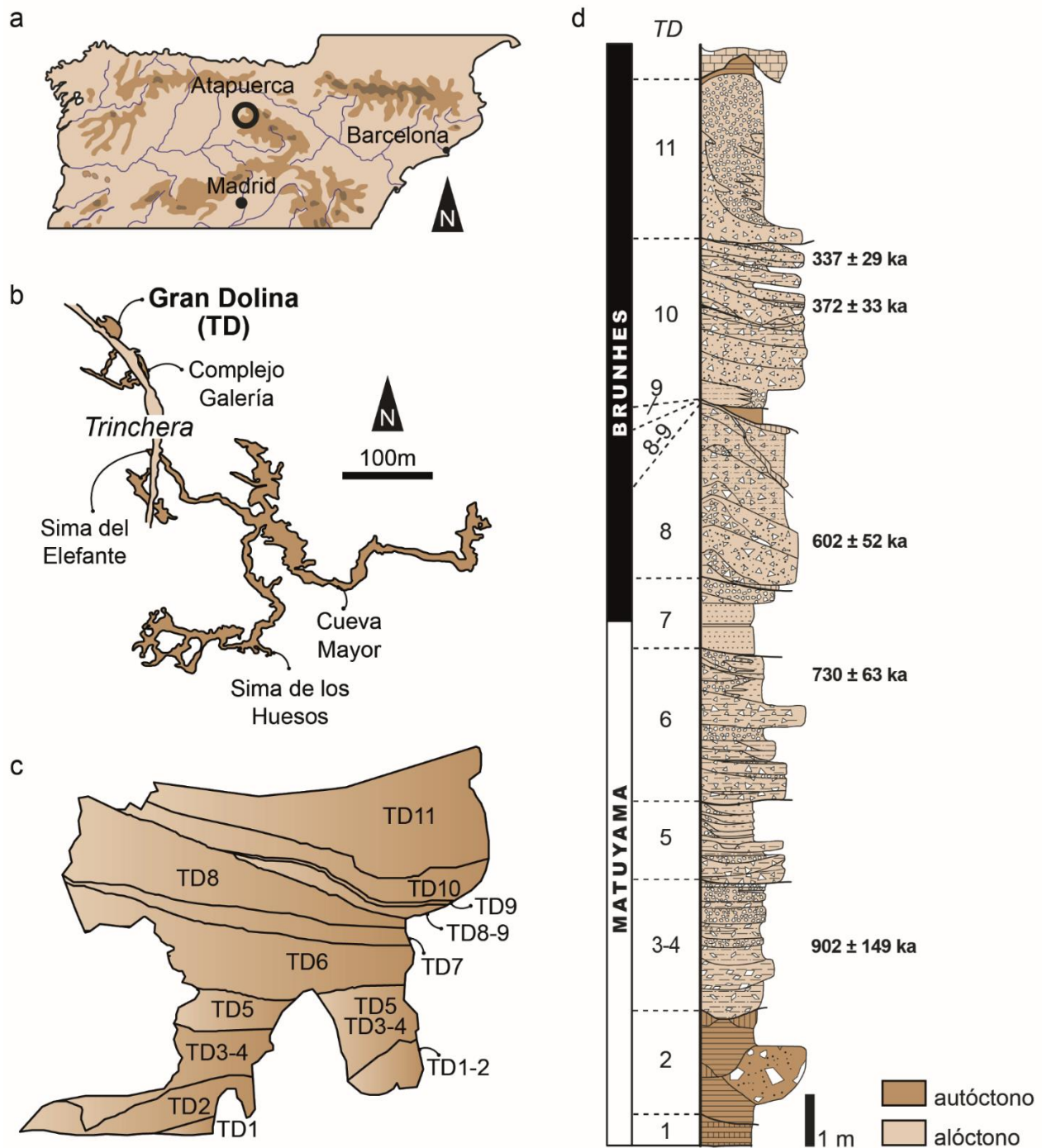


Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de la Gran Dolina; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca y emplazamiento de los principales yacimientos (modificado de Ortega et al. 2013); c: perfil estratigráfico simplificado de la Gran Dolina (modificado de Rodríguez et al. 2011; Campaña et al. 2015); d: columna estratigráfica de la secuencia de la Gran Dolina (modificado de Campaña et al. 2015; datación TD4 de Álvarez-Posada et al. 2018).

Figure 1. Geographical and geological location of the Gran Dolina site; a: location of the Sierra de Atapuerca (Burgos) in the Iberian Peninsula; b: plan scheme of the Sierra de Atapuerca karstic system and location of the main palaeo-archaeological sites (modified by Ortega et al. 2013); c: Gran Dolina simplified stratigraphic profile (modified from Rodríguez et al. 2011; Campaña et al. 2015); d: Gran Dolina stratigraphic sequence (modified from Campaña et al. 2015, TD4 dating by Álvarez-Posada et al. 2018).

El yacimiento de TD (Figura 1c) es una antigua cavidad que actuó como trampa de sedimento entre el Pleistoceno Inferior y el Pleistoceno Medio. El relleno sedimentario constituye la secuencia estratigráfica más larga de todos los yacimientos de Atapuerca: 19 m de potencia divididos en 11 unidades litoestratigráficas (Figura 1d, Campaña et al. 2015; entre otros). En este trabajo se estudian tanto las unidades de la secuencia baja (Pleistoceno Inferior post-Jaramillo) TD3-4, TD5, TD6 y TD7 inferior, como las unidades de la secuencia alta (Pleistoceno Medio, post Matuyama-Brunhes) TD7 superior, TD8, TD8-9 y TD10. Se trata de materiales clásticos alóctonos: una alternancia de depósitos de flujo gravitacional y de depósitos fluviales (Campaña et al. 2015). Este yacimiento destaca por contener tres unidades con importantes acumulaciones arqueo-paleontológicas: la unidad TD4, con restos de industria lítica y fauna cuyo límite inferior ha sido datado en $0,91 \pm 0,25$ Ma (Álvarez-Posada et al. 2018); la unidad TD6, con restos humanos, industria lítica y fauna (Carbonell et al. 1995; Carbonell et al. 1999; Gómez-Olivencia et al. 2012; Pablos et al. 2012; Parés et al. 2013; Rodríguez-Gómez et al. 2013; Saladié et al. 2014; entre otros), de edad 0,73-0,85 Ma (Arnold et al. 2015; Berger et al. 2008; Moreno et al. 2015) y la unidad TD10, con dos capas ricas en industria lítica y fauna interpretadas como un campamento humano (Ollé et al. 2013), techo de la unidad datado en 0,34 Ma (Falguères et al. 1999; Berger et al. 2008; Moreno et al. 2015).

En el caso de los quirópteros, estudios previos citan la presencia de *Rhinolophus* sp. 1, *Rhinolophus* sp. 2, *Myotis myotis*, *Myotis* sp., *Plecotus* cf. *austriacus* y *Miniopterus schreibersii* en los niveles de edad Pleistoceno Inferior, y *Rhinolophus* sp. 1, *Myotis myotis*, *Myotis* sp. y *Miniopterus schreibersii* en los niveles de edad Pleistoceno Medio (Cuenca-Bescós et al. 2015; Galán et al. 2016c; López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós 2002).

2. Material y métodos

2.1. Abreviaturas:

Partes anatómicas: I (incisivo), C (canino), P (premolar), M (molar); los dientes de la serie superior van nombrados en mayúsculas y los de la serie inferior en minúsculas (i.e. M1 es el primer molar superior, p4 el cuarto premolar inferior); D (derecha), I (izquierda).

Medidas: L (longitud anteroposterior de los molares superiores), A (anchura labiolingual de los molares superiores), l (longitud anteroposterior de los molares inferiores), a_{ig} (anchura labiolingual del trigónido en molares inferiores), a_{id} (anchura labiolingual del talónido en molares inferiores).

Yacimientos de Atapuerca: SH (Sima de los Huesos), TG (Trinchera-Galería), TD (Gran Dolina), TE (Sima del Elefante).

2.2. Material:

Las muestras estudiadas proceden de las unidades litoestratigráficas TD3-4, TD5, TD6, TD7, TD8, TD8-9 y TD10, y fueron recuperadas durante las campañas de excavación del yacimiento de la Gran Dolina entre los años 1991 y 2016. La cantidad de sedimento procesado y estudiado difiere entre las distintas unidades (Tabla 1) debido tanto a las diferencias de potencia entre unidades como a la extensión excavada y procesadas por unidad en el momento de realizar este estudio. El material se encuentra depositado en el Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la universidad de Zaragoza.

2.3. Trabajo de campo:

Los restos de pequeños vertebrados se recuperaron mediante el método del lavado-tamizado con agua a presión de los sedimentos excavados por el equipo de Atapuerca. El sedimento viene organizado en muestras, donde cada muestra consiste en un volumen de sedimento bien delimitado (por unidad litoestratigráfica, por cuadro excavado y por profundidad de sedimento excavado) que se lava de manera independiente. La muestra debe

permanecer en remojo entre 5 y 24 horas (dependiendo de la naturaleza del sedimento) para que la fracción arcillosa se disgregue. Para el lavado de sedimento se emplea una columna de tres tamices superpuestos con luz de malla 10, 5 y 0,5 mm respectivamente (de arriba abajo). El sedimento se vuelca sobre el tamiz superior y se hace pasar a través de la torre con la ayuda de una corriente de agua, en este caso extraída del río Arlanzón mediante una bomba de agua con motor de gasolina. De esta forma, el concentrado no arcilloso de la muestra queda dividido en dos fracciones en función del tamaño de grano: grueso (recogido en el tamiz de luz 5 mm) y fino (recogido en el tamiz de luz 0,5 mm). Dicho concentrado se seca al aire libre y se empaqueta manteniendo siempre la unidad de cada muestra. Gran parte de la fracción gruesa de las muestras se tría en el campo, separando los restos fósiles de los cantos detríticos para reducir así el volumen de material que debe ser transportado al laboratorio.

	t	NR
TD10	16,18	100
TD8-9	0,25	19
TD8	0,4	599
TD7	0,35	1
TD6	13,45	1315
TD5	22,83	336
TD3-4	5,35	341
Total	59,60	2711

Tabla 1. Características de las muestras de TD procesadas por unidad litoestratigráfica; t: toneladas estimadas de sedimento procesado; NR: número de restos asignados al orden Chiroptera.

Table 1. Characterization of the TD processed samples by lithostratigraphic unit; t: estimated tons of processed sediment; NR: number of remains assigned to Order Chiroptera.

2.4. Trabajo de gabinete:

Las muestras obtenidas del lavado-tamizado de sedimento, denominadas técnicamente levigados, han sido triadas para la separación de los pequeños fósiles de quirópteros en los laboratorios del Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza. El triado de las muestras se ha realizado con la ayuda de un microscopio estereoscópico olupa binocular (modelo Olympus SZ61). Una vez separados los restos identificables, i.e. los que están mejor conservados y se pueden medir, se ha procedido a su descripción, medición y clasificación a nivel de género y especie siempre que ha sido posible. Las medidas tomadas sobre los restos esqueléticos se realizaron con la ayuda de un calibre electrónico (modelo Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^]CX, Japan) con precisión teórica de 0,01 mm. Los restos dentales se midieron sobre imágenes digitales de los mismos obtenidas mediante la toma de fotografías con una cámara digital (modelo LC20) unida a la lupa binocular, a 1.5x aumentos. La identificación de los restos de quirópteros se basa en los criterios taxonómicos propuestos por los siguientes autores: para restos craneales Dupuis (1986), Menu & Popelard (1987), Sevilla (1988), Jenrich et al. (2012) y Galán et al. (2018b); para restos del esqueleto postcranial Felten et al. (1973), Dupuis (1986), Dodelin (2002) y Răduleț (2003). La nomenclatura anatómica empleada aquí es

la proporcionada por los autores previamente mencionados junto con Strikler (1978). Además, se ha llevado a cabo la comparación de los restos recuperados con especímenes actuales procedentes de las colecciones de las siguientes instituciones: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Centro Internacional del Agua y el Medioambiente (CIAMA) de La Alfranca en Zaragoza, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Estación Biológica de Doñana-CSIC de Sevilla, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratório de Arqueociências de Lisboa, Magyar Természettudományi Múzeum de Budapest, y Smithsonian Institution de Washington.

En el estudio tafonómico de los restos se han realizado los siguientes análisis: determinación del NMI (número mínimo de individuos) empleando criterios de lateralidad y edad de los individuos; la abundancia relativa de cada elemento esquelético representado en la muestra (según la fórmula $R_i = N_i \cdot 100 / \text{NMI} \cdot E_i$ donde para un elemento dado i , N_i es el número absoluto de elementos esqueléticos en la muestra, NMI es el mínimo número de individuos y E_i es el número de elementos esqueléticos por individuo; de acuerdo con Andrews 1990; Bennàssar 2010); determinación de los grupos de edad representados en base al desgaste dental siguiendo a Popov & Ivanova (2002); determinación de las alteraciones superficiales de los restos siguiendo a Andrews (1990); Bennàssar (2010); Fernández-Jalvo & Andrews (2016).

Se han analizado cuatro variables como indicadores de paleodiversidad sobre el conjunto de quirópteros fósiles a lo largo de la secuencia (adaptados de Medellín et al. 2000): el número de especies presentes por unidad, el índice H' de Shannon-Wiener (Magurran 1988) por unidad, el porcentaje que representa la especie dominante sobre el total de individuos por unidad y el número de especies accidentales por unidad (i.e. especies con menos de 10 individuos en todas las unidades). Una quinta variable se ha analizado como indicador paleoclimático: el número de especies termófilas presentes por unidad (de acuerdo con las descripciones de Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007; y pertenecientes al grupo de especies mediterráneas estrictas de acuerdo con Horáček et al. 2000). La aproximación paleoambiental se basa en los valores obtenidos mediante la aplicación del método de ponderación de hábitats (*Habitat Weighting* en Andrews 2006; Evans et al. 1981).

3. Resultados

3.1. Sistemática paleontológica

3.1.1. Rhinolophidae Gray, 1825

3.1.1.1. *Rhinolophus* Lacépède, 1799

Se trata del único género en esta familia. Este género de quirópteros posee dentición nyctalodonta, con fórmula dental 1.1.2.3/2.1.3.3. El esqueleto craneal es característico debido a que el premaxilar solo está unido al maxilar a través de una articulación caudal restringida; este hueso se desprende en las muestras fósiles, por lo que el alveolo más anterior mostrado por el maxilar es el de C. Además, la cóclea presenta una forma espiral cónica diagnóstica (Figura 2d; Dietz et al. 2009). C es robusto, trapezoidal y la corona presenta un lado lingual cóncavo (Figura 2a). P4 y M1 tienen talones bien desarrollados, M2 en menor medida (Figura 2c). La rama mandibular es rectangular en vista externa, con la barra mandibular entre los procesos coronoides y condilar prácticamente horizontal. Los molares inferiores presentan un cóngulo estrecho y regular. El húmero presenta una epífisis proximal diagnóstica por tener un troquín casi tan grande como el troquíter y una cabeza humeral pequeña y redonda (Dupuis 1986); la epífisis distal presenta un proceso estiloides alargado, una epitroclea amplia (Figura 2d; Dupuis 1986; Felten et al. 1973) y cóndilos proyectados dorsalmente. El radio es robusto y, en contraste con la mayoría de los murciélagos vespertilionidos excepto *Miniopterus*, la inserción de la úlna está en la zona media de la diáfisis; la epífisis proximal (Figura 4e) difiere de la de *Miniopterus* en que tiene una fosa de inserción del bíceps abierta y una punta proximal

redondeada (Dodelin 2002). El fémur tiene una cabeza aplanada y una cresta medial curva y pronunciada, bien diferenciada del trocánter menor (Figura 4f); la epífisis distal presenta cóndilos distales pequeños, con una amplia fosa separando uno del otro.

Taxón	n	elem	n	elem	n	elem
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	C	2	md (fr)	1	m1
	1	m3				
	5	mx (fr)	17	C	2	M1
	11	M2	3	M3	1	md (b)
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	1	md (ra)	6	md (fr)	8	c
	2	p4	8	m1	1	m2
	1	m3	14	co	13	hu (fr)
	2	ra (fr)	3	fe (fr)		
	87	mx (fr)	3	I	202	C
	3	P2	2	P3	79	P4
	124	M1	96	M2	73	M3
	37	M (fr)	2	md	31	md (b)
	10	md (ra)	347	md (fr)	7	i
	121	c	35	p2	17	p3
<i>Myotis myotis</i>	92	p4	160	m1	91	m2
	62	m3	27	m (fr)	9	co
	2	clav	1	esc (fr)	74	hu (fr)
	54	ra (fr)	8	mtcp II (fr)	22	mtcp III (fr)
	5	mtcp IV (fr)	17	mtcp V (fr)	1	fe
	43	fe (fr)	1	ti	18	ti (fr)
	1	diap				
	3	mx (fr)	2	C	3	P4
<i>Myotis bechsteinii</i>	2	M1	1	md (ra)	5	md (fr)
	3	m1	1	m3	1	fe (fr)
<i>Myotis capaccinii</i>	2	md	2	md (b)	5	md (fr)
	2	hu (fr)	5	ra (fr)		
<i>Myotis nattereri</i>	1	M2				
<i>M. nattereri/emarginatus/daubentonii</i>	2	hu (fr)				
<i>Myotis sp.</i>	1	md (fr)	2	ra (fr)	1	ti (fr)
	2	mx (fr)	2	C	1	M1
<i>Plecotus austriacus</i>	1	M2	1	md (b)	1	md (ra)
	7	md (fr)	1	p3	1	p4
	2	m1	4	hu (fr)	2	ra (fr)
<i>Barbastella barbastellus</i>	1	m1	5	hu (fr)		
	6	mx (fr)	37	C	8	P4
	13	M1	18	M2	7	M3
	2	M (fr)	3	md	12	md (b)
<i>Miniopterus schreibersii</i>	15	md (ra)	102	md (fr)	5	c
	4	p2	2	p3	4	p4
	20	m1	18	m2	5	m3
	4	m (fr)	103	hu (fr)	20	ra (fr)
	3	mtcp V (fr)	27	fe (fr)	1	ti (fr)

Tabla 2. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, mx: maxila, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, md (b): cuerpo mandibular; md (ra): rama mandibular; i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, co: cóclea, esc: escápula, hu: húmero, ra: radio, mtcp: metacarpo, fe: fémur, ti: tibia, fr: fragmento, diap: diáfisis.

Table 2. List of studied material, n: number of elements, elem: element, cr: cranium, mx: maxilla, I: upper incisor, C: upper canine, P: upper premolar, M: upper molar, md: mandible, md (b): mandibular body; md (ra): mandibular ramus; i: lower incisor, c: lower canine, p: lower premolar, m: lower molar, co: cochlea, esc: scapula, hu: humerus, ra: radius, mtcp: metacarpal, fe: femur, ti: tibia, fi: fibula, fr: fragment, diap: diaphysis.

Especie	TD3-4		TD5		TD6		TD7		TD8		TD8-9		TD10		TOTAL	
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	19	5	14	3	44	5			25	4	1	1			103	18
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	2	1	1	1									2	1	5	3
<i>Myotis myotis</i>	255	23	266	36	835	72	1	1	529	32	18	3	98	20	2002	187
<i>Myotis bechsteinii</i>	3	2	7	5	11	3									21	10
<i>Myotis capaccinii</i>			1	1	15	7									16	8
<i>Myotis nattereri</i>			1	1											1	1
<i>Myotis nattereri/emarginatus/daubentonii</i>					2	1									2	1
<i>Myotis</i> sp.			1	1	2	1			1	1					4	3
<i>Plecotus austriacus</i>	2	1	7	2	14	5			2	1					25	9
<i>Barbastella barbastellus</i>	1	1	2	1	3	3									6	5
<i>Miniopterus schreibersii</i>	41	6	31	9	332	46			34	13					438	74
Vespertilionidae indet.					20	-									20	-
Chiroptera indet.	18	-	5	-	37	-			8	-					68	-
TOTAL	341	39	336	60	1315	143	1	1	599	51	19	4	100	21	2711	319

Tabla 3. Presencia en términos de NR (número de restos) y NMI (mínimo número de individuos) de cada taxón de murciélago identificado a lo largo de la secuencia de TD.

Table 3. Presence in terms of NR (number of remains) and NMI (minimum numbers of individuals) of each bat taxon identified through the TD sequence.

- ***Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) (murciélago grande de herradura)**

Esta especie es la de mayor tamaño del género *Rhinolophus* en Europa (material en Tabla 2). Aparece de manera puntual a lo largo de la secuencia (Tabla 3). Los restos presentan la morfología típica de los murciélagos de herradura (Figura 2a, b). Su gran tamaño (medidas de molares en Tabla 3) permite asignarlos a esta especie sin lugar a duda distinguiéndolos de los otros dos miembros del género presentes en el yacimiento.

Distribución y hábitat actual: *Rhinolophus ferrumequinum* habita toda la península ibérica, así como las zonas de influencia mediterránea de Europa (y también el sur de Gran Bretaña), del norte de África y de Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Especie típicamente cavernícola, caza en hábitats muy diversos que incluyen bosques, praderas adehesadas y pastos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). De acuerdo con Palomo et al. (2007) en España se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1600 m s. n. m. a lo largo de todo el territorio, incluida la actual provincia de Burgos.

- ***Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901 (murciélago mediano de herradura)**

Los restos pertenecen a una especie de murciélago de herradura de talla media (Figura 2c, d; 4d, e, f; material en Tabla 2). Es frecuente a lo largo de toda la secuencia de TD (excepto en las unidades TD7 y TD10), aunque presenta una abundancia relativamente baja (Tabla 3). El tamaño de los molares superiores e inferiores (Tabla 4) ha sido comparado con especímenes actuales pertenecientes a las dos especies del género *Rhinolophus* de talla media presentes en la península ibérica; los restos de TD presentan tamaños superiores a los de *Rhinolophus euryale* pero se encuentran dentro del rango de variabilidad de *R. mehelyi*. Los húmeros presentan una epífisis distal con el proceso estiloides cuadrangular característico de *R. mehelyi* y diferente a *R. euryale* (más esbelto con el extremo redondeado) y *R. blasii* (terminado en punta) (Figura d; Dupuis 1986; Felten et al. 1973)

Distribución y hábitat actual: esta especie de marcado carácter termófilo está presente en la mitad sur de la península ibérica con el límite norte de su distribución ajustado a la isoterma de media anual de 14°C (Palomo et al. 2007), y presenta una distribución discontinua a lo largo de las zonas de influencia mediterránea del sur de Europa, norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Especie estrictamente troglófila, caza en praderas, pastos y campos (Dietz et al. 2009) o zonas con cubierta arbórea adehesada (Palomo et al. 2007). De acuerdo con Palomo et al. (2007) en España existen citas hasta a 1200 m s. n. m. aunque raramente supera los 500 m y se trata de una especie muy poco frecuente en la zona de estudio.

3.1.2. Vespertilionidae Gray, 1821

3.1.2.1. *Myotis* Kaup, 1829

Este género de quirópteros posee dentición myotodonta, con fórmula dental 2.1.3.3/3.1.3.3. Algunas diferencias craneales básicas frente a otros myotodontos son: el rostro más elongado en proporción a la cavidad craneal y la forma triangular de la rama mandibular, con el proceso coronoides alto y los procesos condilar y angular menos desarrollados en proporción con el primero. El húmero presenta una epífisis proximal de cabeza redondeada con la cresta del troquín poco desarrollada y sin cresta del troquíter; el troquín y los bordes proximales de la cabeza alcanzan una altura similar, mientras que el borde proximal del troquíter se extiende por encima de los otros dos. El radio presenta en la epífisis proximal una fosa de inserción del bíceps abierta, buen desarrollo del proceso proximal en forma de punta y la superficie articular trilobulada sin cresta cruzada. La epífisis distal del radio presenta dos

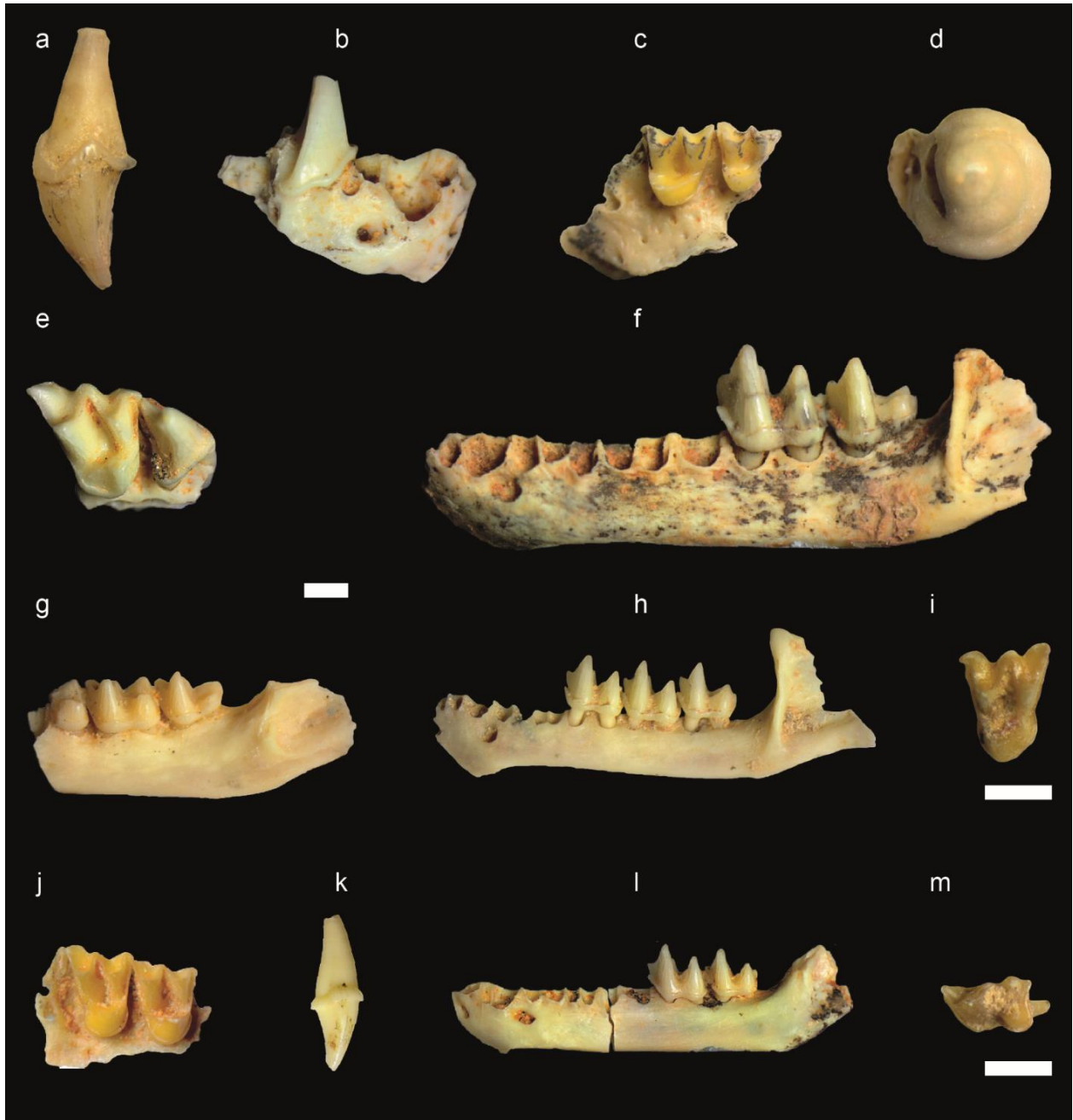


Figura 2. Ejemplo de restos craneales del orden Chiroptera de TD; a: C (I), *Rhinolophus ferrumequinum* (TD5); b: fragmento mandíbula (D) con p4, *R. ferrumequinum* (TD10); c: fragmento maxila (I) con M2-M3, *Rhinolophus mehelyi* (TD6); d: fragmento bulla timpánica, cóclea (I), *R. mehelyi* (TD3-4); e: fragmento maxila (D) con P4-M1, *Myotis myotis* (TD6); f: mandíbula (I) con m2-m3, *M. myotis* (TD5); g: fragmento mandíbula (I) con m1-m3, *Myotis bechsteini* (TD5); h: mandíbula (I) con m1-m3, *Myotis capaccinii* (TD6); i: M2 (I), *Myotis nattereri* (TD5); j: fragmento maxila (D) con M1-M2, *Plecotus austriacus* (TD8); k: C (D), *P. austriacus* (TD5); l: mandíbula (I) con m2-m3, *Miniopterus schreibersii* (TD6); m: m1 (I) *Barbastella barbastellus* (TD5). Escala=1 mm.

Figure 2. Example of cranial remains of order Chiroptera from TD; a: C (Left), *Rhinolophus ferrumequinum* (TD5); b: mandible fragment (Right) with p4, *R. ferrumequinum* (TD10); c: maxilla fragment (L) with M2-M3, *Rhinolophus mehelyi* (TD6); d: tympanic bulla fragment, cochlea (L), *R. mehelyi* (TD3-4); e: maxilla fragment (R) with P4-M1, *Myotis myotis* (TD6); f: mandible (L) with m2-m3, *M. myotis* (TD5); g: mandible fragment (L) with m1-m3, *Myotis bechsteini* (TD5); h: mandible (L) with m1-m3, *Myotis capaccinii* (TD6); i: M2 (L), *Myotis nattereri* (TD5); j: maxilla fragment (R) with M1-M2, *Plecotus austriacus* (TD8); k: C (R), *P. austriacus* (TD5); l: mandible (L) with m2-m3, *Miniopterus schreibersii* (TD6); m: m1 (L) *Barbastella barbastellus* (TD5). Scale=1 mm.

		M1	M1	M2	M2	M3	M3	m1	m1	m1	m2	m2	m2	m3	m3	m3
		(L)	(W)	(L)	(W)	(L)	(W)	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	n							1	1	1	1	1	1	2	2	2
	min													1,80	1,15	0,97
	max													1,81	1,42	1,12
	M							2,00	1,44	1,48	1,91	1,52	1,53	1,80	1,29	1,04
	SE													0,00	0,14	0,08
	SD													0,01	0,19	0,11
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	n	3	2	11	12	4	4	9	2	10	3	3	3	3	3	3
	min	1,74	1,67	1,63	1,69	1,15	1,42	1,57	1,67	0,89	1,79	1,20	1,25	1,54	1,08	0,91
	max	1,75	1,76	1,77	2,06	1,24	1,66	1,96	1,76	1,91	1,98	1,31	1,38	1,62	1,19	1,00
	M	1,75	1,71	1,67	1,88	1,20	1,58	1,83	1,71	1,22	1,86	1,27	1,33	1,58	1,13	0,97
	SE	0,00	0,04	0,01	0,03	0,02	0,05	0,04	0,04	0,08	0,06	0,03	0,04	0,02	0,03	0,03
	SD	0,00	0,06	0,04	0,09	0,04	0,11	0,13	0,06	0,26	0,10	0,06	0,07	0,04	0,06	0,05
<i>Myotis myotis</i>	n	152	135	113	110	77	68	167	210	201	146	155	165	162	179	166
	min	1,65	1,91	2,07	2,66	1,81	2,52	2,09	1,26	1,42	2,20	1,43	1,51	1,67	1,27	0,73
	max	2,97	3,35	2,81	3,38	2,37	3,00	2,63	2,05	2,73	2,66	2,06	2,03	2,26	2,20	1,64
	M	2,50	2,63	2,59	3,14	2,09	2,78	2,31	1,56	1,74	2,42	1,72	1,77	2,06	1,55	0,97
	SE	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
	SD	0,25	0,16	0,11	0,12	0,11	0,11	0,10	0,15	0,14	0,09	0,13	0,12	0,09	0,11	0,10
<i>Myotis bechsteinii</i>	n	3	3	3	3	2	2	5	5	6	4	4	5	4	4	4
	min	1,76	1,67	1,65	2,05	1,38	1,78	1,52	1,02	1,19	1,55	1,19	1,25	1,31	0,98	0,75
	max	1,90	1,90	1,77	2,36	1,68	2,23	1,82	1,41	1,40	1,74	1,35	1,44	1,55	1,23	0,87
	M	1,84	1,81	1,70	2,20	1,53	2,00	1,69	1,18	1,27	1,65	1,27	1,32	1,46	1,08	0,80
	SE	0,04	0,07	0,04	0,09	0,15	0,23	0,05	0,06	0,03	0,04	0,03	0,03	0,06	0,05	0,03
	SD	0,07	0,12	0,06	0,16	0,21	0,32	0,12	0,14	0,08	0,09	0,07	0,08	0,11	0,10	0,05
<i>Myotis capaccinii</i>	n							2	2	2	3	3	3	3	2	2
	min							1,35	0,90	0,97	1,29	0,92	0,99	1,35	0,80	0,72
	max							1,36	0,98	1,03	1,40	1,02	1,05	1,39	0,89	0,83
	M										1,34	0,98	1,01	1,37		
	SE							0,01	0,04	0,03	0,03	0,03	0,02	0,01	0,04	0,05
	SD							0,01	0,06	0,04	0,05	0,05	0,04	0,02	0,06	0,08
<i>Plecotus austriacus</i>	N	2	2	3	3			5	5	4	4	4	5	6	6	6
	min	1,44	1,73	1,33	1,83			0,70	0,83	0,94	1,31	0,93	0,95	1,17	0,82	0,63
	max	1,44	1,74	1,48	1,87			1,44	1,03	1,06	1,42	1,02	1,11	1,29	0,97	0,73
	M			1,41	1,84			1,25	0,92	1,00	1,36	0,97	1,02	1,23	0,89	0,69
	SE	0,00	0,00	0,04	0,01			0,14	0,03	0,02	0,02	0,02	0,03	0,02	0,02	0,01
	SD	0,00	0,00	0,08	0,02			0,31	0,08	0,05	0,05	0,04	0,06	0,04	0,06	0,03
<i>Barbastella barbastellus</i>	n							1	1	1						
	min															
	max															
	M							1,36	0,74	0,83						
	SE															
	SD															
<i>Miniopterus schreibersii</i>	n	14	13	16	18	7	7	34	35	32	66	67	67	50	52	51
	min	1,13	1,59	1,45	1,67	1,36	1,75	0,00	0,64	0,99	1,27	0,87	0,84	0,93	0,72	0,55
	max	1,63	1,86	1,62	1,93	1,49	1,88	1,68	1,28	1,34	1,79	1,28	1,26	2,16	1,50	1,12
	M	1,53	1,76	1,53	1,85	1,44	1,80	1,39	1,06	1,14	1,50	1,07	1,07	1,30	0,89	0,75
	SE	0,03	0,02	0,01	0,02	0,02	0,02	0,07	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01
	SD	0,13	0,07	0,04	0,07	0,04	0,04	0,41	0,13	0,09	0,09	0,09	0,09	0,15	0,12	0,09

Tabla 4. Medidas molares (en mm) de las especies de murciélagos identificadas; n: número de especímenes; min: mínimo; max: máximo; M: media; SE: error estándar; SD: desviación estándar.

Table 4. Molar measurements (in mm) of the identified bat species; n: number of specimens; min: minimum; max: maximum; M: media; SE: standard error; SD: standard deviation.

procesos anteriores obtiriformes y la apófisis ulnar es alargada. El fémur presenta una epífisis proximal más simétrica lateromedialmente que en otros géneros de vespertilionoideos: los trocánteres son de tamaño similar entre sí y la cabeza es casi esférica (Figura c); la epífisis distal

presenta cóndilos distales robustos y de contorno oval, el cóndilo medial está reducido respecto al lateral.

- ***Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) (murciélago ratonero grande)**

Se trata de una especie que aparece de manera constante a lo largo de toda la secuencia de TD (material en Tabla 2), presentando una gran abundancia (Tabla 3). Junto con *Myotis blythii*, esta especie forma el complejo de murciélagos ratoneros de gran tamaño que habitan Europa y la península ibérica; su gran talla las hace fácilmente distinguibles de otros murciélagos del mismo género. En el esqueleto postcranial, algunos caracteres diagnósticos además de la gran talla de los restos son: la epífisis distal del húmero carente de proceso estiloides y los bordes proximales de la tróclea y el cóndilo alcanzando una altura similar en vista externa; la epífisis proximal del radio presenta la fosa de inserción del bíceps abierta. La distinción entre las dos especies hermanas *M. myotis* y *M. blythii* se basa principalmente en el tamaño ya que morfológicamente son muy similares, siendo *M. myotis* ligeramente mayor. El material asignado a esta especie se ha identificado en base al tamaño del esqueleto craneal (Figura 2e,f) y postcranial (Figura 4a,b,c), y la talla de los molares de TD y de especímenes actuales (Figura 3; Tabla 4).

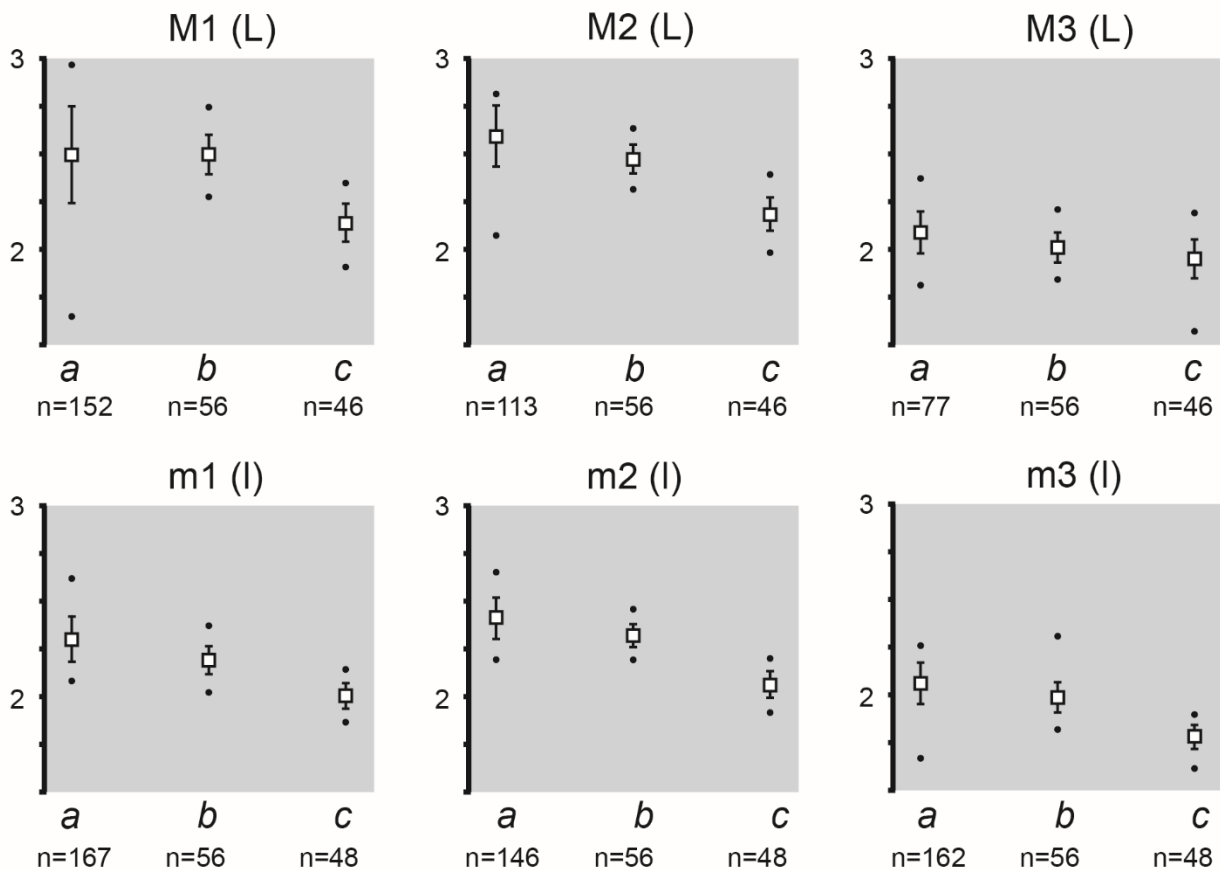


Figura 3. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: especímenes fósiles de TD; b: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); c: individuos actuales de *Myotis blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.

Figure 3. Representation of the mean, the standard deviation and the minimum and maximum values for the length (in mm) of the three upper molars, M1 (L), M2 (L) and M3 (L), and the three lower molars, m1 (l), m2 (l) and m3 (l) of specimens of the *Myotis myotis/Myotis blythii* complex; a: fossil specimens from TD; b: extant individuals of *M. myotis* (data of Galán et al. 2018b); c: extant individuals of *Myotis blythii* (data from Galán et al. 2018b); n: number of measurements taken.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en toda la península ibérica, así como en el área continental de Europa occidental y central. En general, establece sus colonias en cavidades kársticas situadas en áreas boscosas, aunque caza en praderas, pastos y campos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). De acuerdo con Palomo et al. (2007) el registro de esta especie a mayor altitud en España es 2060 m s. n. m. (Sierra de Almirajara, Málaga), y actualmente es una especie muy frecuente en la zona de estudio.

- ***Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) (murciélago ratonero forestal)**

El material asignado a esta especie (Tabla 2) presenta la morfología típica de las especies de murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*), pero pertenece a una especie de talla media. Presenta registro en las unidades del Pleistoceno Inferior de la secuencia de TD (Tabla 3). Los elementos craneales y dentales (Figura 2g) recuperados se han comparado con especímenes actuales de especies europeas de talla media pertenecientes al género *Myotis*. Presentan tamaños dentro de la variación de *M. bechsteinii* y superiores a otros taxones similares en morfología (*Myotis emarginatus* y *Myotis nattereri*). Los húmeros recuperados presentan una epífisis distal con el proceso estiloide poco desarrollado hacia mesial característico de *M. bechsteinii*; además su tamaño es superior al de los húmeros de otros *Myotis* de talla media como *M. emarginatus*, *M. nattereri*, *M. daubentonii* o *M. brandtii*. Los radios recuperados presentan una epífisis proximal con una barra longitudinal relativamente gruesa y larga y la abertura en ángulo obtuso de la unión entre dicha barra longitudinal y la proximal que son diagnósticos de *M. bechsteinii* (Dodelin 2002); su tamaño coincide con el material de referencia consultado.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en la franja norte y central, y parte del sur de la península ibérica (Palomo et al. 2007), así como en la mayor parte del área continental de Europa occidental y central y el sur de Gran Bretaña (Dietz et al. 2009). Aunque no es una especie frecuente en Europa, aparece fuertemente ligada a los bosques caducifolios maduros, donde utiliza los árboles como refugio, aunque en ocasiones también ocupa cavidades kársticas (Dietz et al. 2009). En España también habita bosques de coníferas, la cita registrada a mayor altitud es de 1500 m s. n. m. en el Sistema Central y no existen citas actuales de su presencia en la zona de estudio (Palomo et al. 2007).

- ***Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) (murciélago ratonero patudo)**

El material asignado a esta especie (Tabla 2) presenta la morfología típica de los murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*), pero pertenece a una especie de talla media a pequeña. Aparece representada en las unidades TD5 y TD6 de la secuencia (Tabla 3). Los restos dentales y mandibulares (Figura 2h) recuperados presentan tamaños en el rango de solapamiento entre las especies *M. capaccinii* y *Myotis nattereri*, y los molares inferiores presentan caracteres compartidos por ambas especies: en vista oclusal, la entocréstida es recta y las cúspides linguales y el hypoconúlido están alineados; en vista labial presentan un cíngulo grueso e irregular con engrosamientos angulosos en la base del protocónido y el hipocónido; en vista lingual, presentan un pequeño cíngulo en la base del trigónido (Sevilla 1988). Sin embargo, el p4 en esta especie presenta una cúspide situada más distalmente, y en vista oclusal es más cuadrangular que rectangular (pers. obs.). La epífisis distal del húmero posee una anchura dentro del rango de variación de otros *Myotis* de talla media a pequeña como *Myotis daubentonii*, *Myotis brandtii*, *Myotis emarginatus* y *M. nattereri*, pero se distingue de ellos en la

posición relativa de la tróclea y la epitróclea, donde el borde proximal externo de la primera se extiende hasta el borde proximal interno de la segunda (Figura 4k; Felten et al. 1971; Dodelin 2002). Los radios recuperados presentan en la epífisis proximal una barra longitudinal relativamente gruesa que junto con la abertura en ángulo muy agudo de la unión entre la barra longitudinal y la proximal son caracteres diagnósticos de esta especie (Dodelin 2002); su tamaño coincide con el material de referencia consultado.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente a lo largo del levante peninsular, es claramente termófila (Palomo et al. 2007) y presenta una distribución discontinua a lo largo de las zonas de influencia mediterránea del sur de Europa, el norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Muestra preferencia por las zonas con clima continental cálido y las áreas ricas en cavidades kársticas (Dietz et al. 2009). Especie troglófila estricta, caza exclusivamente sobre la superficie de aguas tranquilas, situando sus refugios en las proximidades de ecosistemas acuáticos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). En España aparece únicamente en las zonas de influencia mediterránea y no hay citas actuales de su presencia en el interior de la península (Palomo et al. 2007).

- ***Myotis nattereri* (Kuhl, 1817) (murciélago ratonero gris)**

El material asignado a esta especie (Tabla 2), un único M2 recuperado en la unidad TD5 (Figura 2i, Tabla 3), presenta la morfología típica de los murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*) y una talla en los rangos de variación de *M. nattereri*, *Myotis emarginatus* y *Myotis capaccinii*. Su identificación se basa en la ausencia de paralofo y metalofo (presentes en *M. capaccinii*) y su borde distal recto (distinto a *M. emarginatus*).

Distribución y hábitat actual: esta especie, aunque poco frecuente, está presente en toda la península ibérica, y presenta una amplia distribución a lo largo de la Europa continental y las islas británicas, hasta el sur de Escandinavia, también aparece puntualmente en el norte de África y en Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Utiliza gran variedad de hábitats para el forrajeo, aunque muestra cierta preferencia por las zonas de bosque (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007), y utiliza diversos tipos de refugios, en general emplea lugares subterráneos tipo cueva en invierno, mientras que en verano se refugia en árboles (Dietz et al. 2009). De acuerdo con Palomo et al (2007) su rango altitudinal en España oscila entre el nivel del mar y los 1500 m de altitud, y existen numerosas citas de su presencia en la zona de estudio actualmente.

- ***Myotis nattereri/emarginatus/daubentonii***

El material asignado a este grupo de especies (Tabla 2), una única epífisis distal de húmero recuperada en la unidad TD6 (Tabla 3), presenta la morfología típica de los murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*) y una talla en los rangos de variación de estas tres especies.

- ***Myotis* sp.**

El material asignado al género *Myotis*, pero con asignación de especie abierta, una epífisis proximal de húmero (unidad TD6), dos epífisis distales de radio (unidades TD5 y TD8 respectivamente) y una tibia (unidad TD6), presentan la morfología típica de los murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*) y un tamaño correspondiente con especies de talla

media a pequeña, pero el estado de conservación de los restos no ha permitido una identificación más precisa.

3.1.2.2. *Plecotus Geoffroy Saint-Hilaire, 1818*

Este género de quirópteros posee dentición myotodonta, con fórmula dental 2.1.2.3/3.1.3.3. Algunos caracteres morfológicos craneales que les diferencian de otros myotodontos de talla media y misma fórmula dental son: cráneos con bulla timpánica de gran tamaño, la forma cuadrangular de la rama mandibular con el proceso condilar relativamente alto y solo ligeramente por debajo del coronoides y un proceso angular muy desarrollado y robusto, el contorno subtriangular de P4 con el talón desplazado hacia anterior, el contorno redondeado de la base del protocono de M1 y M2 (Figura 2j), el cingulo regular en la base del protocono de M1, M2 y M3 (Figura 2j), el contorno recto de la cara posterior de estos molares (sin concavidad a la altura del metalofo, Figura 2j) y el contorno cuadrangular de p4. La epífisis distal del húmero presenta un abultamiento en el extremo proximal de la unión entre tróclea y cóndilo (en vista externa) mientras que otros vespertiliónidos de talla similar presentan un adelgazamiento. La epitroclea es completamente visible en vista externa mientras que en otros vespertiliónidos aparece parcialmente oculta por la tróclea. La epífisis proximal del radio presenta una fosa de inserción del bíceps con la barra transversal mucho más fina que la de otras especies de morfología y tamaño semejante (i. e. *Myotis* de talla media y pequeña).

- ***Plecotus austriacus* Fischer, 1829 (murciélago orejudo gris)**

El material asignado (Tabla 2) presenta la morfología típica de las especies de *Plecotus* (Figura 2j,k; 4j). Este taxón aparece de manera habitual, aunque con escasa abundancia a lo largo de la secuencia de TD, habiéndose registrado en todas las unidades excepto TD7, TD8-9 y TD10 (Tabla 3). El tamaño de los molares (Tabla 4) se encuentra dentro de los rangos de variabilidad de *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 y *Plecotus austriacus* Fischer, 1829 (de acuerdo con Dupuis 1986; Sevilla 1988), así como las medidas craneales que han podido ser tomadas: M1-M3 y m1-m3 (de acuerdo con Menu & Popelard 1987). Por otro lado, el único C completo recuperado (Figura k) presenta una altura máxima de la corona de 2,14 mm, lo que de acuerdo con los datos de Pavlinić & Đaković (2016) corresponde a la especie *P. austriacus*; las dos epífisis distales de húmero recuperadas presentan una epífisis distal con la unión entre epitroclea y proceso estiloide en ángulo (Figura 4j), un carácter que se considera también propio de *P. austriacus* frente a *P. auritus* (Balcells 1963; Sevilla 1988; Felten et al. 1973; Dupuis 1986).

Distribución y hábitat actual: está presente en toda la península ibérica y en la mayor parte del área continental de Europa occidental y central (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Aunque ocupa hábitats diversos, muestra en general preferencia por las zonas abiertas (Dietz et al. 2009). Ha sido registrada en España y Europa en altitudes superiores o en torno a los 2000 m s. n. m. (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007) y existen numerosas citas actuales de esta especie en el área de estudio (Palomo et al. 2007).

3.1.2.3. *Barbastella* Grey, 1821

Este género de quirópteros posee dentición nyctalodonta, con fórmula dental 2.1.2.3/3.1.2.3.

- ***Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) (barbastela)**

Aunque el número de elementos recuperados es escaso (cinco epífisis distales de húmero y un m1, Tabla 2), esta especie aparece representada en todas las unidades del Pleistoceno Inferior de TD (Tabla 3). El m1 (Figura 2m) presenta un trigónido muy abierto con cíngulo lingual, y el cíngulo labial es fino y ligeramente irregular; la posición de entocónido e hypoconúlido más hacia la parte mesial que las otras dos cúspides linguales es uno de los caracteres que permiten diferenciarlo de otros nyctalodontos de talla similar (*Miniopterus schreibersii* y *Rhinolophus hipposiderus*). La epífisis distal del húmero es diagnóstica debido al proceso estiloides en forma de delta que sobrepasa el extremo distal de la epitroclea (Figura 4l), un carácter que lo distingue de otros vespertiliónidos europeos de similar talla. Algunas especies del género *Pipistrellus* presentan un proceso estiloides de morfología similar, pero el tamaño del húmero es claramente menor (Felten et al. 1973).

Distribución y hábitat actual: en la península ibérica la mayoría de las citas proceden de la mitad septentrional, y se distribuye ampliamente a lo largo de Europa incluido áreas del sur de las islas británicas y el sur de Escandinavia, así como zonas puntuales del norte de África y el Cáucaso (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). En general aparece ligada a ambientes forestales o arbolados, y utiliza diversos tipos de refugios, en general emplea lugares subterráneos tipo cueva en invierno, mientras que en verano se refugia en árboles (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). En España, la mayoría de las observaciones se han realizado entre los 70 m y los 1300 m de altitud (aunque en Pirineos hay citas hasta los 2260 m s. n. m.) y aunque no es muy frecuente, existen citas actuales de esta especie en el área de estudio (Palomo et al. 2007).

1.1.1. Miniopteridae Dobson, 1875

1.1.1.1. *Miniopterus* Bonaparte, 1837

Este género de quirópteros posee dentición nyctalodonta, con fórmula dental 2.1.2.3/3.1.3.3. Algunas diferencias morfológicas craneales frente a otros nyctalodontos de talla media son el rostro achatado y el cráneo alto con el área frontal subvertical. Los molares superiores presentan talón sin hipocono. P3 y p3 poseen una raíz extra frente a las otras especies de quirópteros presentes en el yacimiento (tres y dos raíces respectivamente), lo que otorga un alveolo extra a maxilar y mandíbula. Los molares inferiores presentan un cíngulo irregular (grueso en el trigónido y fino en el talónido, Figura 2l).



Figura 4. Ejemplo de restos postcraneales del orden Chiroptera de TD. *Myotis myotis*, a: epífisis distal (I) de húmero (TD10); b: epífisis proximal (D) de radio (TD10); c: epífisis proximal (I) de fémur (TD6). *Rhinolophus mehelyi*, d: epífisis distal (I) de húmero (TD5); e: epífisis proximal (D) de radio (TD6); f: epífisis proximal (D) de fémur (TD6). *Miniopterus schreibersii*, g: epífisis distal (I) de húmero (TD3-4); h: epífisis proximal (I) de radio (TD6); i: epífisis proximal (I) de fémur (TD6). *Plecotus austriacus*, j: epífisis distal (D) de húmero (TD6). *Myotis capaccinii*, k: epífisis distal (D) de húmero (TD6). *Barbastella barbastellus*, l: epífisis distal (D) de húmero (TD6). Escala=1mm.

Figure 4. Example of postcranial remains of order Chiroptera of TD. *Myotis myotis*, a: (Left) humerus distal epiphysis (TD10); b: (Right) radius proximal epiphysis (TD10); c: (L) femur proximal epiphysis (TD6). *Rhinolophus mehelyi*, d: (L) humerus distal epiphysis (TD5); e: (R) radius proximal epiphysis (TD6); f: (R) femur proximal epiphysis (TD6). *Miniopterus schreibersii*, g: (L) humerus distal epiphysis; h: (L) radius proximal epiphysis (TD6); i: (L) femur proximal epiphysis (TD6). *Plecotus austriacus*, j: (R) humerus distal epiphysis (TD6). *Myotis capaccinii*, k: (R) humerus distal epiphysis (TD6). *Barbastella barbastellus*, l: (R) humerus distal epiphysis, (TD6). Scale = 1mm.

- ***Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817 (murciélago de cueva)**

Esta es la única especie del género presente en Europa y la península ibérica. Aparece de manera frecuente a lo largo de toda la secuencia de TD (excepto en las unidades TD7, TD8-9 y TD10) y presenta una abundancia relativamente alta (Tabla 3; material en Tabla 2). En contorno oclusal de C es ovalado, y la corona presenta surcos longitudinales profundos tanto en la cara lingual como en la labial. P4, M1 y M2 poseen talones bien desarrollados donde el cóngulo se engrosa relativamente. En el caso de P4 el cóngulo lingual presenta un apuntamiento en la zona de unión con la arista entre las caras anterior y posterior, en forma de cúspide extra. El contorno oclusal de p4 es triangular. Los molares inferiores presentan un trigónido relativamente cerrado con cóngulo lingual; en el talónido, la posición del entocónido es siempre más hacia la parte lingual que la del hypoconúlido. La rama mandibular tiene forma cuadrada con los procesos coronoides y articular a similar altura; la unión con el cuerpo forma un ángulo bien marcado. El húmero se caracteriza por presentar una epífisis proximal con el troquíen ancho en forma de oreja, cuyo extremo proximal queda muy por debajo del extremo proximal del troquíter, y una cabeza de forma oval que se inclina hacia el troquíter, cuyo extremo proximal sobrepasa ligeramente el del troquíen. La epífisis distal del húmero es diagnóstica debido al proceso estiloides largo y aplanado en forma de pala, la marcada fosa del olecranon y el surco profundo entre el cóndilo y el epicóndilo (Figura 4g). El radio se caracteriza por presentar una epífisis proximal con un proceso largo y puntiagudo y una fosa de inserción del bíceps prácticamente cerrada y arriñonada (Figura 4h). El fémur posee una cabeza proyectada anteriormente, y ligeramente aplanada en el borde distal (Figura 4i); la epífisis distal presenta cóndilos distales casi simétricos, de contorno subrectangular y más reducidos longitudinalmente que otros vespertilionídeos.

Distribución y hábitat actual: está presente en toda la península ibérica, aunque es más abundante en la franja mediterránea y la mitad sur peninsular, y se distribuye de forma continua a lo largo de la Europa mediterránea, el norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Aunque ocupa toda la variedad de hábitats tanto en el dominio termomediterráneo como supramediterráneo, en conjunto muestra en preferencia por las zonas boscosas (Dietz et al. 2009). Es una especie típicamente cavernícola, que en España ha sido citada desde el nivel del mar hasta los 1400 m de altitud y de la que existen numerosas citas de su presencia en la actualidad en la zona de estudio (Palomo et al. 2007).

4.2. Observaciones tafonómicas

La abundancia de restos fósiles de murciélagos es variable a lo largo de las distintas unidades de la secuencia de la Gran Dolina (Figura 5); la unidad TD8 es la más rica en este tipo de restos, mientras que la presencia de restos es muy baja en la unidad TD10 y prácticamente nula en las muestras procedentes de la unidad TD7 (donde un único espécimen ha sido recuperado). Al mismo tiempo, la abundancia de quirópteros fósiles a lo largo de dicha secuencia es relativamente baja si se compara con la de otros grupos de pequeños vertebrados, como reptiles y anfibios, roedores o insectívoros (Blain et al. 2008; Cuenca-Bescós et al. 2011; López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós 2002).

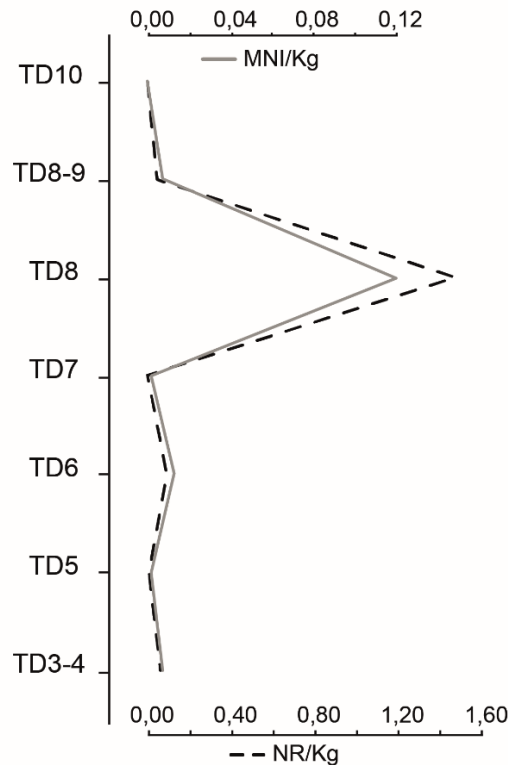


Figura 5. Abundancia de restos del orden Chiroptera a lo largo de la secuencia de TD; NMI/Kg: mínimo número de individuos por Kg de muestra procesado; NR/Kg: número de restos de quirópteros por Kg de muestra procesado.

Figure 5. Order Chiroptera remains abundance along the TD sequence; NMI / Kg: minimum number of individuals per Kg of processed sample; NR/Kg: number of bat remains by Kg of processed sample.

El conjunto de restos de quirópteros recuperados e identificados se compone de elementos desarticulados pertenecientes tanto al esqueleto craneal como al postcraneal. Presentan coloraciones que varían desde el blanco hasta el castaño oscuro y negro y aparecen bastante fracturados (Figura 2, 4), siendo muy escasos los restos completos tanto de huesos largos como de huesos del cráneo. Se observa que en todas las unidades tiene lugar una pérdida diferencial del esqueleto postcraneal. La pérdida de elementos esqueléticos muestra ligeras variaciones a lo largo de la secuencia, pero puede identificarse una pauta común a todas las unidades donde el valor más alto de abundancia relativa es siempre para la mandíbula, seguido en general por los molares y los dos huesos largos más robustos del esqueleto de los quirópteros: el húmero y el radio (Figura 6). Algunos restos puntuales presentan marcas de disolución. La composición por grupos de edad en el registro de TD está aparentemente más relacionada con el taxón caracterizado que con la unidad de registro (Figura 7). Así, entre las especies más frecuentes a lo largo de la secuencia, se observa que en *Myotis myotis* predominan generalmente los individuos adultos mientras que en *Miniopterus schreibersii* y *Rhinolophus mehelyi* se registran sobre todo individuos subadultos; la excepción es el registro en TD10 de *Myotis myotis*, donde la presencia de individuos adultos es inferior a la suma de subadultos y adultos mayores (Figura 7). Entre las especies accidentales (con menos de 10 individuos en cualquiera de las unidades) la composición es muy variable. *Myotis bechsteinii* presenta un patrón similar a *M. myotis* (aunque la cantidad de datos disponibles es menor), mientras que en *Plecotus austriacus* no aparecen registrados individuos adultos mayores y la proporción entre subadultos y adultos es variable; en el resto de las especies solo se ha podido determinar el grupo de edad al que pertenecen individuos puntuales por unidad: los datos registrados son muy escasos, por lo que no son significativos.

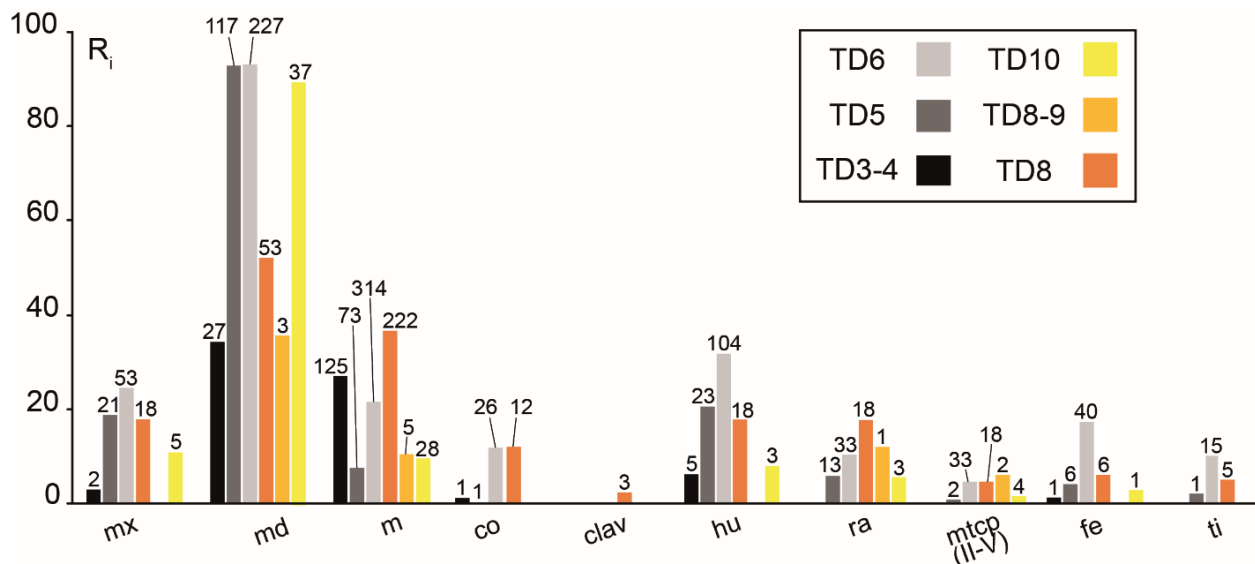


Figura 6. Composición del registro de cada unidad litoestratigráfica en términos de abundancia relativa (R_i) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra (la unidad TD7 ha sido excluida del análisis por la escasez de restos registrados, un único espécimen); mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; co: cóclea; clav: clavícula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2º a 5º; fe: fémur; ti: tibia.

Figure 6. Composition of the assemblage of each lithostratigraphic unit in terms of relative abundance (R_i) of the main skeletal elements present, the absolute number of elements is indicated over each bar (the TD7 unit has been excluded from the analysis due to the scarcity of registered remains, a single specimen); mx: maxilla; md: mandible; m: molar; co: cochlea; clav: clavicle; hu: humerus; ra: radius; mtcp (II-V): metacarpals 2nd to 5th; fe: femur; ti: tibia.

3.3. Aproximación paleoclimática y paleoambiental

Las especies registradas habitan en la actualidad la península ibérica y Europa; se trata de una asociación vinculada actualmente a las áreas de influencia mediterránea y las especies *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis capaccinii* y *Miniopterus schreibersii* son claramente termófilas (Palomo et al. 2007). La mayoría de los quirópteros registrados son especies de hábitats cavernícolas (estrictos algunos, como *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis myotis* o *Miniopterus schreibersii*; ocasionales otros, como los *Myotis* de talla pequeña o *Plecotus austriacus*, Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007) y en el caso de las dos especies más frecuentes en la secuencia de TD, *Myotis myotis* y *M. schreibersii*, tienden a formar grandes colonias (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). El registro muestra la presencia de especies con preferencia tanto por las zonas boscosas (*R. ferrumequinum*, *M. myotis*, *Myotis bechsteinii*, *Barbastella barbastellus*, Tabla 5) como por las zonas abiertas (*R. mehelyi*, *P. austriacus*, Tabla 5), otras de hábitos generalistas (*Myotis nattererii*, *M. schreibersii*, Tabla 5) y la especie *M. capaccinii* que exclusivamente caza sobre masas de agua (Tabla 5; Palomo et al. 2007). Los mayores niveles de diversidad, considerando tanto el número total de especies presentes en la asociación, como la probabilidad de que dos individuos recogidos al azar pertenezcan o no a la misma especie (índice de Shannon H'), se dan en las unidades de la base de la secuencia (TD3-4, TD5 y TD6) correspondientes al Pleistoceno Inferior post-Jaramillo (Figura 8), mientras que la dominancia de la especie *Myotis myotis* es especialmente alta en los niveles TD8-9 y TD10 a techo de secuencia (Figura 8). Las mencionadas unidades de base de la secuencia presentan el mayor número de especies accidentales (especies representadas por menos de 10 individuos en todas las unidades, Figura 8). Las unidades TD5 y TD6 registran el mayor número de especies termófilas, seguidas por las unidades TD3-4 y TD8 (Figura 8). En cuanto a la composición del ambiente de cada unidad inferida a partir de la asociación de quirópteros fósiles, el registro indica un paisaje mosaico con predominio de las zonas boscosas y de transición alternadas con áreas más

abiertas y zonas de roquedo, que se mantiene aproximadamente constante a lo largo de la secuencia de TD. Destaca la evidencia de presencia de hábitats acuáticos en las inmediaciones en las unidades TD5 y TD6 (Figura 8).

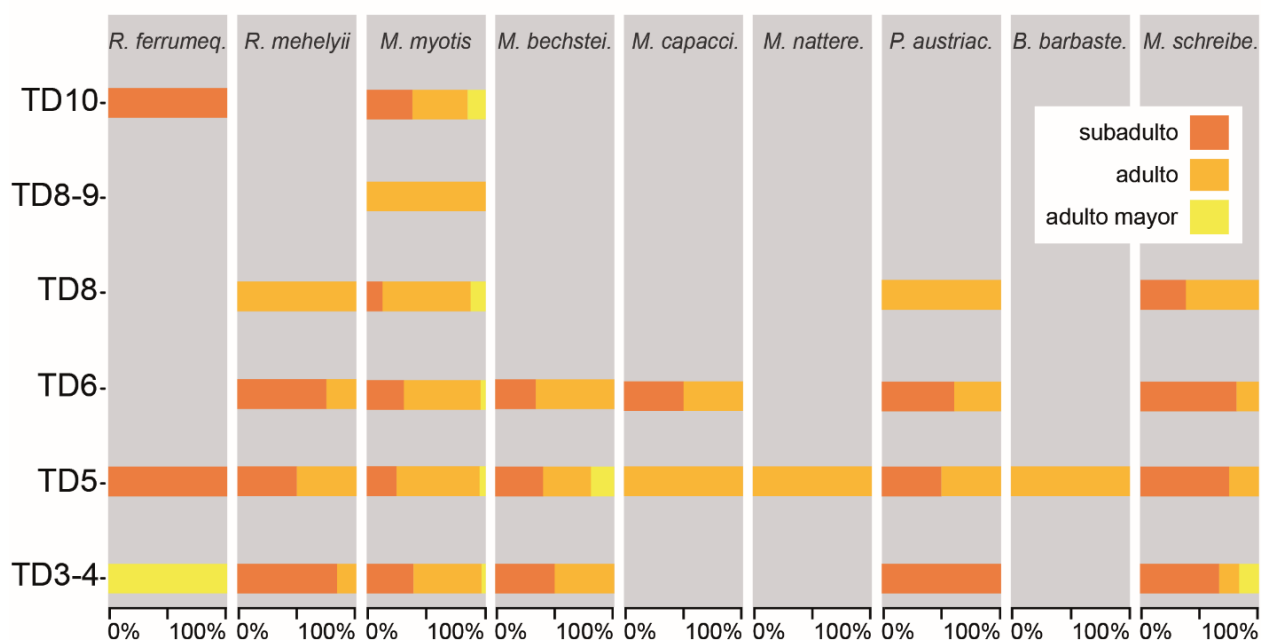


Figura 7. Porcentaje (%) que representa cada grupo de edad basado en el desgaste dental (subadultos, adultos, adulto mayores) en cada especie a lo largo de las sucesivas unidades litoestratigráficas de TD. La unidad TD7 ha sido excluida del análisis por la escasez de restos registrados (un único espécimen).

Figure 7. Percentage (%) represented by each age group based on dental wear (subadults, adults, old adults) in each species along the successive lithostratigraphic units of TD. The TD7 unit has been excluded from the analysis due to the scarcity of registered remains (a single specimen).

Especie	AS	AH	Bo	Ac	Ro
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	60	0	20	0	20
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0	0	80	0	20
<i>Myotis myotis</i>	0	0	80	0	20
<i>Myotis bechsteinii</i>	0	0	90	0	10
<i>Myotis capaccinii</i>	0	0	0	80	20
<i>Myotis nattereri</i>	20	20	30	20	10
<i>Plecotus austriacus</i>	0	90	0	0	10
<i>Barbastella barbastellus</i>	0	0	90	0	10
<i>Miniopterus schreibersii</i>	20	20	40	0	20

Tabla 5. Porcentajes de preferencia por cada tipo de hábitat atribuidos a cada especie de acuerdo con Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.

Table 5. Percentages of habitat preferences attributed to each species according to Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: open and dry environment; AH: open and humid environment; Bo: forest and transitional environment; Ac: aquatic and edge environment; Ro: rocky environment.

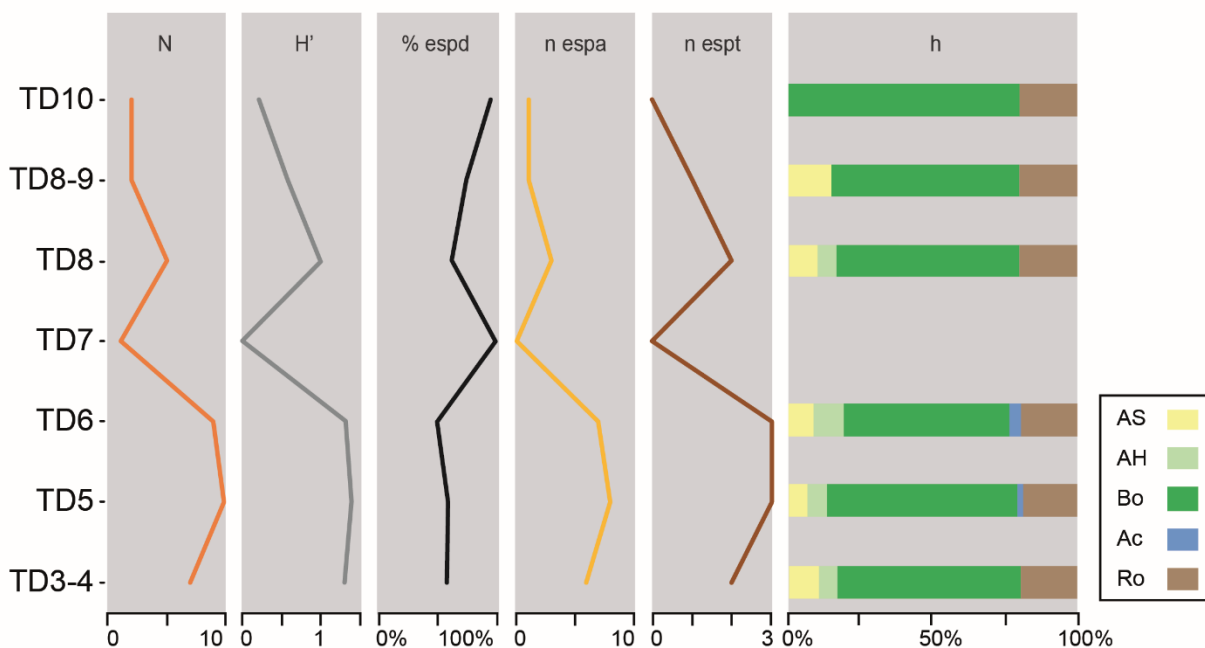


Figura 8. Indicadores de paleodiversidad y paleoambiente analizados sobre la asociación de quirópteros de TD. N: número de especies; H': índice de Shannon-Wiener; % espd: porcentaje que representa los individuos de la especie más abundante sobre el total; n espa: número de especies accidentales (menos de 10 individuos en todas las unidades); n espt: número de especies termófilas; h: porcentajes atribuidos a cada tipo de hábitat mediante la aplicación del método de ponderación de hábitats; AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.

Figure 8. Palaeodiversity and palaeoenvironmental indicators analysed on the association of bats of TD. N: number of species; H': Shannon-Wiener index; % espd: percentage represented by the individuals of most abundant species on the total; n espa: number of rare species (less than 10 individuals in all units); n espt: number of thermophilic species; h: percentages attributed to each type of habitat through the application of the habitat weighting method; AS: open and dry environment; AH: open and humid environment; Bo: forest and transition environment; Ac: aquatic and edge environment; Ro: rocky environment.

4. Discusión

4.1. Origen de la acumulación

Los elementos esqueléticos de quirópteros con mayor abundancia relativa en el registro de la Gran Dolina son en todos los casos aquellos con una durabilidad potencial alta (López-García et al. 2011d): molares (dentina recubierta de esmalte, una fase mineral más dura y cristalográficamente más densa que la del hueso) y mandíbulas, húmeros y radios (los huesos más robustos dentro del esqueleto de los quirópteros). Las características del yacimiento, formado en una cavidad kárstica, junto con la alta dominancia de especies de quirópteros cavernícolas típicamente formadores de grandes colonias (*Myotis myotis*, menos abundante *Miniopterus schreibersii*) apuntan a un origen de la acumulación por muerte natural de los individuos en el interior de la cueva (Galán et al. 2016a; 2018a; López-García et al. 2011d) concordante con la ausencia prácticamente total de marcas de disolución en los restos; la pérdida diferencial de elementos esqueléticos sería debida al transporte de los restos en el interior de la cavidad. La pequeña cantidad de restos de quirópteros registrados en comparación con la de otros grupos de pequeños mamíferos, reptiles y anfibios (Blain et al. 2008; 2009; Cuenca-Bescós et al. 2011; López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós 2002) y el origen alóctono del sedimento en la mayoría de las unidades (Campana et al. 2015) indican sin embargo un origen mixto de la acumulación del conjunto de pequeños vertebrados (Kowalski

1995; López-García et al. 2011d) donde predominarían los aportes procedentes del exterior (en el caso del registro de pequeños vertebrados, animales que no habitan en cuevas pero han sido depredados y acumulados en la entrada de la cavidad, Blain et al. 2008; 2009; Cuenca-Bescós et al. 2011). La presencia mayoritaria de individuos subadultos en dos de las tres especies más frecuentes a lo largo de la secuencia, *Rhinolophus mehelyi* y *Miniopterus schreibersii*, apuntaría hacia el uso de la cavidad como lugar de refugio durante la época de cría (Sevilla 1986) por parte de dichas especies (estación cálida, Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Por el contrario, en el caso de la especie dominante *Myotis myotis*, la presencia mayoritaria de individuos adultos (aunque todas las edades están representadas) podría interpretarse como un uso de la cavidad como refugio a lo largo de todo el año; a techo de la secuencia (unidad TD10) se observa sin embargo un descenso relativo de los individuos adultos registrados en favor de los subadultos y adultos mayores, lo que se correspondería con la tanatocenosis de una colonia de hibernación, como propone Sevilla (1986) para otros yacimientos.

4.2. Registro de quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio en la mitad norte peninsular

El conjunto de taxones del orden Chiroptera identificados a lo largo de la secuencia TD es coherente con los datos procedentes de los otros yacimientos de edad Pleistoceno Inferior y Medio en Atapuerca, en los que se registra una fauna de quirópteros similar, aunque menos diversa (Tabla 6). En la Unidad Inferior Roja, TELRU, de la Sima del Elefante de Atapuerca (Rosas et al. 2001; 2004; 2006), de edad Pleistoceno Inferior pre-Jaramillo (Cuenca-Bescós et al. 2010b, 2017), se han identificado seis taxones (Galán et al. 2016a; Tabla), todos ellos presentes en las unidades del Pleistoceno Inferior de TD excepto cf. *Eptesicus*. La gran diversidad de quirópteros de las unidades del Pleistoceno Inferior de TD contrasta con el registro mucho menos diverso de los mencionados niveles de TELRU. Las asociaciones de otros micromamíferos registradas en ambos yacimientos, principalmente roedores, también muestran fuertes diferencias, lo que se interpreta como un salto temporal entre ambas secuencias (Cuenca-Bescós et al. 2015). En comparación con los datos procedentes de los yacimientos de edad Pleistoceno Medio de Atapuerca (Complejo Galería-Zarpazos, la Sima de los Huesos y los niveles de la Unidad Superior Roja, TEURU, de La Sima del Elefante, ver Tabla) destaca también la mayor diversidad registrada en las unidades de TD. En estos yacimientos se ha constatado el registro de varios taxones de quirópteros (Tabla) correspondientes con las especies más frecuentes de las unidades TD8 a TD10. La excepción es la especie *Myotis blythii*, identificada en la unidad LU-11 de la Sima de los Huesos (Capítulo 5) y quizá presente en TEURU (donde se ha identificado material con asignación abierta *Myotis myotis/blythii*, López-García et al. 2011b), pero cuya presencia se descarta en TD y no se ha citado en el complejo Galería-Zarpazos (Tabla ; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011; Capítulo 5).

Por otro lado, nuestros resultados muestran importantes diferencias entre una primera parte de la secuencia de TD (unidades TD3-4 a TD8 excepto la unidad estéril TD7) de edad Pleistoceno Inferior final a Pleistoceno Medio, y la parte superior (unidades TD8-9 y TD10) de edad Pleistoceno Medio, siendo la diversidad específica mucho mayor en el primer tramo donde además aparecen un mayor número de especies accidentales (Tabla 3, Figura 8). En relación con estas especies accidentales, cabe destacar que la unidad TD3-4 aporta el registro más antiguo en España de la especie *Barbastella barbastellus*. Las especies *Myotis bechsteini*, *Myotis nattererii* y *Myotis capaccinii*, citadas en el Pleistoceno Inferior del yacimiento de Quibas (Sevilla et al. 2014), y también en Cueva Victoria en el primer caso (Sevilla 2012) aparecen por primera vez en la mitad norte de la península ibérica en los niveles TD3-4 y TD5. Los resultados de este trabajo revelan la presencia continua y siempre dominante de la especie *Myotis myotis* a lo largo de la secuencia de TD (Tabla 3). Esto también se observa en los niveles de TELRU (Galán et al. 2016a) en Atapuerca, indicando una alta estabilidad de las poblaciones de esta

especie en la zona a lo largo de más de 1 millón de años. Si bien el registro de *M. myotis* no es muy frecuente en el Pleistoceno Inferior y Medio de España, donde sólo se cita en unos pocos yacimientos (Pleistoceno Inferior: Quibas, Sevilla et al. 2014; Cueva Victoria, Sevilla 2012; Sima del Elefante TELRU, Galán et al. 2016a; Pleistoceno Medio: Las Grajas, Sevilla 1988), la gran estabilidad a largo plazo de esta especie ha sido observada en el registro fósil cuaternario de toda Europa (López-García et al. 2011d) y los datos obtenidos en TELRU y la Gran Dolina en Atapuerca son buena prueba de ello.

Yacimiento	Edad (ka/MIS)	<i>R. ferrumequinum</i>	<i>R. mehelyi</i>	<i>R. euryale</i>	<i>R. mehelyi/euryale</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>M. myotis/blythii</i>	<i>M. bechsteini</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. capaccinii</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>P. austriacus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>B. barbastellus</i>	<i>M. schreibersii</i>
Cova del Rinoceront (VII)	159-226	x																
El Congosto	Pleist. Medio		x	x			x											
Mollet I (5)	215								x									x
Sima del Elefante (TE18-19)	250-300	x			x				x									x
Galería-Zarpazos (GII-GIII)	250-500					x	x						x					x
Gran Dolina (TD8-10)	337-610	x	x				x						x	x				x
Prádena	Pleist. Medio								x	x								x
Guardo	Pleist. Medio	x							x	x	x							x
Áridos-1	MIS 11															x		
Sima de los Huesos (LU-6 y 11)	417-430		x	x	x		x	x	x				x					x
Pontón de la Oliva	Pleist. Inferior		cf.				cf.								cf.			
Gran Dolina (TD3-6)	830-1070	x	x				x			x	x	x	x	x			x	x
Sima del Elefante TE7-12	1200	x	x				x						x		cf.			x

Tabla 6. Registro de quirópteros fósiles de edad Pleistoceno Inferior y Medio en la mitad norte de la península ibérica. Yacimientos: Cova del Rinoceront (VII) (Barcelona, Daura et al. 2015); El Congosto (Madrid, Alberdi et al. 1977); Mollet I (Girona, López-García et al. 2014c; Maroto et al. 1987); Galería-Zarpazos, Atapuerca (Burgos, Berger et al. 2008; Falguères et al. 2013; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011; Capítulo 5); Gran Dolina (TD8-10), Atapuerca (Burgos, Capítulo 4); Sima de los Huesos (LU-6 y 11), Atapuerca (Burgos, Arnold et al. 2014; Capítulo 5); Sima del Elefante (TE18-19), Atapuerca (Burgos, Lombrera-Hermida et al. 2011; López-García et al. 2011b); Prádena (Segovia, Sevilla 1988); Guardo (Palencia, Sevilla 1988); Áridos (Madrid, Blain et al. 2014; López-Martínez 1980); Sima del Elefante TELRU, Atapuerca (Burgos, Carbonell et al. 2008; Galán et al. 2016a); Pontón de la Oliva (Madrid, Sesé & Ruiz-Bustos 1992).

Table 6. Lower and Middle Pleistocene chiropters fossil record in the northern half of the Iberian Peninsula. Sites: Cova del Rinoceront (VII) (Barcelona, Daura et al. 2015); El Congosto (Madrid, Alberdi et al. 1977); Mollet I (Girona, López-García et al. 2014c; Maroto et al. 1987); Galería-Zarpazos, Atapuerca (Burgos, Berger et al. 2008; Falguères et al. 2013; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011; Capítulo 5); Gran Dolina (TD8-10), Atapuerca (Burgos, Capítulo 4); Sima de los Huesos (LU-6 y 11), Atapuerca (Burgos, Arnold et al. 2014; Capítulo 5); Sima del Elefante (TE18-19), Atapuerca (Burgos, Lombrera-Hermida et al. 2011; López-García et al. 2011b); Prádena (Segovia, Sevilla 1988); Guardo (Palencia, Sevilla 1988); Áridos (Madrid, Blain et al. 2014; López-Martínez 1980); Sima del Elefante TELRU, Atapuerca (Burgos, Carbonell et al. 2008; Galán et al. 2016a); Pontón de la Oliva (Madrid, Sesé & Ruiz-Bustos 1992).

En cuanto al marco paleogeográfico en la mitad norte de la península ibérica, el registro de quirópteros fósiles de edad Pleistoceno Inferior y Medio es escaso y solo unos pocos yacimientos han sido estudiados en este sentido (Tabla 6). En el Pleistoceno Inferior de Pontón de la Oliva se han registrados tres taxones también presentes en los niveles de esta

edad de los yacimientos de Atapuerca (Tabla 6). De nuevo destaca la diversidad mucho mayor registrada en el Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina, con un total de 10 taxones registrados. En el Pleistoceno Medio de Cova del Rinoceront (VII), el Congosto, Mollet I (5), Prádena, Guardo y Áridos se han registrado diversos taxones, todos ellos presentes en el conjunto de los yacimientos del Pleistoceno Medio de Atapuerca (Tabla 6) a excepción de *Pipistrellus* sp. En el caso de *Pipistrellus* sp., su ausencia en TD así como en el resto de los yacimientos de Atapuerca se explica ya que las especies de este género de murciélagos no son cavernícolas (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007) por lo que su presencia es poco probable en acumulaciones originadas en el interior de cavidades kársticas (Kowalski 1995; López-García et al. 2011d; López-García et al. 2012). Por último, la asignación de restos de murciélagos ratoneros de talla grande a la especie *M. blythii* en yacimientos de edad Pleistoceno Inferior y Medio de la península ibérica revierte cierta controversia debido a su gran similitud con la especie *M. myotis* (problemática desarrollada en Galán et al. 2018b) y a que trabajos clásicos basados en evidencias fósiles establecen una llegada más tardía de esta especie al extremo oeste de Europa, en el Holoceno (Sevilla 1989; Benda & Horáček 1995; Topál & Ruedi 2001; ver resumen del estado de la cuestión en Galán et al. 2018b). En este sentido, el registro de la secuencia de Gran Dolina, donde un total de 2002 especímenes pertenecientes a murciélagos ratoneros de talla grande (187 individuos) han sido analizados, no muestra evidencias de la presencia de *M. blythii* mientras que todos los restos pertenecen a *M. myotis*.

4.3. Aproximación paleoambiental e impacto antrópico sobre las asociaciones de quirópteros

Los indicadores paleoecológicos observados en la asociación de quirópteros fósiles de la secuencia de TD muestran un deterioro de la paleocomunidad en las unidades superiores, evidenciado por el descenso de la diversidad y el aumento de la dominancia de *Myotis myotis* hacia techo de la secuencia (unidades TD8-9 y TD10), circunstancias que vienen además acompañadas de un descenso del número de especies termófilas registradas (Tabla 3, Figura 8). Estudios previos de aproximación paleoambiental sobre la secuencia de TD empleando distintos proxies (polen, palinomorfos no polen, herpetofauna, pequeños mamíferos, ver en Tabla) indican que a partir de la unidad TD8 las condiciones climáticas experimentan un incremento de la aridez acompañado de distintos pulsos fríos que alcanzan su máxima expresión a techo de TD10 (Blain et al. 2008; 2009; Cueva-Bescós et al. 2005; 2011; Expósito et al. 2015; García-Antón 1989), lo que podría relacionarse con la desaparición de aquellas especies de quirópteros más vulnerables ante estas condiciones en las unidades TD8-9 y TD10. Sin embargo, estos proxies también registran momentos fríos y de aridez en algunos tramos de la secuencia del Pleistoceno Inferior (Tabla 7) que sin embargo no parecen afectar al conjunto de la comunidad de quirópteros, que en estos niveles muestra una máxima diversidad y la mayor presencia de especies termófilas a de toda la secuencia (Figura 8). Por otro lado, es llamativa la presencia de *Barbastella barbastellus*, una especie caracterizada por su resistencia a las bajas temperaturas (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007) y que ha sido empleada como indicadora de climas fríos (de Paz, 1982; Kowalski & Ruprecht 1981; Sevilla 1988; Topal 1981), en estas mismas unidades del Pleistoceno Inferior de TD coincidiendo con la máxima abundancia de taxones termófilos (Figura 8; Tabla 7). Futuros análisis aumentando la resolución del estudio en estas unidades podrán arrojar datos de interés respecto a si la presencia de esta especie puede correlacionarse con la de otros indicadores indirectos de climas fríos en ciertos subniveles dentro de las unidades TD3-4, TD5 y TD6, o si por el contrario la presencia de esta especie es poco significativa desde el punto de vista de la reconstrucción paleoclimática.

En cuanto a la aproximación paleoambiental basada en la asociación de quirópteros fósiles de TD, la composición del paisaje en términos de tipo de hábitats no presenta grandes variaciones: se trataría de un paisaje predominantemente boscoso y de zonas de transición

alternando con algunas zonas más abiertas y áreas de roquedo afectadas por modelado kárstico (Figura 8). Únicamente se observa en los niveles TD5 y TD6 la presencia de indicadores de hábitat acuático (presencia de la especie *Myotis capaccini*, Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007), que coincide con el máximo desarrollo de este tipo de hábitats expresado por otros grupos de pequeños mamíferos (Cuenca-Bescós et al. 2005, 2011) aunque no por la herpetofauna (Blain et al. 2008). La clara predominancia de áreas boscosas indicada por la asociación de quirópteros contrasta con la aproximación basada en otros pequeños vertebrados, de acuerdo con la cual predominarían las zonas abiertas en diversos momentos a lo largo de toda la secuencia (Blain et al. 2008, 2009; Cuenca-Bescós et al. 2005, 2011); sin embargo, los indicadores palinológicos indican una predominancia del hábitat de bosque (García-Antón 1989) que coincide con nuestros resultados.

	Polen (García-Antón 1989)	Palinomorfos no polen (Expósito et al. 2015)	Herpetofauna (Blain et al. 2008; 2009)	Pequeños mamíferos (Cuenca-Bescós et al. 2005; 2011)	Quirópteros
TD 10	seco y frío bosque coníferas	mejora de las condiciones de humedad	frío bosque abierto	frío y seco abierto	sin especies termófilas baja diversidad bosque
	¿húmedo y templado? bosque	aridez	templado a cálido y seco bosque abierto	templado a cálido abierto	
TD 8-9	¿?	trazas tempranas de fases áridas superiores	¿?	frío y seco abierto	especies termófilas diversidad media bosque, bosque abierto
TD 8	húmedo y cálido bosque	humedad alta	cálido y seco abierto	templado bosque	especies termófilas diversidad alta bosque, bosque abierto
TD 7	bosque	¿?	húmedo abierto	¿seco?	¿?
TD 6	húmedo y cálido bosque	descenso en la humedad local	cálido y seco abierto	cálido y húmedo abierto	varias especies termófilas diversidad muy alta bosque, bosque abierto
	seco y frío	condiciones húmedas, suelos ricos en materia orgánica	frío bosque abierto	abierto	
TD 5	seco y frío bosque abierto	humedad alta, suelos pobres en materia orgánica	húmedo y frío abierto	seco abierto	varias especies termófilas diversidad muy alta bosque
	seco y frío bosque abierto		húmedo y templado abierto	húmedo abierto	

Tabla 7. Resumen de las aproximaciones paleoambientales realizadas sobre TD, basadas en empleo de diferentes proxies (modificado de Expósito et al. 2015).

Table 7. Summary of the TD paleoenvironmental approaches obtained by different proxies: pollen, herpetofauna, small mammals, non-pollen palynomorphs (modified from Expósito et al. 2015).

Por último, existe un factor no climático que pudo haber afectado también a las paleocomunidades de quirópteros que utilizaron la Gran Dolina como refugio. Se trata del uso intensivo de la cueva como campamento humano durante el momento de depósito de la unidad TD10 evidenciado por el registro arqueológico (Falguères et al. 1999, 2013; Ollé et al. 2013). Existen pruebas en el registro paleoarqueológico del Pleistoceno Medio y superior europeo de como el uso humano de una cavidad afecta a la asociación de quirópteros que habitan allí, reflejándose en un descenso en la cantidad de restos de quirópteros registrados, así como en su diversidad (López-García et al. 2011d; Rosina 2006; Salari 2010). La drástica

disminución de especies registradas en la unidad TD10 podría estar relacionada no solo con el cambio en las condiciones climáticas discutido sobre estas líneas, sino también con la presencia humana. En TD10 se registra la desaparición de dos especies frecuentes en la secuencia de TD, *R. mehelyi* y *M. schreibersii*, que, de acuerdo con la proporción de grupos de edades registrados en los niveles infrayacentes a TD10 (Figura 7), presumiblemente empleaban la cueva como refugio durante la época de cría en periodo estival. La especie dominante a lo largo de toda la secuencia, *M. myotis*, sigue ocupando la cavidad durante el momento de depósito de TD10, aunque se aprecia un cambio en los grupos de edad registrados (de predominantemente adultos a dominancia compartida de los subadultos y los adultos mayores, Figura 7), lo que sugiere un cambio en el tipo de uso que esta especie daba a la cueva de ocupación permanente durante todo el año a ocupación estacional durante el invierno. Una relación semejante de ocupación estacional alternada entre humanos y quirópteros en una cavidad se ha descrito en el yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Denisova (Macizo de Altai, Rusia), con los humanos ocupando el refugio durante el verano y la especie *Myotis blythii* en el invierno (Rosina 2006).

5. Conclusiones

En este trabajo se presenta el primer estudio paleontológico de los quirópteros fósiles de la secuencia de la Gran Dolina, en la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca. Destaca la gran diversidad registrada, con un total de 10 taxones identificados: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri*, *Myotis capaccinii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus*, *Barbastella barbastellus* y *Miniopterus schreibersii*. Los restos acumulados proceden de individuos que murieron en el interior de la cavidad por causas no violentas. Las tres especies más frecuentes, *M. myotis*, *R. mehelyi* y *M. schreibersii*, habrían formado colonias en el interior de la cueva bien de forma permanente, bien de manera estacional. Estas especies son frecuentes en otros yacimientos del Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca (Sima del Elefante, Galería-Zarpazos y Sima de los Huesos), que presentan una fauna de quirópteros similar, aunque menos diversa. Destaca la presencia continuada y siempre dominante de *M. myotis* a lo largo de TD, mientras que no se han encontrado evidencias de que la especie *M. blythii* (que junto con *M. myotis* conforma el complejo de murciélagos ratoneros de talla grande que actualmente habita en la península ibérica) habitase la cavidad en este periodo. Aunque se ha constatado la presencia abundante de *M. myotis* en los restantes yacimientos de Atapuerca mencionados antes, existen pocas citas de esta especie en el registro paleontológico del Pleistoceno Inferior y Medio en la mitad norte de la península ibérica, por lo que los resultados de este trabajo aportan nuevas pruebas a cerca de la gran estabilidad a largo plazo de estas poblaciones en la zona.

Por otro lado, el conjunto de especies registradas a lo largo de TD aparecen también en el registro paleontológico contemporáneo del norte de la península ibérica, si bien no existen citas de otro yacimiento con una diversidad tan alta. A lo largo de la secuencia de TD se observa un declive hacia techo de las paleocomunidades de quirópteros registradas, reflejado en un descenso de la paleodiversidad y un aumento de la dominancia de *M. myotis*. El descenso simultáneo (y finalmente la desaparición) en las unidades TD8-9 y TD10 de aquellas especies de quirópteros termófilas, así como de los indicadores de presencia de hábitat acuático evidencian un cambio en el clima hacia condiciones de mayor aridez y frío (constatado previamente mediante otros proxies). Sin embargo, hay indicios de que el factor antrópico y no solo el climático pudieron afectar a la población de quirópteros que ocupaba la cueva, al menos durante el momento de depósito de la unidad TD10. El registro de *M. myotis* a lo largo de la secuencia refleja un cambio en el tipo de uso de la cavidad por parte de esta especie, de refugio permanente a refugio estacional, evidenciado por la proporción entre los grupos de edad representados y que coincide con una ocupación humana intensiva de la Gran Dolina en esta unidad. Futuros trabajos ampliando la cantidad de muestra analizada y

aumentando así la resolución de los análisis podrán aportar datos de gran interés en lo referente a la correlación entre la dinámica de las poblaciones de quirópteros del pasado, las variaciones climáticas y el factor antrópico.

Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y el nivel GIIIa de Trinchera Galería

5

Middle Pleistocene bats from the Sima de los Huesos and the level GIIIa of Trinchera Galería

Los yacimientos estudiados en este capítulo, ambos en la Sierra de Atapuerca y de edad Pleistoceno Medio, proporcionan información complementaria a la de las unidades superiores de la Gran Dolina en el capítulo anterior. La Sima de los Huesos destaca por la importante acumulación de individuos humanos datada en 0,43 Ma; Trinchera Galería, por poseer dos niveles de acumulación de industria lítica Achelense de edad 0,35-0,25 Ma. En este capítulo se muestra la diversidad comparativamente baja de especies de murciélagos registrada en ambos yacimientos en comparación con los resultados obtenidos en los niveles del Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina, y cómo los cambios en la diversidad en estos dos yacimientos junto con el yacimiento de la Gran Dolina permiten reconstruir un panorama general para el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca. Como en el capítulo anterior, la aparición y desaparición de determinadas especies termófilas de murciélagos se pone en relación con fenómenos paleoclimáticos, y las variaciones en la proporción entre grupos de edad representados también se relacionan con la presencia o no de poblaciones humanas.

The palaeontological sites studied in this chapter, both at the Sierra de Atapuerca and Middle Pleistocene in age, provides complementary information to that of the upper units of the Gran Dolina in previous chapter. The Sima de los Huesos is remarkable because of the extremely rich accumulation of human remains dated as 0,43 Ma; while Trinchera Galería has two levels of Acheulian lithic tools accumulation dated as 0,35-0,25 Ma. In this chapter, it is shown the comparatively low bat diversity registered in both sites in comparison to the results obtained at the Early Pleistocene units of the Gran Dolina, and how the changes in diversity in these two sites together with the mentioned Gran Dolina site allows to reconstruct a general panorama for the Middle Pleistocene at the Sierra de Atapuerca. As in the previous chapter, the appearance and disappearance of of certain thermophilic bat species correlates with palaeoclimatic events, and the variations among the represented age-group proportion can also be related to the presence or absence of human populations.

1. Introducción

Los dos yacimientos estudiados en este capítulo (para una introducción más detallada a los yacimientos de la Sierra de Atapuerca ver Capítulo 4), la Sima de los Huesos (SH) y el Trinchera Galería (TG), consisten en secuencias de sedimento de relleno de cavidades kársticas depositadas a lo largo del Pleistoceno Medio (Arsuaga et al. 1997, 2014; Bermúdez de Castro et al. 2004; Pérez-González et al. 1999; entre otros).

Los murciélagos o quirópteros son presas poco frecuentes de los depredadores con tendencia a formar acumulaciones de huesos por regurgitación o excreción (como rapaces nocturnas, otras aves y mamíferos carnívoros; García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009), lo hace que habitualmente aparezcan infrarrepresentados en las acumulaciones de pequeños vertebrados generadas en los niveles de ocupación de estos depredadores. Sin embargo, en ciertas circunstancias se originan depósitos de quirópteros excepcionalmente abundantes y bien preservados: es el caso de las acumulaciones generadas por la muerte natural de los integrantes de una colonia en el interior de una cueva ocupada de forma prolongada (López-García et al. 2011d). Dado que las acumulaciones de quirópteros

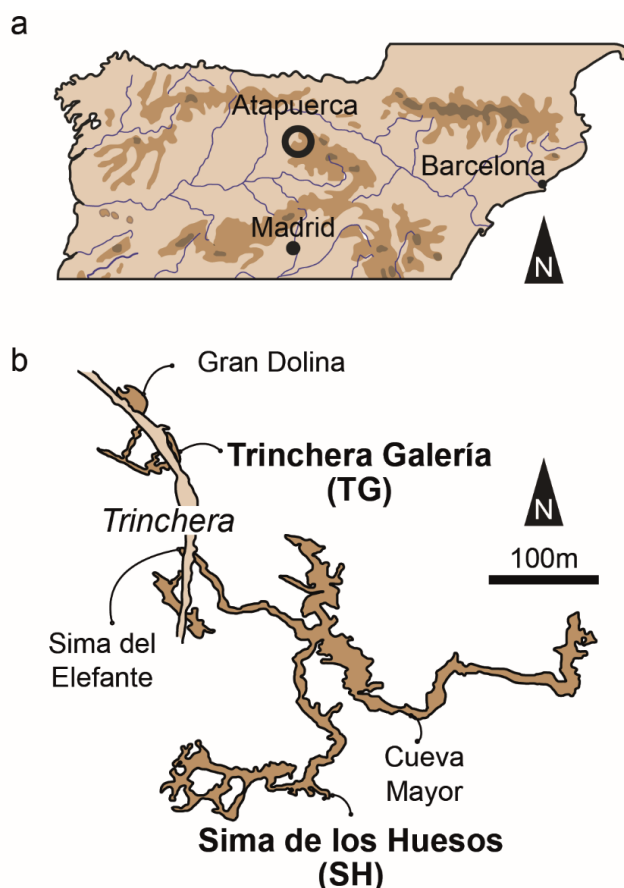


Figura 1. Situación geográfica de los yacimientos de la Sima de los Huesos y Trinchera Galería; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca y emplazamiento de los principales yacimientos (modificado de Ortega et al. 2013).

Figure 1. Geographical location of the Sima de los Huesos and Trinchera Galería sites; a: location of the Sierra de Atapuerca (Burgos) in the Iberian Peninsula; b: plan scheme of the Sierra de Atapuerca karstic system and location of the main palaeo-archaeological sites (modified by Ortega et al. 2013).

fósiles no están necesariamente originadas por los mismos procesos que las de otros pequeños vertebrados, constituyen una fuente independiente y valiosa de información paleoambiental especialmente relevante en yacimientos generados en el relleno de cavidades kársticas, como es el caso de la Sima de los Huesos y el yacimiento Trinchera-Galería.

El registro fósil de los pequeños vertebrados de la Sima de los Huesos y de Trinchera Galería ha sido previamente estudiado por diversos autores con distintos grados de profundidad (la Sima de los Huesos por Cuenca-Bescós et al. 1994, 1997; Gil & Sesé 1991; el Complejo Galería-Zarpazos por Cuenca-Bescós & García 2007; Cuenca-Bescós et al. 1999a; Galindo-Pellicena et al. 2011), si bien no ha habido hasta la fecha un estudio exhaustivo enfocado en el orden Chiroptera en estos yacimientos.

Los objetivos del presente trabajo son: (1) realizar la caracterización taxonómica y tafonómica del registro de quirópteros fósiles procedentes de dos unidades litoestratigráficas del yacimiento de la Sima de los Huesos y una subunidad del yacimiento Trinchera Galería, (2) contribuir a la aproximación paleoclimática y paleoambiental de dichos yacimientos, y (3) contribuir al conocimiento global de del orden Chiroptera y su presencia en la mitad norte de la península ibérica durante el Pleistoceno Medio.

1.1. Situación geográfica y geológica de los yacimientos

1.1.1. La Sima de los Huesos (SH)

El yacimiento de SH (Figura 1, 2) se sitúa en una pequeña cámara subterránea a los pies de un conducto vertical en la zona interior y profunda del sistema kárstico de Cueva Mayor (Figura 1; Arsuaga et al. 1997, 2014). Este yacimiento destaca por contener la colección de fósiles humanos del Pleistoceno Medio europeo más completa hasta la fecha, con al menos 6500 restos pertenecientes a 28 individuos recuperados en un solo nivel estratigráfico (Arsuaga et al. 1997, 2014).

El relleno sedimentario del yacimiento se dividió originalmente en dos unidades estratigráficas: la inferior, denominada CH&B por las siglas en inglés de “*clays with human and bear remains*” donde se encuentran acumulados los restos humanos, y la superior, denominada DCBG (siglas de “*dark clays with bat guano*”), ambas separadas entre sí por la presencia de un espeleotema (Arsuaga et al. 1997; Bischoff et al. 1997). Trabajos sedimentológicos posteriores establecieron una nueva división de los materiales de relleno de SH en 12 unidades litoestratigráficas (Figura 2, LU-1 a LU-12), de las cuales solo LU-6 contiene restos fósiles de homínidos, junto con restos de carnívoros (Arsuaga et al. 2014). Las dataciones más recientes, basadas en dos técnicas de datación de luminiscencia de rango extendido semiindependientes, han permitido limitar la edad de LU-7 (Figura 2b) a inicios de MIS 11 o final de MIS 12 y estimar la edad mínima para la LU-6 (Figura 2b) subyacente (y los restos de homínidos asociados) en 427 ± 12 ka, (Arnold et al. 2014; Arsuaga et al. 2014). La edad de la unidad superior de arcillas y guano de murciélago (ahora LU-11) fue originalmente establecida como Pleistoceno Superior (Bischoff et al. 1997), aunque recientemente ha sido datada en 417 ± 27 (Arnold et al. 2014).

En el caso de los quirópteros registrados, estudios previos citan la presencia de *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis/blythii*, *Myotis* sp. y *Miniopterus schreibersii* tanto en el nivel de acumulación de restos de homínidos (unidad litoestratigráfica LU-6) como en el nivel superior de arcillas con guano de murciélago (unidad LU-11) (Cuenca-Bescós et al. 1994, 1997; Gil & Sesé 1991).

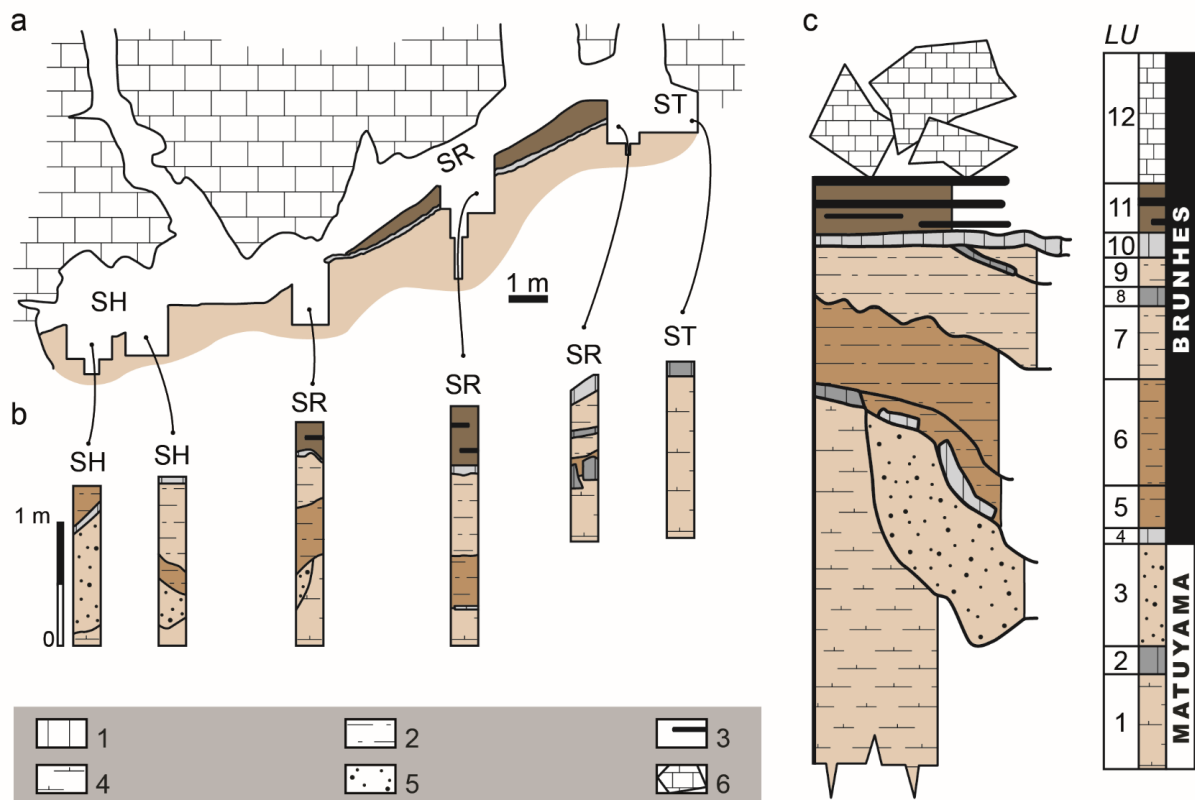


Figura 2. Geología del yacimiento de la Sima de los Huesos (SH); a: topografía (alzado) de la cavidad; b: esquemas de la litoestratigrafía descrita en sucesivos perfiles; c: columna estratigráfica de síntesis del yacimiento de la Sima de los Huesos. 1: espeleotema; 2: arcillas; 3: arcillas con guano de murciélago; 4: margas; 5: arenas; 6: bloques desprendidos de la pared calcárea. Modificado de Arsuaga et al. (2014).

Figure 2. Geology of the Sima de los Huesos (SH) site; a: topography (elevation) of the cave; b: schemes of successive lithostratigraphic profiles; c: synthetic stratigraphic sequence of the Sima de los Huesos. 1: speleothem; 2: clays; 3: clays with bat guano; 4: marls; 5: sands; 6: calcareous wall detached blocks. Modified from Arsuaga et al. (2014).

1.1.2. Trinchera Galería (TG)

Otra de las antiguas cavidades colmatada que quedaron expuestas durante las obras del ferrocarril de la Sierra de Atapuerca a finales del siglo XIX, junto con la de la Gran Dolina y Penal (ver Bermúdez de Castro et al. 2004 y Carbonell et al. 2008 para una visión completa), fue la del Complejo Galería-Zarpazos, al que pertenece el yacimiento TG (Figura 1, 3). La cavidad, de aproximadamente 14 m de altura, 18 m de anchura y más de 12 m de desarrollo interior, se divide en varios sectores: el yacimiento de Trinchera Galería (TG), una entrada vertical conocida como Trinchera Túnel (TN) y el posible vestíbulo próximo a la entrada del complejo conocido como covacha de los Zarpazos o Trinchera Zarpazos (TZ) (García-Medrano et al. 2014; Ollé & Huguet 1999; Pérez-González et al. 1995, 1999, 2001; Vallverdú 2002; entre otros). El relleno sedimentario de los tres es más o menos simultáneo y los niveles se relacionan espacialmente al pasar lateralmente de uno a otro (Pérez-González et al. 1995). A lo largo de la secuencia de TG (a la que pertenecen los materiales aquí estudiados) se pueden distinguir diversas fases de depósito (Figura 3): una primera fase evidenciada por el nivel estéril GI de facies autóctonas, una fase intermedia de depósito de materiales de origen alóctono correspondientes con los niveles arqueopaleontológicos GII y GIII, y los niveles

estériles GIV y GV, y una última fase edáfica relicta correspondiente con el nivel GVI (Pérez-González et al. 1999). La secuencia de Galería muestra la evolución tecnológica del achelense durante un período de 250 ka (García-Medrano et al. 2014; 2015; 2017), desde el registro de los conjuntos líticos achelenses más antiguos de Atapuerca recuperados en la subunidad GIIa (fecha c. 503 ± 95 ka, Berger et al. 2008) y a través de las características de transición documentadas en los materiales suprayacentes del subnivel GIIb hasta la parte alta de la unidad GIII (fecha 221-269 ka, Falguères et al. 2013).

En el caso de los quirópteros, estudios previos en TG tan solo identifican la presencia de dos taxones perteneciente al orden Chiroptera con asignación abierta *Rhinolophus* sp. y *Myotis* sp. en el nivel GII, y únicamente *Myotis* sp. en GIII (Cuenca-Bescós & García 2007).

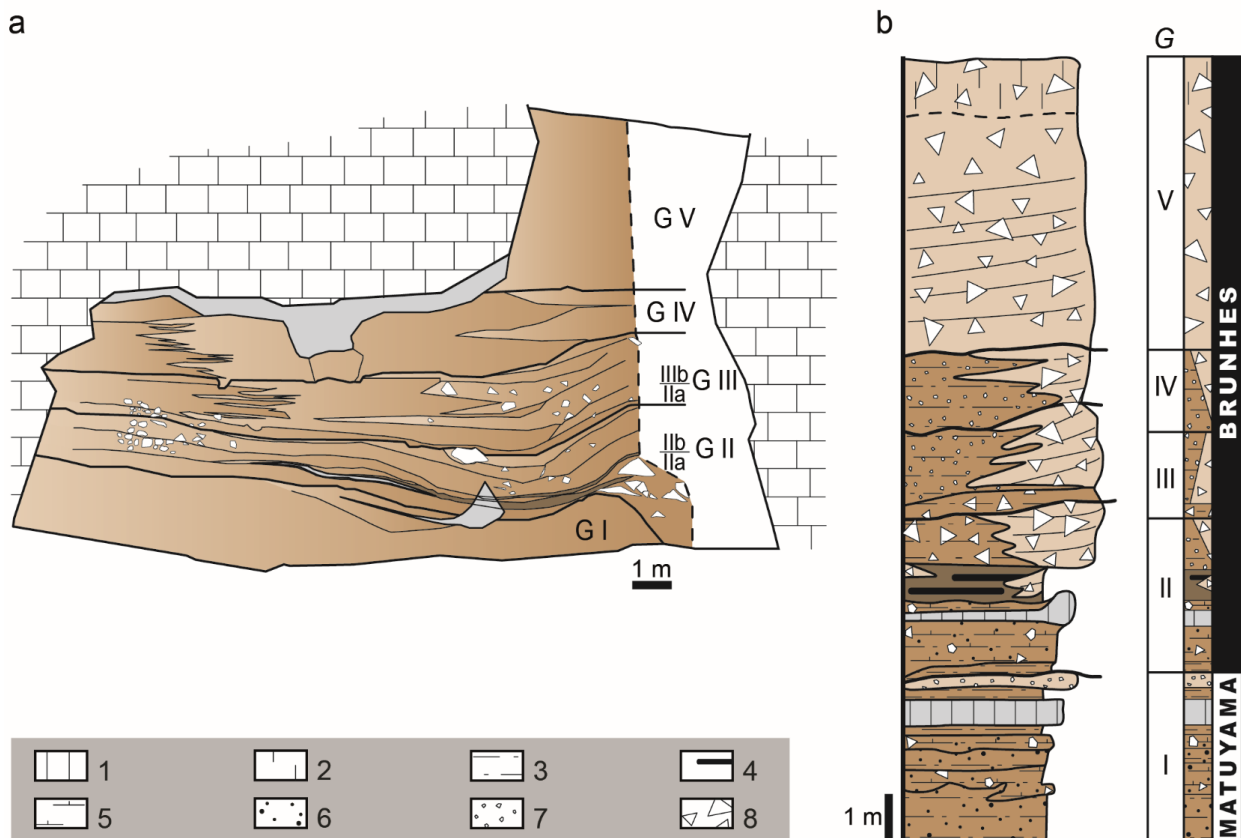


Figura 3. Geología del yacimiento Trincheras Galería (TG) (modificado de Pérez-González et al. 1999; Falguères et al. 2013); a: sección de la cavidad kárstica colmatada; b: columna estratigráfica del yacimiento. 1: espeleotema; 2: suelo (proceso edáfico); 3: arcillas; 4: arcillas con guano de murciélago; 5: margas; 6: arenas; 7: gravas; 8: cantos.

Figure 3. Geology of Trincheras Galería (TG) site (modified from Pérez-González et al. 1999; Falguères et al. 2013); a: simplified stratigraphic profile of the site; b: stratigraphic sequence of the Trincheras Galería site. 1: speleothem; 2: soil (edaphic processes); 3: clays; 4: clays with bat guano; 5: marls; 6: sands; 7: gravels; 8: clasts.

2. Material y métodos

2.1. Abreviaturas:

Partes anatómicas: I (incisivo), C (canino), P (premolar), M (molar); los dientes de la serie superior van nombrados en mayúsculas y los de la serie inferior en minúsculas (i.e. M1 es el primer molar superior, p4 el cuarto premolar inferior); D (derecha), I (izquierda).

Medidas: L (longitud anteroposterior de los molares superiores), A (anchura labiolingual de los molares superiores), l (longitud anteroposterior de los molares inferiores), a_{ig} (anchura labiolingual del trigónido en molares inferiores), a_{id} (anchura labiolingual del talónido en molares inferiores).

Yacimientos de Atapuerca: SH (Sima de los Huesos), TG (Trinchera Galería), TD (Trinchera Gran Dolina), TE (Trinchera Sima del Elefante).

2.2. Material:

Los fósiles del yacimiento SH analizadas en este trabajo fueron recuperadas durante las campañas de excavación realizadas entre los años 1991 y 2005. Se han analizado la totalidad de las muestras procedentes de la unidad con restos de homínidos LU-6 (Figura 2c), así como una muestra representativa del material procedente de la unidad de arcillas con guano de murciélago a techo de secuencia LU-11 (Figura 2c), mucho más rica en restos de pequeños mamíferos, especialmente quirópteros. La pequeña colección de muestras del yacimiento TG analizadas a modo de estudio preliminar corresponden a la fracción gruesa del material recuperado y lavado durante los trabajos de excavación realizados en la campaña de 2016 en el nivel estratigráfico GIIIa (Figura 3b). Todo el material se encuentra depositado en el Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza.

2.3. Trabajo de campo:

Ha consistido en la extracción de los restos fósiles de pequeños vertebrados contenidos en el sedimento extraído en las excavaciones de los yacimientos SH y TG. La metodología empleada fue el lavado-tamizado de dicho sedimento (descripción general de la metodología del lavado-tamizado de sedimento en Capítulo 1; para una descripción detallada de este proceso en los yacimientos de Atapuerca, ver Capítulo 4).

2.4. Trabajo de gabinete:

Los pequeños fósiles de quirópteros han sido separados en el laboratorio del Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza mediante el triado de las muestras obtenidas del lavado-tamizado. A estas muestras se les conoce técnicamente como levigados. La separación, técnicamente el triado, se realiza con la ayuda de un microscopio estereoscópico o lupa binocular. Una vez separados los restos identificables, i.e. los que están mejor conservados y se pueden medir, se ha procedido a su descripción, medición y clasificación a nivel de género y especie siempre que ha sido posible. Para una descripción detallada de la metodología empleada en el estudio taxonómico, tafonómico y paleoecológico, ver Capítulo 4. Al contabilizar la presencia de especies accidentales, se ha tenido en cuenta también los datos de composición y abundancia de especies de quirópteros de los niveles del Pleistoceno Medio de la Gran Dolina (Capítulo 4).

3. Resultados

3.1. Sistemática paleontológica

3.1.1. Rhinolophidae Gray, 1825

3.1.1.1. *Rhinolophus* Lacépède, 1799

Se trata del único género en esta familia, la cual posee dentición nyctalodonta y fórmula dental 1.1.2.3/2.1.3.3. El esqueleto craneal se caracteriza por su premaxilar móvil (unido al maxilar a través de una articulación caudal restringida) que en los restos fósiles se desprende quedando el alveolo del C en el extremo anterior del maxilar. El C es robusto, trapezoidal y la corona presenta un lado lingual cóncavo; P4 y M1 tienen talones bien desarrollados, M2 en menor medida (Figura 6f). La rama mandibular es rectangular en vista externa, con la barra mandibular entre los procesos coronoides y condilar prácticamente horizontal (Figura 6b, g). Los molares inferiores presentan un cúngulo labial estrecho y

Taxon	n	Element	n	Element	n	Element
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	2	ro	2	mx	1	mx (fr)
	1	M1	2	M3	9	md
	1	md (ra)	2	m2	3	m3
	1	mtcp II (fr)	1	fe (fr)		
<i>Rhinolophus euryale</i>	1	M1	7	md	1	md (fr)
	7	c	2	m1	2	m3
<i>Rhinolophus mehelyii/euryale</i>	2	P4	1	md	1	hu (fr)
	5	mtcp II (fr)	1	fe	5	fe (fr)
<i>Myotis myotis</i>	2	cr	2	mx	2	mx (fr)
	6	C	2	P4	4	M1
	2	M2	1	M3	5	md (b)
	3	md (ra)	13	md (fr)	1	i
	2	c	6	p2	1	p4
	8	m1	2	m2	3	m3
	1	m (td)	3	bu	1	clav
	1	esc (fr)	1	hu	13	hu (fr)
	2	mtcp II (fr)	1	mtcp III (fr)	2	mtcp IV (fr)
	2	mtcp V (fr)	13	ra (fr)	8	fe (fr)
	<i>Myotis blythii</i>	2	mx	5	C	1
4		M2	1	md	2	p4
6		m1	3	m2	1	m3
<i>Myotis myotis/blythii</i>	3	mx	1	M3	5	md
	2	md (fr)	2	p2	1	p3
<i>Myotis bechsteini</i>	1	esc (fr)	2	ra (fr)		
	1	P4				
<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	mx	4	C	1	M1
	1	md	2	md (fr)	2	m1,
	1	m2	2	est	1	hu (fr)
	2	mtcp III (fr)	1	mtcp V	2	fe
	4	fe (fr)				

Tabla 1. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, ro: rostrum; mx: maxila, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, md (ra): rama mandibular, i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, esc: escápula, hu: húmero, ra: radio, mtcp: metacarpo, fe: fémur, fr: fragmento, diap: diáfisis.

Table 1. List of studied material, n: number of elements, elem: element, cr: cranium, ro: rostrum; mx: maxilla, I: upper incisive, C: upper canine, P: upper premolar, M: upper molar, md: mandible, md (ra): mandibular ramus, i: lower incisive, c: lower canine, p: lower premolar, m: lower molar, esc: scapula, hu: humerus, ra: radio, mtcp: metacarpal, fe: femur, fr: fragment, diap: diaphysis.

regular (Figura 6g). El húmero presenta una epífisis proximal diagnóstica por tener un trocín casi tan grande como el troquíter y una cabeza humeral pequeña y redonda (Dupuis 1986); la

epífisis distal presenta un proceso estiloides alargado, una epitróclea amplia (Dupuis 1986; Felten et al. 1973) y cóndilos proyectados dorsalmente. El fémur tiene una cabeza aplanada y una cresta medial curva y pronunciada, bien diferenciada del trocánter menor; la epífisis distal presenta cóndilos distales pequeños, con una amplia fosa separando uno del otro.

• ***Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901 (murciélago mediano de herradura)**

Aparece de manera frecuente en el yacimiento de SH (material en Tabla 1), presentando una abundancia relativamente baja en LU-6 en contraste con una abundancia mayor en los materiales a techo de secuencia de LU-11 (Tabla 2). Los restos (ejemplos en Figura 6a, b, f) pertenecen a una especie de murciélago de herradura de talla media. El tamaño de las piezas dentales asignadas a esta especie (tamaño de molares en Tabla 3) ha sido comparado con especímenes actuales pertenecientes a las dos especies del género *Rhinolophus* de talla media presentes en la península ibérica *R. mehelyi* y *R. euryale*, encontrándose dentro del rango de variabilidad de la primera y por encima del rango de variabilidad de la segunda.

Distribución y hábitat actual: esta especie, de marcado carácter termófilo, está presente en la mitad sur de la península ibérica con el límite norte de su distribución ajustado a la isoterma de media anual de 14°C (Palomo et al. 2007), y presenta una distribución discontinua a lo largo de las zonas de influencia mediterránea del sur de Europa, norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Especie estrictamente troglófila, caza en praderas, pastos y campos (Dietz et al. 2009) o zonas con cubierta arbórea adhesionada (Palomo et al. 2007). En España existen citas hasta los 1200 m s. n. m. aunque raramente supera los 500 m. Es una especie muy poco frecuente en la mitad norte de la península ibérica (Palomo et al. 2007).

Especie	SH-LU6		SH-LU11		GIIIa	
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	4	1	21	8		
<i>Rhinolophus euryale</i>			20	7		
<i>Rhinolophus mehelyi/euryale</i>			15	-		
<i>Myotis myotis</i>	38	4	13	5	62	12
<i>Myotis blythii</i>			25	7		
<i>Myotis myotis/blythii</i>			17	-		
<i>Miniopterus schreibersii</i>	8	2	16	3		
<i>Chiroptera indet.</i>	11	-	16	-	3	-
TOTAL	61	7	143	30	65	12

Tabla 2. Presencia en términos de NR (número de restos) y MNI (número mínimo de individuos) de cada taxón de murciélago identificado en las distintas unidades.

Table 2. Presence in terms of NR (number of remains) and MNI (minimum number of individuals) of each identified bat taxon in each unit.

- ***Rhinolophus euryale* Blasius, 1853 (murciélago mediterráneo de herradura)**

Aparece únicamente en los materiales más recientes del yacimiento de SH, unidad LU-11 (material en Tabla 1), presentando una abundancia relativamente baja (Tabla 2). Como en el caso anterior, los restos (ejemplo en Figura 6g) pertenecen a una especie de murciélago de herradura de talla media. El tamaño de las piezas dentales asignadas a esta especie (tamaño de molares en Tabla 3) ha sido comparado con especímenes actuales pertenecientes a las dos especies del género *Rhinolophus* de talla media presentes en la península ibérica *R. mehelyi* y *R. euryale*, encontrándose dentro del rango de variabilidad de la segunda y por encima del rango de variabilidad de la primera.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente de manera discontinua y fragmentada en toda la península ibérica (Palomo et al. 2007), y se distribuye a lo largo de las zonas de influencia mediterránea del sur de Europa, norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Especie troglófila, aparece ligada a zonas con presencia de calizas y caza preferentemente en bosques abiertos y paisajes fragmentados, aunque también en zonas de vegetación más densa (Palomo et al. 2007; Dietz et al. 2009). En España existen citas hasta a 1360 m s. n. m. aunque las colonias de cría no suelen situarse por encima de los 600 m, y los datos que se tienen de su presencia actual en la región de la meseta norte (donde se encuentra la Sierra de Atapuerca) son escasos (Palomo et al. 2007).

- ***Rhinolophus euryale/mehelyi***

Algunos de los restos pertenecientes a murciélagos de herradura de talla media y procedentes de la unidad LU-11 del yacimiento de SH no han podido ser asignados a una de las dos especies debido a su estado fragmentario de conservación (en el caso de algunas piezas dentales y el único húmero) o por ausencia de trabajos descriptivos previos (como en el caso de los restos del esqueleto postcranial excepto el húmero), por lo que se ha mantenido una asignación abierta (Tabla 2).

3.1.2. Vespertilionidae Gray, 1821

3.1.2.1. *Myotis* Kaup, 1829

Este género posee dentición myotodonta y fórmula dental 2.1.3.3/3.1.3.3. El cráneo se distingue del de otros quirópteros myotodontos por el rostro más elongado (Figura 7a) y la forma triangular de la rama mandibular, con el proceso coronoides alto y los procesos condilar y angular menos desarrollados en proporción con el primero. El húmero presenta una epífisis proximal de cabeza redondeada con la cresta del troquín poco desarrollada y sin cresta del troquíter; el troquín y los bordes proximales de la cabeza alcanzan una altura similar, mientras que el borde proximal del troquíter se extiende por encima de los otros dos (Figura 7d). El radio presenta en la epífisis proximal una fosa de inserción del bíceps con buen desarrollo del proceso proximal en forma de punta y la superficie articular trilobulada sin cresta cruzada, mientras que la epífisis distal presenta dos procesos anteriores obturiformes y la apófisis ulnar es alargada (Figura 7e). El fémur presenta una epífisis proximal más simétrica lateromedialmente que en otros géneros de vespertilionoideos: los trocánteres son de tamaño similar entre sí y la cabeza es casi esférica; la epífisis distal posee cóndilos distales robustos y de contorno oval, el cóndilo medial está reducido respecto al lateral.

		M1	M1	M2	M2	M3	M3	m1	m1	m1	m2	m2	m2	m3	m3	m3
		(L)	(W)	(L)	(W)	(L)	(W)	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	N	8	7	8	8	9	9	9	9	9	11	10	11	10	9	9
	Min	1,63	1,10	1,52	1,08	1,20	0,94	1,80	0,94	1,06	1,60	0,96	0,08	1,49	0,83	0,75
	Max	1,82	1,97	1,81	1,88	1,55	1,66	1,84	1,20	1,23	1,81	1,21	1,20	1,60	1,26	1,07
	Mean	1,71	1,67	1,62	1,50	1,35	1,43	1,83	1,05	1,11	1,68	1,08	1,03	1,54	1,03	0,89
	SE	0,02	0,13	0,04	0,13	0,05	0,11	0,00	0,03	0,02	0,02	0,03	0,10	0,01	0,05	0,04
	SD	0,07	0,36	0,11	0,37	0,14	0,32	0,01	0,09	0,06	0,06	0,09	0,32	0,03	0,14	0,11
<i>Rhinolophus euryale</i>	N	1	1					7	7	5	6	6	6	7	6	6
	Min							1,06	0,79	0,87	1,52	0,84	0,94	1,28	0,80	0,72
	Max	1,55	1,80					1,73	0,99	1,01	1,61	0,98	1,01	1,54	0,90	0,78
	Mean							1,58	0,87	0,93	1,55	0,91	0,97	1,40	0,85	0,74
	SE							0,09	0,03	0,03	0,01	0,02	0,01	0,03	0,01	0,01
	SD							0,24	0,09	0,06	0,03	0,05	0,03	0,08	0,04	0,03
<i>Myotis myotis</i>	N	4	4	4	4	2	2	11	12	12	10	11	12	14	14	13
	Min	2,25	2,32	2,39	3,03	1,94	2,72	2,13	1,23	1,47	2,27	1,50	1,48	1,95	1,29	0,72
	Max	2,68	2,68	2,63	3,28	1,97	2,74	2,41	1,56	1,76	2,40	1,76	1,84	2,14	1,64	1,02
	Mean	2,41	2,47	2,49	3,10	1,96	2,73	2,24	1,46	1,64	2,33	1,64	1,73	2,04	1,49	0,91
	SE	0,10	0,09	0,05	0,06	0,02	0,01	0,03	0,03	0,03	0,02	0,03	0,03	0,02	0,03	0,02
	SD	0,20	0,18	0,11	0,12	0,02	0,01	0,08	0,11	0,11	0,05	0,11	0,11	0,06	0,10	0,08
<i>Myotis blythii</i>	N	2	2	5	6	2	2	7	7	7	4	4	4	2	2	2
	Min	2,05	2,21	2,06	2,59	1,90	2,46	1,88	1,10	1,32	1,91	1,25	1,28	1,67	1,20	0,87
	Max	2,16	2,24	2,27	2,88	2,01	2,62	2,10	1,40	1,59	2,11	1,46	1,55	1,72	1,28	0,90
	Mean	2,11	2,23	2,17	2,75	1,96	2,54	2,02	1,26	1,44	2,02	1,35	1,43	1,70	1,24	0,89
	SE	0,06	0,02	0,04	0,04	0,06	0,08	0,03	0,04	0,03	0,05	0,04	0,06	0,03	0,04	0,02
	SD	0,08	0,02	0,09	0,11	0,08	0,11	0,08	0,11	0,08	0,09	0,09	0,11	0,04	0,06	0,02
<i>Miniopterus schreibersii</i>	N	2	2	1	1			2	3	2	2	2	2			
	Min	1,44	1,72					1,46	0,79	0,92	1,38	0,80	0,85			
	Max	1,59	1,66					1,46	1,09	1,07	1,55	0,92	0,93			
	Mean	1,52	1,69	1,41	1,77			1,46	0,91	1,00	1,47	0,86	0,89			
	SE								0,09							
	SD								0,16							

Tabla 3. Medidas molares (en mm) de las especies de murciélagos identificadas; N: número de especímenes; Min: mínimo; Max: máximo; M: media; SE: error estándar; SD: desviación estándar.

Table 3. Molar measurements (in mm) of the identified bat species; N: number of specimens; Min: minimum; Max: maximum; M: media; SE: standard error; SD: standard deviation.

- ***Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) (murciélago ratonero grande)**

Se trata de la única especie que aparece en todos los niveles estudiados en este capítulo (material en Tabla 1), tanto en el yacimiento TG como en el SH, presentando además una abundancia relativamente alta (Tabla 2). Junto con *Myotis blythii*, esta especie forma el complejo de murciélagos ratoneros de gran tamaño que habitan Europa y la península ibérica y su talla las hace fácilmente distinguibles de otras especies del género. La distinción entre las dos especies hermanas *M. myotis* y *M. blythii* se basa principalmente en el tamaño ya que morfológicamente son muy similares, siendo *M. myotis* ligeramente mayor. El material asignado

a esta especie (ejemplos en Figura 7 y Figura 6c) se ha identificado en base al tamaño del esqueleto craneal (ver medidas de molares en Tabla 3). El esqueleto postcraneal asignado a *M. myotis* procede de los niveles GIIIa y LU-6, donde ésta es la única especie de murciélago ratonero de talla grande representada entre los restos craneales.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en toda la península ibérica, así como en el área continental de Europa occidental y central. En general, establece sus colonias en cavidades kársticas situadas en áreas boscosas, aunque caza en praderas, pastos y campos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Esta especie ha sido registrada en España a una altitud máxima de 2060 m s. n. m. (Sierra de Almirajara, Málaga), y actualmente es una especie muy frecuente en la meseta norte, donde se encuentra la Sierra de Atapuerca (Palomo et al. 2007).

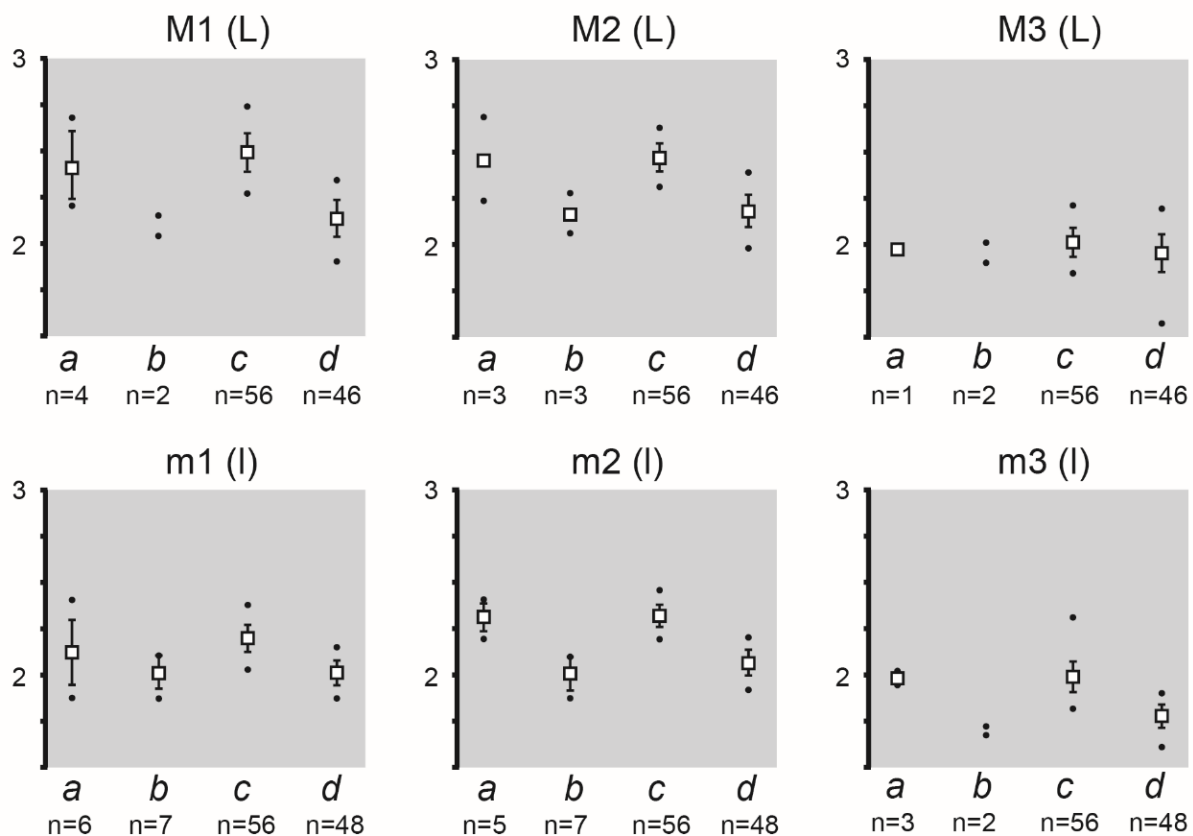


Figura 4. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: *M. myotis* fósiles de SH; b: *M. blythii* fósiles de SH; c: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); d: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.

Figure 4. Representation of the mean, the standard deviation and the minimum and maximum values for the length (in mm) of the three upper molars, M1 (L), M2 (L) and M3 (L), and the three lower molars, m1 (l), m2 (l) and m3 (l) of specimens of the *Myotis myotis/Myotis blythii* complex; a: fossil *M. myotis* from SH; b: fossil *M. blythii* from SH; c: extant individuals of *M. myotis* (data of Galán et al., 2018b); d: extant individuals of *M. blythii* (data from Galán et al., 2018b); n: number of measurements taken.

- ***Myotis blythii* Tomes, 1857 (murciélago ratonero mediano)**

Esta especie es similar en morfología a *Myotis myotis*, aunque presenta tamaños ligeramente inferiores. El material asignado a *M. blythii* (Tabla 1) procede únicamente de la unidad LU-11, a techo de la secuencia de SH (Tabla 2). Los restos asignados a esta especie

(ejemplo en Figura 6h) se han identificado en base al tamaño de los restos craneales (ver tamaños de molares en Tabla 3).

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en casi toda la península ibérica, así como en el área de influencia mediterránea de Europa y Asia. En general, establece sus colonias en cavidades kársticas localizadas en entornos de pradera, estepa y hábitats abiertos en general (también áreas agrícolas), y evita las grandes masas forestales donde domina *M. myotis* (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). La presencia a mayor altitud registrada en España es 2100 m s. n. m. en Sierra Nevada, y la colonia de cría a mayor altitud conocida en el país se sitúa a 1380 m s. n. m., en el Sistema Central (Palomo et al. 2007). Al igual que *M. myotis*, *M. blythii* también aparece en toda la meseta norte, aunque con menor frecuencia (Palomo et al. 2007).

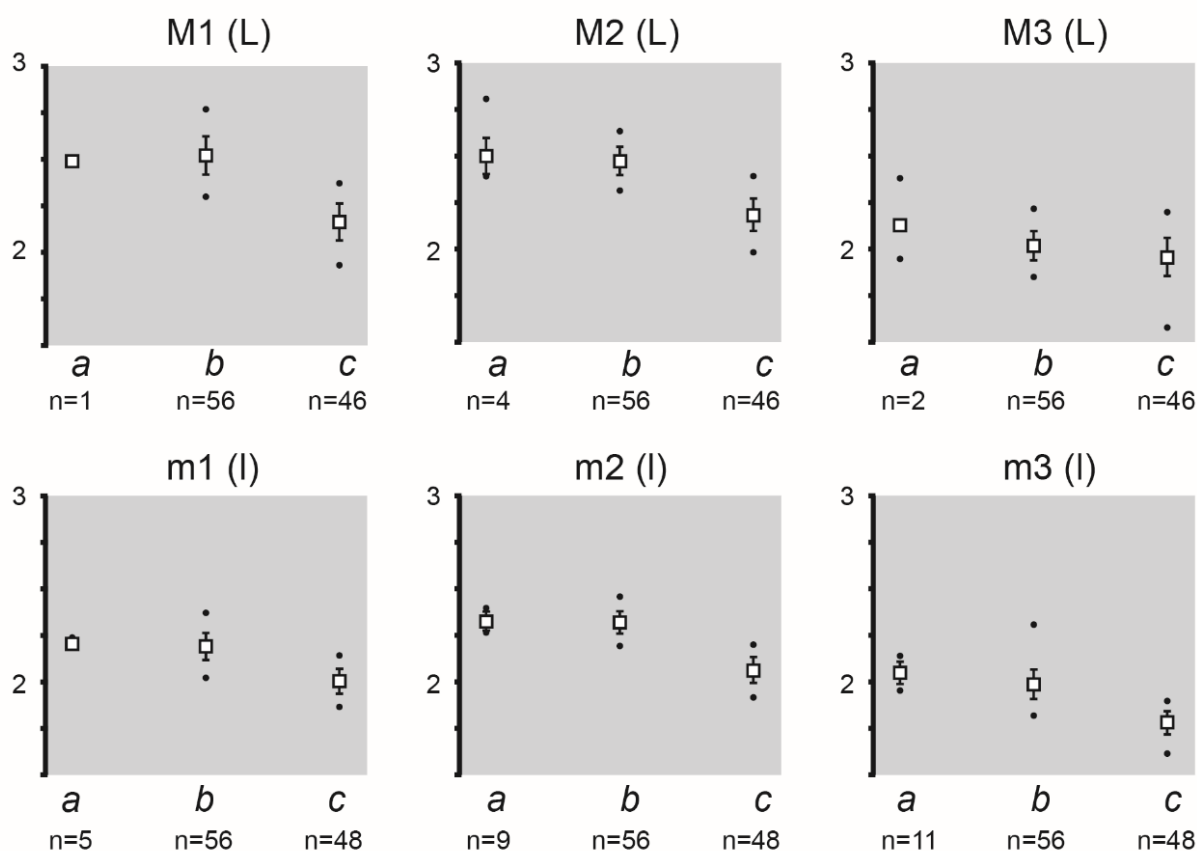


Figura 5. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: especímenes fósiles de TG; b: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); c: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.

Figure 5. Representation of the mean, the standard deviation and the minimum and maximum values for the length (in mm) of the three upper molars, M1 (L), M2 (L) and M3 (L), and the three lower molars, m1 (l), m2 (l) and m3 (l) of specimens of the *Myotis myotis/Myotis blythii* complex; a: fossil specimens from TG; b: extant individuals of *M. myotis* (data of Galán et al., 2018b); c: extant individuals of *M. blythii* (data from Galán et al., 2018b); n: number of measurements taken.

- *Myotis myotis/blythii*

Algunos restos pertenecientes a murciélagos ratoneros de talla grande (Tabla 1) y procedentes de la unidad LU-11 de la secuencia de SH (donde se han identificado restos craneales pertenecientes tanto a *M. myotis* como a *M. blythii*) no han podido ser asignados de forma

inequívoca a una de las dos especies debido a su estado de conservación fragmentario (en el caso de algunas piezas dentales), por pertenecer a individuos infantiles (como en el caso de cinco mandíbulas con dentición decidua o dentición permanente en erupción) o por ausencia de trabajos descriptivos previos (como en el caso de los restos del esqueleto postcranial). Así, se han mantenido la asignación abierta para estos especímenes (Tabla 2).

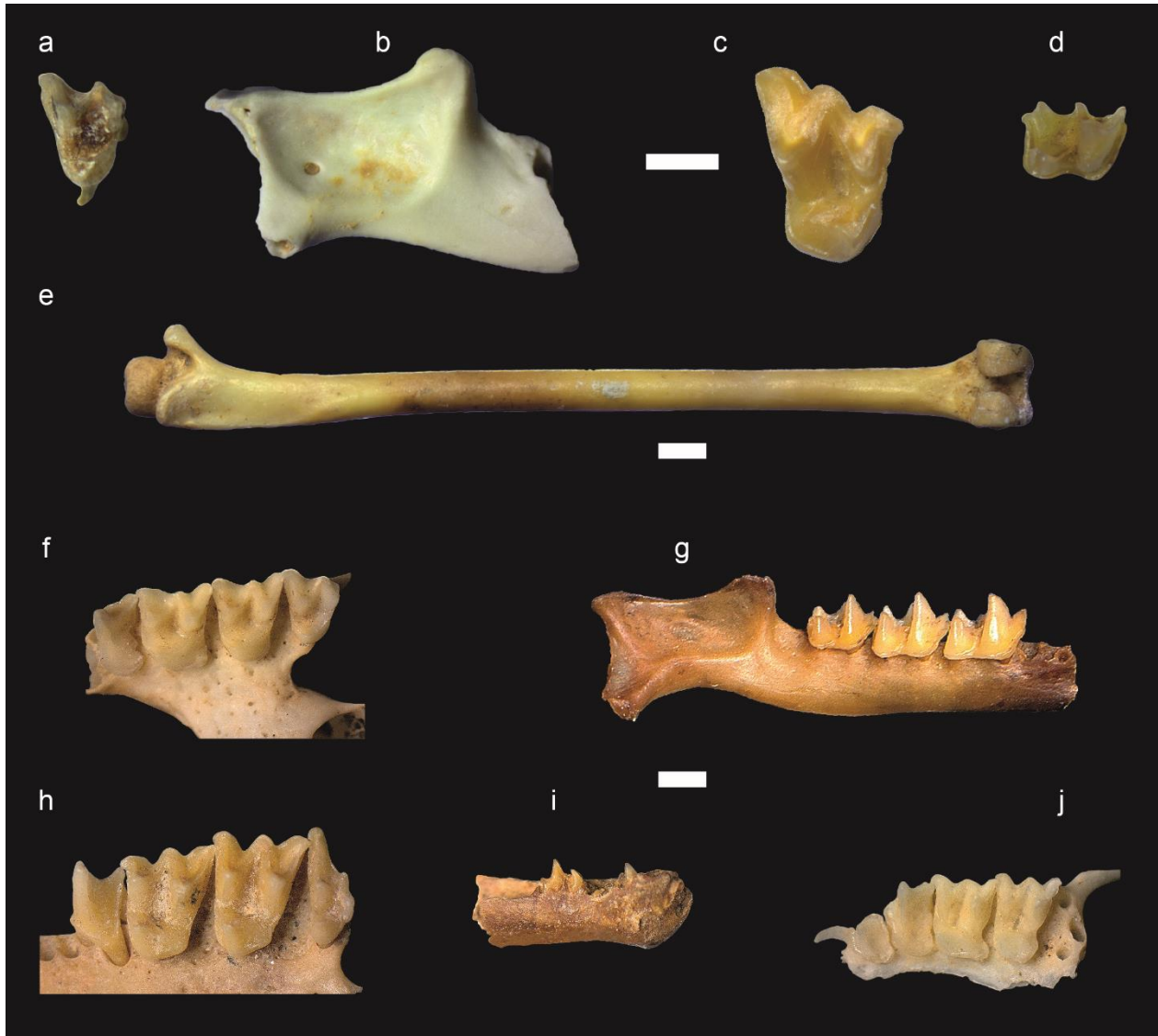


Figura 6. Ejemplo de restos craneales y postcraneales del orden Chiroptera de SH; a: M3 (I), *Rhinolophus mehelyi* (LU6-6); b: rama mandibular (D), *R. mehelyi* (LU6-6); c: M1 (D), *Myotis myotis* (LU6-6); d: m2 (D), *Miniopterus schreibersii* (LU6-6); e: fémur (D), *M. schreibersii* (LU-6); f: maxilar (I), *R. mehelyi* (LU-11); g: mandíbula (D) con m1, m2 y m3, *Rhinolophus euryale* (LU-11); h: maxilar (I), *Myotis blythii* (LU-11); i: fragmento mandíbula infantil (D) con dentición decidua, *M. myotis/blythii* (LU-11); j: maxilar (I) con P3, P4, M1 y M2, *M. schreibersii* (LU-11). Escala=1 mm.

Figure 6. Example of cranial and postcranial remains of order Chiroptera from SH; a: M3 (Left), *Rhinolophus mehelyi* (LU6-6); b: mandibular branch (Right), *R. mehelyi* (LU6-6); c: M1 (R), *Myotis myotis* (LU6-6); d: m2 (R), *Miniopterus schreibersii* (LU6-6); e: femur (R), *M. schreibersii* (LU-6); f: maxilla (L), *R. mehelyi* (LU-11); g: mandible (R) with m1, m2 and m3, *Rhinolophus euryale* (LU-11); h: maxilla (L), *Myotis blythii* (LU-11); i: fragment of infant mandible (R) with deciduous dentition, *M. myotis/blythii* (LU-11); j: maxilla (L) with P3, P4, M1 and M2, *M. schreibersii* (LU-11). Scale = 1 mm.

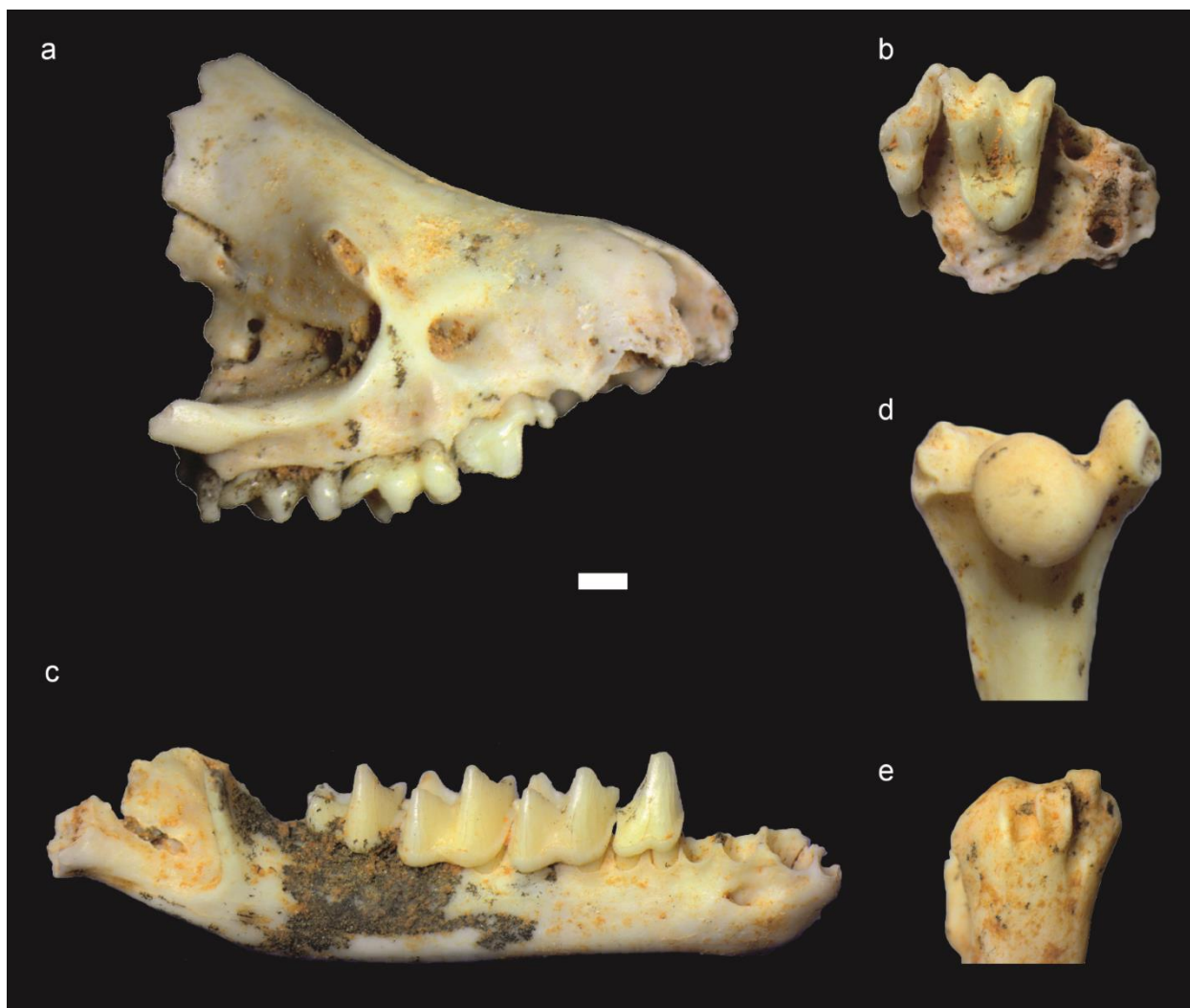


Figura 7. Ejemplo de restos craneales y postcraneales del orden Chiroptera de TG (GIIIa), especie *Myotis myotis*; a: fragmento de cráneo; b: fragmento maxilar (D) con M2 y M3; c: mandíbula (D) con p4, m1, m2 y m3; d: epífisis proximal de húmero (D); e: epífisis distal de radio (I). Escala=1 mm.

Figure 7. Example of cranial and postcranial remains of order Chiroptera from TG (GIIIa), species *Myotis myotis*; a: skull fragment; b: maxillary fragment (Right) with M2 and M3; c: mandible (R) with p4, m1, m2 and m3; d: humerus proximal epiphysis (R); e: radius distal epiphysis (Left). Scale = 1 mm.

3.1.3. Miniopteridae Dobson, 1875

3.1.3.1. *Miniopterus* Bonaparte, 1837

Este género posee dentición nyctalodonta y fórmula dental 2.1.2.3/3.1.3.3. Su cráneo se distingue de otros nyctalodontos de talla media por el rostro achatado y la cavidad craneal alta con el área frontal subvertical. Los molares superiores presentan talón sin hipocono. P3 y p3 poseen tres y dos raíces respectivamente, frente a los de las otras especies de quirópteros identificadas en este estudio, con una sola raíz. Los molares inferiores presentan un cíngulo irregular, grueso en el trigónido y fino en el talónido (Figura 7a).

- ***Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817 (murciélago de cueva)**

Esta es la única especie del género presente en Europa y la península ibérica. Aparece de manera frecuente en las unidades analizadas del yacimiento SH, con una abundancia

relativamente alta (Tabla 2). En contorno oclusal el C es ovalado, y la corona presenta surcos longitudinales profundos tanto en la cara lingual como en la labial. P4, M1 y M2 poseen talones bien desarrollados donde el cóngulo se engrosa relativamente (Figura 6j). El cóngulo lingual del P4 presenta un apuntamiento en la zona de unión con la arista entre las caras anterior y posterior, en forma de cúspide extra (Figura 6j). El contorno oclusal del p4 es triangular. Los molares inferiores presentan un trigónido relativamente cerrado, con cóngulo lingual; en el talónido, la posición del entocónido es siempre más hacia lingual que la del hypoconúlido (Figura 6d). La rama mandibular tiene forma cuadrada con los procesos coronoides y articular a similar altura, y la unión con el cuerpo mandibular forma un ángulo bien marcado. El húmero se caracteriza por presentar una epífisis distal con un proceso estiloides largo y aplanado en forma de pala, con la fosa del olecranon y el surco entre el cóndilo y el epicóndilo muy marcados y profundos. El fémur posee una cabeza proyectada anteriormente, y ligeramente aplanada en el borde distal; la epífisis distal presenta cóndilos distales casi simétricos, de contorno subrectangular y más reducidos longitudinalmente que otros vespertilionoideos (Figura 6e).

Distribución y hábitat actual: está presente en toda la península ibérica, aunque es más abundante en la franja mediterránea y la mitad sur peninsular, y se distribuye de forma continua a lo largo de la Europa mediterránea, el norte de África y Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Aunque ocupa toda la variedad de hábitats tanto en el dominio termomediterráneo como supramediterráneo, en conjunto muestra en preferencia por las zonas boscosas (Dietz et al. 2009). Es una especie típicamente cavernícola, que en España ha sido citada desde el nivel del mar hasta los 1400 m de altitud, y de la que existen numerosas citas de su presencia en la actualidad en la mitad norte peninsular (Palomo et al. 2007).

3.2. Observaciones tafonómicas

El conjunto de huesos fósiles de quirópteros recuperados e identificados se compone de elementos desarticulados pertenecientes tanto al esqueleto craneal como al postcraneal. Los huesos presentan coloraciones que varían desde el blanco hasta el castaño oscuro y negro y aparecen en general fracturados (Figura 6, 7). Aunque escasos, en todas las unidades estudiadas aparecen puntualmente restos completos de huesos largos (fémures y húmeros) y del cráneo. El patrón de abundancia relativa de los distintos elementos esqueléticos representados varía entre las distintas unidades estudiadas. Se observa una pérdida diferencial del esqueleto postcraneal frente al craneal en GIIIa y en LU-11, mientras que en LU-6 predominan los elementos del esqueleto postcraneal (Figura 8). En los dos primeros casos el valor más alto de abundancia relativa es para la mandíbula, seguido en GIIIa por el húmero y el radio y en LU-11 por el maxilar, el esternón y el fémur (Figura 8); por otro lado, el elemento más abundante en SU-6 es el fémur, seguido por la mandíbula, los morales y los metacarpos (Figura 8). Dos restos puntuales procedentes de SH presentan marcas de disolución.

La proporción de grupos de edad representados en base al desgaste dental varía en función del taxón estudiado, aunque se observan algunos patrones: en general, hay una predominancia de individuos adultos y ausencia de adultos mayores para todas las especies; la excepción es *Rhinolophus mehelyi*, en la que predominan los individuos subadultos tanto en LU-6 como en LU-11, y aparecen adultos mayores en LU-11 (Figura 9). Además, en la unidad LU-11 se han recuperado cinco mandíbulas correspondientes a un mínimo de 4 individuos con

asignación abierta *Myotis myotis/blythii* y caracteres infantiles (dentición decidua, Figura 6i, o dentición permanente en erupción).

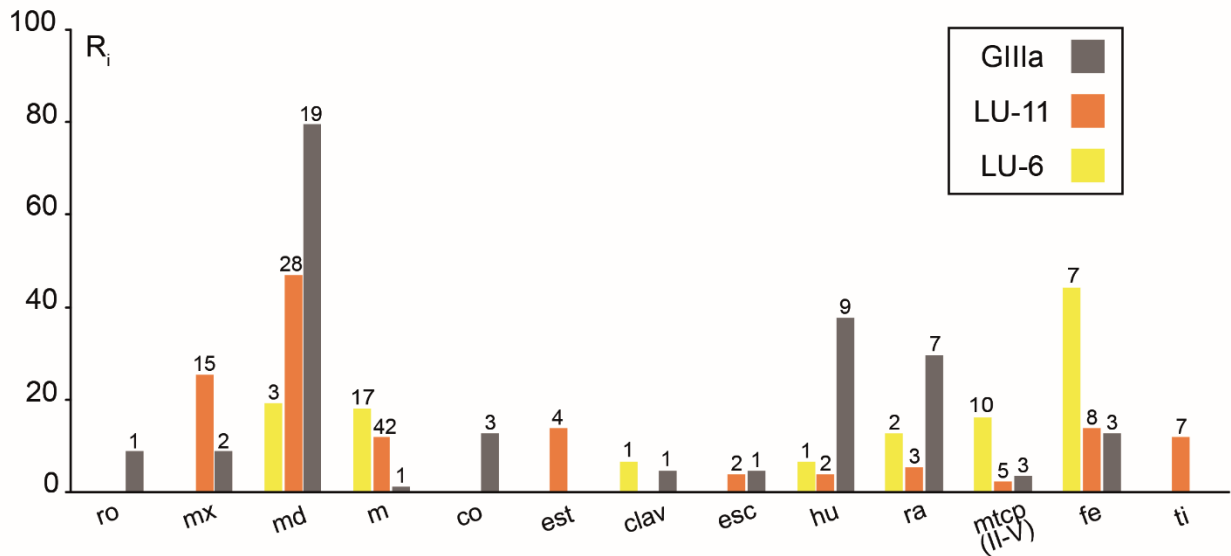


Figura 8. Composición del registro de cada unidad litoestratigráfica en términos de abundancia relativa (Ri) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra; cr: cráneo; mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; bu: bulla timpánica; est: esternón; clav: clavícula; esc: escápula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2º a 5º; fe: fémur; ti: tibia.

Figure 8. Composition of the assemblage of each lithostratigraphic unit in terms of relative abundance (Ri) of the main skeletal elements present, the absolute number of elements is indicated over each bar; cr: cranium; mx: maxilla; md: mandible; m: molar; bu: tympanic bulla; est: sternum; clav: clavicle; esc: scapula; hu: humerus; ra: radius; mtcp (II-V): metacarpals 2nd to 5th; fe: femur; ti: tibia.

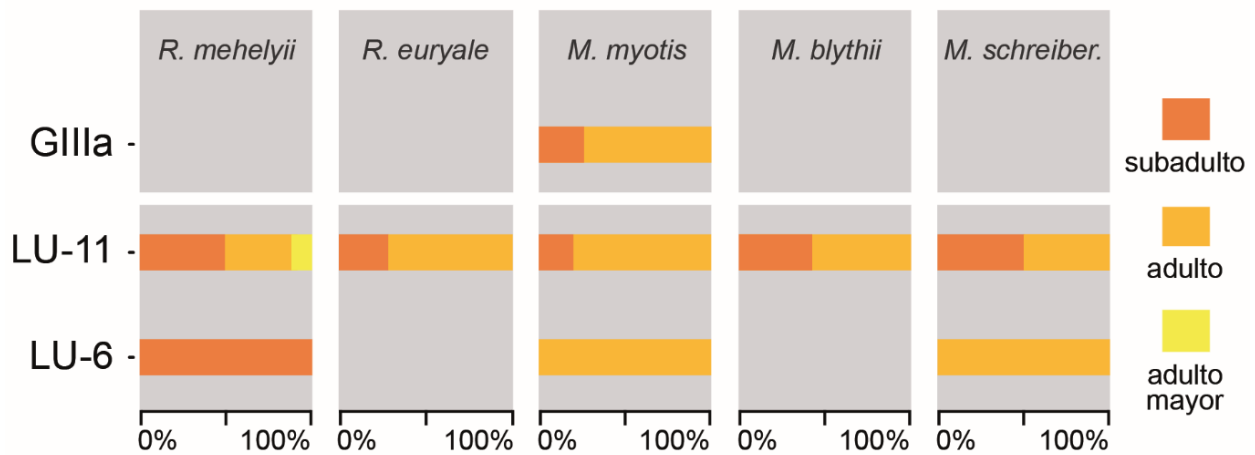


Figura 9. Porcentaje (%) que representa cada grupo de edad basado en el desgaste dental (subadulto, adulto, adulto mayor) en cada especie en las tres unidades estudiadas.

Figure 9. Percentage (%) represented by each age group based on dental wear (subadults, adults, old adults) in each species in the three studied units.

3.3. Aproximación paleoambiental

Las especies del orden Chiroptera registradas en las unidades estudiadas aparecen en la actualidad distribuidas a lo largo de la península ibérica y Europa (Dietz et al. 2009; Palomo et

al. 2007). Se trata en todos los casos de especies típicamente cavernícolas (Tabla 4), algunas de ellas (como *Myotis myotis*, *Myotis blythii* y *Miniopterus schreibersii*) con tendencia a formar grandes agrupaciones (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). En el caso del yacimiento de SH, las asociaciones registradas tanto en LU-6 como en LU-11 son típicamente mediterráneas, con presencia de las especies termófilas (Figura 10) *Rhinolophus mehelyi* y *Miniopterus schreibersii* (Palomo et al. 2007).

Especie	AS	AH	Bo	Ac	Ro
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	60	0	20	0	20
<i>Rhinolophus euryale</i>	0	0	80	0	20
<i>Myotis myotis</i>	0	0	80	0	20
<i>Myotis blythii</i>	0	80	0	0	20
<i>Miniopterus schreibersii</i>	20	20	40	0	20

Tabla 4. Porcentajes de preferencia por cada tipo de hábitat atribuidos a cada especie de acuerdo con Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.

Table 4. Percentages of habitat preferences attributed to each species according to Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: open and dry environment; AH: open and humid environment; Bo: forest and transitional environment; Ac: aquatic and edge environment; Ro: rocky environment.

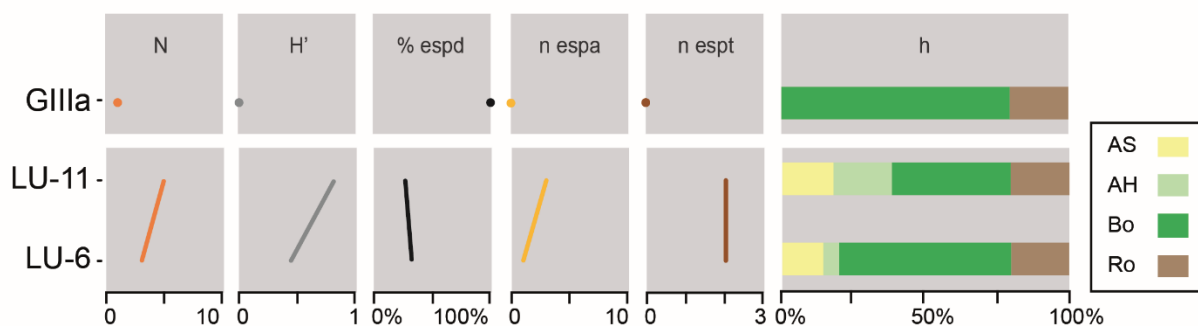


Figura 10. Indicadores de paleodiversidad y paleoambiente analizados sobre la asociación de quirópteros de cada unidad. N: número de especies; H': índice de Shannon-Wiener; % espd: porcentaje que representa los individuos de la especie más abundante sobre el total; n espa: número de especies accidentales (menos de 10 individuos en todas las unidades); n espt: número de especies termófilas; h: porcentajes atribuidos a cada tipo de hábitat mediante la aplicación del método de ponderación de hábitats; AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.

Figure 10. Palaeodiversity and palaeoenvironmental indicators analysed on the association of bats of each unit. N: number of species; H': Shannon-Wiener index; % espd: percentage represented by the individuals of most abundant species on the total; n espa: number of rare species (less than 10 individuals in all units); n espt: number of thermophilic species; h: percentages attributed to each type of habitat through the application of the habitat weighting method; AS: open and dry environment; AH: open and humid environment; Bo: forest and transition environment; Ac: aquatic and edge environment; Ro: rocky environment.

Todas las especies muestran en general preferencia por los hábitats forestales (Tabla 4; Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007), aunque es remarcable el incremento de la presencia de especies con preferencia por ambientes más abiertos en LU-11 en comparación con LU-6 (Figura 10): *R. mehelyi*, que pasa a ser la especie dominante en esta unidad, y *Myotis blythii*, ausente en la unidad anterior (Tabla 2). En el caso de *Myotis myotis* como única especie

identificada en GIIIa, se trata de un murciélago ampliamente distribuido en Europa y España que en general muestra preferencia por los hábitats de tipo boscoso o de borde (Tabla 4; Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Se aprecian así importantes diferencias en la paleobiodiversidad registrada en las distintas unidades, siendo este valor máximo en la unidad LU-11 del yacimiento SH y mínimo en la unidad GIIIa del yacimiento TG (Figura 10).

4. Discusión

4.1. Origen de la acumulación

En los dos yacimientos estudiados (unidades LU-6 y 11 de SH, y subunidad GIIIa de TG) se observa una pérdida diferencial de elementos esqueléticos, mientras que los elementos preservados corresponden mayoritariamente a aquellos huesos con una durabilidad potencial mayor: mandíbulas, húmeros, radios y fémures (todos entre los huesos más robustos dentro del esqueleto en general liviano de los quirópteros, López-García et al. 2011d). La ausencia prácticamente total de marcas de disolución, así como la presencia de especies únicamente cavernícolas, apunta en los tres casos estudiados a un origen de la acumulación por muerte natural de los individuos que ocupaban la cueva como refugio (Galán et al. 2016a; Galán et al. 2018a; López-García et al. 2011d). La pérdida de los elementos más frágiles estaría ocasionada por procesos destructivos dentro de la dinámica del karst (e.g. transporte o disolución por fluidos ácidos). La proporción entre quirópteros y otros pequeños mamíferos registrados difiere entre los dos yacimientos. Tanto en LU-6 como en LU-11, los quirópteros representan un porcentaje muy elevado sobre el total de la microfauna registrada, especialmente en LU-11 (Cuenca-Bescós et al. 1997). Por el contrario, en el yacimiento TG en general (y el nivel GIIIa en particular) los restos de quirópteros son mucho menos abundantes que los de otros pequeños vertebrados (Cuenca-Bescós & García, 2007; Cuenca-Bescós et al. 1999a). La diferente situación de los dos yacimientos dentro del conjunto del sistema kárstico puede explicar esta diferencia: SH es una cavidad profunda considerablemente alejada de la zona de entrada a la cueva y por lo tanto con menor cantidad de aportes del exterior, mientras que TG se encontraba próxima a la zona de entrada, como atestiguan el origen alóctono de los niveles GII y GIII (Pérez-González et al. 1995, 1999, 2001) y los diversos horizontes de ocupación humana registrados en ellos (García-Medrano et al., 2014, 2015, 2017; entre otros). Por último, los grupos de edad representados en las asociaciones también apuntan a un uso diverso de las cavidades para cada momento. En la unidad litoestratigráfica LU-6 de SH, aunque el número total de individuos es muy bajo y por tanto poco significativo, se intuye una diferencia entre el tipo de uso de las tres especies: como refugio fuera de la temporada de cría e hibernación en los casos de *Myotis myotis* y *Miniopterus schreibersii* (solo adultos), y refugio de maternidad en el caso de *Rhinolophus mehelyi* (solo subadultos). En la unidad litoestratigráfica LU-11 de SH, la composición fragmentada en *R. mehelyi* es propia de una colonia de hibernación (todos los grupos de edad representados), mientras que los individuos infantiles con asignación abierta *Myotis myotis/blythii* son indicativos de una colonia de cría para una o ambas especies; la proporción entre los grupos de edad representados para *M. schreibersii* y *Rhinolophus euryale*, predominantemente adultos con presencia de subadultos, probablemente indique el uso como refugio fuera de la temporada de cría e hibernación. Este mismo patrón (predominancia de adultos con presencia limitada de subadultos) se observa en la especie *M. myotis* en el nivel

GIIIa; como en el caso anterior, probablemente empleara la cavidad como refugio fuera de la temporada de cría e hibernación.

4.2. Registro de quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio en la mitad norte peninsular

Estos resultados permiten completar las listas faunísticas de los dos yacimientos aquí estudiados. En el caso de SH, se confirma la presencia de *R. mehelyi*, *M. myotis* y *M. schreibersii* (Cuenca-Bescós & Laplana, 1997; Cuenca-Bescós et al. 1994; Gil & Sesé, 1991) en las dos unidades estudiadas (LU-6 y LU-11), mientras que la lista de quirópteros se amplía para la unidad LU-11 con la identificación de las especies *Rhinolophus euryale* y *M. blythii*. En el caso de TG, nivel GIIIa, se registra la presencia de *Myotis myotis* (antes citado como *Myotis* sp., Cuenca-Bescós & García, 2007) como único quiróptero en esta subunidad, aunque el número de muestras estudiadas en GIIIa es reducido y futuros trabajos podrían ampliar la lista faunística. En cuanto a la paleodiversidad, destaca que la proporción entre las distintas especies representadas en SH (donde *M. myotis* es dominante en LU-6 y *R. mehelyi* es dominante en LU-11) es mucho más igualitaria que en la mayor parte del registro del Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca, donde *M. myotis* es la especie dominante con mucha diferencia (situación observada en la Unidad Inferior Roja de TE, Galán et al. 2016a; y a lo largo de la secuencia de TD, Capítulo 4).

Los resultados de este trabajo corroboran una asociación faunística de quirópteros en el Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca basada en la tríada de especies *Myotis myotis*, *R. mehelyi* y *Miniopterus schreibersii* (Galán et al. 2016a, Capítulo 4) que no es habitual en el registro de otras localidades de la mitad norte de la península ibérica en esta cronología (Tabla 6, Capítulo 4). La importante representación de *R. mehelyi* en SH (LU-6 y LU-11) así como a lo largo del Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca (Cuenca-Bescós & Laplana 1997; Galán et al. 2016a; capítulo anterior) contrasta con la ausencia de citas de esta especie en otros yacimientos de la mitad norte peninsular con cronología Pleistoceno Medio (Tabla 6, Capítulo 4). La presencia de *Rhinolophus euryale* en LU-11 revierte interés para la comprensión de la historia de esta especie en la península ibérica: ha sido citada puntualmente en el Pleistoceno Inferior inicial del sur de España (Almenara Casablanca 1, Agustí et al. 2011; Cueva Victoria, Sevilla 2012) y aparece ocasionalmente en yacimientos del Pleistoceno Superior de toda la península (Gabasa, Blasco-Sáncho 1995; Los Casares, Mingo-Álvarez et al. 2014; Cuenca-Bescós et al. 2016a; Los Batanes, Galán et al. 2018a; El Reguerillo y La Carihuela, Sevilla 1988), pero se trata del único registro del Pleistoceno Medio. No obstante, estos resultados deben ser tomados con cautela debido a la incongruencia entre las dataciones obtenidas para la unidad LU-11 en distintos trabajos (Arnold et al. 2014; Bischoff et al. 1997). Los resultados de este trabajo reafirman la gran estabilidad de las poblaciones de *M. myotis* a lo largo del Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca (Galán et al. 2016a; Capítulo 4), que de nuevo contrasta con la escasez de registro de esta especie en el resto de la mitad norte peninsular en estas cronologías (tan solo se citan especímenes con asignación abierta *M. myotis/blythii* en los yacimientos de Prádena y Guardo, Sevilla 1988). La abundancia de *M. schreibersii* en SH es relativamente baja y está ausente en GIIIa, una tendencia observada también a techo de la secuencia de TD, unidad TD10 (Capítulo 4). Por último, la especie *Myotis blythii* ha sido identificada en la unidad superior de SH (LU-11) junto con ejemplares de su especie hermana *Myotis myotis*. La asignación de restos fragmentarios de murciélagos

ratoneros a la especie *Myotis blythii* (morfológicamente muy similar a *M. myotis*) en yacimientos de edad Pleistoceno Inferior y Medio de la península ibérica revierte cierta controversia. Ambas especies están cercanamente emparentadas, y los datos actuales apuntan a una separación de los dos taxones a partir de un ancestro común fechado mediante estudios moleculares en unos 560 ka BP (Bogdanowicz et al. 2009). Mediante un proceso especiación alopátrida, las poblaciones dispersas en refugios glaciares dieron lugar en Europa Occidental a la especie *M. myotis*, y en Asia a *M. blythii* s. l. (para una visión ampliada de la historia evolutiva de este complejo de especies, ver Furman et al. 2014); esta última no penetraría en la península ibérica hasta el Holoceno, procedente del este de Europa (Benda & Horáček 1995; Topál & Ruedi 2001). Sin embargo, los resultados de este trabajo, unidos a otras citas procedentes de yacimientos españoles del Pleistoceno Inferior (Almenara Casablanca 3, Agustí et al. 2011), Medio (TEURU, López-García et al. 2011b; Mollet I (5), López-García et al. 2014c; Maroto et al. 1987) y Superior (L'Arbreda, Cova Colomera, López-García 2011) contradicen esta visión. Por otro lado, es llamativa la ausencia de *M. blythii* a lo largo de las secuencias bien estudiadas de Sima del Elefante-TELRU y TD (Galán et al. 2016a; Capítulo 4). De nuevo, debe ser tenida en cuenta la incongruencia entre las dataciones obtenidas para la unidad LU-11 en distintos trabajos (Arnold et al. 2014; Bischoff et al. 1997), aunque en todo caso la fecha más reciente asignada en la literatura para esta unidad se encontraría todavía en una cronología anterior al momento de llegada de la especie *M. blythii* a la península ibérica establecido en Benda & Horáček (1995); Topál & Ruedi (2001). Considerados en conjunto los datos procedentes del registro fósil y del estudio genético del complejo de especies *Myotis myotis/blythii*, es probable que nos encontremos ante un escenario complejo en su historia evolutiva y distribución paleogeográfica que podría comprender diversos episodios de desaparición y aparición de las poblaciones de *Myotis blythii* en la península ibérica. Por tanto, se hace necesaria la realización de estudios más extensos y la revisión del material con asignación abierta y/o dudosa. Por último, la unidad LU-11 del yacimiento de SH supone el primer registro de ambas especies en España en un mismo yacimiento y nivel.

4.3. Aproximación paleoambiental e impacto antrópico

La composición del paisaje basada en la asociación de quirópteros fósiles muestra una gran diferencia entre SH y TG, con un paisaje parcheado con alternancia de hábitats abiertos y boscosos en el primer caso y uno mucho más homogéneo dominado por el hábitat de bosque y las zonas de transición en el segundo (Figura 9). Los pequeños mamíferos no quirópteros recuperados en SH indican la predominancia de hábitat de bosque (*Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*) con presencia de algunas zonas abiertas y secas (*Allocrietus bursae*) en la unidad LU-6, mientras que en LU-11 solo aparece *Apodemus sylvaticus* (Cuenca-Bescós et al. 1997); se trata de unos resultados similares a los indicados por la asociación de quirópteros. Por otro lado, los pequeños mamíferos no quirópteros registrados en la unidad GIII del complejo Galería-Zarpazos muestran una predominancia de los paisajes abiertos, tanto secos (*Terricola*, *Allocrietus*) como húmedos (*Microtus*, *Iberomys*) (Cuenca-Bescós et al. 1999a; Galindo-Pellicena et al. 2011), lo que contrasta con la preferencia por hábitats de bosque de la única especie de quiróptero presente en esta unidad (*Myotis myotis*). Es interesante comparar los resultados de este trabajo en SH y TG con la aproximación obtenida a partir de la asociación de quirópteros de la unidad TD10 de TD (cuya base sería parcialmente sincrónica con LU-11 o ligeramente más reciente, y cuyo techo es sincrónico a GIII), en la que se observa una

composición del paisaje homogénea y predominantemente boscosa (Capítulo 4) y donde, sin embargo, otros indicadores indirectos (herpetofauna y pequeños mamíferos) indican una composición del paisaje más variada y con más presencia de zonas abiertas (Blain et al. 2008; 2009; Cuenca-Bescós et al. 2005; 2011; ver síntesis en Capítulo 4, Tabla 5). Las asociaciones de quirópteros de los dos yacimientos aquí estudiados (SH y TG) muestran un deterioro de la paleocomunidad en la unidad más reciente, GIIIa, donde tan solo *Myotis myotis* aparece registrado (Figura 10). Si consideramos en conjunto estos resultados con los obtenidos para la parte alta de la secuencia de TD (unidades TD8 a TD10), se puede apreciar un descenso paulatino de la diversidad de los quirópteros de la Sierra de Atapuerca desde el comienzo del Pleistoceno Medio hacia épocas más recientes, con los valores más altos en TD8 (Capítulo 4), seguidos por SH, una fuerte reducción en la unidad TD8-9, diversidad baja y cambio del tipo de fauna registrada en TD10 (Capítulo 4) y mínima diversidad en la unidad GIII de TG. Por otro lado, en SH están presentes las principales especies termófilas del Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca (*R. mehelyi* y *M. schreibersii*) mientras que estas especies están ausentes tanto en la unidad TD10 de TD (Capítulo 4) como en la unidad GIIIa de TG. Así pues, se puede reconocer en los yacimientos de Atapuerca un proceso común de disminución en la paleodiversidad de los quirópteros y desaparición de las especies termófilas, que se inicia a comienzos del Pleistoceno Medio y se intensifica a lo largo de este periodo. Este declive en las comunidades de quirópteros se ha puesto, en el caso de la Gran Dolina, en relación con un aumento de las condiciones de aridez, así como con la presencia de pulsos fríos (Capítulo 4). El deterioro climático en este momento podría ser también el causante de la baja diversidad observada en GIIIa, de cronología más reciente.

Por último, existen evidencias en el registro fósil europeo de la influencia del ser humano sobre las comunidades de quirópteros que compartían refugio en una misma cueva (López-García et al. 2011d; Rossina 2006; Salari 2010; entre otros). En el caso de Atapuerca, se ha observado una relación entre la explotación humana intensiva de la Gran Dolina en TD10 y un descenso en la diversidad y presencia de quirópteros, así como un cambio en el tipo de uso de la cueva por parte de estos, de refugio anual a refugio estacional de hibernación (Capítulo 4). En la unidad GIIIa, donde se ha constatado la ocupación humana esporádica de la cueva (García-Medrano et al. 2014, 2015, 2017), se registra así mismo una escasa diversidad de quirópteros, con solo una especie representada, pero las características de la acumulación apuntan a un uso diferente de la cueva, como refugio fuera de la temporada de cría e hibernación.

5. Conclusiones

En este trabajo se estudian los quirópteros fósiles de los yacimientos Sima de los Huesos y Trinchera-Galería del Pleistoceno Medio de Atapuerca. Este estudio ha permitido aportar nuevos datos completando las listas faunísticas de ambos yacimientos. En la Sima de los Huesos se han identificado cinco especies: *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus euryale*, *Myotis myotis*, *Myotis blythii* y *Miniopterus schreibersii*. En el nivel GIIIa de Trinchera-Galería se ha identificado una única especie: *M. myotis*. Los especímenes acumulados proceden de individuos que murieron en el interior de la cavidad por causas naturales durante el uso de dichas cavidades como refugio. Los resultados obtenidos en este trabajo refuerzan por un lado la idea de una asociación faunística de quirópteros en el Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca basada en la tríada de especies *M. myotis*, *R. mehelyi* y *M. schreibersii*; por otro, la gran

estabilidad de la población de *M. myotis* en la zona a lo largo de este periodo. La elevada frecuencia de *R. Mehelyi* y *M. myotis* en Atapuerca contrasta con la escasez de citas de estas especies en el registro del Pleistoceno Inferior y Medio de la mitad norte peninsular. Así mismo, otras dos especies poco frecuentes en registros de esta cronología en España han sido identificadas en la unidad LU-11 de la Sima de los Huesos: *R. euryale* y *M. blythii*. En el primer caso, la presencia de *R. euryale* en la localidad de Atapuerca cubriría el vacío de registro de esta especie en España desde el inicio del Pleistoceno Inferior hasta el Pleistoceno Superior conocido hasta ahora. En el segundo, la presencia de *M. blythii* sugiere un proceso más complejo en la historia evolutiva de esta especie y su especie hermana *M. myotis*, con diversos episodios de aparición y desaparición de *M. blythii* en la península ibérica a lo largo del Pleistoceno. De cara a resolver el puzle de la historia evolutiva de este complejo de especies se hace necesaria la realización de futuros estudios de ampliación de muestra, así como de revisión del material pleistoceno ibérico con asignación abierta o dudosa.

Por otro lado, los indicadores paleoambientales basados en las asociaciones de quirópteros analizados en este trabajo corroboran la existencia de un proceso de disminución en la paleodiversidad de los quirópteros y desaparición de las especies termófilas a partir del inicio del Pleistoceno Medio, común a los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, que se intensifica a lo largo de este periodo y que puede relacionarse con un proceso de deterioro climático (aumento de la aridez y pulsos fríos). Por último, aunque algunas semejanzas en el tipo de asociación de quirópteros entre la unidad TD10 de la Gran Dolina y la subunidad GIIIa de Trinchera-Galería apuntan a una posible influencia antrópica en las paleocomunidades de quirópteros de este último yacimiento, es necesario realizar estudios futuros ampliando la cantidad de muestras analizadas a lo largo de toda la secuencia para obtener a resultados concluyentes.

Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Superior del yacimiento de la Cueva Aguilón P7 (Zaragoza, España)

6

Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain)

Los murciélagos (Chiroptera, Mammalia) son una fuente valiosa e independiente de información paleoambiental en los yacimientos cuaternarios, ya que las acumulaciones de murciélagos fósiles no tienen necesariamente el mismo origen que las de otros pequeños mamíferos. En este trabajo se presenta una pequeña colección de murciélagos (NMI 15) del relleno sedimentario de la cueva P7 de Aguilón o AGP-7 (Zaragoza, España) de edad Pleistoceno Superior (MIS 3). Ésta es una de las raras localidades al sur del río Ebro (margen derecha) con pistas de neandertales; por lo que los datos paleoambientales proporcionados en este trabajo son de gran interés. Se han identificado nueve taxones de murciélagos. *Rhinolophus ferumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis* cf. *bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus kublii/nathusii*, y *Miniopterus schreibersii*. La presencia de un alto número de especímenes subadultos de las primeras cuatro especies sugiere la presencia de colonias reproductoras. La diversidad sorprendentemente alta de la muestra indica una cobertura vegetal variada y una humedad relativamente alta para la etapa MIS 3 en la región.

Bats (Chiroptera, Mammalia) are a valuable and independent source of palaeoenvironmental information in Quaternary sites because bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as those of other small mammals. Here, we report a small collection of bats (MNI 15) from a cave infill of the Aguilón P7 (AGP-7) site (Zaragoza, Spain) dated Late Pleistocene (MIS 3). This is one of the rare localities south of the Ebro River (right bank) with Neanderthal tracks; therefore, the palaeoenvironmental data provided here may help us to understand Neanderthal history. Nine bat taxa were identified, viz. *Rhinolophus ferumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis* cf. *bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus kublii/nathusii*, and *Miniopterus schreibersii*. The presence of a high number of subadults individuals of the first four species suggests the presence of breeding colonies. The surprisingly high diversity of the sample indicates a variegated vegetation cover and relatively high humidity for the MIS 3 stage in the region.

1. Introduction

Bat fossil remains (Chiroptera, Mammalia) are interesting palaeoenvironmental indicators in Quaternary sites mainly due to their specific habitat preferences. Bats are only occasionally preyed upon by owls and other predators, such as carnivorous mammals, snakes or lizards (García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009), but their habit of forming roosting colonies in caves sometimes allows the formation of exceptionally well-preserved assemblages (López-García & Sevilla 2012). Because bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as other small mammal assemblages, they provide a valuable independent source of palaeoenvironmental information. Here, we describe for the first time a relatively diverse association of bats found in Aguilón P7 Cave (AGP-7), a new locality dating to the Late Pleistocene (MIS 3) in the central Ebro Valley. AGP-7 is one of the rare localities of the south of the Ebro River with Neanderthal tracks, and palaeoenvironmental data provided by this site may help understanding Neanderthal history (Cuenca-Bescós et al. 2010a; Sauqué et al. 2014a). We focus on the taxonomic identification of the bat remains, the origin of the accumulation, the palaeoenvironment, and the comparison with other chiropteran associations from the Iberian Late Pleistocene.

2. The locality

2.1. Geographical and geological location

AGP-7 is a palaeontological cave-site located in the north face of the Iberian Range to the south of the River Ebro. It is situated on a small hill named Cerro Pezón; the mouth of the cave is open at 683 m above sea level (m a. s. l.) on the left bank of the Valdeaguilón ravine, close to the town of Aguilón and 55 km from the main city of Zaragoza (Figure 1) (Gisbert & Pastor 2009). The P7 cave is part of a karst system in Upper Jurassic (Malm) marine limestones that opens at the contact between the two main formations from this age in the Iberian Range: the marls and clays of Loriguilla (Kimmeridgian) and the thick limestones of Higuieruelas (Tithonian) (Cuenca-Bescós et al. 2010a). As with other cases of speleogenesis in the Iberian Peninsula, the karst system is expected to have developed during the Pliocene-Early Pleistocene (Ortega et al. 2013). Its geometry, orientation and karst-cavity filling were conditioned by the incision of the main rivers, such as the River Ebro, and the development and incision of their hydrological basins. In the light of a preliminary geological survey made in the area in May 2010, the drainage of the karst system presumably changed from an original exit towards the River Huerva, the main river in the area, to the current discharge towards the Valdeaguilón Ravine, a secondary incision in the hydrological system of the area. The P7 cave is rather shallow and consists of an outer entrance hall and an inner gallery (Figure 2). The cavity filling sediment of the outer entrance hall, where the main palaeontological excavation took place, consists of a single sedimentary level, 85 cm thick, comprising heterometric limestone ridges in a reddish clay matrix, probably corresponding to a single deposition event, while sediments in the inner gallery were likely deposited during a previous stage (Cuenca-Bescós et al. 2010a).

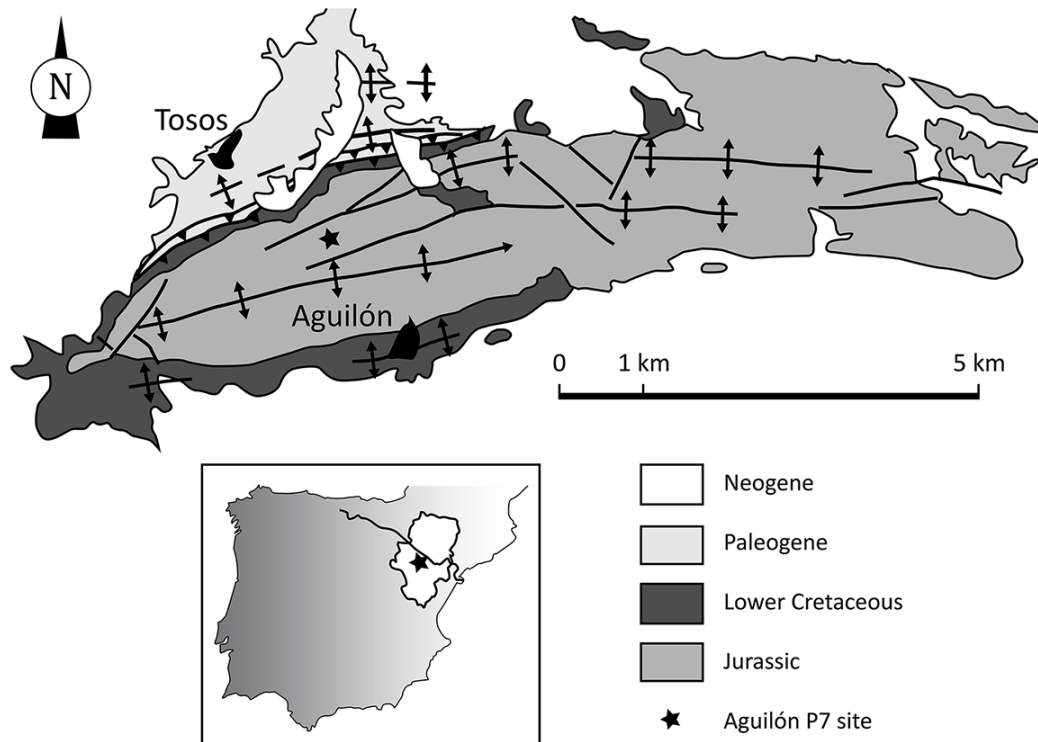


Figure 1. Geographical and geological location of the Aguilón P7 site, modified from Cortés-Gracia & Casas-Sainz (1996).

Figura 1. Localización geográfica y geológica del yacimiento Aguilón P7, modificado de Cortés-Gracia & Casas-Sainz (1996).

2.2. Dating the sedimentary fill of the AGP-7

A bone fragment that came out of a sample of fossil remains from the surface cleaning, almost certainly from the top of the section, was dated by radiocarbon resulting in $34,760 \pm 360$ BP– $34,860 \pm 360$ BP (Beta – 222732), providing a minimum age of the reservoir in the area's known slope (P in Figure 2). In recent years, a second radiocarbon date was provided by a bone from a roe deer *Capreolus capreolus* exhumed from the base of the section. This gave an age of just under 46.3 ka BP (OxA-27902; for the methodology employed see Bronk Ramsey et al. 2004). Thus, the faunal and lithic assemblages point to a Late Pleistocene biostratigraphic age, likely from the beginning of Marine Isotope Stage 3 (MIS3). MIS 3 was a period characterized by rapid climate changes (Sánchez-Goñi & D'Errico 2005), supporting the existence of Pleistocene communities with no present-day analogy, and that shared distributions that are currently disjunct (López-García et al. 2010a; Sauqué et al. 2014b; Sommer & Nadachowski 2006).

2.3. The faunal assemblage

Even though only a small part of AGP-7 cave has been excavated, the species richness and the number of remains are notable. The faunal list is as follows (Cuenca-Bescós et al. 2010a; Galán 2013; Núñez-Lahuerta et al. 2016): small mammals—*Crocidura* sp., Lagomorpha indet., *Apodemus* sp., *Microtus* sp., *Microtus (Terricola)* sp., *Iberomys cabreræ* and *Chionomys nivalis*; large mammals—*Cuon alpinus*, *Canis lupus*, *Crocota crocuta*, *Panthera pardus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Lynx pardinus*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Cervus elaphus*, *Capra pyrenaica*, *Capreolus capreolus*,

Rupicapra pyrenaica and *Equus ferus*; birds—Galliformes indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, Passeridae indet., *Anthus trivialis*, *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor*, and *Corvus monedula*. The cave may have been used as a den by large carnivores, yet some Mousterian tools have been recovered, including a scraper, and tool marks in some fossils have been observed, suggesting that the cave was visited by Neanderthals, even though no human remains have been found.

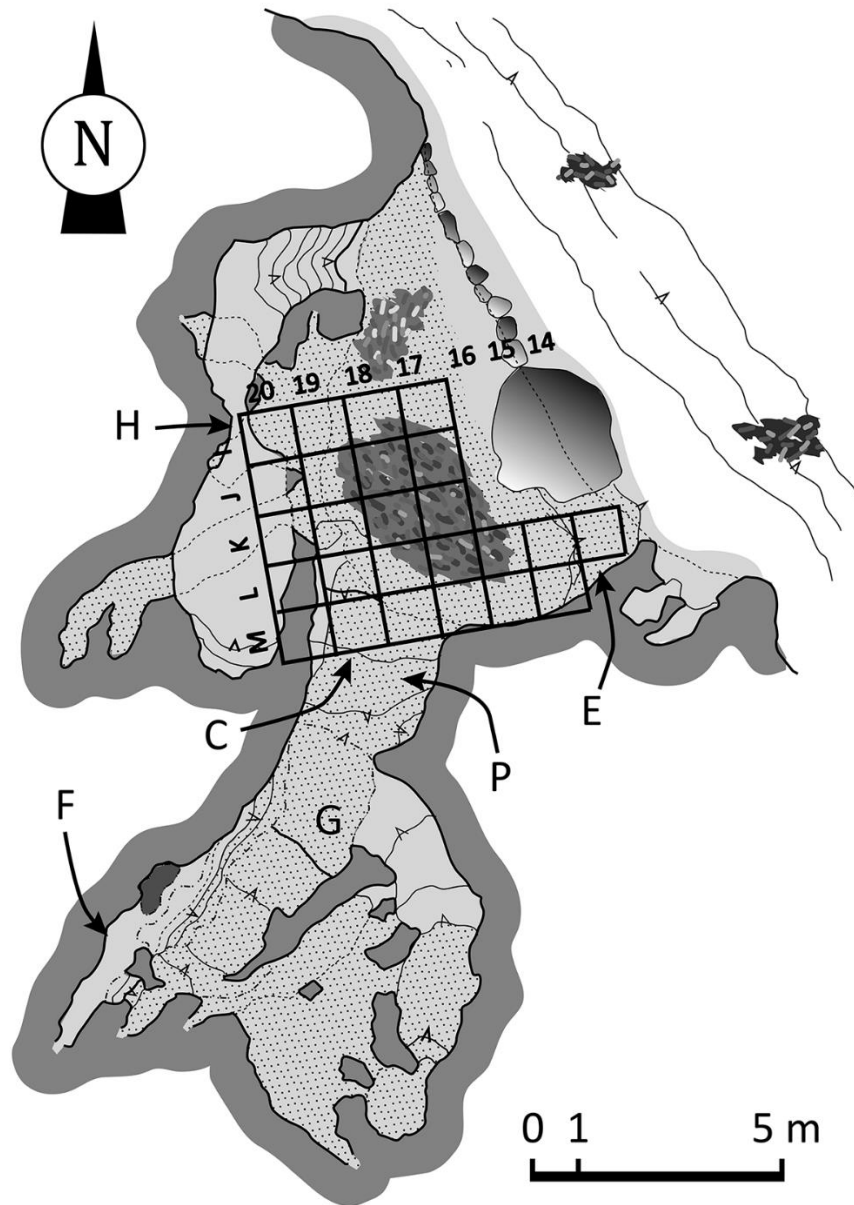


Figure 2. Plan view of the Aguilón P7 cave and the excavation grid. The following sectors were distinguished: E: entrada, P: pendiente, C: centro and H: hiedra in the outer entrance hall; and sectors G: galería and F: fondo in the inner gallery. Modified from Gisbert & Pastor (2009); Cuenca-Bescós et al. (2010a).

Figura 2. Topografía (vista en planta) de la cueva P7 de Aguilón y la cuadrícula de excavación. Los siguientes sectores fueron distinguidos: E: entrada, P: pendiente, C: centro y H: hiedra en la zona exterior de la sala de entrada; y sectores G: galería y F: fondo en la galería interna. Modificado de Gisbert & Pastor (2009); Cuenca-Bescós et al. (2010a).

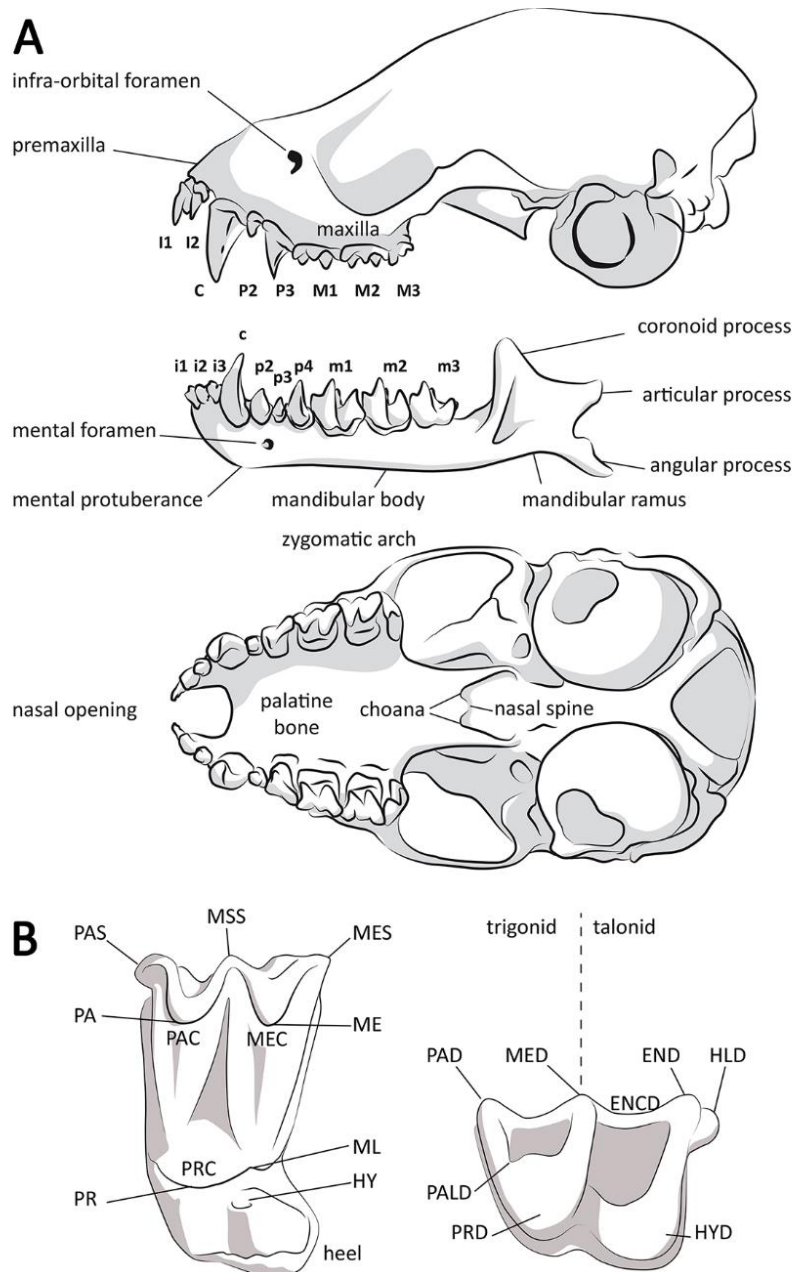


Figure 3. Anatomy of bat cranial skeleton. A. Lateral view of skull and hemi-mandible, and ventral view of skull, modified from Benzal & de Paz (1990); B. Occlusal view of upper molar (left) and lower molar (right), modified from Sevilla (1988); anatomical abbreviations in paragraph 3.1. Abbreviations.

Figura 3. Anatomía del esqueleto cranial de los quirópteros. A. Vista lateral del cráneo y la hemimandíbula, y vista ventral del cráneo, modificado de Benzal & de Paz (1990); B. Vista oclusal de un molar superior (izquierda) y un molar inferior (derecha), modificado de Sevilla (1988); abreviaturas anatómicas en apartado 3.1. Abbreviations.

3. Material and methods

3.1. Abbreviations

Institutional – MPZ: Palaeontological Museum of Zaragoza; EBD: Doñana Biological Station-CSIC; MNCN: National Museum of Natural Science-CSIC, Madrid; GA: Aragosaurus Group-IUCA, Zaragoza; CIAMA: International Centre for Water and Environment-La Alfranca, Zaragoza.

Dental terminology (Figure 3) – I: upper incisor; C: upper canine; P: upper premolars; M: upper molars; the teeth from the lower dental series are indicated in the same way but using lowercase letters. The anatomical parts of molars are abbreviated as follows, PA: paracone; ME: metacone; PR: protocone; PAC: paracrista; MEC: metacrista; PRC: proto-crista; PAS: parastyle; MSS: mesostyle; MES: metastyle; HY: hypocone; PL: paraconule; ML: metaconule; PAD: paraconid; MED: metaconid; PRD: protoconid; END: entoconid; HYD: hypoconid; HLD: hypoconulid; ENCD: entocristid; PALD: paralophid; tg: trigonid; td: talonid.

Anatomical elements – max: maxilla; md: mandible; hu: humerus; d. e.: distal epiphysis; diap.: diaphysis; fr: fragment.

3.2. Sample processing and fossil sorting

The bat fossil remains studied here consist of dis-articulated bone fragments collected by water-screening the sediment excavated at the Cave P7 during the years 2005, 2009 and 2010. Superimposed screens of 0.2 cm and 0.05 cm mesh were used. The palaeontological excavation was divided into six different sectors (Figure 2): Entrada (E), Pendiente (P), Centro (C), Galería (G), Fondo (F) and Hiedra (H); in situ material was extracted from sector F and from sectors E, P, C and H. The fossils were picked out from the residues, and then the bat remains were separated and identified. They are all kept in the MPZ. To evaluate the bat representation, the number of identified specimens (NISP) and the minimum number of individuals (MNI) were calculated for each taxon in accordance with Lyman (1994). For taxonomic identification these authors have been followed: Dupuis (1986); Felten et al. (1973); Menu & Popelard (1987); Sevilla (1988). The reference collections of the EBD, MNCN, GA and CIAMA were used.

3.3. Palaeoenvironmental approach

We used the habitat weighting method (see Andrews 2006; Evans et al. 1981) to infer palaeoenvironmental characteristics. Five types of habitat are defined according to concrete environmental features: “open dry (OD)”, meadows under seasonal climate change; “open humid (OH)”, evergreen meadows with dense pastures and suitable topsoil; “woodland (Wo)”, mature forest including woodland margins and forest patches with moderate ground cover; “rocky (Ro)”, areas with a suitable rocky or stony substratum; and “water (Wa)”, areas along streams, lakes and ponds. Bat remains from sector F (Figure 2) were not taken into account for the palaeoenvironmental approach as they correspond to a previous accumulation event (Cuenca-Bescós et al. 2010a), but they were identified and measured.

4. Recorded taxa

4.1. Rhinolophidae Gray, 1825

4.1.1. *Rhinolophus* Lacépède, 1799

- *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774), Greater horseshoe bat (present habitat and distribution in Table 2).

MATERIAL (Figure 4A, H; Table 1): 1 max (fr) with M1, M2; 1 max (fr) with M3; 3C; 1 P4; 1 md with p4, m1; 1 mdwith p3, p4, m1, m2, m3; 1 md (fr) with p4; 1 c; 2 m1; 2m2; 2 m3; 1 m1 (fr).

DESCRIPTION: *R. ferrumequinum* is the most abundant species in AGP-7 and one of the largest. The C has a trapezoidal occlusal outline with a strong crown with three sides and a distally bent apex. The lingual side is the widest; it is flat and presents a small heel. The cingulum thickness is variable and has a zigzag morphology, inflexions pointing alternately to apex and root. The P4 has a rectangular occlusal outline, a wide, well-developed heel and a narrow cingulum, which disappears distally. The upper molars present a parastyle forming an angle, though only the M1 has a (straight) metastyle. The M1 and M2 have a rectangular occlusal outline and a well-developed parastyle and heel. The protocone is on the mesial margin and its base lacks a cingulum. The M3 has a subtriangular occlusal outline and presents a small parastyle. The metacone is smaller than the protocone, and there is a slightly developed metaconule on the postprotocrista. The maxilla fragments present the infra-orbital foramen located over the alveolus of the M2, and the alveolus of the M3 is located on the zygomatic arch root. The c has a semicircular occlusal outline in the base but the cusp has two sides, its apex and root are aligned and the cingulum is narrow and forms a small projection at posterior side. The p3 is very small – sometimes even absent – and appears out of the dental series. The p4 has a trapezoidal occlusal outline with three sides and a narrow cingulum, which is slightly thicker at the distal margin. The lower molars are of the nyctalodont type and present a narrow and regular labial cingulum. The m1 and m2 have an open trigonid, which is narrower in m2, and their lingual cusplets are not aligned, the hypoconulid having a labial position. The m3 presents a narrow trigonid and a reduced talonid due to the labial migration of the entoconid. The mandibles have a long and flat horizontal body and an almost rectangular mandibular ramus with flat and low coronoid process. The mental protuberance appears well-developed; the mental foramen is circular and located under the p2 alveolus, or under the junction of the alveoli of c and p2.

DISCUSSION: The morphological features and the size (Table 1) of the teeth and bones of this fossil material conform to the specimens of *R. ferrumequinum* described in Sevilla (1988).

- ***Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800), Lesser horseshoe bat** (present habitat and distribution in Table 2).

MATERIAL (Figure 4E; Table 1): 1 max (fr) with P4, M1, M2.

DESCRIPTION: This is the smallest species of this genus in the Palaearctic region. The P4 has a rectangular occlusal outline and a wide, well-developed heel. The thickness of the cingulum is constant along the heel. The upper molars present a parastyle forming an angle, a straight metastyle and a comparatively wide heel. The M1 has a square occlusal outline, while the M2 is narrower. The base of the protocone lacks a cingulum and in the M1, it advances beyond the heel. Although the studied maxilla is fragmented, the bulging-out nasal region can be appreciated, and also the huge palatine incision caused by the disarticulation of the premaxilla, typical in this genus. The posterior rim of the horizontal plate of the palatine presents a square outline, a well-developed posterior nasal spine and a choanal line anteriorly displaced in comparison with other members of the genus.

DISCUSSION: The wide heel of the upper teeth and the size of the remains (Table 1) indicate that the remains belong to *R. hipposideros* according to Sevilla (1988). The features of the palatine posterior rim have been also observed in the *R. hipposideros* specimens from the EBD collection.

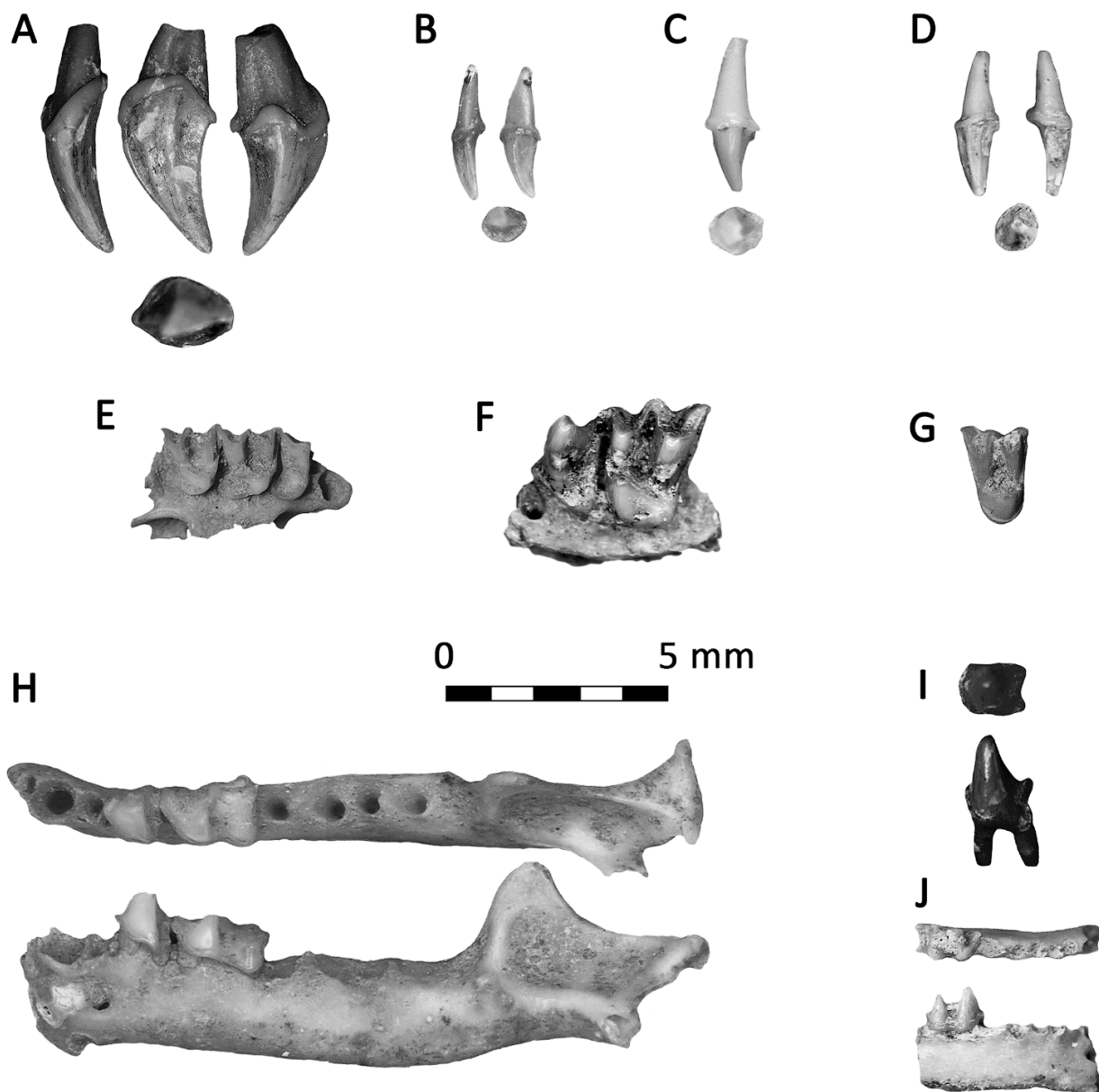


Figure 4. Fossil cranial bat remains from the Aguilón P7 site. A: (Right) C of *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/257); B: (Left) C of *Myotis emarginatus* (MPZ2014/278); C: (L) C of *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/286); D: (R) C of *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/290); E: fragment of (R) maxilla of *Rhinolophus hipposideros* (MPZ 2014/240); F: fragment of (L) maxilla of *Myotis myotis* (MPZ 2014/271); G: (R) M2 of *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*(MPZ 2014/285); H: (L) mandible of *R. ferrumequinum* (MPZ 2014/241); I: (L) p4 of *M. gr. myotis/blythii* (MPZ 2014/265); J: fragment of (L) mandible of *Myotis daubentonii* (MPZ 2014/279).

Figura 4. Restos craneales fósiles de quirópteros del yacimiento Aguilón P7. A: C (Derecho) de *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/257); B: C (Izquierdo) de *Myotis emarginatus* (MPZ2014/278); C: C (I) de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/286); D: C (D) de *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/290); E: fragmento de maxilar (D) de *Rhinolophus hipposideros* (MPZ 2014/240); F: fragmento de maxilar (D) de *Myotis myotis* (MPZ 2014/271); G: M2 (D) de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/285); H: mandíbula (I) de *R. ferrumequinum* (MPZ 2014/241); I: p4 (I) de *M. gr. myotis/blythii* (MPZ 2014/265); J: fragmento de mandíbula (I) de *Myotis daubentonii* (MPZ 2014/279).

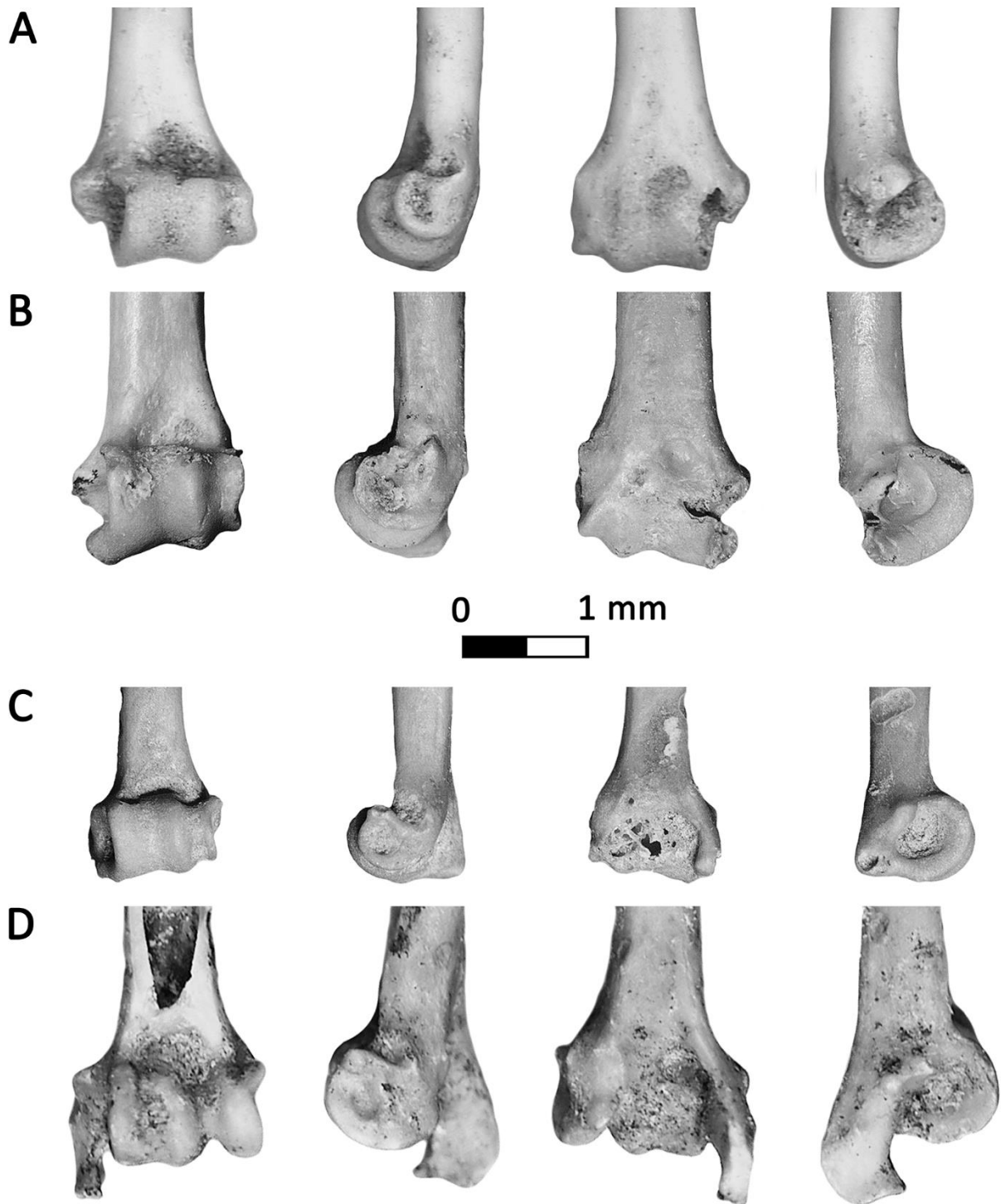


Figure 5. Distal humeral epiphysis of fossil bats from the Aguilón P7 site. A: (Left) distal humeral epiphysis of *Myotis* cf. *bechsteini* (MPZ 2014/282); B: (L) distal humeral epiphysis of *Myotis emarginatus/daubentonii* (MPZ 2014/281); C: (L) distal humeral epiphysis of *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii* (MPZ 2014/287); D: (L) distal humeral epiphysis of *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/288).

Figura 5. Epífisis distales de húmeros de quirópteros fósiles del yacimiento Aguilón P7. A: epífisis distal de húmeros (Izquierdo) de *Myotis* cf. *bechsteini* (MPZ 2014/282); B: epífisis distal de húmeros (I) de *Myotis emarginatus/daubentonii* (MPZ 2014/281); C: epífisis distal de húmeros (I) de *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii* (MPZ 2014/287); D: epífisis distal de húmeros (I) de *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/288).

4.2. Vespertilionidae Gray, 1821

4.2.1. *Myotis* Kaup, 1829

- ***Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), Greater mouse-eared bat** (present habitat and distribution in Table 2).

MATERIAL (Figure 4F, I; Table 1): 1 max (fr) with P4, M1; 1 P2; 2 P4; 1 M1; 2 c; 3 p4; 5 m1 (fr); 1 m2 (fr).

DESCRIPTION: The P2 has an oval occlusal outline, while P4 is triangular with a very strong crown; both have a thick cingulum. The M1 has a square occlusal outline. It presents a well-developed parastyle forming an angle, and a smaller bent metastyle. The cingulum is thick, but it is not present at the base of the protocone and the lingual. There is a metaconule. The maxilla fragment presents the infra-orbital foramen located above the junction of the P4 and M1 alveoli; the bone bar between the foramen and the orbit is rather thick. The c has a semicircular occlusal outline in the base but the cusp has three sides, apex and root being aligned. In the distal side, the thick cingulum is slightly projected backwards and also forms an inflexion upwards; it disappears in the anterior side. The p4 has a rectangular occlusal outline and a three-faced crown; the distal side is strongly concave. The cingulum is thick, irregular and continuous. The lower molars are of the myotodont type, with a thick and slightly irregular cingulum. The trigonid is rather closed in m1 and m2, and narrower in the latter. The lingual cusplets are not aligned; the hypoconulid has a more labial position. The entocristid is almost straight.

DISCUSSION: The morphological features and the size (Table 1) of the remains indicate that they belong to a large species of the genus *Myotis* (*Myotis myotis* or *Myotis blythii*) according to Dupuis (1986); Menu & Popelard (1987); Sevilla (1988); among others. Some biometric methods allow the two species to be distinguished (see Galán et al. 2018b), and although they are hard to use when the sample is composed of isolated teeth, the size of the molars allows us to assign the remains to *M. myotis*.

- ***Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817), Bechstein's bat** (present habitat and distribution in Table 2).

- ***Myotis cf. bechsteinii***

MATERIAL (Figure 5A; Table 1): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The distal humeral epiphysis presents a rather shallow antecubital fossa. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epicondyle and there is a shallow furrow between them. The distal ends of the trochlea and the condyle have a similar height. The posterior epicondyle outline presents a concave–convex morphology with a pointed but not sharp edge.

DISCUSSION: The specimen presents typical *Myotis* features – a reduced epitrochlea and a styloid process. The morphology coincides with the fossil specimens of *Myotis bechsteinii* reported by Sevilla (1990b); the epiphysis length (Table 1) agrees with data for that species provided by Felten et al. (1973). However, a single humeral fragment does not allow unequivocal identification in the case of *M. bechsteinii*, so we determined it as *M. cf. bechsteinii*.

- ***Myotis emarginatus* (Geoffroy, 1806), Geoffroy's bat** (present habitat and distribution in Table 2).

MATERIAL (Figure 4B; Table 1): 1C; 1 m3; 2 m2.

DESCRIPTION: The C has an oval occlusal outline with two sides; apex and root are aligned. The labial side presents a longitudinal furrow in the distal margin. The cingulum is thicker in the anterolabial margin. The m2 has a closed trigonid and its cingulum is thick and almost regular. The lingual cusplets are almost aligned, except for the hypoconulid, which is slightly labial. The paraconid and metaconid cusplets are similar in height, while the entoconid is slightly lower. The paralophid is concave and the entocristid is almost straight. The m3 has a closed trigonid and a medium-thick cingulum, which is thinner in the mesial and distal margins. The paralophid is concave and not angular. The talonid appears reduced due to the labial displacement of the hypoconulid.

DISCUSSION: The main morphological features and the size (Table 1) of the specimens described above coincide with the data reported by Sevilla (1990b) for *Myotis emarginatus*. According to this author, the occlusal outline and the furrow in the C, and the disposition of the talonid cusplets in the lower molars, are diagnostic elements for distinguishing this taxon from other similarly sized species of *Myotis*, such as *Myotis nattereri*. The development of the entoconid in the m2 differs somewhat from that observed in the material used for comparison, where this is the highest and strongest labial cusp. However, this was not considered reason enough to assign the specimens to another taxon but was regarded as intraspecific variability.

- ***Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), Daubenton's bat** (present habitat and distribution in Table 2).

MATERIAL (Figure 4J; Table 1): 1 M1; 1 md (fr) with m2; 1 m1.

DESCRIPTION: *Myotis daubentonii* is small in comparison with other members of the genus *Myotis*. The M1 has a subtriangular occlusal outline. It presents a well-developed parastyle forming an angle, and a slightly bent metastyle. The metacone is markedly stronger than the paracone and somewhat higher. The base of the protocone presents a strong cingulum in its distal margin. There is a well-developed metaconule and also a paraconule is present. The mandible fragment shows a circular mental foramen located under the p2 alveolus. The lower molars present a thick and irregular cingulum. The trigonid is rather closed in m1 and m2, being narrower in m2. The lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which is slightly labial. It is notable that the entoconid is the strongest lingual cusp, as high as the metaconid. The paralophid has a shallow concavity.

DISCUSSION: The size (Table 1) and morphological features of the described specimens agree with data for *M. daubentonii* from Sevilla (1990b). The presence of a paraconule in the M1 allows distinguishing this taxon from *Myotis mystacinus* according to Menu & Popelard (1987). Regarding the lower molars, the entoconid in lingual view is remarkably strong in both teeth, which is a feature that only has been observed in extant *M. daubentonii* from the reference collection but not in other small *Myotis*, such as *M. mystacinus*.

- ***Myotis emarginatus/daubentonii***

MATERIAL (Figure 5B; Table 1): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The distal humeral epiphysis presents a well-marked antecubital fossa. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epitrochlea and there is

a shallow but somewhat angular furrow between them. The distal end of the trochlea is higher than the condyle. The epitrochlea has an angular contour.

DISCUSSION: The size (Table 1) as well as the morphology of the specimens agrees with *Myotis emarginatus*, *Myotis nattereri* and *Myotis daubentonii* (Dupuis 1986; Feltenet al. 1973). The length of the epitrochlea is shorter than in *M. nattereri*, which is a character indicated by Dupuis (1986) for distinguishing this taxon from *M. emarginatus* and *M. daubentonii*. Another diagnostic character is the size of the styloid process, but this part of the bone is broken in the studied specimen.

4.2.2. *Plecotus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818

- *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), Brown long-eared bat (present habitat and distribution in Table 2).

- *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829), Grey long-eared bat (present habitat and distribution in Table 2).

- *Plecotus* gr. *auritus/auriacus*

MATERIAL (Figure 4C, G; Table 1): 1C; 1 M2; 1 m1; 1m1 (fr).

DESCRIPTION: The C has an almost circular occlusal out-line. The crown has two sides (labial and lingual), both of which have a longitudinal furrow in the distal half, the junction between the two sides forming a blunt edge. The cingulum is thick and almost regular. The M2 has an elongated, rectangular occlusal outline, and the base of the protocone has a circular outline and presents a thick cingulum, which continues along the distal and mesial sides. The M2 has a well-developed parastyle forming an angle, and a smaller bent metastyle. The metacone is markedly stronger and higher than the paracone. The lower molars are of the myotodont type and have a thick and very irregular cingulum. The m1 trigonid is open, and the lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which is slightly labial. The paraconid, metaconid and entoconid have a similar height and are somewhat short and wide. The union between the paraconid and metaconid shows a deep depression.

DISCUSSION: The material has been assigned to the genus *Plecotus* on the basis of the occlusal outline of the M2, the geometry and disposition of the trigonid and hypoconulid of the lower molars, and the occlusal outline and furrow of C, which are diagnostic character of the two Iberian species of the genus according to the fossil and present-day specimens described by Sevilla (1988; 1990b). However, distinguishing between *Plecotus auritus* and *Plecotus austriacus* is hard when the sample is composed of isolated teeth. According to Sevilla (1988), C and P4 are diagnostic elements. The junction between the two sides of the upper canines forming a blunted edge is characteristic of *P. auritus*, as this edge is sharper and the cusp is longer in *P. austriacus*. The upper canine probably belongs to *P. auritus*, but as there are no clear criteria applicable for distinguishing the remaining specimens, the whole sample has been classified as *P. gr. auritus/auriacus*.

taxon	elem	N		min	M	max	SD	taxon	elem	N		min	M	max	SD
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	C	3	L	1.44	1.48	1.57	0.071	<i>Myotis cf. bechsteini</i>	hu	1	L		2.95		
		3	W	2.16	2.2	2.29	0.073		(e.d.)	1					
	P4	1	L		1.6			<i>Myotis emarginatus</i>	c	1	L		1.02		
		1	W		2.22				1	W		0.81			
	M1	1	L		2.11			m2	2	L	1.49		1.55		
		1	W		2.66				2	W1	0.8		0.83		
	M2	1	L		1.92			m3	2	W2	0.96		0.99		
		1	W		2.53				1	L		1.35			
	M3	1	L		1.47			M1	1	W1		0.93			
		1	W		2.01				1	W2		0.76			
	c	1	L		1.2			M1	1	L		1.35			
		1	W		1.65				1	W		1.52			
	p4	3	L	1.25	1.3	1.31	0.032	<i>Myotis daubentonii</i>	1	L		1.24			
		3	W	1.25	1.31	1.37	0.061		m1	1	W1		-		
	m1	4	L	2.12	2.21	2.25	0.063	m2	1	W2		0.78			
		4	W1	1.14	1.21	1.31	0.073		1	L		1.27			
	m2	4	W2	1.23	1.4	1.64	0.179	M. emarg/dauben	hu	1	L		2.76		
		3	L	2.23	2.29	2.35	0.061		(e.d.)	1					
m3	3	W1	1.34	1.36	1.4	0.035	C	1	L		1.19				
	3	W2	1.37	1.46	1.55	0.090		1	W		1.1				
m3	2	L		1.96			M2	1	L		1.53				
	2	W1		1.29				1	W		2.18				
m3	2	W2	0.84	0.89			m1	1	L		1.7				
							1	W1		0.93					
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	P4	1	L		0.9		<i>Plecotus gr. auritus/ austriacus</i>	M2	1	L		2.18			
		1	W		1.36				1	W		1.14			
	M1	1	L		1.45			m1	1	L		1.7			
M2	1	L		1.34			Hipsugo savii vel Pipistrellus gr. ku/nat	hu	1	L		2.19			
	1	W		1.58		(e.d.)		1							
<i>Myotis myotis</i>	P2	1	L		0.8		Miniopterus schreibersii	hu	1	L		3.11			
		1	W		0.99										
	P4	3	L	1.55	1.75	1.95		0.199	C	1	L		1.13		
		3	W	1.39	1.68	1.83		0.254		1	W		0.94		
	M1	2	L	2.52		2.64			m2	1	L		1.58		
		2	W	2.65		2.77				1	W1		0.82		
c	2	L	1.05		1.18		1	W2			0.86				
	2	W	1.4		1.4										
p4	3	L	1.39	1.41	1.43	0.02									
	3	W	0.98	1.05	1.12	0.07									

Table 1. Measurements of bat specimens from Aguilón P7 site. The measures are expressed in millimeters; elem: element; n: number of measured elements; min: minimum value; max: maximum value; M: mean; SD: standard deviation.

Tabla 1. Medidas de los especímenes de quirópteros fósiles del yacimiento Aguilón P7. Las medidas están expresadas en milímetros; elem: elemento; n: número de elementos medidos; min: valor mínimo; max: valor máximo; M: media; SD: desviación estándar.

4.2.3. *Hypsugo Kolenati*, 1856 vel *Pipistrellus* Kaup, 1829

- *Hypsugo savii* (Bonaparte, 1837), Savi's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 2).

- *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817), Kuhl's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 2).

- *Pipistrellus nathusii* (Keyserling. and Blasius, 1839), Nathusius's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 2).

- *Hypsugo savii* vel *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii*

MATERIAL (Figure 5C; Table 1): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The distal humeral epiphysis has an internally projected delta-shaped styloid process. The antecubital fossa is rather deep. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epitrochlea and there is a shallow furrow between them; the epicondyle is hidden by the condyle. The posterior epicondyle outline presents a concave–convex morphology with a bulge at the edge. The distal margin of the trochlea goes slightly beyond that of the condyle, and the distal margin of the condyle goes slightly beyond that of the epicondyle.

DISCUSSION: Based on the general morphology and the size (Table 1) of the specimen, it can belong to the taxa *Hypsugo savii*, *Pipistrellus kuhlii* or *Pipistrellus nathusii* based on Dupuis (1986) and Felten et al. (1973).

Taxon	Geographic range in Europe	Distribution (Spain)	Alt. range (Spain)	Habitat preferences (Spain)	Roosting habits (Spain)
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	From England to the Mediterranean peninsulas.	All Spain (with the Balears); scarcer in the internal areas.	0-1600 m a.s.l.	Ubiquitous; mainly prefer transitional woodland areas.	Mainly caves. Small colonies.
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	From the southern Germany and Poland to the Medit. peninsulas.	All Spain (with the Balears); scarcer in the internal areas.	0-2000 m a.s.l.	Woodland and transitional woodland; water bodies.	Caves. Nursery colonies; solitary hibernation.
<i>Myotis myotis</i>	Western, central and southern Europe.	All Spain (with the Balears); scarcer in the central Ebro Valley and the South Submeseta.	0-2060 m a.s.l.	Woodland, transitional woodland and woodland margins.	Caves. Massive nursery colonies; smaller hibernating colonies.
<i>Myotis bechsteinii</i>	Across central and southern Europe (including islands).	Mainly in the Cantabrian margin and the Central Range; very scarce.	0-1500 m a.s.l.	Woodland.	Mainly caves. Small nursery colonies; solitary hibernation.
<i>Myotis emarginatus</i>	From the South of the Netherlands and Germany across southern Europe.	All Spain (with the Balears); very scarce, especially in the most internal areas.	0-1700 m a.s.l.	Woodlands; frequently avoiding the most closed areas.	Caves. Nursery colonies.
<i>Myotis daubentonii</i>	Almost all Europe; scarcer at the southern margins of the Medit. peninsulas.	Across the north-western Peninsula, sporadically in the Medit. margin.	0-1600 m a.s.l.	Always linked to water bodies.	Caves, tree-holes. Small nursery colonies; solitary hibernation.
<i>Plecotus auritus</i>	All the palaeartic region.	Mountain ranges of the northern Peninsula.	0-1600 m a.s.l.	Mature woodlands.	Caves, tree-holes. Nursery colonies; solitary hibernation.
<i>Plecotus austriacus</i>	Middle latitudes, from England to southern Europe.	All Spain (with the Balears); not very abundant but frequent.	0-2100 m a.s.l.	Woodland, transitional woodland and dry, seasonal meadows.	Caves, tree-holes. Nursery colonies; solitary hibernation.
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Across southern Europe.	All Spain (with the Balears and the Canaries); except north-western margin.	0-1500 m a.s.l.	Mainly open woodland; but high synanthropy.	Tree-holes and crevices. Small to medium nursery colonies.
<i>Pipistrellus nathusii</i>	All Europe from Scandinavia to the Medit. peninsulas.	Mainly limited to northern Peninsula; very scarce.	0-900 m a.s.l.	Woodland.	Tree-holes, crevices. Small to medium nursery colonies.
<i>Hypsugo savii</i>	Across the Medit. Europe.	Almost all Spain (with the Canaries); scarce.	0-3300 m a.s.l.	All type of habitats.	Tree-holes, crevices. Small to medium nursery colonies.
<i>Miniopterus schreibersii</i>	Across the southern Europe.	All Spain (with the Balears).	0-1400 m a.s.l.	Open and woodland areas; rocky habitats where caves or crevices occur.	Caves, crevices. Massive nursery and hibernation colonies.

Table 2. Synthetic notes on current distribution, habitat preferences and roosting habits for the bat species considered in this work; m a.s.l.: meters above sea level. Data obtained from Palomo et al. (2007).

Tabla 2. Notas sintéticas sobre la distribución actual, las preferencias de hábitat y los tipos de refugio habituales para las especies de murciélagos consideradas en este trabajo; m a.s.l.: metros sobre el nivel del mar. Datos obtenidos de Palomo et al. (2007).

4.3. Miniopteridae Dobson, 1875

4.3.1. *Miniopterus* Bonaparte, 1837

- *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817), Schreibers' bat (present habitat and distribution in Table 3).

MATERIAL (Figure 4D; 5D; Table 1): 1 hu. (d. e. +diap.); 1 C; 1 m2.

DESCRIPTION: This is a medium-sized bat in relation to other cave-dwelling bats. The C has a nearly oval occlusal outline. The apex and the root are aligned. The cingulum is continuous, slightly irregular and not very thick. The crown has four deep longitudinal furrows, one of them in the distolabial margin, the others on the lingual side. The lower molars are of the nyctalodont type and present a thin and regular cingulum. The m2 trigonid is open and shows a small lingual cingulum. The lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which has a labial position. The metaconid is the highest lingual cusp; the unions between the cusplets are deep depressions. The entocristid forms a marked angle with the entoconid. The paralophid is concave. The distal humeral epiphysis presents a long, flattened blade-shaped styloid process. The antecubital fossa is well-developed. In external view, the condyle dips slightly to the trochlea. The furrows separating the condyle, trochlea and epicondyle are rather deep, the furrow between the latter two being the deepest.

Taxon	NISP	MNI	%	Habitat				
				OD	OH	Wo	Ro	Wa
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	17	5	33.3			0.8	0.2	
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1	1	6.7			0.6	0.2	0.2
<i>Myotis myotis</i>	16	2	13.3			0.8	0.2	
<i>Myotis cf. bechsteinii</i>	1	1	6.7			0.9	0.1	
<i>Myotis daubentonii</i>	3	1	6.7			0.2	0.2	0.6
<i>Myotis emarginatus</i>	4	1	6.7	0.4		0.4	0.2	
<i>M. emarginatus/daubentonii</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plecotus</i> gr. <i>auritus/austriacus</i>	4	2	13.3	0.2		0.7	0.1	
<i>Hypsugo savii</i> vel <i>Pipistrellus</i> gr. <i>kuhlii/nathusii</i>	1	1	6.7	0.2	0.2	0.5	0.1	
<i>M. schreibersii</i>	3	1	6.7	0.2	0.2	0.4	0.2	
TOTAL	51	15	100					

Table 3. Quantitative presence indices for the taxa making up the total bat assemblage of Aguilón P7, and distribution by habitat (according to Palomo et al. 2007). NISP: number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals; OD: open dry; OH: open humid; Wo: woodland/woodland margins; Ro: rocky; Wa: water.

Tabla 3. Índices de presencia cuantitativos para los taxones que componen el conjunto de quirópteros fósiles de Aguilón P7, y distribución por hábitats (de acuerdo con Palomo et al. 2007). NISP: número de especímenes identificados; MNI: número mínimo de individuos; OD: abierto y seco; OH: abierto y húmedo; Wo: bosque/márgenes de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua.

DISCUSSION: According to Sevilla (1988), the deep longitudinal furrows of the C and the morphology and disposition of the m2 cusplets described above are diagnostic for the species *Miniopterus schreibersii*, as is the distal humeral epiphysis, which presents a blade-shaped styloid process and deep external furrows.

5. Results and discussion

All chiropteran fossil remains were recovered from the AGP-7 assemblage totalling 51 specimens. Every specimen has been described and assigned to a taxon. Nine taxa of the order Chiroptera have been identified (Table 3).

5.1. Taphonomy. The origin of the accumulation

The post-cranial remains in the bat fossil assemblage of AGP-7 represent less than 8% of the total, the dominant elements are isolated teeth while complete bones are scarce (Table 4). Teeth show different colours from white to dark brown (e.g., Figure 4C, I). Clear evidence of digestion is only observed in one humerus affecting its olecranon fossa (Figure 5C). Around 25% of the remains are partially affected by manganese oxide mineralization (e.g., Figure 4A, F; 5D), which is a common post-burial alteration in cave-sediments (Bennàsar-Serra 2010); only one isolated tooth is affected by carbonate concretion. Notably, 85% of dental remains belonged to subadults showing no teeth-wear; only a few dental specimens of *Rhinolophus ferrumequinum* (e.g., Figure 4H) and *Myotis myotis* belonged to adult individuals. The abundance of such typical cave-dwelling bats as *R. ferrumequinum* and *M. myotis* suggests that both taxa were accumulated by in situ death within the cave. However, the scarce complete bones, the differential loss of post-cranial remains and the dominance of isolated teeth indicate some grade of transport. We propose a process of dragging-out of the remains from an inner hall of the cave where the in situ accumulation actually took place. Both taxa show a mixed age composition with subadults and old adults, which is the typical pattern of hibernating colonies thanatocenosis (López-García & Sevilla 2012).

Element	N	%
max (fr)	3	5.9
M	4	7.8
C	6	11.8
P2	1	2
P4	3	5.9
md	2	3.9
md (fr)	2	3.9
c	3	5.9
p4	3	5.9
m	12	23.5
m (fr)	8	15.7
hu (d. e. + diap.)	4	7.8
TOTAL	51	100

Table 4. Quantitative data for the osteological composition of the total bat assemblage of Aguilón P7. n: number of elements; %: percentage of the whole bat assemblage constituted by each element.

Tabla 4. Datos cuantitativos para la composición osteológica del conjunto total de quirópteros fósiles de Aguilón P7; n: número de elementos; %: porcentaje que representa cada elemento sobre el total de la muestra.

Some minority taxa in AGP-7 assemblage are also typical cave-dwelling species, such as *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis emarginatus* or *Miniopterus schreibersii*. On the other hand, some others rarely roost in Iberian caves: *Myotis daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* and *Pipistrellus* gr. *kublii/nathusii* (Palomo et al. 2007), from which at least one specimen shows marks of digestion. A relatively high diversity of the bat assemblage together with a low proportion of bat fossils in the entire small vertebrate sample (bat remains represent less of the 5% of the total recovered remains of small vertebrates) is

the characteristic pattern of an owl-accumulated assemblage (Kowalski 1995; López-García & Sevilla 2012). Our proposal for this group is that probably both processes (owl-predation and death within the cave) contributed to the accumulation. The near-exclusive presence of subadults could be explained as the typical pattern of nursery colonies thanatocenosis (López-García & Sevilla 2012) or as a higher vulnerability to predation for young bats (Petrželková et al. 2004; Rosina & Shokhrin 2011).

5.2. Palaeoenvironmental approach

The results of our habitat weighting analysis suggest a patched landscape where woodland and transitional woodland areas would dominate, alternating with seasonal meadows (Figure 6). The occurrence of the typical cave-bats *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis* and *Miniopterus schreibersii* indicates the presence of exposed rock areas with cavities and/or fissures where they would roost. The existence of some surface water bodies is a limiting factor for the taxa *Myotis daubentonii* and *Rhinolophus hipposideros*. Although all the species identified in the bat assemblage from AGP-7 currently inhabit the Iberian Peninsula, no similar community has been reported in the central Ebro Valley. However, similar communities are known in other Iberian regions: the eastern Cantabrian margin, the Sierra de Guadarrama (central Iberia) and the Sierra de Francia (central-western Iberia) (Palomo et al. 2007); all these localities are under the influence of an oceanic climate. However, the lack of studies of present-day bat communities in the area of the central Ebro Valley must also be taken into account. Our proposal, based on the analysis of the bat assemblage from AGP-7, is that the area surrounding the locality was characterized by a mosaic of forest and meadows habitats with transitional areas, where the water supply was great enough to support a rich vegetation cover and to maintain a generally wetter, more oceanic-influenced climate than nowadays in the area. The other fossil mammals from AGP-7 consist of taxa with highly diverse habitat preferences, which is consistent with the patched landscape obtained with bats. The dominant small mammal at AGP-7 is *Iberomys cabreræ*, an endemic Iberian species adapted to a Mediterranean climate and evergreen meadows (Cuenca-Bescós et al. 2010a; López-García & Cuenca-Bescós 2012); other small mammals with a lower presence show preferences for woodland (*Apodemus* sp.) or rocky, snow areas, such as *Chionomys nivalis*. The large mammals are eurythermal species with preference for temperate climate. The herbivorous mammals of the association, of which *Cervus elaphus* is the dominant taxon, points to a landscape characterized by a mosaic of forest and open habitats with transitional areas as the chiropteran association does.

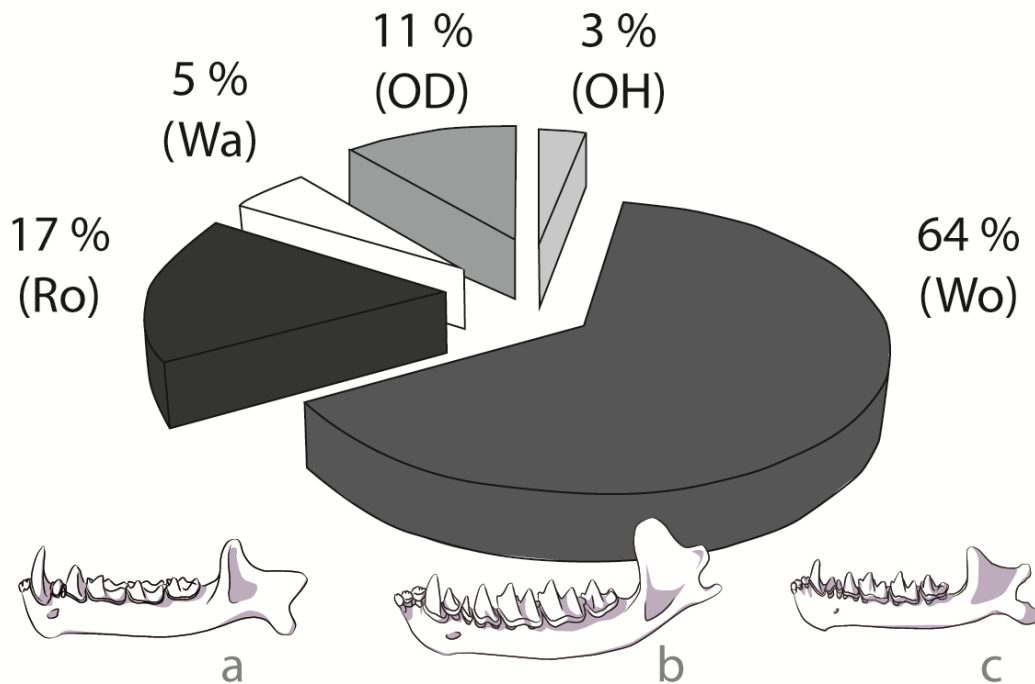


Figure 6. Habitat composition percentages inferred from the bat fossil assemblage of Aguilón P7 (excluding the material from sector F). OD: open dry; OH: open humid; Wo: woodland/woodland margins; Ro: rocky; Wa: water. The most abundant taxa in the assemblage are A: *Rhinolophus ferrumequinum*; B: *Myotis myotis*; C: *Plecotus gr. auritus/austriacus*.

Figura 6. Composición del paisaje por porcentajes representados por cada hábitat, inferido a partir del conjunto de quirópteros fósiles de Aguilón P7 (excluyendo el material del sector F). OD: abierto seco; OH: abierto húmedo; Wo: bosque/márgenes de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua. Los taxones más abundantes en la asociación son A: *Rhinolophus ferrumequinum*; B: *Myotis myotis*; C: *Plecotus gr. auritus/austriacus*.

5.3. Comparison with other Iberian Late Pleistocene bat assemblages

Several Late Pleistocene bat assemblages have been studied all along Spain (Table 5) although this is the first report from the Ebro Valley region. The dominant taxon in AGP-7 site is *R. ferrumequinum*, which is a common species in Pleistocene Iberian sites; regarding the two following taxa in terms of abundance, *Myotis myotis* is also a common species, but *Plecotus gr. auritus/austriacus* is rather uncommon (López-García 2008; Sevilla 1988). Besides, other common species in Quaternary sites, such as *Rhinolophus gr. euryale/mehelyi* and *Miniopterus schreibersii* are respectively absent or poorly represented in AGP-7; both of them are markedly thermophilic (Sevilla 1988). The assemblage includes a rare species in the Iberian Pleistocene: *Myotis daubentonii*, which has only been reported in one other Iberian locality: Quibas (Lower Pleistocene, Murcia, Spain), a cool-period site (Agustí et al. 2009). Finally, a remarkable characteristic of the AGP-7 site is its high bat diversity despite of the small amount of remains recovered. Considering other Iberian sites aged MIS 3 (Table 5), only La Carihuela (Granada) has a more diverse bat association than AGP-7, having been identified 14 taxa in there (Sevilla 1988) among which are all the taxa identified in AGP-7. Another relatively diverse site is El Reguerillo (Madrid) where seven bat taxa have been identified although this assemblage rather differs from the one in Aguilón in terms of taxonomic composition (Sevilla 1988; Table 5).

		<i>Rhinolophus ferreumquinum</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>H. savii - P. kuhlii/nathusii</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>
North	<u>Aguilón P7</u>	x				x		x		cf.		x	x								x						x	x		
	Cueva de Covalejos	x																												
	Lezetxiki							x																						
	Labeko Koba							x																						
Center	Cueva Millán							x																						
	El Reguerillo	x		x	x			x	x	x																			x	
	Cueva de la Buena Pinta (U2)	x	x			x		x													x									
North-east	Gabasa	x		x		x		x													x									
	Cova de l'Arbreda (G-H)							x													x									x
	Cova de l'Arbreda (I)							x		x																				
	Cova de Teixoneres (II-III)	x			x				x																	x			x	
	Olopte B	x					x	x				x							x											
	Galls Carboners				x					x					x						x				x					
	Abric Romaní (E-O)						x																x		x					x
E.	Cova dels Xaragalls (C3-C8)				x						x										x		x							x
	Cova Negra							x																						x
South	La Carihuela	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x								x	x	x								x
	Ibex Cave							cf.																		x				
	Zafarraya										x	x											x							

Table 5. Iberian Late Pleistocene (MIS 3) bat assemblages. Data obtained from Burjachs et al. (2012), López-García (2008), López-García et al. (2012a, b, 2014a), Sevilla (1988).

Tabla 5. Asociaciones fósiles del Pleistoceno Superior ibérico (MIS 3). Datos obtenidos de Burjachs et al. (2012), López-García (2008), López-García et al. (2012a, b, 2014a); Sevilla (1988).

6. Conclusions

The following species were identified in a small set of bat remains obtained from AGP-7 (MNI = 15): *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis* cf. *bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus* gr. *kublüi/nathusii* and *Miniopterus schreibersii*. All the identified bat taxa from AGP-7 presently inhabit the Iberian Peninsula, but the association is more typical of regions with an oceanic climate and woodland environments than the extant conditions in the Aguilón surrounding area. Our conclusion is that the area surrounding the AGP-7 locality presented a heterogeneous vegetation structure composed of an alternation of forest and meadow zones, where the water supply was great enough to support a rich vegetation cover and to maintain generally wetter, rather more oceanic-influenced climate conditions than nowadays. Further studies on Late Pleistocene sites in the region of the Ebro Valley will be of interest in order to obtain a complete overview of the state of chiropters in this area and period; for the moment only one Iberian site with this age, La Carihuela, is comparable with AGP-7 in terms of diversity and taxonomic composition.

Los Batanes (Biescas, España), un refugio para los murciélagos de herradura en los Pirineos durante el Pleistoceno final

7

Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene

Los Batanes C4 es un yacimiento de cueva en los Pirineos españoles. La edad mínima del sedimento se determinó en 15234 ± 223 BP mediante datación por radiocarbono. La cueva se abre en el margen norte de un afluente oriental del río Gállego, a una altitud de 1025 m. Los pequeños vertebrados registrados son principalmente murciélagos, en orden de abundancia *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis* sp. y *Miniopterus schreibersii*. La asociación sugiere que en el momento de la acumulación el clima era aproximadamente similar al clima actual, por lo que se ubicaría dentro de un período de retroceso local de la capa de hielo en el Valle de Gállego durante el Máximo Tardiglaciario. Se trata del registro fósil de estas especies de *Rhinolophus* a mayor altitud en el Cuaternario ibérico, y demuestra que el rango altitudinal de *R. euryale* fue similar al actual durante los períodos favorables del Máximo Tardiglaciario. Esto podría indicar la gran rapidez de este taxón en extenderse hacia regiones más altas en el momento en el que las condiciones climáticas lo permitían.

Los Batanes C4 is a cave-site in the Spanish Pyrenees, the minimum sediment calendar age was determined to be 15234 ± 223 BP by radiocarbon dating. The cave opens on the northern bank of an eastern tributary of the River Gállego, at an altitude of 1025 m. The small vertebrates recorded are mainly bats, in order of abundance *Rhinolophus euryale*, *R. ferrumequinum*, *Myotis* sp. and *Miniopterus schreibersii*. The association suggests that at the time of the accumulation the climate was reasonably similar to the current climate; we situate it within a period of local retreat of the ice-cover in the Gállego Valley during the Lateglacial. This is the highest record of these species of *Rhinolophus* in the Iberian Quaternary, showing that the *R. euryale* altitudinal range was similar to its extant range during the favourable periods of the Lateglacial. This could indicate that this taxon was relatively quick in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it.

1. Introduction

Los Batanes Cave C4 (Biescas, northern Spain, Figure 1a) is a small karstic cavity (Figure 1b) located in the Tendeñera Range, on the southern side of the Pyrenees, at an altitude slightly above 1,000 m a.s.l. (metres above sea level). This is one of the Pyrenean cave-localities with late Pleistocene sedimentary fill that have been prospected by the Aragosaurus Group — a research group on Mesozoic and Quaternary vertebrate palaeontology from the University of Zaragoza (UNIZAR) — in recent years. The field-work at this locality forms part of an overall prospection plan whose main goal is to expand what is known of the Pleistocene faunas on the Spanish side of the Pyrenees, which is still very scarce when compared to the French side (Clot & Evin 1986; Núñez-Lahuerta et al. 2018; Sauqué et al. 2015, 2017; among others). The research is part of the project 'Recovery of palaeontological remains, cataloguing and dating of the Pleistocene-Holocene deposits of Huesca Pyrenees caves', which is headed by Dr. Raquel Rabal-Garcés and Dr. Victor Sauqué-Latas (Sauqué et al. 2015) and focuses mainly on completing the Quaternary karst-filling record.

A palaeontological excavation was performed at Los Batanes after the discovery of several large-mammal fossil remains belonging to the extinct Pyrenean wild goat *Capra pyrenaica pyrenaica* (commonly named “bucardo”) within the cave (Sauqué et al. 2017). A mixed team with participants from the Aragosaurus Group together with the Speleological Centre of Aragón (CEA) and the Pyrenean Institute of Ecology (IPE) took part in a field campaign at the site in August 2015 (Sauqué et al. 2015). When the sediment extracted had been adequately processed (washed and sieved), a notable assemblage of small-vertebrate remains was found, with a predominance of bats. Subsequently, the chiropteran assemblage from Los Batanes was studied in order to identify the species recorded and to provide new data on the late Pleistocene bat distribution in the region of the Spanish Pyrenees.

1.1. Horseshoe bats in the Aragonese Pyrenees and nearby areas. Background

Horseshoe bats belong to the family Rhinolophidae, formed by a single genus, *Rhinolophus*, of which four species currently inhabit the Iberian Peninsula: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus mehelyi* and *Rhinolophus hipposideros*. These are small- to medium-sized bats that feed mainly on insects, and the group is characterized by a complex horseshoe-shaped nasal appendage which gives them their common name. This external structure constitutes an adaptation to a very derived system of echolocation, which consists of the emission of calls through the nose; these calls are directed and focused by the multiple skin folds forming the nasal appendage (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007; among others).

Despite the great variety of habitats and roosts available for bats in Aragonese territory, largely consisting of Mesozoic and Tertiary limestone terrains, the studies of bats in this area are not very abundant when compared to other regions in Spain (work on extant populations from the last two decades: Alcalde et al. 2008; Bafaluy-Zoriguel 1997, 1999, 2000; Garin et al. 2003; Woutersen & Bafaluy-Zoriguel 2001; among others). Three *Rhinolophus* species are currently present in the Aragonese Pyrenees, with a discontinuous pattern of distribution: the greater horseshoe bat *R. ferrumequinum*, the Mediterranean horseshoe bat *R. euryale* and the lesser horseshoe bat *R. hipposideros* (Alcalde et al. 2008). The studied record of fossil and subfossil horseshoe bats in the Iberian Pyrenees, the pre-Pyrenees and nearby areas is not very abundant either. In the upper Pleistocene and prior to the LGM (Last Glacial Maximum), all

three species are cited at Gabasa 1 Cave (Huesca, Mousterian period) (Blasco-Sancho 1995), and *R. ferrumequinum* at Olopte Cave (Girona, Mousterian period) (López-García 2011). From the post-LGM record, *R. euryale-mehelyi* and *R. ferrumequinum* are cited at Colomera Cave (Lleida, Holocene, 6-6.2 ka) (Oms et al. 2008); *R. ferrumequinum* also appears at Marizulo (Guipuzkoa, Holocene, 5.2 ka) (Altuna 1972), and *Rhinolophus* sp. is recorded at Laminak II (Biscay, Holocene, 10.3 ka) (Pemán 1994).

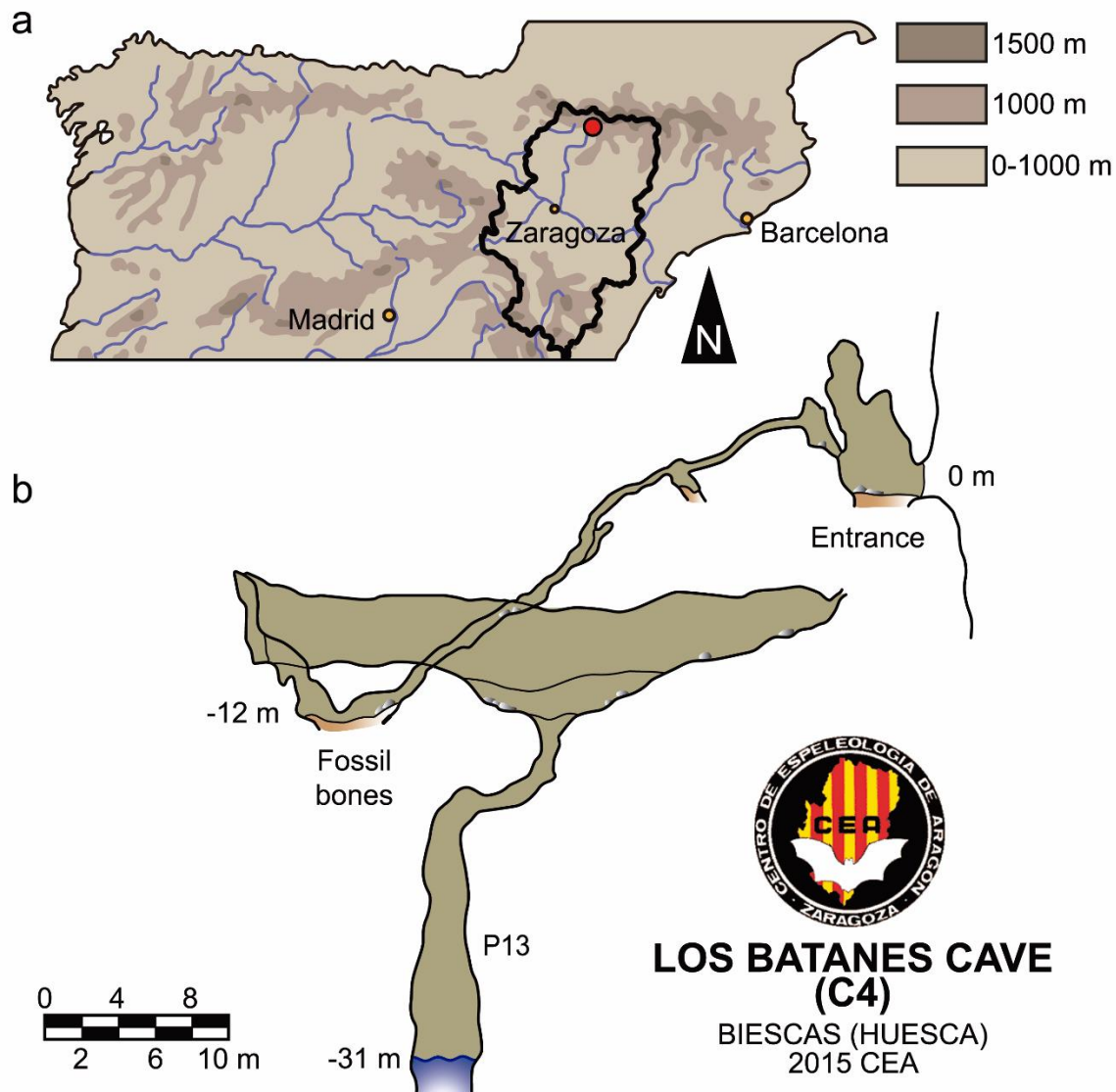


Figure 1. Los Batanes site; a: geographical location of the cave; b: topography of Los Batanes Cave (elevation view), with the location of the fossil bone remains (topographical map provided by the CEA member M. Gisbert).

Figura 1. Yacimiento de los Batanes; a: localización geográfica de la cueva; b: topografía de la Cueva de los Batanes (perfil), con la localización de los restos fósiles (mapa topográfico proporcionado por el CEA, realizado por M. Gisbert).

1.2. Objectives

The present work has the following objectives. The first aim is to characterize the fossil bat assemblage in terms of its taxonomic composition and diversity, the relative abundance of bats in comparison with other groups of small vertebrates in the cave, and the origin of the

accumulation. The second aim is to ascertain the palaeoenvironmental framework at the time of the accumulation on the basis of the ecological data for the species of bats that form the assemblage. The final objective is to provide new data on the ancient distribution of the bat species identified, which in this case will also contribute to filling the gap in our knowledge about this group of mammals in the palaeontological sites of the Iberian Pyrenees and pre-Pyrenees.

2. Karstic fissure-fill and cave sediments from los Batanes: geographical and geological location and chronological correlation

Los Batanes cave (X: 720.080; Y: 4726.585) is a karstic cavity that developed in late Cretaceous (Maastrichtian) limestones (Gil-Peña et al. 1996; Ríos-Aragües et al. 1987) (Figure 2). It is located on the eastern side of the upper Gállego Valley, which drains a large part of the central-southern Pyrenees and has a complex drainage area composed of various main and secondary valleys (Palacios et al. 2015). The entrance to the cave opens at an altitude of 1,025 m a.s.l., on the northern bank of an eastern tributary to the River Gállego. It is a small-sized cave basically consisting of a descending, narrow pressure tube of about 1-2 m width, which appears not to be being used as a bat roost at present (personal observation).

The excavation took place at the bottom of the tube, where it becomes slightly broader and where there is a body of sediment of still unknown depth, sealed under a calcite crust (Figure 1b). The sedimentary deposits mainly consist of a clay matrix of mixed origin (both autochthonous decalcification clays and allochthonous mud from outside), autochthonous carbonate clasts from the walls of the cave, and allochthonous clasts that probably came from the erosion of a nearby moraine, such as the granite clasts that ultimately originated in the Panticosa batholith (Figure 2). The fossil remains were recovered from the first 0.5 m of the sedimentary pack, beneath the calcite crust. A bone belonging to *Capra pyrenaica pyrenaica* embedded in this crust was radiocarbon-dated, giving an age of 13507-13061 cal BC with the probability of 95.4% (2s) (15234 ± 223 BP). Analysis were made at Poznan Radiocarbon Laboratory (lab. ref. Poz-75800) and calibrated with the OxCal v4.2.4 program (Bronk Ramsey & Lee 2013).

The radiocarbon date allowed us to place the accumulation of our fossil assemblage chronologically at the end of the upper Pleistocene, in the cold Marine Isotopic Stage (MIS) 2. It was probably produced in a period of transition between the LGM (Last Glacial Maximum) and the beginning of the Holocene (Hughes et al. 2013). At that time the climate underwent a warming trend that was nonetheless interrupted by various cold, generally dry pulses (which in western Mediterranean areas basically correspond to the Older Dryas, the intra-Allerød Cold Period and the Younger Dryas; Fletcher et al. 2010; Palacios et al. 2015). These climatic and environmental changes in the final part of the upper Pleistocene had consequences for faunal associations: in many localities, the late Pleistocene-Holocene transition is marked by the substitution of some taxa by others and by an increase in woodland habitats to the detriment of open landscapes (referring to palynological studies: e.g. Carrión et al. 2010; Dorado et al. 2002; Fernández et al. 2007; Gil García et al. 2002; referring to small-vertebrate associations: e.g. Cuenca-Bescós et al. 2009; Cuenca-Bescós et al. 2010a; López-García et al. 2015). As regards the palaeoclimatic framework in the Spanish Pyrenees, specifically in the Gállego Valley, all the evidence points to a maximum ice extent largely predating the global LGM

(García-Ruiz et al. 2003). According to Palacios et al. (2015), at least two episodes of glacial readvance can be detected in the Gállego Valley during the Lateglacial period (Güiter et al. 2003): before approximately 17 ka, and again at approximately 14-11.7 ka. Palacios et al. (2015) hypothesize that these can be related to the Oldest Dryas, and the Older or Younger Dryas respectively (Figure 2).

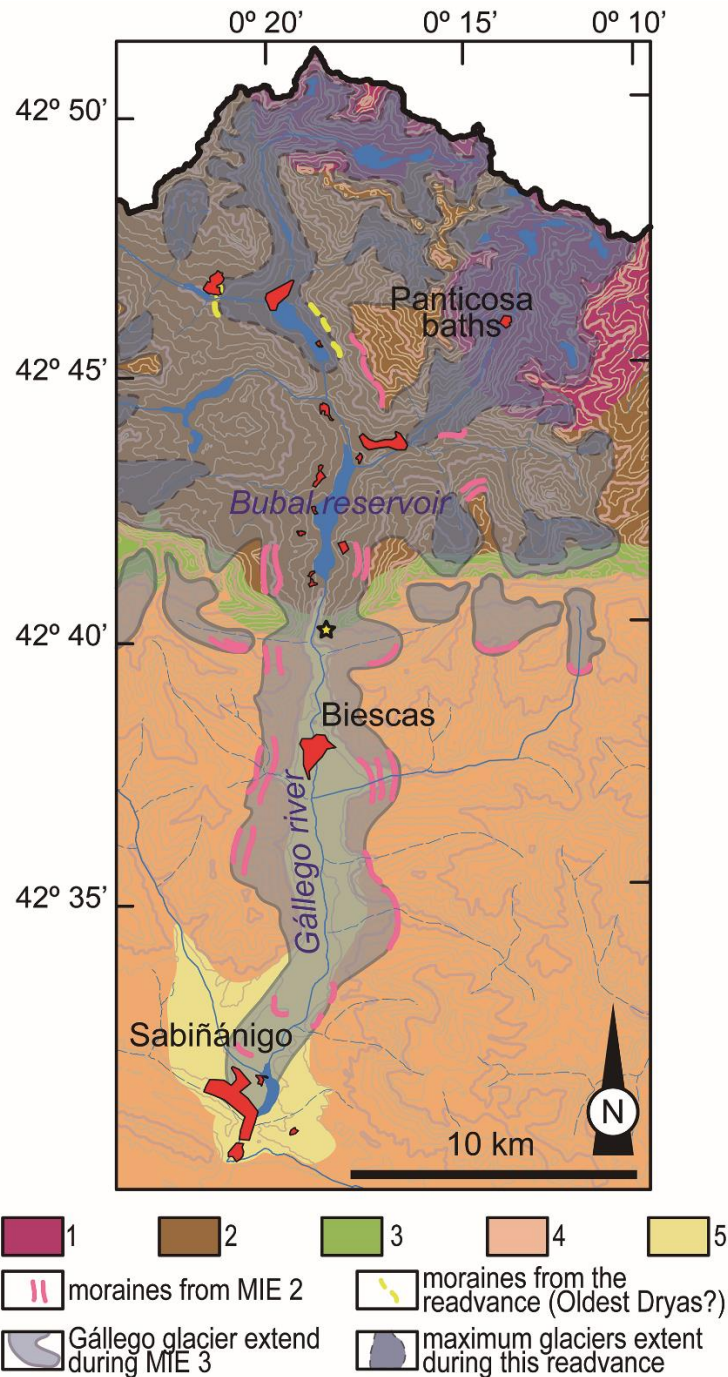


Figure 2. Geological map of the Gállego Valley; 1: granites; 2: Devonian; 3: Cretaceous; 4: Palaeogene; 5: Quaternary; MIE: local Maximum Ice Extent (predating global LGM); star: Los Batanes Cave. Modified from Ríos-Aragües et al. (1987); Gil-Peña et al. (1996); Palacios et al. (2015).

Figura 2. Mapa geológico del valle del Gállego; 1: granitos; 2: Devónico; 3: Cretácico; 4: Paleógeno; 5: Cuaternario; MIE: máxima extensión glacial local (previo al LGM global); estrella: Cueva de los Batanes. Modificado de Ríos-Aragües et al. (1987); Gil-Peña et al. (1996); Palacios et al. (2015).

3. Material and methods

3.1. Fieldwork and fossil sorting

The excavation area was located deep in the cave, at a distance of 40 m length and -12 m height from the cave entrance (Figure 1b). Access and digging at such a distance from the cave's opening required speleological expertise. The extracted sediment was processed at the laboratories of the IPE and UNIZAR. The clay matrix was removed by washing the sediment through two superimposed sieves of 5 and 0.5 mm mesh-size respectively. Then, the bones of the small vertebrates were picked out from the remaining sediment (consisting of clasts larger than 0.5 mm) at the laboratory.

The fossil material studied here mainly consists of disarticulated bones from bats, both cranial and postcranial. The recovered material is deposited at the Natural Science Museum of Zaragoza (Canudo 2018).

3.2. Identification and description of the bat remains

The bat remains were described and measured and determined to species level whenever possible. The teeth were measured by taking photos of the specimens in occlusal view using an Olympus SZ61 binocular stereo microscope with an attached camera (LC20 model); for larger bones a caliper (Mitutoyo CD-8" CX Digimatic Caliper, Japan) with a theoretical precision of 0.01 mm was employed. We followed the taxonomic criteria established by Dupuis (1986), Felten et al. (1973), Jenrich et al. (2012), Menu & Popelard (1987), Răduleț (2003) and Sevilla (1988) among others. We undertook comparative anatomy with extant specimens of horseshoe bats from Southwestern European populations belonging to the following institutions: the International Centre for Water and Environment (CIAMA) at La Alfranca (Zaragoza), the National Museum of Natural Sciences of Madrid (MNCN), the Archaeosciences Laboratory of Lisbon (LARC), the National Museum of Natural History of Paris (MNHN), the Doñana Biological Station (EBD) and the Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Division of Mammals. In characterizing the fossil assemblage, we followed the taphonomic criteria established by Andrews (1990), Bennàsar (2010), Fernandez-Jalvo (2016), Kowalski (1995) and López-García & Sevilla (2012), among others. The classification according to age groups based on tooth wear follows the same criteria as Popov & Ivanova (2002).

3.3. Abbreviations

Naming the teeth: i (incisor), c (canine), p (premolar), m (molar); teeth from the upper series are named in capital letters while teeth from the lower series are named in lowercase letters (i.e. M1 is the first upper molar; p3 is the third lower premolar). Measuring the teeth: L (anteroposterior length), W (lateromesial width), L1 (greater length of upper molars, distance from the parastyle to the metastyle), L2 (medium length of upper molars, measuring the constriction of the protoconal basin), w1 (width of lower molars trigonid, distance from the metaconid to the protoconid) and w2 (width of lower molars talonid, distance from the entoconid to the hypoconid). Naming and describing the cranial and postcranial skeleton: Cr (cranial), PCr (postcranial), mx (maxilla), md (mandible), bu (tympanic bulla), at (atlas), vert (vertebra), sca (scapula), clav (clavicle), p ring (pectoral ring), hu (humerus), ra (radius), metac (metacarpus), pelv (pelvic bone), fe (femur), ti (tibia), R (right), L (left), fr (fragment), b (body),

mr (mandibular ramus), pep (proximal epiphysis), dep (distal epiphysis), diap (diaphysis). Other abbreviations: NR (number of remains, all the recovered bone and dental fragments), NISP (number of identified specimens, all the remains assigned to a certain skeletal element), MNI (minimum number of individuals), Ri (relative abundance of the elements in the sample), Ni (minimum number of elements in the sample), Ei (number of elements in an individual).

Taxon	NISP	MNI
<i>Rhinolophus euryale</i>	99	12
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	13	2
<i>Rhinolophus</i> sp.	28	-
cf. <i>Miniopterus schreibersii</i>	1	1
<i>Myotis</i> sp.	2	2
Chiroptera indet.	21	-
TOTAL	164	17

Table 1. Presence in terms of NISP (number of identified specimens) and MNI (minimum number of individuals) of each identified bat taxon.

Tabla 1. Presencia en términos de NISP (número de especímenes identificados) y MNI (número mínimo de individuos de cada taxón identificado).

4. Results

The fossil bat assemblage consists of 164 fossil specimens that have been assigned to a certain skeletal element of order Chiroptera: i.e. NISP=164 (Table 1). It is mainly made up of bones from two species of horseshoe bats: the Mediterranean horseshoe bat *R. euryale*, MNI=12, and the greater horseshoe bat *R. ferrumequinum*, MNI=2 (Table 1). Four more specimens have been assigned to the Vespertilionidae family (Table 1).

4.1. Systematic palaeontology

4.1.1. Rhinolophidae Gray, 1825

4.1.1.1. *Rhinolophus* Lacépède, 1799

The assignation of most of the specimens from Los Batanes to the genus *Rhinolophus* is unequivocal. Regarding the cranial skeleton, as the premaxilla is only attached to the maxilla via a restricted caudal joint, this bone is detached in fossil specimens (Figure 3a) and usually absent, so the most anterior alveolus shown by the upper jaw is the canine one. P4 and M1 have well-developed heels, as has M2 to a lesser extent (Figure 3a), and C is robust, trapezoidal and presents a concave lingual side of the crown (Figure 3b) (Sevilla 1988). The mandibular ramus is rectangular in external view with an almost horizontal mandibular notch (Figure 3c); the lower molars are nyctalodont (Menu & Sige, 1971) and present a narrow, regular cingulum (Figure 3c), which is also characteristic of this genus. The dental formula of *Rhinolophus* is 1.1.2.3/2.1.3.3 (Sevilla 1988; Palomo et al. 2007). The tympanic bulla has a characteristic conical spiral shape.

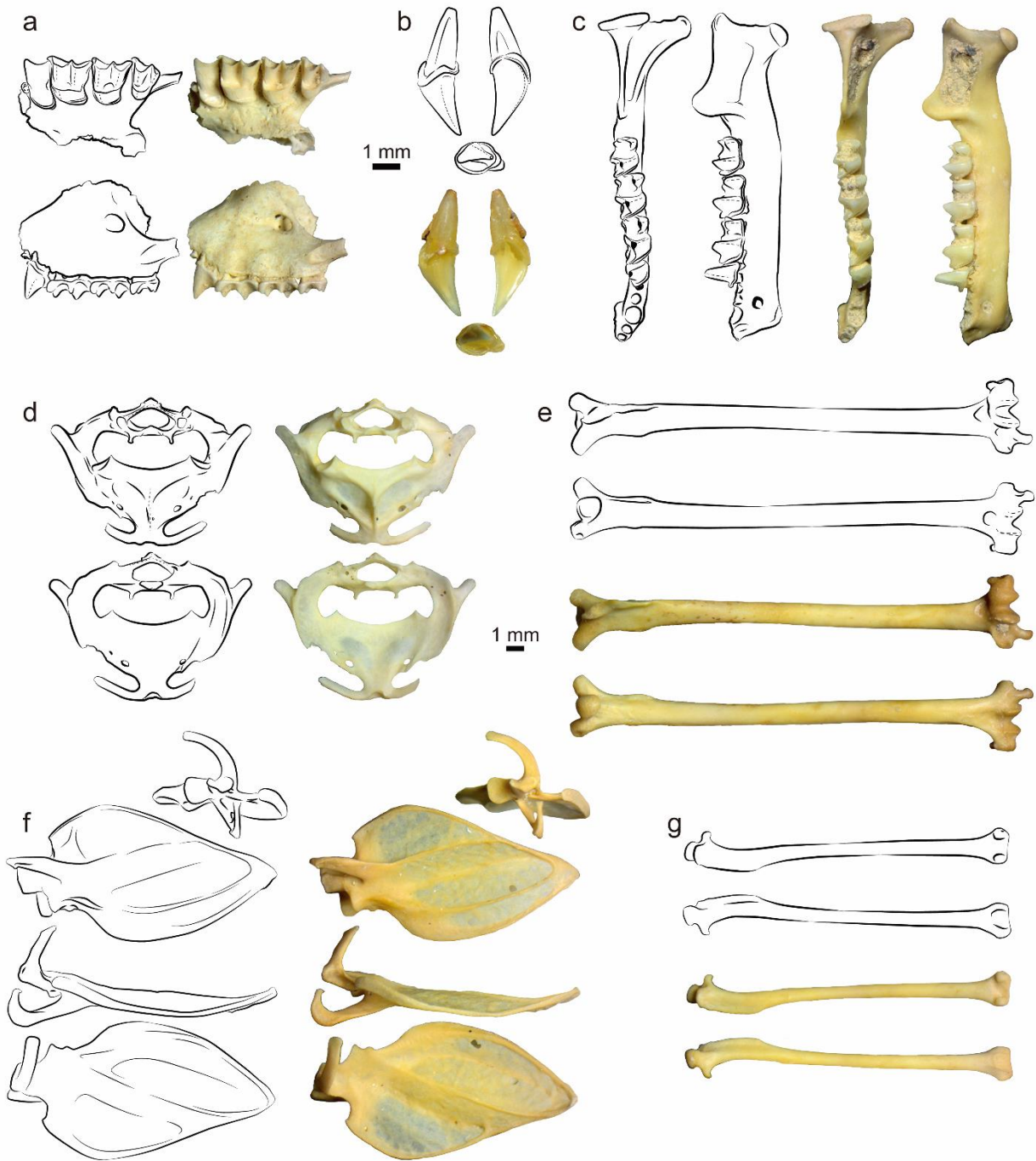


Figure 3. *Rhinolophus euryale* fossil specimens from Los Batanes Cave; a: mx with P4-M3 (L) 2017/1144 in occlusal (top) and labial (bottom) view; b: C (L) 2017/1145 in labial (top left), lingual (top right) and occlusal (bottom) view; c: md with p4-m3 (L) 2017/1146 in occlusal (left) and labial (right) view; d: p ring 2017/1147 in anterior (top) and posterior (bottom) view; e: hu (L) 2017/1149 in external (top) and internal (bottom) view; f: sca (L) 2017/1148 in external (top), dorsal (second top), internal (second bottom) and ventral (bottom) view; g: fe (R) 2017/1150 in posterior (top) and anterior (bottom) view; see anatomic abbreviations in paragraph 3.3. Abbreviations.

Figura 3. Especímenes fósiles de *Rhinolophus euryale* de la Cueva de los Batanes; a: mx con P4-M3 (Izquierdo) 2017/1144 en vista oclusal (arriba) y labial (abajo); b: C (I) 2017/1145 en vista labial (arriba a la izquierda), lingual (arriba a la derecha) y oclusal (abajo); c: md con p4-m3 (I) 2017/1146 en vista oclusal (a la izquierda) y labial (a la derecha); d: p ring 2017/1147 en vista anterior (arriba) y posterior (abajo); e: hu (I) 2017/1149 en vista externa (arriba) e interna (abajo); f: sca (I) 2017/1148 en vista externa (arriba), dorsal (segunda arriba), interna (segunda abajo) y ventral (abajo); g: fe (Derecho) 2017/1150 en vista posterior (arriba) y anterior (abajo); ver abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.

As regards the postcranial skeleton, a distinctive structure of horseshoe bats is the pectoral ring (Figure 3d) consisting of various fused bones: the sternal body, the first pair of ribs, and the first pectoral vertebra (Fomin & Lovachev 2000). The scapula is leaf-shaped with a pointed inferior angle (Figure 3f). The proximal epiphysis of the humerus is diagnostic in having a trochin almost as big as the trochiter with a humeral head that is small and round (Dupuis 1986) (Figure 3e); the distal epiphysis is diagnostic in having a pen-shaped styloid process, a broad epitrochlea (Dupuis 1986; Felten et al. 1973), and dorsally projected condyles (Figure 4b). The radius is strong, and by contrast with most vespertilionid bats (except *Miniopterus*) the ulna insertion is in the middle zone of the diaphysis instead of close to the proximal epiphysis. The proximal epiphysis of the radius of horseshoe bats differs from that of *Miniopterus* in having an open flexor fossa and a rounded proximal tip (Dodelin 2002). The pelvis presents a characteristic oval, anteroposteriorly elongated small obturator foramen and a wide ischiopubic ramus. The femur has a flattened head and a pronounced, curved medial ridge, well differentiated from the lesser trochanter; the distal condyles are tiny, and a broad groove separates them from one another (Figure 3g).

- ***Rhinolophus euryale* Blasius, 1853, Mediterranean horseshoe bat** (Table 1, 2; Figure 3).

The remains belong to a medium-sized form of horseshoe bat, of which two species inhabit the Iberian Peninsula: *Rhinolophus mehelyi* and *Rhinolophus euryale*, the former slightly larger than the latter (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). We compared the molar measurements of our assemblage (Table 3) with those of extant horseshoe bats from Southwestern European populations (Figure 5), which allowed us to assign the cranial remains to the species *R. euryale* (Figure 3a, b, c). The distal epiphyses of the humeri present a straight styloid process with convex edges by contrast with that of *R. mehelyi*, which is quadrangular; both morphology and size of the distal epiphysis (Figure 3e, Table 3) supports the assignation to *R. euryale* (Dupuis 1986; Felten et al. 1973).

R. euryale currently inhabits the Mediterranean region of Europe, as well as some parts of northern Africa and the near East (Dietz et al. 2009). Given its preference for roosting in caves, this species is linked to karstic areas; for nursery colonies it generally chooses roosts at an altitude of less than 800 m a.s.l. and therefore with a milder, more favourable climate (Dietz et al. 2009). It has been recorded in present-day Spain at a maximum altitude of 1,360 m a.s.l. (Palomo et al. 2007), but in the Pyrenees the altitudinal range for nursery roosts of this species is 509-792 m a.s.l. (Alcalde et al. 2008). Although the species has been associated with forests, recent studies have indicated that the significant factor in the choice of foraging areas by these bats is the existence of edge habitats (Goiti et al. 2003; Goiti et al. 2008).

- ***Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774), Greater horseshoe bat** (Table 1, 2; Figure 4a, b).

This taxon is only rarely represented in the association. The large size of the remains (Table 3) allows them to be assigned unequivocally to this species, as it is the largest extant horseshoe bat in Europe (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007; Sevilla 1988); the molar measurements confirm the assignation of the cranial remains to *R. ferrumequinum* (Figure 4a and 5). This taxon presents the dental formula of the genus, although p3 is very tiny and appears labially displaced outside the tooth row (Sevilla 1988; Topal 1979) (Figure 4a).

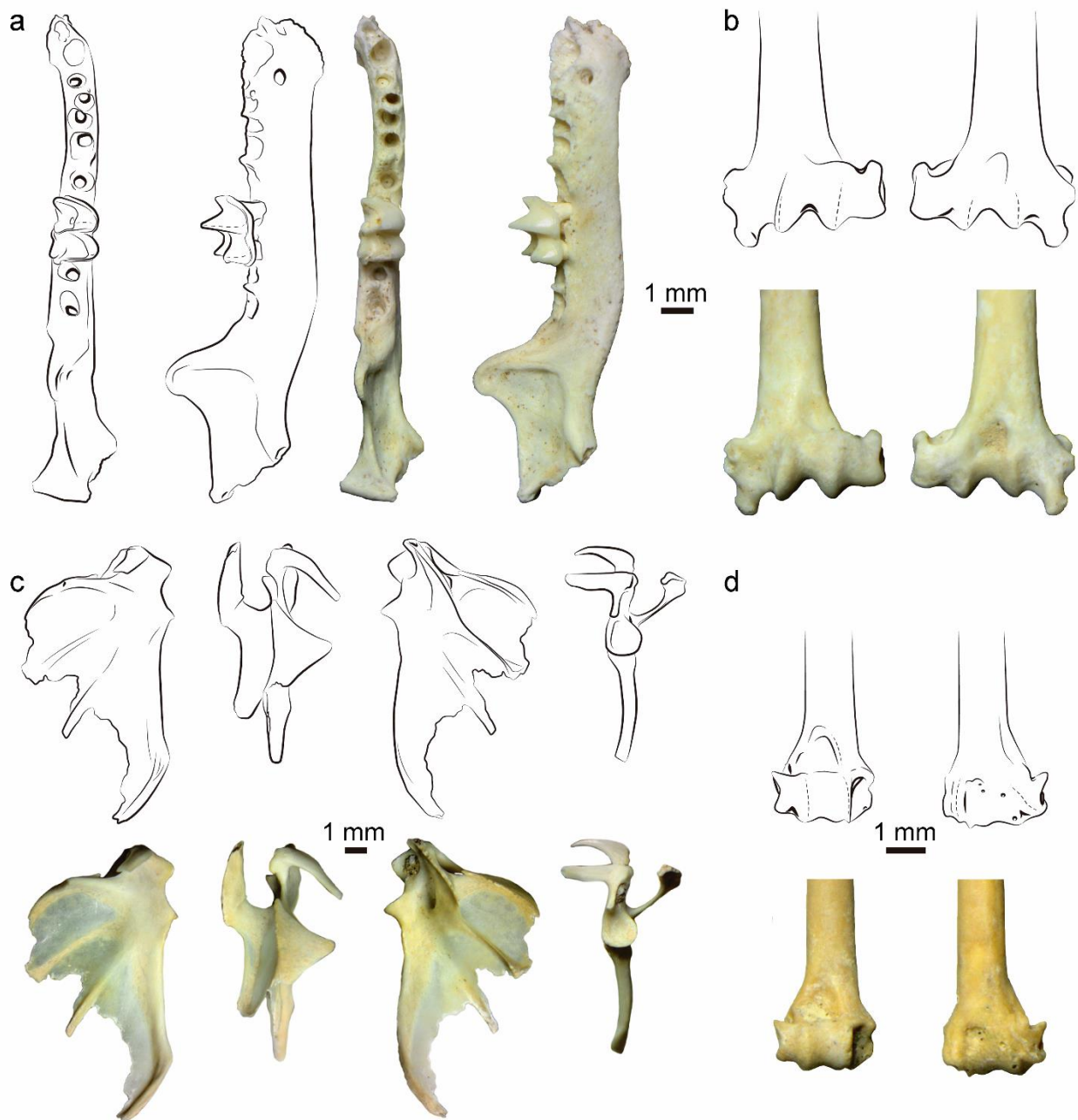


Figure 4. *Rhinolophus ferrumequinum* fossil specimens from Los Batanes Cave; a: md with m2 (R) 2017/1151 in occlusal (left) and labial (right) view; b: dep hu (L) 2017/1152 in external (left) and internal (right) view. cf. *Miniopterus schreibersii* fossil specimen from Los Batanes Cave; c: sca (L) 2017/1153 in ventral (left), internal (second left), in dorsal (second right), and in external (right) view. *Myotis* sp. fossil specimens from Los Batanes Cave; d: dep hu (R) 2017/1154 in external (left) and internal (right) view.

Figura 4. Especímenes fósiles de *Rhinolophus ferrumequinum* de la Cueva de los Batanes; a: md con m2 (Derecha) 2017/1151 en vista oclusal (a la izquierda) y labial (a la derecha); b: dep hu (Izquierdo) 2017/1152 en vista externa (a la izquierda) e interna (a la derecha). Especímenes fósiles de cf. *Miniopterus schreibersii* de la cueva de los Batanes; c: sca (I) 2017/1153 en vista ventral (a la izquierda), interna (segundo izquierda), dorsal (segundo derecha), y externa (a la derecha). Especímenes fósiles de *Myotis* sp. fósil de la cueva de los Batanes Cave; d: dep hu (D) 2017/1154 en vista externa (a la izquierda) e interna (a la derecha).

R. ferrumequinum has a broader distribution throughout Europe and Asia than *R. euryale*, although the epicentre of its distribution is also the Mediterranean basin; in central Europe it only occupies environments with a mild climate (Dietz et al. 2009). The greater horseshoe bat generally inhabits temperate plains and Mediterranean mountains (Dietz et al. 2009); its altitudinal range in Aragon has been recorded as 149-1,597 m a.s.l. (Alcalde et al. 2008). It chooses its roosts in places with a presence of mixed habitats for foraging: deciduous forest alternating with meadows and shrubberies (Dietz et al. 2009). In the south of Europe, it is generally associated with medium-sized horseshoe bats, together with *M. schreibersii*, *M. emarginatus* and *M. capaccinii* (Dietz et al. 2009).

Taxa	Elem	Lat	n	Taxa	Elem	Lat	n
<i>Rhinolophus euryale</i>	bu	R	7	<i>Rhinolophus euryale</i>	dep ra	R	4
		L	2			L	2
	mx	R	1		pep ra	L	6
		L	1		diap ra	-	3
	C	R	1		ti	R	3
		L	1		pep ti	L	1
	M1	R	1		fe	R	5
		L	2		pep fe	R	3
	P4	L	1		pep fe	L	2
	md	R	3		dep fe	R	1
		L	4	md	R	1	
	md b	R	1	m1	R	1	
		L	2	hu	R	1	
	md fr	R	2	dep hu	R	1	
		L	1	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	L	2	
	c	R	1		pep hu	L	1
		L	2		pep ra	R	2
	p4	R	1		pep ra	L	1
	at	-	1		diap ra		2
	p ring	-	3		ti	L	1
sca	R	2	fr pelv			1	
	L	3	<i>Rhinolophus sp.</i>		fr pep ra	L	1

hu	R	3	pep metcp	R	6
	L	4	II	L	1
pep hu	L	2	pep metcp	R	4
dep hu	L	5	IV	L	5
dep + diap hu	L	1	pep metcp	R	7
diap hu	-	1	V	L	3
	L	1	<i>M. schreibersii</i>	sca	L
ra	R	1	<i>Myotis</i> sp.	hu	R
	R	3		fr clav	9
pep + diap ra	L	5	Chiroptera indet.	vert	12

Table 2. List of the recovered material for each bat taxon; Elem: element; Lat (laterality); n: number of assigned specimens; anatomical abbreviations in paragraph 3.3. Abbreviations.

Tabla 2. Lista de material recuperado de cada taxón de quiróptero; Elem: elemento; Lat (lateralidad); n: número de especímenes; abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.

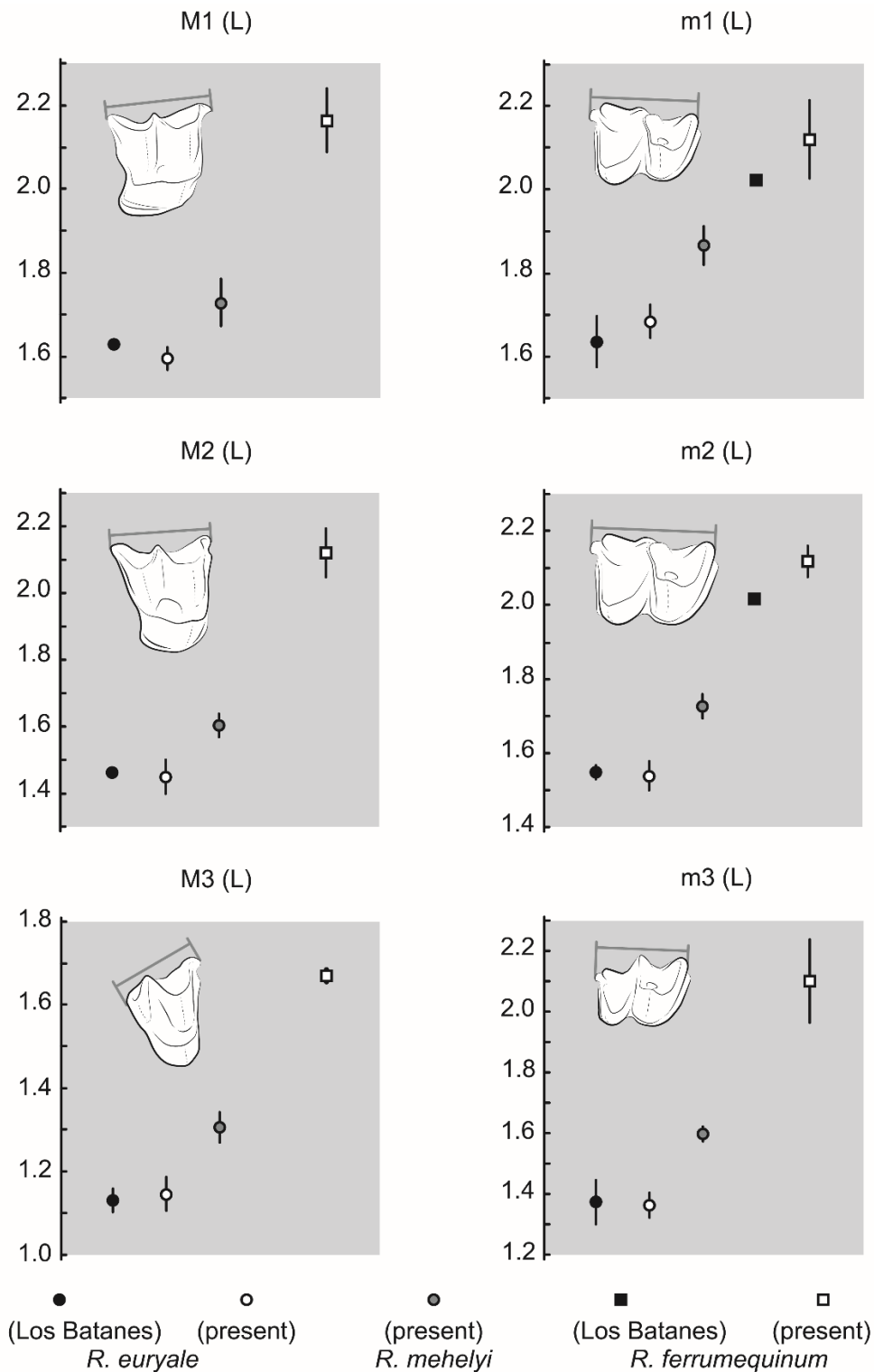


Figure 5. Dot plots comparing the anteroposterior lengths (L) of upper and lower molars of the *Rhinolophus* specimens from Los Batanes Cave and the extant specimens in the collections (see paragraph 3.2. Identification and description of the bat remains). The circles and squares represent the mean value for each group, the lines represent the standard deviation, in mm. Anatomical abbreviations in paragraph 3.3. Abbreviations.

Figura 5. Gráficos de puntos de comparación de las longitudes anteroposteriores (L) de los molares superiores e inferiores de los especímenes de *Rhinolophus* de la Cueva de Los Batanes y especímenes actuales en las colecciones de referencia (véase párrafo 3.2. Identification and description of the bat remains). Los círculos y cuadrados representan el valor medio para cada grupo, las líneas representan la desviación estándar, en mm. Abreviaturas anatómicas en párrafo 3.3. Abbreviations.

- ***Rhinolophus* sp.** (Table 1, 2).

Some recovered material is too fragmented or deteriorated to be assigned unequivocally to either of the two horseshoe bats identified in the association, or it comprises bones which could not be compared to previous descriptions in the literature or to extant specimens for comparative anatomy.

4.1.2. Vespertilionidae Gray, 1821

4.1.2.1. *Myotis* Kaup, 1829

- ***Myotis* sp.** (Table 1, 2; Figure 4d).

The size of the distal epiphyses of both humeri (Table 3) matches with the smallest forms of Vespertilionidae. The morphology of the proximal edge between the trochlea and the condyle (Figure 4d) is straight or slightly concave as in *Myotis* spp. by contrast with *Plecotus* spp., which presents a convex edge (Dupuis 1986; Felten et al. 1973). Possible taxa to which the remains might be assigned are *M. nattereri*, *M. capaccinii*, *M. emarginatus*, *M. daubentonii* (although data in the previous literature indicate slightly larger distal epiphyses for this species), *M. mystacinus* (data in the literature indicate slightly smaller distal epiphyses) (Dupuis 1986; Felten et al. 1973) and *M. alcahoae* (Dietz et al. 2009).

The above-mentioned species of small-sized *Myotis* present a notable variety of extant distribution and habitat preferences. Although most of them inhabit all of Europe, the species *M. capaccinii* and *M. emarginatus* are mainly restricted to the Mediterranean area of influence (Dietz et al. 2009), the former being a markedly thermophilic taxon (Palomo et al. 2007). As regards their foraging areas, they mostly prefer more or less closed forests (*M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. alcahoae*, *M. emarginatus*), although some also employ open landscapes (*M. nattereri*) or are conditioned by other factors such as the presence of water bodies (*M. daubentonii*, *M. capaccinii*) (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007).

4.1.4. Miniopteridae Dobson, 1875

4.1.4.1. *Miniopterus* Bonaparte, 1837

- ***Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817, Schreibers' bent-winged bat** (Table 1, 2; Figure 4e).

The size of the scapula corresponds to a medium-sized bat. The general morphology is different from that of horseshoe bats, having a long straight lateral border which forms an angle of approximately 60° with the spine. The coracoid process projects medially (unlike in *Myotis* and *Plecotus*); the external edge of the suprascapular fossa at the junction of the spine and the superior scapular border is rounded (instead of angulated as in other vespertilionoids); and the superior border shows a wide, triangular lamella projecting ventrally. For all these reasons we assign the remnant to *Miniopterus*; there is no other species of this genus currently living in Iberia.

Miniopterus schreibersii today inhabits the Mediterranean region of Europe, as well as some parts of northern Africa and the near East (Dietz et al. 2009). Its habitat preferences include all the Mediterranean landscapes, and it shows a strong preference for roosting in caves (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Its altitudinal range is quite wide in Spain at present; it has been recorded at heights as great as 1,599 m a.s.l. (Alcalde et al. 2008).

Taxon	Elem	Meas	n	min	max	M	SE	SD
<i>Rhinolophus euryale</i>	P4	W	3	1.13	1.19	1.16	0.02	0.03
		L	3	1.20	1.67	1.37	0.15	0.27
	C	W	2	1.02	1.08	1.05	0.03	0.04
		L	2	1.44	1.49	1.46	0.02	0.03
	M1	W	1			1.83		
		L1	1			1.63		
		L2	1			1.17		
	M2	W	4	1.64	1.75	1.71	0.02	0.05
		L1	4	1.45	1.48	1.46	0.01	0.01
		L2	4	1.01	1.12	1.06	0.02	0.05
	M3	W	2	0.17	1.50	0.84	0.67	0.94
		L1	2	1.11	1.15	1.13	0.02	0.03
		L2	2	0.74	0.81	0.78	0.04	0.05
		w1	8	0.77	1.06	0.92	0.03	0.09
	m1	w2	8	0.85	1.08	0.95	0.02	0.07
		l	8	1.50	1.68	1.64	0.02	0.06
	m2	w1	9	0.84	1.12	0.98	0.03	0.09
		w2	9	0.90	1.11	1.00	0.02	0.07
		l	9	1.53	1.59	1.55	0.01	0.02
	m3	w1	6	0.82	1.01	0.93	0.03	0.08
w2		6	0.67	0.83	0.76	0.03	0.06	
l		6	1.24	1.44	1.37	0.03	0.07	
hu	dep W	10	4.35	4.61	4.44	0.03	0.09	
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>		w1	1			1.47		
	m1	w2	1			1.56		
		l	1			2.02		
	m2	w1	1			1.49		
		w2	1			1.62		

			1	1			2.02		
	hu	dep W	3	4.94	5.11	5.04	0.05	0.09	
<i>Myotis</i> sp.	hu	dep W	2	2.36	2.44				

Table 3. Biometric characterization of the teeth and humeri from Los Batanes Cave fossil bat assemblage; Elem: element; Meas: measurement; n: number of measured specimens; min: minimum value of the sample (mm); max: maximum value of the sample (mm); M: mean value (mm); SE: standard error (mm); SD: standard deviation (mm). Anatomical abbreviations in paragraph 3.3. Abbreviations.

Tabla 3. Caracterización biométrica de los dientes y humeros de los quirópteros fósiles de la Cueva de Los Batanes; Elem: elemento; Meas: medida; n: número de especímenes medidos; min: valor mínimo de la muestra (mm); max: valor máximo de la muestra (mm); M: valor medio (mm); SE: error estándar (mm); SD: desviación estándar (mm). Abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.

4.2. Characterization of the taphocenosis

The composition of the whole small-vertebrate assemblage is mainly dominated by bats, but other groups of animals are also represented here (NR=49): rodents (*Apodemus* sp. MNI=1; *Eliomys quercinus*, MNI=1), shrews (*Crocidura russula*, MNI=1) and birds (MNI=8).

The majority of the small bone remains have a fair coloration from white to beige, but just under a fifth of the total specimens have darker, orange-brown tones or present small areas with black staining (Figure 6a, b, c). Almost half of the sample shows strong surface weathering, generally linked to a fairer surface colour, whereas a small amount of the remains (15 %) shows dissolution marks on the surface, and some specimens show both types of alteration (Figure 6d, e, f).

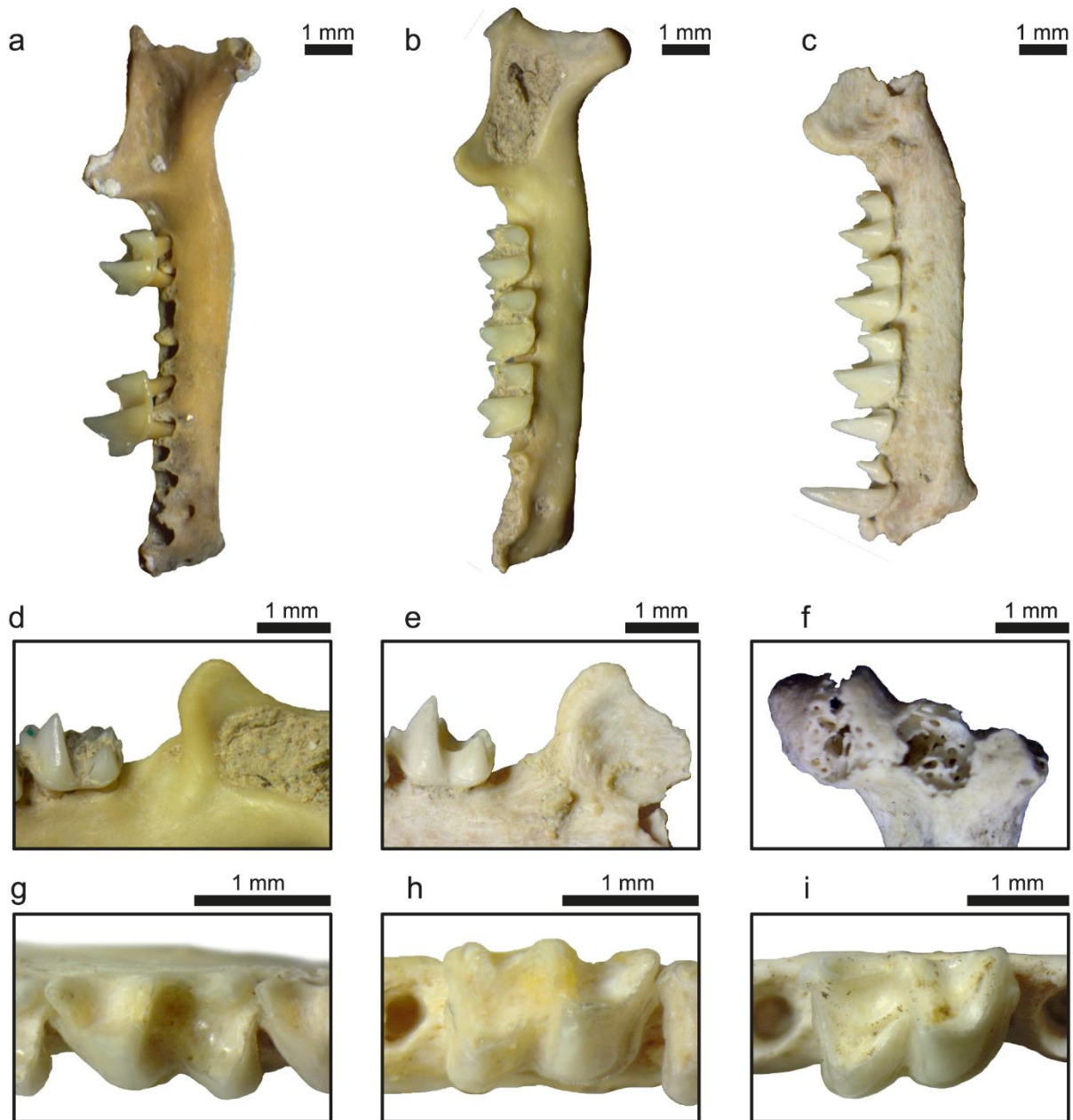


Figure 6. Main taphonomic remarks. Bone coloration; a: orange-brown mandible of *Rhinolophus euryale*; b: beige mandible of *R. euryale*; c: white mandible of *R. euryale*. Bone surface alterations; d: non-altered bone and enamel in a *R. euryale* mandible; e: bone surface affected by weathering, but not the enamel, in a *R. euryale* mandible; f: surface weathering and dissolution marks in a distal epiphysis of *R. euryale* humerus. Tooth-wearing; g: subadult specimen of *R. euryale*, the m2 shows no wear; h: adult specimen of *R. euryale*, the m2 shows notable wear on the occlusal surface; i: adult specimen of *Rhinolophus ferrumequinum*, the m2 shows notable wear on the occlusal surface.

Figura 6. Principales anotaciones tafonómicas. Coloración de los huesos; a: mandíbula marrón anaranjada de *Rhinolophus euryale*; b: mandíbula beige de *R. euryale*; c: mandíbula blanca de *R. euryale*. Alteración superficial de los huesos; d: mandíbula de *R. euryale* con hueso y esmalte sin alterar; e: mandíbula de *R. euryale* con hueso afectado por descamación superficial, pero no el esmalte; f: descamación superficial y marcas de disolución en una epífisis distal de húmero de *R. euryale*. Desgaste dental; g: espécimen subadulto de *R. euryale*, el m2 no muestra desgaste; h: espécimen adulto de *R. euryale*, el m2 muestra un desgaste notable de la superficie oclusal; i: espécimen adulto de *Rhinolophus ferrumequinum*, el m2 muestra un desgaste notable de la superficie oclusal.

The *Rhinolophus* sample presents a notable differential loss of skeletal elements. Considering the relative abundance of elements ($Ri = Ni/(MNI \times Ei) \times 100$; Andrews 1990; Bennàsar 2010), the best-preserved elements are the humeri and radii, the only bones with a survival percentage above 50% (Table 4). The composition of the sample in terms of age groups based on tooth wear is as follows: a minimum of five individuals of *Rhinolophus euryale* were subadults (the teeth show no wear), whereas at least two individuals were adults whose teeth show rounded cusps in one case, and dentine fields in the other; the only mandible of *Rhinolophus ferrumequinum* preserved belonged to an old adult as dentine fields are observed in the molar (Figure 6g, h, i). No teeth are preserved for the remaining seven individuals, but all the limb bones preserved are completely fused, suggesting that they belonged to individuals old enough to fly (Adams 2008; Dietz et al. 2007, 2009).

Elem (Cr)	Ni	Ei	Ri (%)	Elem (PCr)	Ni	Ei	Ri (%)	Elem (PCr)	Ni	Ei	Ri (%)
bu	9	2	32.1	clav	9	2	32.1	hu	17	2	60.7
mx	2	2	7.1	p ring	3	1	25.0	ra	20	2	71.4
md	9	2	32.1	sca	5	2	17.9	fe	10	2	35.7
teeth	9	16	4.0	pelv	1	2	3.6	ti	5	2	17.9
				metcp (ii-v)	26	8	23.2				

Table 3. Relative abundance of the main skeletal elements recovered at Los Batanes and assigned to genus *Rhinolophus*; Elem: element; Ri: relative abundance of the elements in the sample; Ni: minimum number of elements in the sample; Ei: number of elements in an individual. Anatomical abbreviations in paragraph 3.3. Abbreviations.

Tabla 4. Abundancia relativa de los principales elementos esqueléticos recuperados en los Batanes y asignados al género *Rhinolophus*; Elem: elemento; Ri: abundancia relativa de elementos en la muestra; Ni: mínimo número de elementos en la muestra; Ei: número de elementos en un individuo. Abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.

5. Discussion

5.1. Origin of the accumulation

Two hypotheses are considered here: (1) that the accumulation of the bat remains was due to the action of predators and the subsequent transport of their discards deep into the cave by a water flow, or (2) that the accumulation was produced by bats roosting in the cave followed by an in situ death.

The varying degrees of coloration and weathering shown by the fossil bones point to different time-spans of subaerial exposure and burial, which is a common phenomenon even among the bones of a single skeleton once it is accumulated (Fernandez-Jalvo 2016). The dissolution marks observed in some specimens may be caused either by digestion or by the environmental moisture of a water flow. The elements with the highest survival percentage in the assemblage are humeri and radii, the two largest and strongest bones in the bat skeleton. The differential lack of skeletal elements in the recovered assemblage may be explained as the effect of transport within the cave-system or of predation. However, bats are rarely hunted by birds, carnivorous mammals or lizards and cases of predation on horseshoe bats are even scarcer as this group is apparently more efficient at eluding predators (Dietz et al. 2009; Kowalsky 1995). The global composition expected for a small-vertebrate assemblage

produced by predatory accumulation is a small number of bats represented in comparison with other small mammals such as rodents or with small birds, which is contrary to the small-vertebrate assemblage from Los Batanes. If the bats died in the cave, the dominance of bats in the assemblage could be explained by the continuous roosting of *Rhinolophus euryale* in the site, and the occasional presence of the other taxa. In the light of the great predominance of bats within the assemblage, the most probable origin of the accumulation is the death of the animals that formed a colony within the cave. Most of the Mediterranean horseshoe bats recorded were subadult specimens, but with no obvious infants within the association it cannot be determined whether it was a nursery colony. The relatively high location of the cave points instead to a hibernating colony, which in these species of horseshoe bats usually involves a small cluster of individuals (Alcalde et al. 2008; Palomo et al. 2007).

5.2. Palaeoenvironmental framework

The two species of horseshoe bats recorded in Los Batanes currently inhabit the Pyrenees of Aragon although they have a discontinuous distribution (Alcalde et al. 2008). The bat species that constitute the fossil assemblage studied here are typically associated with each other when forming colonies in caves nowadays (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). The bat association from Los Batanes Cave consists of a majority of Mediterranean-related species with foraging strategies generally linked to the presence of forest habitat or at least patchy arboreal cover. The other small mammals recorded in the site are today widespread throughout the Iberian Peninsula with relatively wide altitudinal ranges, and they currently show habitat preferences for both arboreal cover (*Apodemus* sp. and *Eliomys quercinus*) and open landscapes (*Crocidura russula*) (López-García 2011; Palomo et al. 2007). Based on the association, and having the altitude of the site into account, the most plausible scenario for the period of accumulation was a temperate, mild climate and a landscape with a notable presence of forest but a generally mixed structure, where hedge habitats were prominent. In the light of the radiocarbon date obtained for Los Batanes assemblage (an age of about 15.5-15 ka BP) and according to the two ice re-advances detected in the Gállego Valley during the Lateglacial (one at about 17 ka BP, the other at 14-11.7 ka BP, Palacios et al. 2015), it is reasonable to conclude that at the time the accumulation took place, the Gállego Valley was in a period of local ice-cover retreat soon after the first local re-advance of the Lateglacial. Finally, the recorded bat association suggests that the climate conditions in the area by that time were at least as mild as they are today.

5.3. Palaeobiogeography

The two *Rhinolophus* species found in Los Batanes were already present in Spain in the late Pliocene (Agustí et al. 2011) and have a regular but scanty record throughout the Iberian Quaternary (e. g. Galán et al. 2016a; 2016b; Sevilla 1988), including some localities in the Pyrenees and the pre-Pyrenees (Altuna 1972; Blanco-Sancho 1995; López-García 2011; Oms et al. 2008; Pemán 1994). However, none of the localities in the literature with a record of the two *Rhinolophus* species in the Pyrenees and the pre-Pyrenees is at such a great altitude as Los Batanes Cave. This new record provides reliable evidence that the distribution of *Rhinolophus euryale* and *Rhinolophus ferrumequinum* reached altitudes as high as 1025 m in the Iberian Pyrenees during the Lateglacial. In the case of the former species this is quite close to its extant altitudinal maximum in Spain (1360 m a.s.l. according to Palomo et al. 2007). The fact

that the altitudinal range of *R. euryale* was at least as great then as it is today can be interpreted as an indicator of the relative speed of this taxon in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it, even during a period of time such as the Lateglacial which was mainly characterized by climate instability and alternations of local ice-cover retreats and re-advances (García-Ruiz et al. 2003; Palacios et al. 2015).

6. Conclusions

The late Pleistocene bat assemblage from the site of Los Batanes provides the highest Quaternary record of *Rhinolophus euryale* and *Rhinolophus ferrumequinum* in the Spanish Pyrenees and pre-Pyrenees, which is very close to present altitudinal limit of the first species. The clear Mediterranean affinity presented by the bat association together with the altitude of the site suggests that even in a period characterized by climatic instability as it was the Lateglacial, local climate conditions could be as mild as they are nowadays during the moments of ice-cover retreat. Finally, the presence of *R. euryale* in a site with this location and chronology could be an indicator of the relatively high speed of this taxon in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it.

Further investigations into Quaternary mountain localities will improve the resolution of the bat fossil record and increase our understanding of the effect of climate fluctuations on the distribution of these horseshoe bat species.

Nuevos hallazgos de restos de quirópteros fósiles y subfósiles en las sierras interiores del Pirineo aragonés

8

New findings of fossil and subfossil bat remains in the Internal Spanish, Aragonese Pyrenees

El número de yacimientos paleontológicos con registro de quirópteros fósiles en la vertiente española de los Pirineos es muy escaso (cuatro localidades) en comparación con la vertiente francesa (más de 40). Los yacimientos estudiados en este capítulo (cuevas B-9, B-8 y D-2, de edad Holoceno), proporcionan el primer registro de quirópteros fósiles en localidades de alta montaña en España, por encima de los 1900 m de altitud. En este capítulo se muestra la presencia de una asociación de quirópteros basada en las especies *Myotis blythii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis mystacinus* y *Plecotus* sp., especies relativamente poco frecuentes en el cuaternario del norte de la península ibérica. Se trata del registro fósil de estas especies a mayor altitud en la península ibérica, así como la primera cita fósil de la especie *M. mystacinus*. Además, la aparición de individuos muertos pertenecientes a estas mismas especies en la superficie de las cuevas B-8, B-9 y D-2, así como de otras tres cavidades cercanas (cuevas C-11, A-99/A-31 y A-113) pone de relieve la presencia continuada en el tiempo de estas especies en un área que, en cuanto a altitud y a cobertura vegetal, se encuentra en el extremo (o fuera de los límites) de las preferencias de hábitat conocidas para estas especies en la actualidad. Los resultados de este capítulo contribuyen al conocimiento de las faunas de quirópteros del pasado en los Pirineos, de las cuales se tiene especialmente pocos datos en la vertiente sur, y suponen el registro del orden Chiroptera a mayor altitud en esta cadena montañosa.

The number of paleontological sites with record of fossil bats on the Spanish Pyrenees is very scarce (only four localities) compared to the French side (more than 40). The sites studied in this chapter (caves B-9, B-8 and D-2, aged Holocene), provide the first record of fossil bats in high mountain localities in Spain, above 1900 m height. This chapter shows the presence of an association of bats based on the species *Myotis blythii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis mystacinus* and *Plecotus* sp., which are relatively rare in the quaternary record of northern Iberian Peninsula. It is the highest Iberian fossil record of these species, as well as the first fossil citation of the species *M. mystacinus*. In addition, the appearance of dead individuals belonging to these same species on the surface of caves B-8, B-9 and D-2, as well as at three other nearby cavities (caves C-11, A-99 / A-31). and A-113) reveals the continued presence of these species over time in an area that, in terms of altitude and vegetation cover, is at the extreme (or out of bounds) of the habitat preferences known for these species today. The results of this chapter contribute to filling the gap of knowledge of the past Chiroptera faunas in the Pyrenees, of which there is especially little data from the southern side of the range, and they represent the higher altitude fossil record of order Chiroptera in these mountains.

1. Introducción

Los yacimientos aquí presentados son algunas de las cavidades con relleno sedimentario de edad Pleistoceno a Holoceno prospectadas por el equipo de investigación en paleontología de vertebrados Aragosaurus-Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), de la Universidad de Zaragoza (Unizar). El trabajo de campo se enmarca en el proyecto "Recuperación de restos paleontológicos, catalogación y datación de los yacimientos del Pleistoceno-Holoceno de las Cavidades del Pirineo Oscense", financiado por el IEA (Instituto de Estudios Altoaragoneses) XXX edición y liderado por los doctores Raquel Rabal-Garcés y Víctor Sauqué. Dicho proyecto forma parte de un plan global de prospección de cuevas en los Pirineos de Huesca cuyo objetivo principal es ampliar el conocimiento acerca de las faunas que han habitado la vertiente española de los Pirineos a lo largo del Cuaternario. El volumen de trabajo existente al respecto es escaso en comparación con el realizado en la vertiente francesa de la cadena montañosa (Figura 1), donde más de 40 localidades cuaternarias han sido estudiadas y publicadas (Clot & Evin 1986; Núñez-Lahuerta et al. 2018; Sauqué et al. 2015; Sauqué et al. 2018). La escasez de datos procedentes de los Pirineos y el Prepirineo españoles es aún mayor cuando hablamos de un grupo biológico en concreto: el orden Chiroptera. Solo consta registro en Pleistoceno Superior del yacimiento Cueva de los Moros de Gabasa en Huesca (Blasco-Sáncho 1995) y de Olopte B en Girona (Villalta 1972; López-García 2011), así como en los recientemente publicados yacimientos de la Cova Colomera (CE15 y CE14-EE1, Pleistoceno Superior y Holoceno respectivamente) en Lleida (Oms et al. 2008; 2009; López-García & Cuenca-Bescós 2010) y Los Batanes (tránsito Pleistoceno-Holoceno) en Huesca (Galán et al. 2018a) (Figura 1). Estos cuatro yacimientos se sitúan en un rango de altitud entre los 545 y los 1145 m s. n. m. (metros sobre el nivel del mar). Si se contabilizan los yacimientos localizados en el área de transición entre los Pirineos orientales y la costa catalana, y entre los Pirineos occidentales y la Cordillera Cantábrica, el número de localidades con registro cuaternario de quirópteros se amplía ligeramente (Figura 1), habiéndose registrado en el yacimiento de edad Pleistoceno Medio de Mollet I (López-García et al. 2013; 2014c; Maroto et al. 1987; Maroto et al. 2012;), en los yacimientos de edad Pleistoceno Superior de Laminak II (Arriba & Berganza 1988; Pemán 1994), Lezetxiki (Altuna 1972), Cueva de Erralla (Altuna & Mariezkurrena 1985; Pemán 1985), Cueva de Amutxate (Torres et al. 2004; Sesé 2014) y Aitzbitarte IV (Barandiarán et al. 1961), y en los yacimientos de edad Holoceno de Ekain V-II (Barandiarán & Altuna 1977), Urriagako Leizea (Aranzadi & Barandiarán 1948), y Cueva de Marizulo (Altuna 1972), todos ellos situados a alturas por debajo de los 1000 m s. n. m. En cuanto a la vertiente francesa de esta cadena montañosa, las citas de quirópteros fósiles del Cuaternario pertenecen a los siguientes yacimientos (Figura 1): Grotte Bourrouilla (Eastham 1998), Puits Schatzi (Clot & Evin 1986), Gouffre TP 11 des Toupiettes (Clot & Evin 1986), Grotte des Espélugues (Mourer-Chauviré 1975; Sevilla & Chaline 2011), la grotte de la Carrière o Gerde (Sevilla & Chaline 2011), Grotte d'Espèche o Grotte du bois du Cantet (Clot 1980; Clot & Evin 1986), Grotte de Gargas (Bouchud 1958; Clot 1980), Puits de Peyreignes (Regnault & Jammes 1900; Sevilla & Chaline 2011), Grotte de Vida Tripa (Llenas et al. 2011) y Caune de l'Arago (Mourer-Chauviré 1975, Hanquet 2011; Hanquet & Desclaux 2011), todos ellos formados en cavidades que se abren a alturas entre 125-1400 m s. n. m.

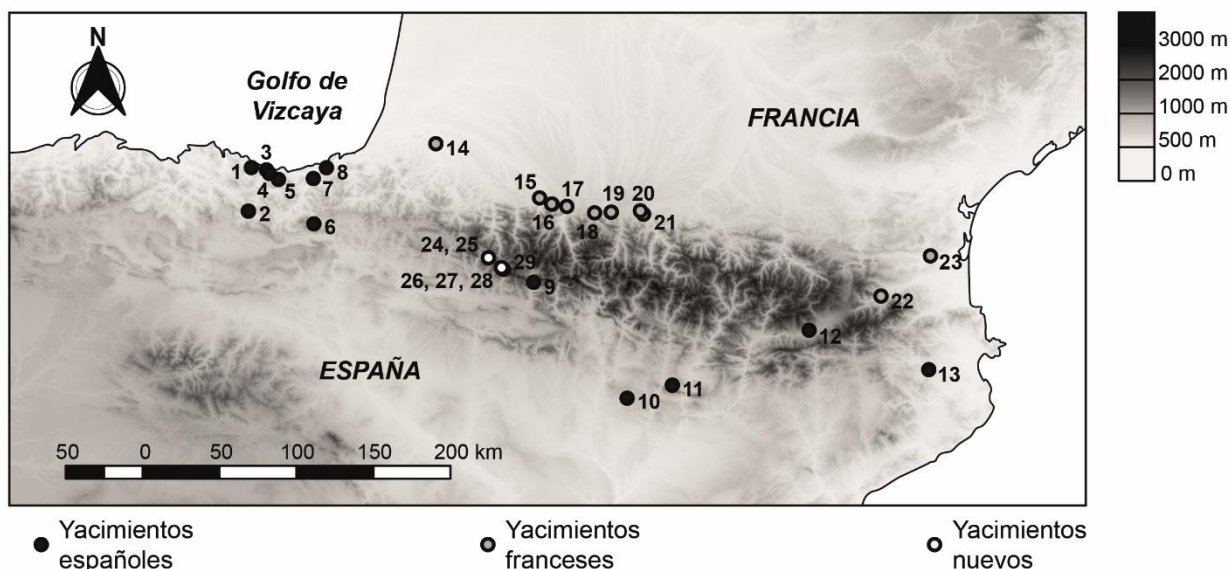


Figura 1. Localización de los yacimientos cuaternarios en los Pirineos y áreas próximas con registro de quirópteros fósiles y/o subfósiles. 1: Laminak II; 2: Lezetxiki; 3: Ekain; 4: Urtiaga; 5: Cueva de Erralla; 6: Cueva de Amutxate; 7: Marizulo; 8: Aitzbitarte IV; 9: Los Batanes; 10: Cueva de los Moros de Gabasa; 11: Cova Colomera; 12: Olopte B; 13: Mollet I; 14: Grotte Bourrouilla; 15: Puits Schatzi; 16: Gouffre TP 11 des Toupiettes; 17: Grotte d'Eséluges; 18: Gerde; 19: Grotte d'Espèche; 20: Grotte de Gargas; 21: Puits de Peyreignes; 22: Grotte de Vida Tripa; 23: Caune de l'Arago; 24: B-9; 25: B-8; 26: A-99 Cueva de los Osos; 27: D-2; 28: A-113 Sima del Baste; 29: C-11 Cueva de los Bucardos.

Figure 1. Location of Quaternary sites in the Pyrenees and nearby areas with fossil and/or subfossil bats records. 1: Laminak II; 2: Lezetxiki; 3: Ekain; 4: Urtiaga; 5: Erralla Cave; 6: Amutxate Cave; 7: Marizulo; 8: Aitzbitarte IV; 9: The Batanes; 10: Cave of the Moors of Gabasa; 11: Cova Colomera; 12: Olopte B; 13: Mollet I; 14: Grotte Bourrouilla; 15: Puits Schatzi; 16: Gouffre TP 11 des Toupiettes; 17: Grotte d'Eséluges; 18: Gerde; 19: Grotte d'Espèche; 20: Grotte de Gargas; 21: Puits de Peyreignes; 22: Grotte de Vida Tripa; 23: Caune de l'Arago; 24: B-9; 25: B-8; 26: A-99 Cueva de los Osos; 27: D-2; 28: A-113 Sima del Baste; 29: C-11 Cueva de los Bucardos.

El principal objetivo del presente trabajo es ampliar el conocimiento que se tiene sobre las poblaciones de quirópteros del Cuaternario pirenaico. Para ello, se han analizado los restos recuperados en seis nuevas cuevas (Figura 2): dos cavidades de la Sierra de Secús, en la cuenca hidrográfica del río Aragón-Subordán (la cueva B-9 o Cueva de la Brecha del Rincón y la cercana cueva B-8) y cuatro cavidades del Sistema kárstico de Lecherines, en la cuenca del río Aragón (la cueva C-11 o Cueva de los Bucardos, la cueva A-99/A-31 o Cueva de los Osos, la cavidad A-113 o Sima del Baste y la cueva D-2). Los restos fósiles de quirópteros proceden únicamente del relleno sedimentario de tres de ellas, las cuevas B-9, B-8 y D-2, mientras que en el proceso de prospección se hallaron también restos acumulados sobre la superficie fósil de todas las cuevas (es decir, zonas de las paredes de galerías vadasas que no se ven afectadas por la acción de las corrientes de agua). Con este estudio también se pretende ampliar el conocimiento de los rangos de distribución altitudinal de estos animales. La situación de las cuevas estudiadas tiene gran interés, pues se abren a alturas que varían entre 1851-2243 m s. n. m., un rango altitudinal en el que no existen citas de quirópteros fósiles en los Pirineos ni en el resto de la península ibérica.

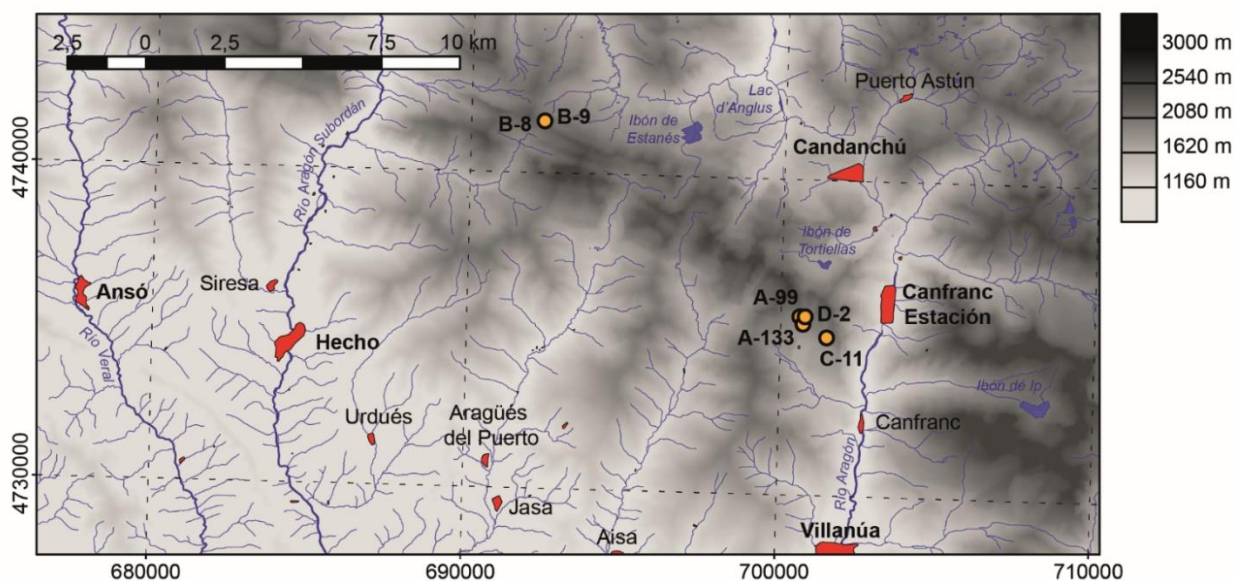


Figura 2. Localización en detalle de las cavidades prospectadas y presentadas en este trabajo. Sistema de coordenadas UTM, cuadrícula 30T.

Figure 2. Detailed location of the cavities prospected and presented in this work. UTM coordinate system, 30T grid.

2. Situación geográfica y geológica de las cuevas prospectadas

2.1. Sistema kárstico de la Sierra de Secús (Hecho, Huesca)

La Sierra de Secús es una cadena montañosa de alineación Este-Oeste, situada en la zona occidental de los Pirineos aragoneses, en la cuenca hidrográfica del río Aragón-Subordán. Alcanza los 2514 m s. n. m. de altitud en el Puntal de Secús. En el presente estudio se incluyen dos cavidades (Figura 3) descubiertas por este equipo de trabajo: la cueva B-9 (o Cueva de la Brecha del Rincón) y la cueva B-8.

2.1.1. Cueva B-9, o Cueva de la Brecha del Rincón

Se trata de una cavidad de grandes dimensiones (30T 692325 4741635), desarrollada sobre los estratos de la Brecha del Rincón (Figura 3c, 4). Posee más de 2,5 km de desarrollo conocidos y más de 250 m de desnivel, pero el complejo kárstico aún no se conoce en su totalidad (actualmente continúan las campañas de prospección espeleológica por parte del CEA). La cueva se abre a 2160 m s. n. m., lo que la convierte en una de las localidades con registro paleontológico pleistoceno situada a mayor altura de la península ibérica (Sauqué et al. 2015; Rabal-Garcés & Sauqué 2015). Cabe destacar la presencia en su interior de un yacimiento paleontológico monoespecífico de edad Pleistoceno Medio con restos fósiles de *Ursus cf. deningeri* (Rabal-Garcés & Sauqué 2015). En el relleno sedimentario de otra sala más externa próxima a la entrada de la cueva se han recuperado restos de *Ursus arctos* junto con restos de pequeños vertebrados: *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe*, Corvidae indet., Passeriformes indet., Rodentia indet., Soricomorpha indet., (Sauqué et al. 2015, Núñez-Lahuerta et al. 2018). El relleno se caracteriza litológicamente por contener cantos angulosos carbonatados (procedentes de desprendimientos de las paredes de la cueva) de tamaño centimétrico a decimétrico, soportados por una matriz arcillosa de coloración rojiza. En base a la asociación fósil, la edad estimada del depósito es Pleistoceno Superior-Holoceno.



Figura 3. Yacimientos de la Sierra de Secús; a: camino de ascenso a los yacimientos desde el campamento base; b: Campamento base donde se realizó parte del trabajo de procesamiento de sedimento: lavado-tamizado, secado y triado; c: apertura de la cueva B-9 (Cueva de la Brecha del Rincón); d: apertura de la cueva B-8 vista desde la entrada de la cueva B-9. Autoría imágenes: Mario Gisbert, Jorge Tello, Raquel Rabal.

Figure 3. Sierra de Secús cave-sites; a: ascending path to the two cave-sites from the base camp; b: base camp where the sediment processing was partially carried out (washing-sieving, drying and picking up); c: opening of cave B-9 (Brecha del Rincón); d: opening of cave B-8 as seen from the cave B-9 entrance. Pictures by: Mario Gisbert, Jorge Tello, Raquel Rabal.

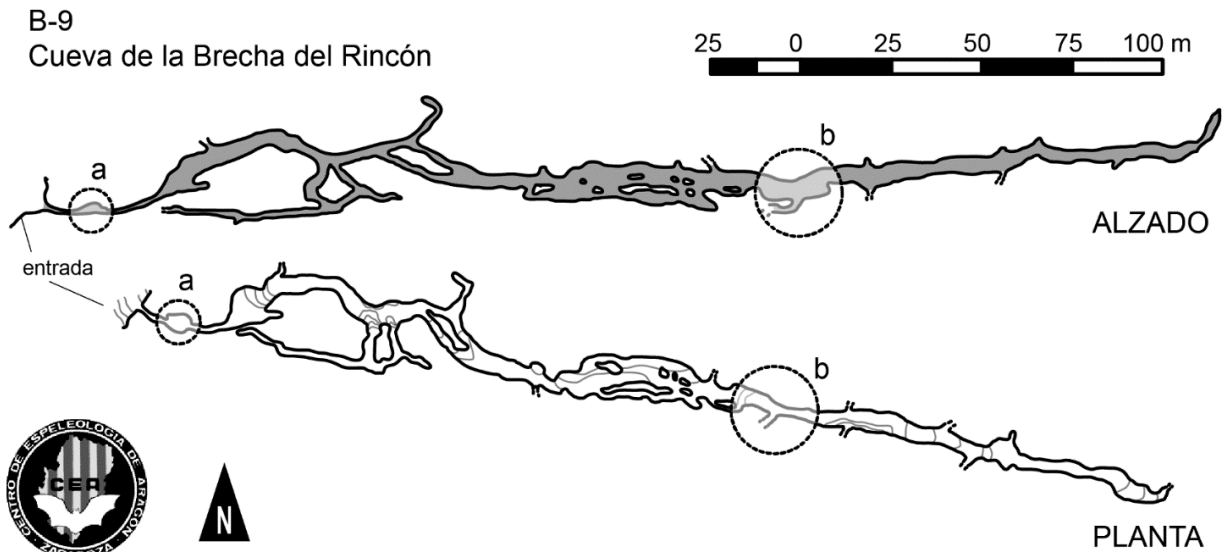


Figura 4. Topografía de la cueva B-9 (Brecha del Rincón); a: localización de la sala próxima a la entrada donde se extrajo sedimento; b: área de recolección de quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 4. Topography of the cave B-9 (Brecha del Rincón); a: location of the room near the entrance where sediment was extracted; b: location of the area where the surface-found bat remains were picked up. Topographic map made by Mario Gisbert.

2.1.2. Cueva B-8

Se trata de una pequeña cavidad (30T 692325 4741635) desarrollada sobre los mismos estratos que la Brecha del Rincón, que se abre en la ladera frente a la cueva B-9 en la parte superior de un canchal (Figura 3d). Su entrada se sitúa a una altitud de 2130 m s. n. m. Consiste en un pasaje horizontal de 10 m de longitud que desciende 5 m hacia el final, donde se localiza un agujero de 3 m de diámetro (Figura 5).

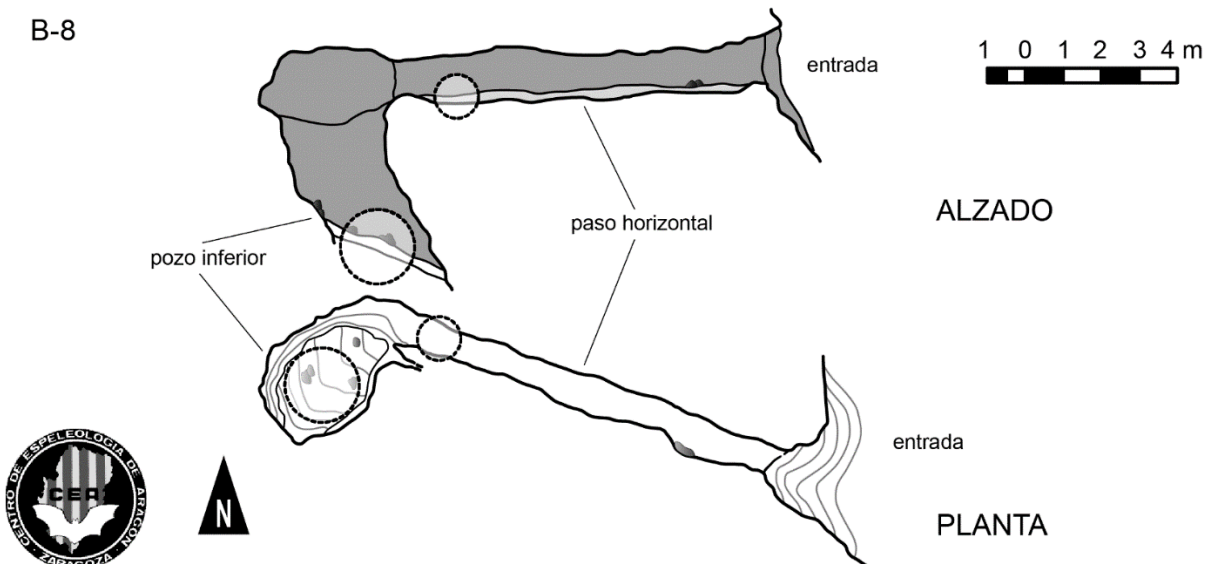


Figura 5. Topografía de la cueva B-8, con la localización de los puntos donde se extrajo sedimento. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 5. Topography of cave B-8, with the location of the points where sediment was extracted. Topographic map made by Mario Gisbert.

El relleno sedimentario del pasaje horizontal y el pozo inferior contiene restos fósiles de *Ursus arctos* y *Capra pyrenaica*, así como de varias especies de pequeños vertebrados: Galliformes indet., *Lagopus muta*, *Coturnix coturnix*, *Bonasa bonasia*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Columba* sp., *Ficedula hypoleuca*, *Ficedula* sp., *Lanius* sp., *Coccothraustes coccothraustes*, cf. *Perisoreus infaustus*, *Pyrrhocorax* sp., *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*, Corvidae indet., Aves indet., *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis*, *Microtus arvalis* (Sauqué et al. 2015, Núñez-Lahuerta et al. 2018). Este relleno consiste básicamente en lutitas de coloración rojiza con algunos clastos carbonatados. Un hueso craneal perteneciente a un individuo infantil de oso pardo (*Ursus arctos*) y contenido en el relleno arcilloso del pozo ha sido datado mediante ^{14}C AMS en 7797 ± 126 años BP (García-Vázquez et al. 2016).



Figura 6. Yacimientos del sistema kárstico de Lecherines; a: panorámica del área de Lecherines; b: apertura de la cueva C-11 (Cueva de los Bucardos); c: apertura de la cueva A-99 (Cueva de los Osos); d: apertura de la cueva D-2. Autoría imágenes: Ricardo García, Raquel Rabal.

Figure 6. Lecherines karst system cave-sites; a: panoramic of the area of Lecherines; b: opening of the cave C-11 (Cueva de los Bucardos); c: opening of the cave A-99 (Cueva de los Osos); d: opening of the cave D-2. Pictures by: Ricardo García, Raquel Rabal.

2.2. Sistema kárstico de Lecherines (Borau, Huesca)

Se localiza en el denominado campo de lapiaces de los Mallos de Lecherines (Figura 6a), en la parte más oriental del Macizo del Aspe (Cuenca hidrográfica del río Aragón). La altura máxima del macizo la forma el Pico del Aspe, con 2640 m s. n. m. El sistema kárstico está formado por varios kilómetros de galerías, algunas de las cuales alcanzan los 1000 m de profundidad, que se desarrollan bajo los términos municipales oscenses de Borau (donde se abren todas sus bocas) y Villanúa (donde drenan las aguas del sistema). El relieve viene dado por la Formación Areniscas de Marboré (Cretácico Superior) y el modelado kárstico se desarrolla sobre los materiales suprayacentes de la Formación Calizas y Dolomías karstificadas

de Salarons (Paleoceno) (Teixell & García-Sansegundo 1994). En el presente trabajo se incluyen cuatro cavidades prospectadas: la cueva C-11 (o Cueva de los Bucardos), la cueva A-99/A-31 (o Cueva de los Osos), la cueva A-113 (o Sima del Baste) y la cueva D-2. Las entradas de estas cavidades se abren en un rango de altitudes que varía entre 1850-2240 m s. n. m.

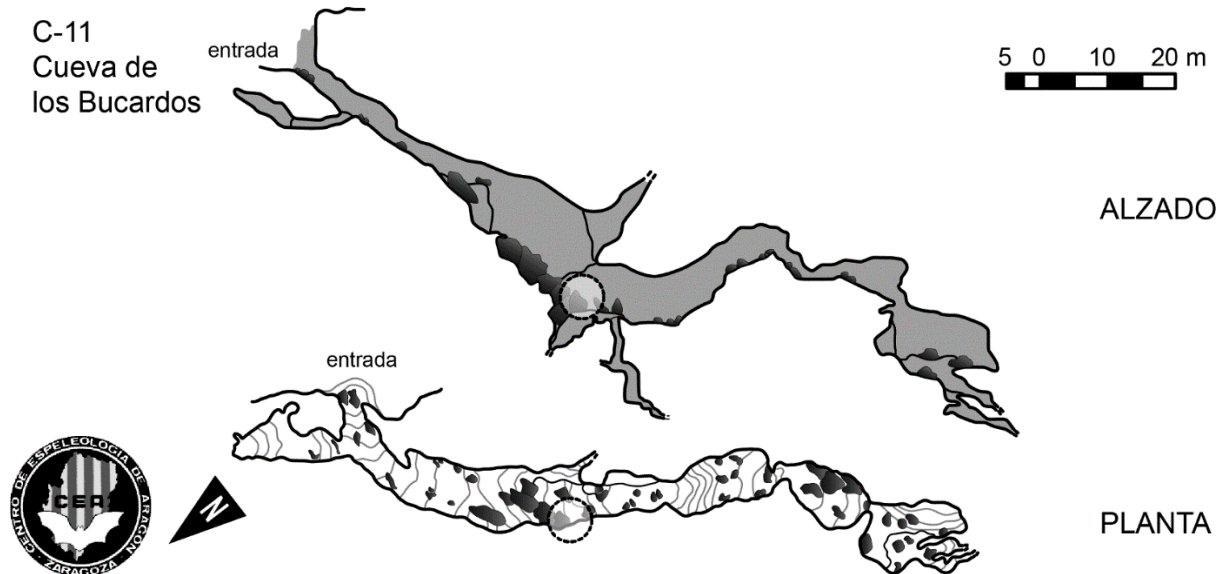


Figura 7. Topografía de la cueva C-11 (Cueva de los Bucardos), con la localización del área de recolección de los quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 7. Topography of cave C-11 (Cueva de los Bucardos), with the location of the area where the surface-found bat remains were picked up. Topographic map made by Mario Gisbert.

2.2.1. Cueva C-11, o Cueva de los Bucardos

Esta cavidad (30T 701474 4735019) se abre a 1851 m s. n. m. (Figura 6b). Su potencial paleontológico fue descubierto en 2013, cuando miembros del CEA encontraron en esta cavidad unos pocos restos óseos pertenecientes al extinto bucardo (*Capra pyrenaica pyrenaica*) (Sauqué et al. 2015). En posteriores excavaciones se recuperaron restos de bucardo y oso pardo (*Ursus arctos*) recogidos tanto en superficie como en el relleno sedimentario.

2.2.2. Cueva A-99/A-31 o Cueva de los Osos

Esta cavidad (30T 700692 4735667) es la que posee la entrada situada a mayor altitud de todas las presentadas en este trabajo (Figura 6c): 2243 m sobre el nivel del mar. Se trata de una cueva helada, con presencia interna de hielo permanente. Destaca la gran cantidad de camas de osos conservadas en su interior, conformadas a modo de grandes nidos entre los cantos calcáreos del fondo de la cavidad procedentes del desprendimiento de las paredes de la cueva (Sauqué et al. 2015).

A-99, A-31
Cueva de los Osos

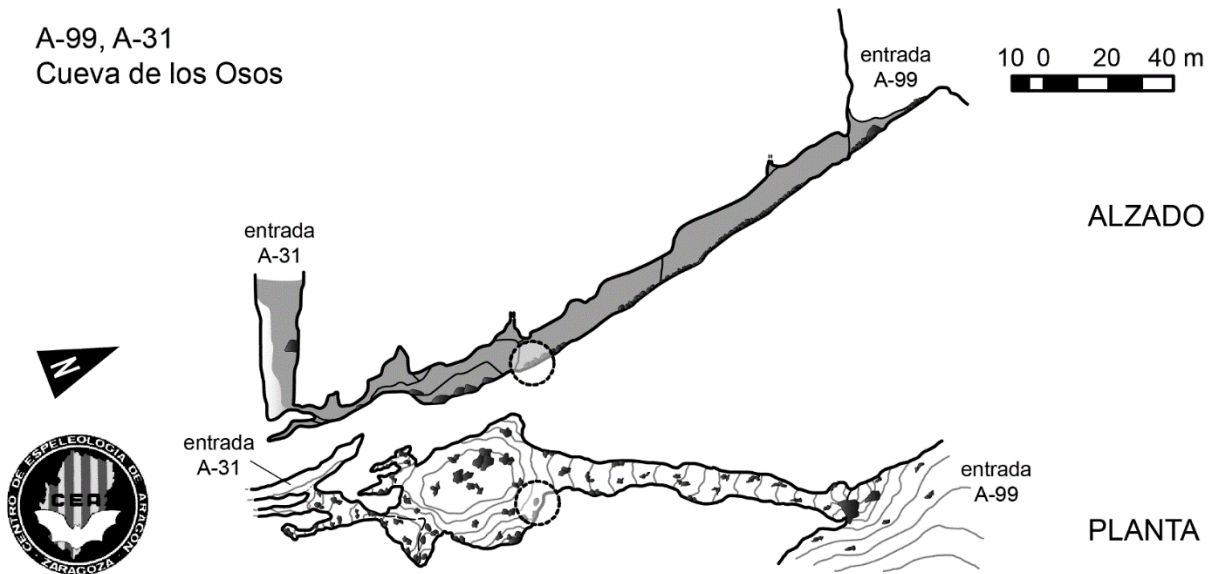


Figura 8. Topografía de la cueva A-99/A-31 (Cueva de los Osos), con la localización del área de recolección del quiróptero hallado en superficie. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 8. Topography of the cave A-99 / A-31 (Cueva de los Osos), with the location of the area where the surface-found bat remains were picked up. Topographic map made by Mario Gisbert.

2.2.3. Cavidad A-113 o Sima del Baste

Esta cavidad (30T 700710 4735430) se abre a 1920 m s. n. m. Se trata de una cavidad de gran tamaño que actualmente se encuentra en proceso de exploración, superando los 10 km de desarrollo de galerías conocidas.

A-113
Sima del Baste



Figura 9. Topografía de la cueva A-113 (Sima del Baste), con la localización de las áreas de recolección de los quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 9. Topography of the cave A-113 (Sima del Baste), with the location of the areas where the surface-found bat remains were picked up. Topographic map made by Mario Gisbert.

2.2.4. Cueva D-2

Se trata de una pequeña cavidad (30T 700772 4735666) cuya entrada (Figura 6d) se abre a una altura de 1978 m s. n. m. El relleno sedimentario (Figura 10) ha aportado restos de bucardo (*Capra pyrenaica pyrenaica*) junto con restos de pequeños vertebrados: *Pyrrhocorax graculus*, Mammalia indet. (Sauqué et al. 2015, Núñez-Lahuerta et al. 2018). Aunque no se ha obtenido una edad absoluta de los mismos, la edad estimada en base a la asociación es Holoceno. Este relleno se caracteriza litológicamente por contener cantos angulosos carbonatados (procedentes de desprendimientos de las paredes de la cueva) de tamaño centimétrico, soportados por una matriz lutítica de coloración beige a blanquecina.

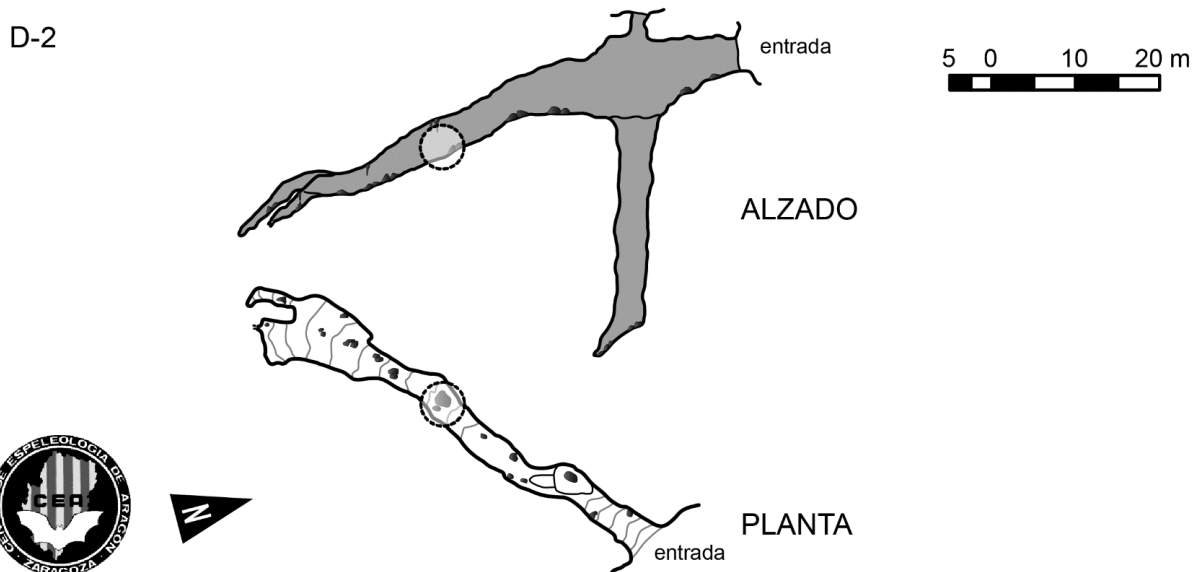


Figura 10. Topografía de la cueva D-2, con la localización del área donde se extrajo sedimento y los restos de quirópteros en superficie fueron recogidos. Mapa topográfico realizado por Mario Gisbert.

Figure 10. Topography of cave D-2, with the location of the area where sediment was extracted, and the surface-found bat remains were picked up. Topographic map made by Mario Gisbert.

3. Material y métodos

3.1. Abreviaturas:

Instituciones: CEA (Centro de Espeleología de Aragón), IPE (Instituto Pirenaico de Ecología), IUCA (Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón de la Universidad de Zaragoza), Unizar (Universidad de Zaragoza).

Descripción anatómica: I (incisivo), C (canino), P (premolar), M (molar), los dientes de la serie superior van nombrados en mayúsculas y los de la serie inferior en minúsculas (i.e. M1 es el primer molar superior, p4 el cuarto premolar inferior), D (derecha), I (izquierda).

3.2. Material:

Los restos fósiles estudiados en este trabajo proceden del relleno sedimentario de las cuevas B-9, B-8 y D-2. Sin embargo, en el proceso de prospección también hallaron restos acumulados sobre la superficie fósil de las cuevas. Aunque es difícil estimar su edad de acumulación (probablemente a lo largo del Holoceno, puede que en época contemporánea) se ha considerado de interés citar su presencia (siempre indicando su procedencia) dado el escaso

conocimiento que se tiene de los quirópteros que han habitado estas áreas de alta montaña en épocas más recientes (históricas). En la cueva B-9 se han recuperado restos fósiles de quirópteros en la cata realizada en una sala próxima a la entrada de la cueva (Figura 4a). Además, varios individuos subactuales han sido recuperados en superficie en zonas internas de la cueva B-9 (Figura 4a) o en el revuelto superficial de la cata. En la cueva B-8 los restos fósiles de quirópteros proceden del relleno sedimentario del pasaje horizontal y del relleno del pozo inferior (Figura 5). En las cuevas C-11, A-99/A-31 y A-113 los restos de quirópteros recuperados fueron hallados en superficie (Figura 7, 8, 9) por lo que se les supone de edad subactual. En la cueva D-2 los restos fósiles de quirópteros proceden del relleno sedimentario (Figura 10), mientras que un individuo fue también recuperado en la superficie fósil de la cavidad (Figura 10).

3.3. Trabajo de campo:

La recuperación de material procedente de las cuevas de la Sierra de Secús (Figura 3) se realizó durante dos campañas en años consecutivos (2014 y 2015) organizadas por el CEA y en las que participaron miembros del equipo de investigación en paleontología de *Aragosaurus-IUCA* y del IPE (Sauqué et al. 2015). Las campañas tuvieron duraciones de 8 días, tiempo durante el cual se instaló un campamento de alta montaña a los pies de la Brecha del Rincón (Figura 3a, b), a 3 horas de camino a pie desde el punto accesible con vehículo más cercano. Para acceder a las galerías más interiores de las cuevas fue necesario el empleo de equipos de espeleología de progresión vertical. Los restos fósiles de quirópteros (junto con otros pequeños vertebrados) fueron recuperados mediante la excavación y extracción del sedimento de relleno de las cuevas: en la cavidad B-9 (Figura 4) se realizó una cata de 1 m² y 0,5 m de profundidad excavada en una sala próxima a la entrada (Figura 3c); en la cueva B-8 (Figura 3d) se excavaron sendas catas de menor superficie y profundidad en el tubo de desarrollo horizontal y en el pozo inferior de la cavidad (Figura 5). Posteriormente se llevó a cabo el lavado-tamizado del sedimento extraído (empleando tamices superpuestos de 10,5 y 0,5 mm) y el concentrado obtenido fue triado para eliminar los clastos detríticos. Ambos procesos se llevaron a cabo en el campamento de alta montaña instalado “in situ” (Figura 3b).

La recuperación de material procedente de las cuevas C-11, A-99/A-31 y D-2 del sistema kárstico de Lecherines (Figura 6) se realizó en tres campañas de prospección entre los años 2013 y 2015, organizadas por el CEA y en las que participaron miembros del equipo de investigación en paleontología de *Aragosaurus-IUCA* y del IPE (Sauqué et al. 2015). El acceso a las cuevas C-11 (Figura 6b), A-99/A-31 (Figura 6c) y A-113 requirió el uso de equipos de espeleología de progresión vertical. En ellas se hallaron únicamente restos en superficie. En el caso de la cueva A-113 los restos fueron recuperados por miembros del CEA durante los trabajos de prospección de la Sima del Baste en los años 2015 y 2016. En la cueva D-2 (Figura 6d), de fácil acceso, los restos fósiles de quirópteros (junto con otros pequeños vertebrados) fueron recuperados mediante la excavación y extracción de los primeros centímetros de una zona de relleno sedimentario situada entre dos bloques junto a una pared de la cavidad (Figura 10).

3.4. Trabajo de gabinete:

Las muestras de concentrado procedentes de la excavación de las cuevas de la Sierra de Secús se triaron en los laboratorios del Área de Paleontología de Unizar con ayuda de microscopía óptica para la separación de los restos de quirópteros. El sedimento excavado y extraído en la cueva D-2 de Lecherines fue procesado mediante su lavado-tamizado en las instalaciones del IPE en Jaca (empleando tamices superpuestos de 10,5 y 0,5 mm) y el triado

del concentrado obtenido se llevó a cabo en los laboratorios del Área de Paleontología de Unizar con ayuda de microscopía óptica para la separación de los restos de quirópteros.

Los restos de quirópteros han sido descritos, medidos y determinados a nivel de especie siempre que ha sido posible. Las medidas en cráneos, mandíbulas y huesos largos se realizaron con calibre digital (modelo Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8[^] CX, Japan) de 0,01 mm de precisión teórica. Los dientes se han medido sobre imágenes digitales tomadas con una lupa binocular (modelo Olympus SZ61) con cámara incorporada (modelo LC20) a 1,5x aumentos. La identificación de los restos está basada en los criterios propuestos por los siguientes autores: para restos craneales Dupuis (1986), Menu & Popelard (1987), Sevilla (1988), Jenrich et al. (2012), Galán et al. (2018b); para restos del esqueleto postcranial Felten et al. (1973), Dupuis (1986), Dodelin (2002) y Răduleț (2003). La nomenclatura anatómica empleada aquí es la proporcionada por los autores previamente mencionados junto con Strikler (1978). Además se ha llevado a cabo la comparación de los restos con especímenes actuales procedentes de las colecciones de las siguientes instituciones: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Centro Internacional del Agua y el Medioambiente (CIAMA) de La Alfranca de Zaragoza, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Estación Biológica de Doñana-CSIC de Sevilla, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratório de Arqueociências de Lisboa, Magyar Természettudományi Múzeum de Budapest, y Smithsonian Institution de Washington.

Para el estudio tafonómico se han realizado los siguientes análisis sobre la colección de restos: determinación del NMI (número mínimo de individuos) empleando criterios de lateralidad y edad de los individuos; determinación de la Ri (abundancia relativa de elementos en la muestra) siguiendo a Andrews (1990), Bennàssar (2010); determinación de los grupos de edad representados en base al desgaste dental siguiendo a Popov & Ivanova (2002); determinación de las alteraciones superficiales de los restos siguiendo a Andrews (1990), Bennàssar (2010), Fernandez-Jalvo & Andrews (2016).

4. Resultados

4.1. Asignación taxonómica

4.1.1. Vespertilionidae Gray, 1821

- **Vespertilionidae indet.**

Los restos asignados (Tabla 1) son elementos fragmentarios o difícilmente identificables a nivel de especie (por ausencia de caracteres diagnósticos y/o de datos previos en la literatura). Entre estos elementos se encuentran varios metacarpos, un fragmento de radio y dos tibias. Se puede descartar su pertenencia a las otras dos familias presentes en la península ibérica, Rhinolophidae y Molossidae (ambas con un solo género representado, *Rhinolophus* y *Tadarida* respectivamente). En los vespertilionidos, la morfología del radio se caracteriza por presentar la inserción de la ulna sobre la epífisis proximal en lugar de sobre la zona media de la diáfisis (excepto en *Miniopterus*, fácilmente distinguible de *Rhinolophus* y *Tadarida* por la forma abierta de la fosa de inserción del bíceps en el primer caso, y su mayor tamaño en el segundo) y por una barra longitudinal más larga. El metacarpo II (que se afina en su extremo distal terminando en punta) presenta una morfología arriñonada en su extremo proximal. El metacarpo III presenta una epífisis proximal trilobulada; la faceta articular del carpiano III (el lóbulo central) es redondeada y de mayor tamaño que las facetas laterales. El metacarpo IV presenta una epífisis proximal de morfología subtriangular. El metacarpo V presenta una epífisis proximal con un proceso proyectado proximalmente y en ángulo recto con el resto de la superficie articular.

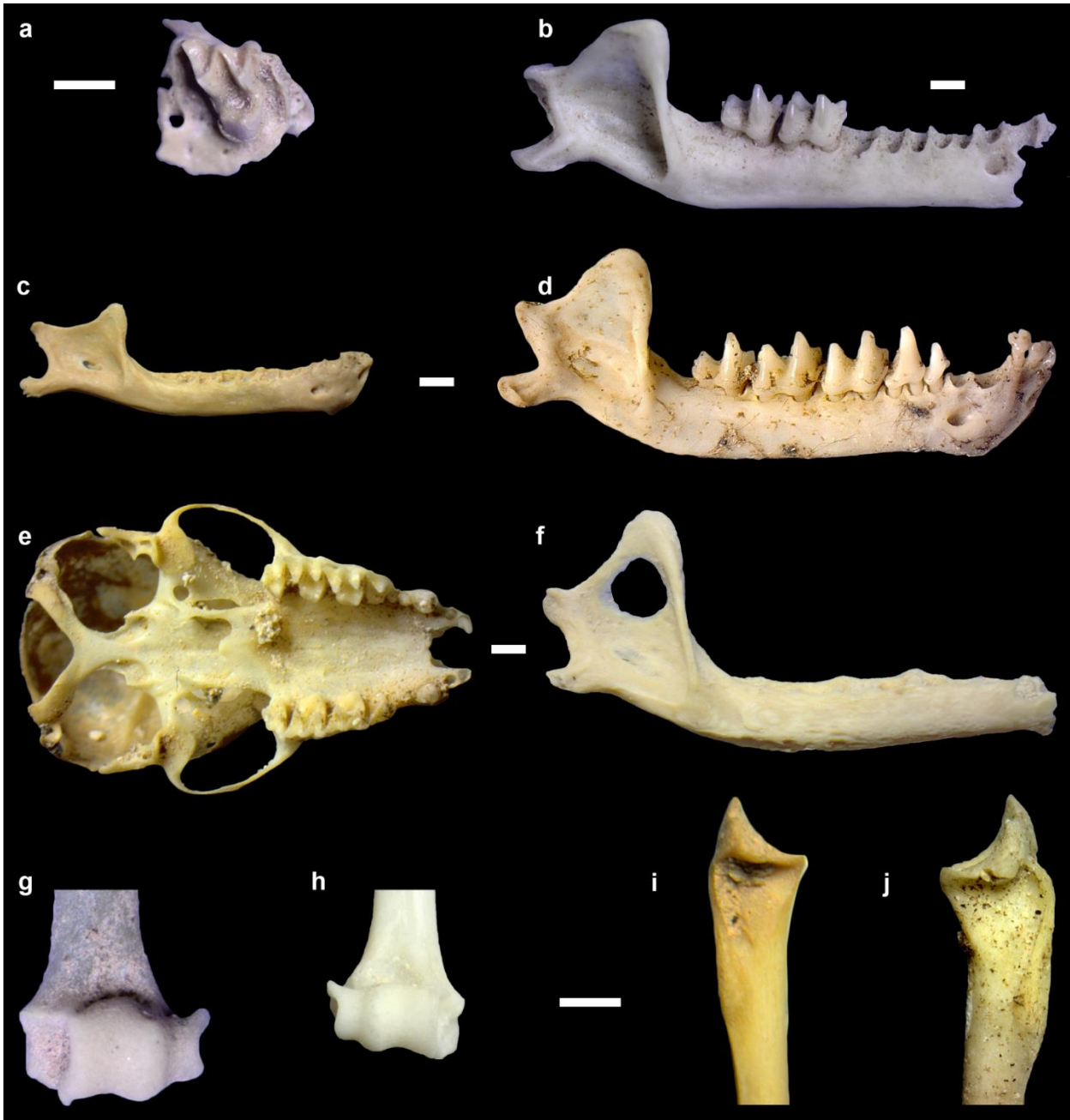


Figura 11. Ejemplo de restos esqueléticos del orden Chiroptera de las cuevas prospectadas; a: fragmento maxila (D) con M2, *Myotis mystacinus* (sedimento cueva B-9); b: mandíbula (D) con m2-m3, *Myotis blythii* (sedimento cueva B-9); c: mandíbula (D), *Plecotus* sp. (sedimento cueva B-8); d: mandíbula (D) con p3-m3, *M. blythii* (superficie cueva A-99); e: cráneo, *M. mystacinus* (superficie cueva A-113); f: mandíbula (D), *Myotis myotis* (superficie cueva C-11); g: epífisis distal húmero (I), *Plecotus* sp. (sedimento cueva B-9); h: epífisis distal húmero (D), *M. mystacinus* (sedimento cueva D-2); i: epífisis proximal radio (I), *Plecotus* sp. (sedimento cueva B-8); j: epífisis proximal radio (D), *Myotis bechsteinii* (superficie cueva D-2). Escala=1mm.

Figure 11. Example of skeletal remains of order Chiroptera from the prospected caves; a: (Right) maxilla fragment with M2, *Myotis mystacinus* (sediment from cave B-9); b: (R) mandible with m2-m3, *Myotis blythii* (sediment from cave B-9); c: (R) mandible, *Plecotus* sp. (sediment from cave B-8); d: (R) mandible with p3-m3, *M. blythii* (surface of cave A-99); e: cranium, *M. mystacinus* (surface of cave A-113); f: (R) mandible, *Myotis myotis* (surface of cave C-11); g: (Left) humerus distal epiphysis, *Plecotus* sp. (sediment from cave B-9); h: (R) humerus distal epiphysis, *M. mystacinus* (sediment from cave D-2); i: (L) radius proximal epiphysis, *Plecotus* sp. (sediment from cave B-8); j: (R) radius proximal epiphysis, *Myotis bechsteinii* (surface of cave D-2). Escala=1mm.

4.1.1.1. *Myotis Kaup, 1829*

Este género de quirópteros posee dentición mytodonta, con fórmula dental 2.1.2.3/3.1.3.3. Algunas diferencias craneales básicas frente a otros mytodontos de igual fórmula dental son: el rostro más elongado en proporción a la cavidad craneal y la forma triangular de la rama mandibular, con el proceso coronoides muy alto y los procesos condilar y angular menos desarrollados en proporción con el primero.

- ***Myotis myotis* Borkhausen, 1797 (murciélago ratonero grande)**

Esta especie, junto con *Myotis blythii*, forma el complejo de murciélagos ratoneros de gran tamaño que habitan Europa y la península ibérica; su gran talla las hace fácilmente distinguibles de otros murciélagos del mismo género. La distinción entre las dos especies hermanas se basa principalmente en el tamaño ya que morfológicamente son muy similares, siendo *Myotis myotis* ligeramente mayor. El material asignado a esta especie (Tabla 1), procedente de las cuevas C-11 (Figura 11f) y A-113, se ha identificado en base al tamaño de los molares superiores e inferiores (Tabla 2, Figura 12, 13). Al ser especímenes recuperados en superficie y en semi-conexión anatómica, los elementos del esqueleto postcraneal pueden ser asignados a esta especie.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en toda la península ibérica, así como en el área continental de Europa occidental y central. En general, establece sus colonias en cavidades kársticas situadas en áreas boscosas, aunque caza en praderas, pastos y campos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). De acuerdo con Palomo et al. (2007) el registro de esta especie a mayor altitud en España es 2060 m (Sierra de Almajara, Málaga). En Aragón, se han registrado a cotas entre los 160 m y los 1965 m de altitud (Alcalde et al. 2008).

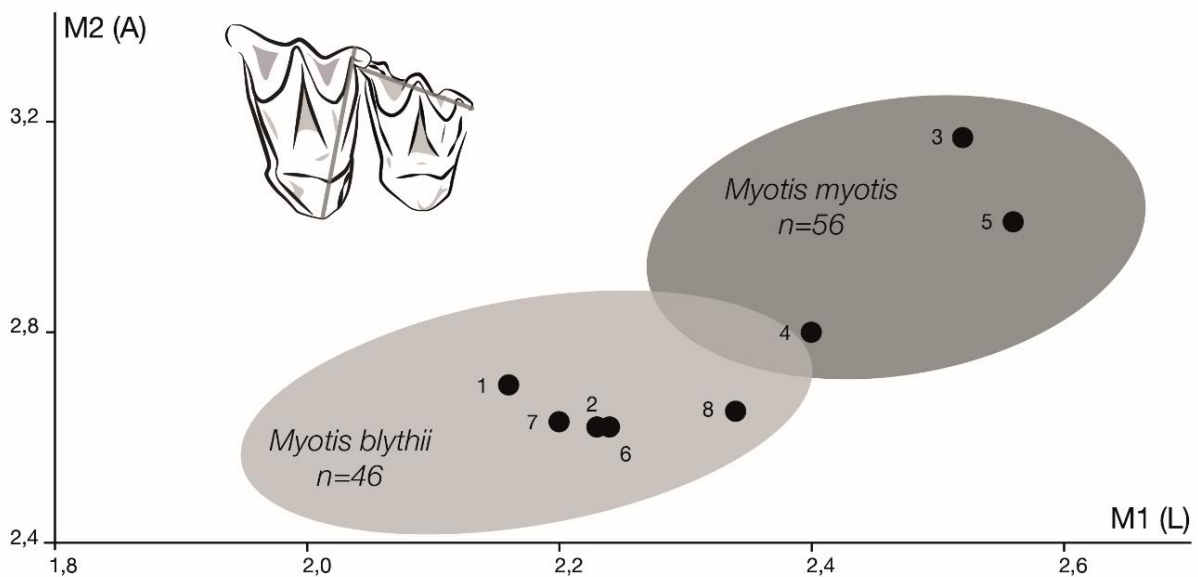


Figura 12. Gráfico bivalente para las medidas M1 (L), longitud del primer molar superior, y M2 (A), anchura del segundo molar superior; las zonas sombreadas representan las elipses de confianza del 95% para cada taxón según el set de datos recopilados en el trabajo Galán et al. (2018b), n: número de especímenes medido, medidas en mm. Puntos 1 y 2: individuos recuperados en superficie en cueva B-9; 3: individuo recuperado en superficie en cueva C-11; 4: individuo recuperado en superficie en cueva A-99; 5, 6, 7 y 8: individuos recuperados en superficie en cueva A-113.

Figure 12. Bivariant scattering plot for measures M1 (L), first upper molar length, and M2 (A), second upper molar width; grey areas represent the 95% confidence ellipse for each taxa according to the data set recopilated on Galán et al. (2018b), n: number of measured specimens, measurements in mm. Points 1 and 2: individuals recovered from the surface of cave B-9; 3: individual recovered from the surface of cave C-11; 4: individual recovered from the surface of cave A-99; 5, 6, 7 and 8: individuals recovered from the surface of cave A-113.

- ***Myotis blythii* Tomes, 1857 (murciélago ratonero mediano)**

Esta especie es similar en morfología a *Myotis myotis*, aunque presenta tamaños ligeramente inferiores. El material asignado a *Myotis blythii* (Tabla 1, Figura 11b, d), procedente de las cuevas B-9, A-99/A-31, y A-113, se ha identificado en base al tamaño de los molares superiores e inferiores cuando éstos estaban presentes (Tabla 2, Figura 12, 13). Una buena parte de los elementos del esqueleto pertenecen a especímenes recuperados en semi-conexión anatómica y asociados al esqueleto craneal, permitiendo su asignación. El resto se ha asignado a *M. blythii* por aparecer en niveles con presencia de elementos del esqueleto craneal de esta especie, pero los criterios métricos no son unívocos y podrían pertenecer a *M. myotis*.

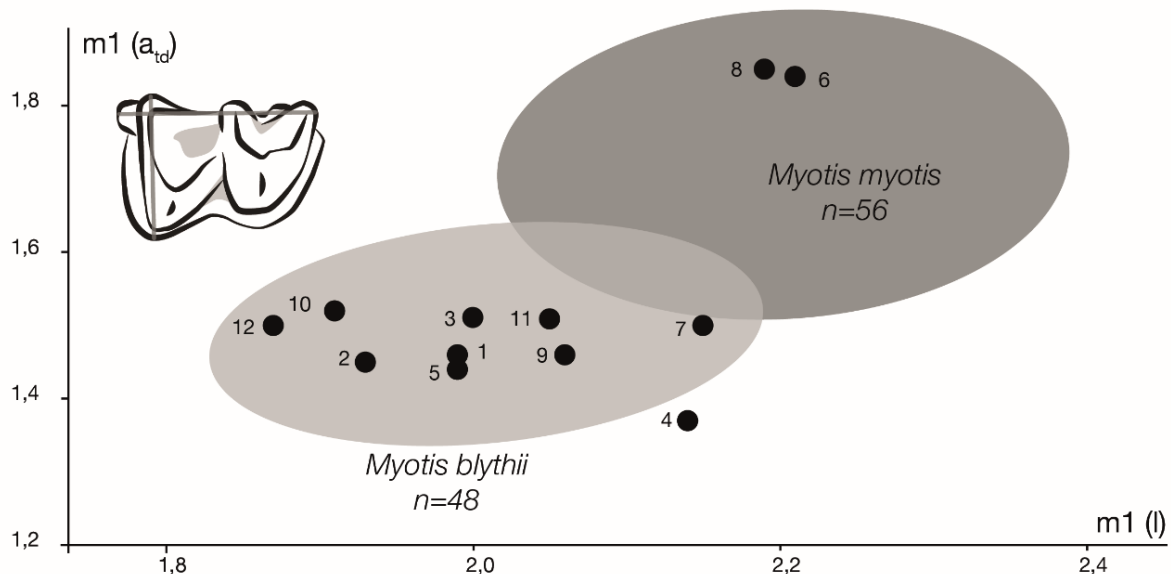


Figura 13. Gráfico bivalente para las medidas m1 (l), longitud del primer molar inferior, y m1 (a_{id}), anchura del segundo molar inferior; las zonas sombreadas representan las elipses de confianza del 95% para cada taxón según el set de datos recopilados en el trabajo Galán et al. (2018b), n: número de especímenes medido, medidas en mm. Puntos 1, 2, 3 y 4: individuos recuperados en superficie en cueva B-9; 5: individuo recuperado en sedimento de cueva B-9; 6: individuo recuperado en superficie en cueva C-11; 7: individuo recuperado en superficie en cueva A-99; 8, 9, 10, 11 y 12: individuos recuperados en superficie en cueva A-113.

Figure 13. Bivariant scattering plot for measures m1 (l), first lower molar length, and m1 (a_{id}), first lower molar talonid width; grey areas represent the 95% confidence ellipse for each taxa according to the data set recopilated on Galán et al. (2018b), n: number of measured specimens, measurements in mm. Points 1, 2, 3 and 4: individuals recovered from the surface of cave B-9; 5: individual recovered from the sediment of cave B-9; 6: individual recovered from the surface of cave C-11; 7: individual recovered from the surface of cave A-99; 8, 9, 10, 11 and 12: individuals recovered from the surface of cave A-113.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en casi toda la península ibérica, así como en el área de influencia mediterránea de Europa y Asia. En general, establece sus colonias en cavidades kársticas localizadas en entornos de pradera, estepa y hábitats abiertos en general (también áreas agrícolas), y evita las grandes masas forestales donde domina *M. myotis* (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). De acuerdo con Palomo et al. (2007) la presencia a mayor altitud registrada en España es 2100 m s. n. m. en Sierra Nevada, y la colonia de cría a mayor altitud conocida en el país se sitúa a 1380 m s. n. m., en el Sistema Central. En Aragón, se ha registrado a cotas entre los 224 m y los 269 m de altitud (Alcalde et al. 2008).

Taxón	n	elem	n	elem	n	elem	
Vespertilionidae indet.	2	mtcp II	2	mtcp III	2	mtcp III (fr)	
	2	mtcp V	2	mtcp (fr)	1	ra (fr)	
	1	ti	2	ti (fr)			
<i>Myotis myotis</i>	1	cr	1	mx	1	C	
	3	md	1	md (b)	1	md (b)	
	2	m1	1	m3	1	co	
	2	clav	2	esc	1	est (ma)	
	1	est (b)	4	hu	1	hu (fr)	
	4	ra	1	ra (fr)	2	mtcp II	
	2	mtcp III	2	mtcp V	1	pelv	
	1	sac	2	fe	3	ti	
	1	fi	10	cost	8	vert	
		6	cr	1	cr (fr)	5	C
<i>Myotis blythii</i>	1	M3	16	md	1	md (fr)	
	15	i	5	c	21	p indet	
	2	p4	2	m1	1	m2	
	6	co	3	at	2	ax	
	10	clav	11	esc	1	esc (fr)	
	4	est (ma)	7	est (b)	18	hu	
	3	hu (fr)	18	ra	1	ra (fr)	
	14	mtcp II	14	mtcp III	13	mtcp IV	
	1	mtcp IV (fr)	11	mtcp V	2	mtcp (fr)	
	41	mtpd indet	7	pelv	1	pelv (fr)	
	3	sac	2	fe (fr)	10	fe	
	2	fi	12	ti	60	vert	
		51	cost				
	<i>Myotis bechsteinii</i>	3	md	1	esc	4	hu
		5	ra	1	ra (fr)	2	mtcp II
1		mtcp III	1	mtcp V	2	mtpd indet	
1		pelv	1	ti	1	vert	
<i>Myotis mystacinus</i>	2	cr	1	mx	1	I	
	5	md	1	p indet	2	co	
	1	at	4	clav	4	esc	
	2	esc (fr)	1	est (ma)	6	hu	
	8	ra	1	ra (fr)	3	mtcp II	
	3	mtcp III	2	mtcp IV	2	mtcp V	
	2	mtpd indet	3	pelv	1	sac	
	1	fe	2	ti	7	vert	
		20	cost				
	<i>Plecotus sp.</i>	2	cr	1	cr (fr)	1	mx
2		C	1	M1	7	md	
1		c	1	p4	1	at	
1		ax	2	clav	2	esc	
1		est (ma)	1	est (b)	6	hu	
7		hu (fr)	10	ra	4	ra (fr)	
4		mtcp II	5	mtcp III	4	mtcp IV	
4		mtcp V	13	mtpd indet	3	pelv	
1		sac	4	fe	2	fe (fr)	
2		ti	2	fi	12	vert	
		16	cost				

Tabla 1. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, mx: maxilar, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, co: cóclea, at: atlas, ax: axis, clav: clavícula, esc: escápula, est (ma): manubrio esternón, est (b): cuerpo esternón, hu: húmero, ra: radio, mtcp: metacarpo, mtpd: metapodial, pelv: pelvis, sac: sacro, fe: fémur, ti: tibia, fi: fibula, vert: vértebra, cost: costilla, fr: fragmento.

Table 1. List of studied material, n: number of elements, elem: element, cr: cranium, mx: maxilla, I: upper incisive, C: upper canine, P: upper premolar, M: upper molar, md: mandible, i: lower incisive, c: lower canine, p: lower premolar, m: lower molar, co: cochlea, at: atlas, ax: axis, clav: clavicle, esc: scapula, est (ma): sternum manubrium, est (b): sternum body, hu: humerus, ra: radius, mtcp: metacarpal, mtpd: metapodial, pelv: pelvis, sac: sacrum, fe: femur, ti: tibia, fi: fibula, vert: vertebra, cost: rib, fr: fragment.

		M1	M1	M2	M2	M3	M3	m1	m1	m1	m2	m2	m2	m3	m3	m3
		(L)	(W)	(L)	(W)	(L)	(W)	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})	(l)	(a _{tg})	(a _{td})
<i>Myotis myotis</i>	n			2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2
	min			2,52	3,01	2,17	2,87	2,19		1,84				2,04		0,88
	max			2,54	3,09	2,28	2,90	2,20		1,85	2,36	1,69	1,88	2,18	1,58	0,94
	M			2,56	3,17	2,38	2,93	2,21		1,85				2,31		1,00
	SE			0,02	0,08	0,11	0,03	0,01		0,01				0,14		0,06
	SD															
<i>Myotis blythii</i>	n	6	6	6	6	6	6	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	min	1,97	2,06	2,16	2,62	1,82	2,38	1,87	1,21	1,37	1,91	1,19	1,32	1,76	1,24	0,88
	max	2,13	2,24	2,26	2,67	1,97	2,52	2,01	1,27	1,47	2,05	1,39	1,49	1,83	1,30	0,94
	M	2,30	2,40	2,40	2,80	2,20	2,80	2,15	1,33	1,52	2,20	1,47	1,63	1,92	1,42	1,01
	SE	0,05	0,05	0,04	0,03	0,05	0,07	0,03	0,01	0,01	0,03	0,03	0,03	0,02	0,02	0,01
	SD	0,13	0,11	0,09	0,07	0,13	0,16	0,09	0,03	0,05	0,09	0,09	0,08	0,06	0,06	0,04
<i>Myotis bechsteinii</i>	n							3	3	3	3	3	3	3	3	3
	min							1,28	0,88	0,99	1,38	0,99	1,04	1,36	0,91	0,69
	max							1,40	0,94	1,03	1,46	1,00	1,08	1,39	0,94	0,70
	M							1,48	0,98	1,07	1,55	1,02	1,16	1,46	0,96	0,72
	SE							0,06	0,03	0,02	0,05	0,01	0,04	0,03	0,02	0,01
	SD							0,10	0,05	0,04	0,09	0,02	0,07	0,06	0,03	0,02
<i>Myotis mystacinus</i>	N	2	2	3	3	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2
	min	1,27	1,32	1,20	1,53	1,13	1,46	1,23	0,79	0,81	1,03	0,70	0,77	0,94	0,62	0,49
	max	1,29	1,33	1,27	1,58	1,13	1,46	1,23	0,79	0,81	1,13	0,77	0,79	1,03	0,67	0,55
	M	1,31	1,33	1,32	1,66	1,13	1,46	1,23	0,79	0,81	1,23	0,83	0,80	1,11	0,71	0,61
	SE	0,02	0,01	0,04	0,04						0,10	0,07	0,02	0,09	0,05	0,06
	SD	0,03	0,01	0,06	0,07						0,14	0,09	0,02	0,12	0,06	0,08
<i>Plecotus austriacus</i>	n	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3	3	2	2	2
	min	1,32	1,57	1,30	1,65	1,19	1,63	1,26	0,86	0,95	1,17	0,91	0,98	1,02	0,89	0,61
	max	1,36	1,61	1,37	1,76	1,23	1,69	1,34	0,94	1,01	1,28	0,95	0,99	1,09	0,92	0,63
	M	1,41	1,68	1,43	1,81	1,27	1,75	1,40	1,03	1,06	1,34	0,99	1,00	1,16	0,94	0,64
	SE	0,03	0,03	0,04	0,05	0,04	0,06	0,04	0,05	0,03	0,05	0,02	0,01	0,07	0,03	0,02
	SD	0,05	0,06	0,07	0,09	0,06	0,08	0,07	0,09	0,06	0,09	0,04	0,01	0,10	0,04	0,02

Tabla 2. Medidas molares (en mm) de las especies de murciélagos identificadas; n: número de especímenes; min: mínimo; max: máximo; M: media; SE: error estándar; SD: desviación estándar.

Table 2. Molar measurements (in mm) of the identified bat species; n: number of specimens; min: minimum; max: maximum; M: media; SE: standard error; SD: standard deviation.

- ***Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 (murciélagos ratonero forestal)**

El material asignado a esta especie (Tabla 1, Figura 11j), procedente de las cuevas B-9 y D-2, presenta la morfología típica de las especies de murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*), pero pertenece a una especie de talla media. Los elementos craneales recuperados presentan tamaños dentro de la variación de *Myotis bechsteinii* (Tabla 2) y superiores a los otros taxones similares en morfología (como *Myotis emarginatus* y *Myotis nattereri*). Los húmeros recuperados presentan una epífisis distal con el proceso estiloide poco desarrollado hacia mesial característico de *M. bechsteinii*; además su tamaño es superior al de los húmeros de otros *Myotis* de talla media como *M. emarginatus*, *M. nattereri*, *Myotis daubentonii* o *Myotis brandtii*. Los radios recuperados presentan una superficie articular (en la epífisis proximal) con buen desarrollo del proceso proximal en forma de punta; el grosor y longitud de la barra longitudinal y la abertura en ángulo obtuso de la unión entre la barra longitudinal y proximal son diagnósticos de *M. bechsteinii* (Dodelin 2002). El tamaño también coincide con el material de referencia consultado.

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en la franja norte y central, y parte del sur de la península ibérica, así como en la mayor parte del área continental de Europa occidental y central y el sur de Gran Bretaña (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Aunque no es una especie frecuente en Europa, aparece fuertemente ligada a los bosques caducifolios

maduros, donde utiliza los árboles como refugio, aunque en ocasiones también ocupa cavidades kársticas (Dietz et al. 2009). En España también habita bosques de coníferas, y su registro a mayor altitud registrada es de 1500 m en el Sistema Central (Palomo et al. 2007). De acuerdo con Alcalde et al. (2008), su presencia en Aragón solo ha sido confirmada en Teruel; la escasez de datos a pesar de los intensos muestreos indica una población muy reducida en esta comunidad autónoma.

- ***Myotis mystacinus* Kuhl, 1817 (mucielago ratonero bigotudo)**

El material asignado a esta especie (Tabla 1, Figura 11a, e, h), procedente de las cuevas B-9, A-113 y D-2, presenta la morfología típica de los murciélagos ratoneros (ver descripción género *Myotis*), pero pertenecen a un taxón de talla muy pequeña. Los restos dentales y mandibulares presentan tamaños dentro de la variación de esta especie (Tabla 2). Un individuo fue recuperado in situ, donde prácticamente todos los elementos del esqueleto craneal y postcraneal estaban representados. Los húmeros y radios encontrados aislados presentan tamaños dentro de la variabilidad de esta especie e inferiores a los de los otros *Myotis* de talla pequeña presentes en la península ibérica, de acuerdo con Felten et al. (1973), Dupuis (1986) y Dodelin (2002).

Distribución y hábitat actual: esta especie está presente en la mitad norte de la península ibérica, así como en la mayor parte del área continental de Europa occidental y central, el sur de las islas británicas, el sur de Escandinavia y algunas áreas de influencia mediterránea de Oriente próximo (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Puede cazar en una amplia diversidad de hábitats, tanto áreas abiertas como zonas forestales (preferentemente a lo largo de cursos fluviales) (Dietz et al. 2009). En España habita principalmente las áreas montañosas densamente forestadas de la mitad norte, y aunque no es una especie típicamente cavernícola, en invierno puede refugiarse en cuevas de baja temperatura y alta humedad. En el Pirineo de Huesca, se ha registrado a cotas entre los 656 m y los 1965 m de altitud (Alcalde et al. 2008).

4.1.1.2. ***Plecotus Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 (murciélagos orejados)***

Este género de quirópteros posee dentición myotodonta, con fórmula dental 2.1.2.3/3.1.3.3. Algunas diferencias morfológicas craneales frente a otros myotodontos de talla media y misma fórmula dental son: cráneos con bulla timpánica de gran tamaño, la forma cuadrangular de la rama mandibular con el proceso condilar relativamente alto y solo ligeramente por debajo del coronoides y un proceso angular muy desarrollado y robusto, el contorno subtriangular de P4 con el talón desplazado hacia anterior, el contorno redondeado de la base del protocono de M1 y M2, el cóngulo regular en la base del protocono de M1, M2 y M3, el contorno recto de la cara posterior de estos molares (sin concavidad a la altura del metalofo) y el contorno cuadrangular de p4. La epífisis distal del húmero presenta un abultamiento en el extremo proximal de la unión entre tróclea y cóndilo (en vista externa) mientras que otros vespertiliónidos de talla similar presentan un adelgazamiento. La epitroclea es completamente visible en vista externa mientras que en otros vespertiliónidos aparece parcialmente oculta por la tróclea. La epífisis proximal del radio presenta una fosa de inserción del bíceps con la barra transversal mucho más fina que la de otras especies de morfología y tamaño semejante (e.g. *Myotis* de talla media y pequeña).

- ***Plecotus* sp.**

El material asignado a este género, pero con atribución incierta de la especie (Tabla 1, Figura 11c, g, i), procede de los yacimientos B-9, B-8 y D-2 y presenta la morfología típica de las especies de *Plecotus*. Las medidas craneales tomadas (Figura 14) se encuentran

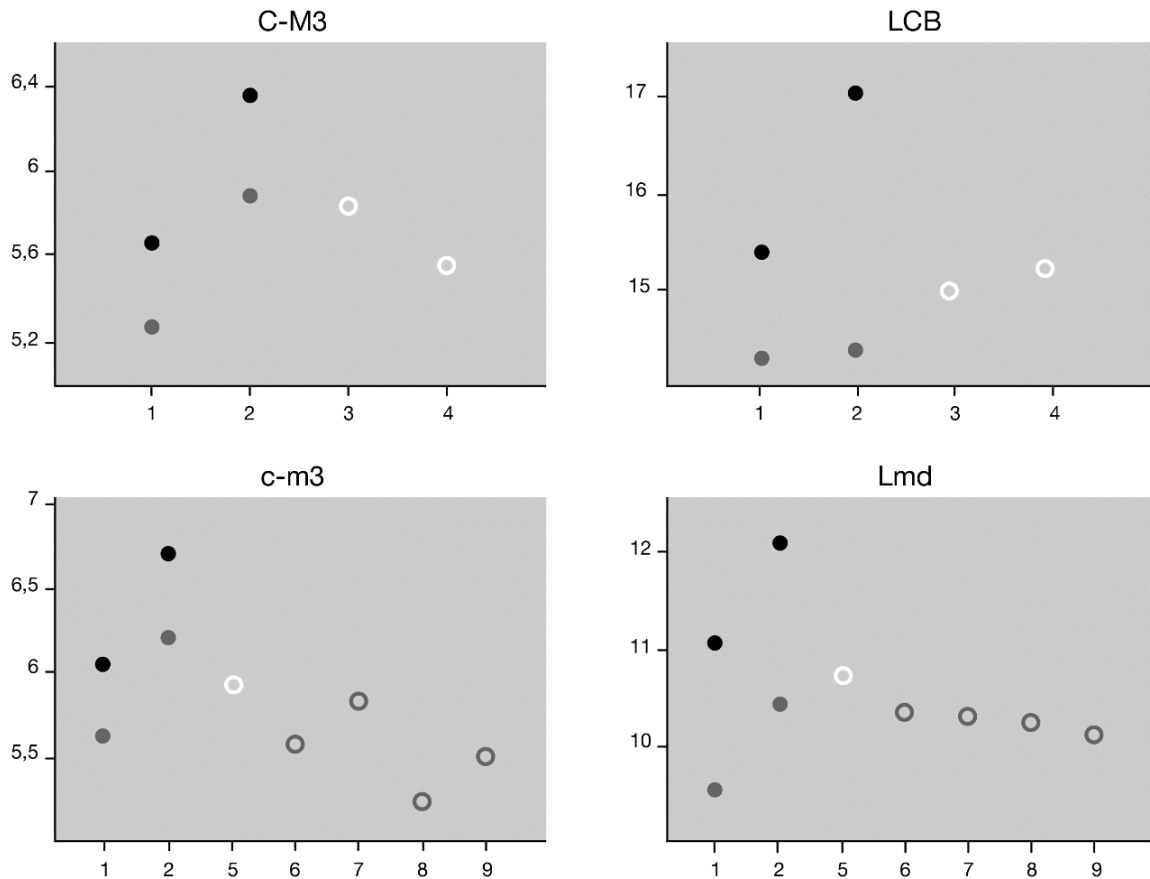


Figura 14. Gráficos univariantes de comparación de cuatro medidas craneales (en mm) del complejo *Plecotus*. C-M3: distancia entre el canino y el tercer molar superiores; LCB: longitud condilobasal; c-m3: distancia entre el canino y el tercer molar inferior; Lmd: longitud total de la mandíbula. 1: rango de valores de referencia para *Plecotus auritus* (tomados de Menu & Popelard 1987); 2: rango de valores de referencia para *Plecotus austriacus* (tomados de Menu & Popelard 1987); 3, 4 y 5: individuos recuperados en superficie en cueva B-9 (círculos blancos); 6, 7, 8 y 9: individuos recuperados en el sedimento de cueva B-8 (círculos grises).

Figure 14. Univariate comparative graphs of four cranial measurements (in mm) of the *Plecotus* complex. C-M3: distance between the maxillary canine and third molar; LCB: condilobasal length; c-m3: distance between the canine and the lower third molar; Lmd: total length of the jaw. 1: range of reference values for *Plecotus auritus* (taken from Menu & Popelard 1987); 2: range of reference values for *Plecotus austriacus* (taken from Menu & Popelard 1987); 3, 4 and 5: individuals recovered on the surface in cave B-9 (white circles); 6, 7, 8 and 9: individuals recovered in cave sediment B-8 (gray circles).

mayoritariamente dentro del rango de variabilidad de la especie *Plecotus auritus* (de acuerdo con Menu & Popelard 1987). El tamaño de los molares (Tabla 2) se encuentra dentro de los rangos de variabilidad de *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 y *Plecotus austriacus* Fischer, 1829 (de acuerdo con Dupuis 1986; Sevilla 1988). Por el contrario, los P4 observados no presentan cúspide cingular anterior, y los húmeros presentan una epífisis distal con la unión entre epitróclea y proceso estiloide recta; ambos caracteres se consideran propios de *P. austriacus* frente a *P. auritus* (Balcells 1963; Sevilla 1988; Felten et al. 1973; Dupuis 1986). Finalmente, cabe señalar la presencia de una tercera especie de este género, *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1965, en la península ibérica actualmente (citada por primera vez en los Pirineos, Garin et al. 2002). De acuerdo con Spitzenberger et al. (2006), *P. macrobullaris* presenta en términos generales medidas craneales intermedias entre las otras dos. Así, el diámetro de la bulla timpánica es mucho

mayor que el *P. auritus* pero menor que en *P. austriacus*; la altura del cráneo es similar a *P. austriacus* pero mayor que *P. auritus*; por otro lado, el índice de elongación del rostro (C-M3/LCB, distancia entre el canino y el tercer molar superiores/longitud condilobasal) es también superior al de *P. auritus* pero inferior al de *P. austriacus*. Las observaciones morfológicas realizadas sobre el material estudiado aquí descartan su pertenencia a *P. auritus* o *P. austriacus*, pero los parámetros métricos no bastan para asignar con certeza dicho material a *P. macrobullaris*.

Distribución y hábitat actual: *P. auritus* está presente en la mitad norte de la península ibérica, así como en la mayor parte de la Europa continental y las islas británicas; *P. austriacus* está presente en toda la península ibérica y en la mayor parte del área continental de Europa occidental y central; *P. macrobullaris* es una especie tan solo conocida en áreas puntuales de los Pirineos, los Alpes, la costa balcánica, el Cáucaso y Anatolia (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Aunque las tres especies ocupan hábitats diversos, la primera especie muestra en general preferencia por las áreas boscosas, la segunda por las zonas más abiertas y la última por los ambientes montañosos tanto de bosque como de roquedo (Dietz et al. 2009). Las tres han sido registradas en España y/o Europa en altitudes superiores o en torno a los 2000 m (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). De acuerdo con Acalde et al. (2008) en Aragón *P. auritus* ha sido citado a cotas entre 1010-1965 m s. n. m. y *P. austriacus* entre 160-1483 m s. n. m. El récord en España lo tiene *P. macrobullaris*, registrado a una altitud de 2800 m en los Pirineos; esta especie ha sido observada, además, hibernando en cuevas heladas a más de 2100 m s. n. m. (Palomo et al. 2007).

	B-9	B-8	C-11	A-99/ A-31	A-113	D-2	TOTAL
<i>Myotis myotis</i>			(2)		(1)		(3)
<i>Myotis blythii</i>	2 (5)			(1)	(4)		2 (10)
<i>Myotis bechsteinii</i>	1	1				1 (1)	3 (1)
<i>Myotis mystacinus</i>	1 (1)	1			(1)	3	5 (1)
<i>Plecotus</i> sp.	4 (3)	4				1	9 (3)
Vespertilionidae indet.	x	x					x
TOTAL	8 (9)	6	(2)	(1)	(6)	5 (1)	38

Tabla 3. Mínimo número de individuos por taxón y yacimiento: sin paréntesis, individuos recuperados del relleno sedimentario; entre paréntesis, individuos hallados en superficie.

Table 3. Minimum number of individuals per taxon and cave-site: without parentheses, individuals recovered from the sedimentary fill; in parentheses, individuals found on the surface.

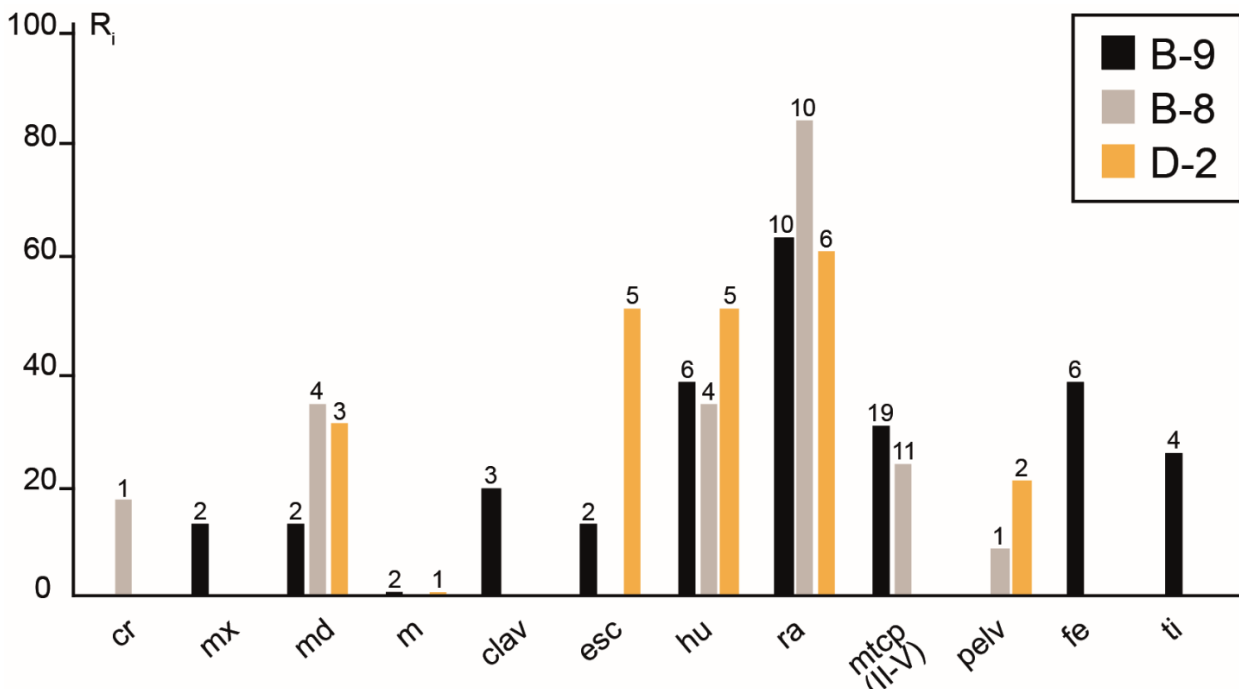


Figura 15. Composición del conjunto de quirópteros fósiles recuperados en el relleno sedimentario de cada yacimiento (cuevas B-9, B-8 y D-2) en términos de abundancia relativa (R_i) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra; cr: cráneo; mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; clav: clavícula; esc: escápula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2° a 5°; pelv: pelvis; fe: fémur; ti: tibia.

Figure 15. Composition of the fossil bats assemblages recovered from the sedimentary filling of each site (caves B-9, B-8 and D-2) in terms of relative abundance (R_i) of the main skeletal elements present, the absolute number of elements is indicated over each bar; cr: cranium; mx: maxilla; md: mandible; m: molar; clav: clavicle; esc: scapula; hu: humerus; ra: radius; mtcp (II-V): metacarpals 2nd to 5th; pelv: pelvis; fe: femur; ti: tibia.

4.2. Estado de conservación de los restos

4.2.1. Caracterización de la tafocenosis de B-9, B-8 y D-2

Se han recuperado restos fósiles correspondientes a un mínimo de ocho individuos del relleno sedimentario de la cueva B-9, seis individuos en la cueva B-8 y 5 en la cueva D-2 (Tabla 8). Presentan diversas coloraciones, que comprenden desde el pardo al beige de los restos recuperados en la cueva B-9, el castaño más anaranjado de los restos recuperados en la B-8, y los tonos claros (beige y blanco) de los restos procedentes de la D-2. No se observan marcas de disolución en el esmalte de las piezas dentales recuperadas, y tampoco sobre la superficie de los huesos a excepción de dos mandíbulas procedentes de la cueva B-8 (Figura 11c). Algunos especímenes puntuales procedentes de la cueva B-9 presentan pequeñas marcas de óxido de manganeso en la superficie. El material recuperado en los niveles fosilíferos se caracteriza por una infrarrepresentación de elementos craneales, mientras que el elemento más abundante (en términos de R_i) en los tres casos es el radio (Figura 15). Los especímenes de los que se han recuperado piezas dentales presentan diversos grados de desgaste: nulo, moderado e intenso (ver Tabla 8); sin embargo, los elementos del esqueleto postcranial recuperados en los tres yacimientos presentan en todos los casos las epífisis fusionadas, por lo que se descarta la presencia de especímenes infantiles.

		<i>M. myotis</i>			<i>M. blythii</i>			<i>M. bechsteinii</i>			<i>M. mystacinus</i>			<i>Plecotus</i> sp.		
		a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
sedim.	B-9				1	1					1					1
	B-8														2	
	D-2									1		1		1		
superf.	B-9				2	2					1				3	
	C-11			3												
	A-99				1											
	A-113			1	3		1					1				
	D-2									1						

Tabla 4. Número de individuos que pueden asignarse a un grupo de edad en base al desgaste dental mostrado; a: subadulto (sin desgaste dental); b: adulto (desgaste dental moderado); c: adulto mayor (desgaste dental intenso); sedim.: sedimento; superf.: superficie.

Table 4. Number of individuals that can be assigned to an age group based on the dental wear shown; a: subadult (without dental wear); b: adult (moderate dental wear); c: old adult (intense dental wear); sedim.: sediment; superf.: surface.

4.2.2. Caracterización de los restos en superficie

Los restos de huesos subfósiles o subactuales recuperados presentan mayoritariamente coloraciones claras (beige y blanco), a excepción de los procedentes del revuelto superficial de la cata realizada en la cueva B-9 y del espécimen recuperado in situ en la D-2, donde los huesos presentan coloraciones parduscas oscuras. No se observan marcas de disolución en el esmalte de las piezas dentales recuperadas, pero la mandíbula procedente de la cueva C-11 presenta una fuerte alteración superficial por disolución (Figura 11f). Los especímenes de los que se han recuperado piezas dentales presentan diversos grados de desgaste, de nulo a intenso (Tabla 8), aunque se descarta la presencia de especímenes infantiles al presentar los huesos largos las epífisis fusionadas en todos los casos.

5. Discusión

5.1. Origen de la acumulación:

La ausencia de marcas de disolución en los restos fósiles pertenecientes tanto al esqueleto craneal como postcraneal (excepto dos casos puntuales en mandíbulas de *Plecotus* sp. en la cueva B-8) descartan la acción de predadores como principal agente acumulador (de acuerdo con Andrews 1990, Bennàsar 2010, Fernández-Jalvo et al. 2016). La pérdida diferencial de esqueleto craneal en la tafocenosis de las cuevas B-9, B-8 y D-2 habría sido ocasionada por el transporte de los restos previo a su depósito. Los individuos recuperados en superficie en las cuevas B-9 y D-2 (que aparecen en semiconexión anatómica y con pérdida de elementos esqueléticos) pertenecen a especies presentes también en el relleno sedimentario de B-9, B-8 y D-2. Los grupos de edad representados (todos excepto infantil, sin dominancia de ningún grupo) no encajan con los patrones de mortandad de las colonias de cría (donde predominan los restos de individuos infantiles) ni hibernación (donde predominan los restos de individuos subadultos y adultos mayores), de acuerdo con Sevilla (1986). La escasez de individuos registrados también descarta la existencia de grandes agrupaciones de quirópteros ocupando las cuevas de manera continuada. Por tanto, el origen más probable de la acumulación registrada en el relleno sedimentario es la muerte por causas naturales de individuos aislados que ocupaban estas cuevas como refugio, comportamiento que se ha observado durante la época de hibernación en la actualidad en las especies del género *Myotis* y *Plecotus* registradas en estos yacimientos (Palomo et al. 2007; Dietz et al. 2009; ver los párrafos de "Distribución y hábitat" de cada taxón, Apartado 4.1.).

El origen la acumulación de los individuos hallados en superficie es, sin duda, la muerte de individuos que empleaban estas cuevas como refugio. Los restos no presentan alteración superficial a excepción de uno de los individuos de *Myotis myotis*, recuperado en la cueva C-11 (Figura 11f), donde las mandíbulas presentan una fuerte disolución. La ausencia de huesos fracturados o de restos de otros pequeños vertebrados asociados hace poco probable que se deba a un proceso de digestión. Por otro lado, la hidroxiapatita carbonatada (el mineral que conforma los huesos) sufre disolución parcial y recristalización al contacto continuado con aguas a pH neutro o ligeramente básico bajo condiciones atmosféricas, y a pH ligeramente ácido el hueso se disuelve y desaparece (Berna et al. 2004). El goteo dentro de la cueva de aguas ligeramente ácidas, subsaturadas en calcita (dado que no había precipitados de carbonato asociados a los restos) parece en este caso la causa más probable de la disolución de estos restos, poniendo de relieve cómo este tipo de alteración puede afectar a los restos óseos acumulados en el interior de cavidades kársticas.

5.2. Marco paleoambiental, paleogeográfico y de paleodiversidad

La diversidad de quirópteros fósiles del Cuaternario de los Pirineos (sierras interiores, sierras exteriores y zonas limítrofes) es bastante alta si se consideran todos los yacimientos conocidos, y consiste en un total de 21 especies. En España: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis blythii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis* sp., *Eptesicus serotinus*, *Plecotus auritus*, *Barbastella barbastella*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Miniopterus schreibersii* y *Tadarida teniotis* (Altuna 1972; Aranzadi & Barandiaran 1948; Barandiarán et al. 1961, Barandiaran & Altuna 1977; López-García et al. 2011, 2013; Maroto et al. 2012; Pemán 1985; Pemán 1994; Sesé 2014); en Francia: *R. ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi/euryale*, *R. euryale*, *R. hipposideros*, *M. myotis*, *M. bechsteinii*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentonii*, *Myotis* sp., cf. *Eptesicus nilsonii*, *P. auritus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus*, *M. schreibersii* y cf. *Nyctalus leisleri* (Clot 1980; Clot 1982; Clot 1983; Clot et al. 1984; Clot & Evin 1986; Hanquet 2011; Hanquet & Desclaux 2011; Eastham 1998; Mourer-Chauviré 1975; Regnault & Jammes 1990; Sevilla & Chalin 2011). Sin embargo, de entre estos yacimientos tan solo tres poseen cotas superiores a los 1000 m s. n. m.: la cueva C-4 o Cueva de Los Batanes (tránsito Pleistoceno-Holoceno) a 1025 m s. n. m., donde aparecen las especies *R. ferrumequinum*, *R. euryale*, *Myotis* sp. y *M. schreibersii* (Galán et al. 2018a); Olopte B (Pleistoceno superior) a 1145 m s. n. m., donde aparecen las especies *R. ferrumequinum*, *Rhinolophus* sp., *M. myotis*, *M. emarginatus* y *P. auritus* (López-García 2011); y Gouffre TP 11 des Toupiettes (Pleistoceno-Holoceno) a 1400 m s. n. m., donde se han registrado restos asignados a Chiroptera indet. (Clot & Evin 1986). Las cuevas B-9, B-8 y D-2 presentadas en este trabajo, son las primeras localidades pirenaicas en las que se cita registro fósil del orden Chiroptera (de edades Pleistoceno Superior a Holoceno) en el rango altitudinal entre 1900-2160 m s. n. m. En conjunto, presentan una mayor diversidad en la familia Vespertilionidae, con cuatro especies representadas: *M. blythii*, *M. bechsteinii*, *M. mystacinus* y *Plecotus* sp. Estos resultados suponen la primera cita de una especie del género *Plecotus* diferente a *P. auritus*, así como de la especie *Myotis mystacinus* en el Cuaternario de los Pirineos; también se trata de la primera cita de *Myotis mystacinus* en el registro fósil de la península. Por otro lado, la familia Rhinolophidae no aparece registrada, lo que encaja con la distribución actual de las cuatro especies de *Rhinolophus* presentes en la península ibérica, ausentes en los Pirineos en cotas por encima de los 1600 m (Palomo et al. 2007; Alcalde et al. 2008). Los tres yacimientos B-9, B-8 y D-2 se sitúan a alturas superiores a los rangos de distribución altitudinal actualmente conocidos en la península ibérica para las especies *M. blythii*, *M. bechsteinii* y *M. mystacinus*, representadas entre el material fósil estudiado (Palomo et al. 2007; Alcalde et al. 2008). Sin embargo, la presencia de restos hallados en superficie pertenecientes a esas mismas especies en varias de las cuevas prospectadas en Secús y Lecherines a similares alturas indica que estos animales habitarían estos ecosistemas en época muy reciente o en la actualidad, al menos de

manera puntual. De especial relevancia es la presencia en las tres localidades de *M. bechsteini*, una especie considerada actualmente como poco frecuente (poblaciones muy reducidas) en la comunidad autónoma de Aragón (Alcalde et al. 2008). El registro fósil de grandes mamíferos de los tres yacimientos, basado en el binomio *Ursus arcos* y *Capra pyrenaica pyrenaica* (Sauqué et al. 2015), así como los restos de pequeños vertebrados registrados, mayoritariamente córvidos junto con la presencia puntual de los roedores *Arvicola sapidus*, *Chionomys nivalis* y *Microtus arvalis* (Sauqué et al. 2015, Núñez-Lahuerta et al. 2018) constituyen asociaciones típicas de ambientes montañosos, con especies presentes actualmente en la región (con excepción del faisánido *Bonasa bonasia* registrado en la cueva B-8, presencia interpretada como relicto de una distribución más amplia durante momentos fríos del pasado, ver Núñez-Lahuerta et al. 2018). Las especies de quirópteros registradas son coherentes con dichos datos paleontológicos previos, indicando unas condiciones climáticas durante el momento de acumulación de los depósitos de tipo clima frío sin estación seca (de acuerdo con la clasificación de Köppen-Geiger; Essenwanger 2001, Kottek et al. 2006) similares a las existentes en la actualidad (AEMET & IM 2011), y la predominancia de los ambientes abiertos frente a las zonas boscosas (es decir, el paisaje observable en la actualidad en las zonas prospectadas, ver Figura 1).

6. Conclusiones

La presencia del orden Chiroptera se ha constatado por primera vez en yacimientos paleontológicos cuaternarios de los Pirineos por encima de los 1900 m s. n. m.: las especies *Myotis blythii*, *Myotis bechsteini*, *Myotis mystacinus* y *Plecotus* sp. en la cueva B-9 (Pleistoceno Superior-Holoceno); las especies *M. bechsteini*, *M. mystacinus* y *Plecotus* sp. en las cuevas B-8 y D-2 (Holoceno). Se trata de acumulaciones originadas por la muerte de estos animales en el interior de las cavidades kársticas, que habrían utilizado como lugar de refugio, aunque nunca formando grandes agrupaciones de individuos o colonias. En este trabajo se recoge la primera cita de la presencia en el Cuaternario de los Pirineos (españoles y franceses) de *M. mystacinus* así como de una especie del complejo *Plecotus* diferente a *Plecotus auritus*. Se presenta también el registro fósil a mayor altitud de las especies *M. mystacinus*, *Plecotus* sp., *M. blythii* y *M. bechsteini* en el cuaternario de esta cadena montañosa. El conjunto de restos fósiles, junto con los individuos hallados en superficie en las cuevas prospectadas, pone de relieve la presencia continuada en el tiempo (Pleistoceno Superior-Holoceno hasta la actualidad) de los taxones *M. blythii*, *M. bechsteini*, *M. mystacinus* y *Plecotus* sp., así como la presencia reciente de *M. myotis*, en un área que en cuanto a altitud y a cobertura vegetal se encuentra en el extremo (o fuera de los límites) de las preferencias de hábitat conocidas para estas especies en la península ibérica hoy en día. Las especies de quirópteros identificadas, junto con el resto del registro paleontológico de los yacimientos B-9, B-8 y D-2 indican unas condiciones ambientales y climáticas durante el momento de acumulación de los depósitos similares a las existentes en la actualidad, con un clima frío y húmedo y predominancia de los ambientes abiertos frente a las áreas boscosas.

Discusión general

9

General discussion

En este capítulo se discuten las principales aportaciones de esta tesis. Los conjuntos fósiles de quirópteros procedentes de los nueve yacimientos presentados contribuyen a completar el conocimiento sobre el orden Chiroptera en el Cuaternario ibérico, donde se presentan las primeras citas de las especies *Barbastella barbastellus* (Pleistoceno Inferior, Gran Dolina, Burgos) y *Myotis mystacinus* (Holoceno, cuevas B-9, B-8 y D-2, Huesca). Se discute la problemática del registro del complejo de especies *Myotis myotis/Myotis blythii*, donde los datos aportados en la presente tesis apuntarían a un escenario complejo de aparición y desaparición sucesivas de la especie *M. blythii* en la península ibérica en contraposición con el escenario generalmente aceptado que establece la llegada de esta especie a nuestra región durante el Holoceno Medio procedente de Europa del Este. El uso del orden Chiroptera como indicador indirecto paleoclimático y paleoambiental se discute a través del repaso de las principales metodologías empleadas en el análisis de las asociaciones fósiles de pequeños mamíferos, donde los resultados de esta tesis apuntan a la existencia de una correlación entre los eventos paleoclimáticos indicados por distintos proxies y las variaciones en la paleodiversidad de las asociaciones fósiles de quirópteros. Por último, se discute la relación entre las asociaciones de quirópteros fósiles presentes en un yacimiento y las evidencias de ocupación humana sincrónicas, donde trabajos anteriores ya habían indicado que el tipo de uso de una cavidad por parte de los quirópteros se ve modificada sustancialmente ante la presencia de humanos con tecnología Modo 3 o 4; los resultados de este trabajo apuntan a que la presencia de humanos con tecnología Modo 2 también afectaría a los quirópteros que cohabitasen el refugio.

The main contributions of this thesis are discussed in this chapter. The fossil assemblages of bats from the nine sites presented contribute to filling the gap of knowledge about order Chiroptera in the Iberian Quaternary, with the first cites of the species *Barbastella barbastellus* (Lower Pleistocene, Gran Dolina, Burgos) and *Myotis mystacinus* (Holocene, caves B-9, B-8 and D-2, Huesca). The problematic of the record of the species complex *Myotis myotis/Myotis blythii* is discussed, where the data provided in this thesis point to a complex scenario of successive appearance and disappearance of *M. blythii* in the Iberian Peninsula as opposed to the usually accepted scenario that establishes the arrival of this species to our region during the Middle Holocene from Eastern Europe. The use of the order Chiroptera as an indirect palaeoclimatic and palaeoenvironmental indicator is discussed through the review of the main methodologies used in the analysis of fossil associations of small mammals, where the results of this thesis point to the existence of a correlation between palaeoclimatic events revealed by different proxies and the variations in the palaeodiversity of the bats fossil associations. Finally, the relationship between the bats fossil associations registered in a site and the evidence of synchronous human occupation is discussed, where previous work had already indicated that the type of cave-use by bats is substantially modified in the face of the presence of human communities with Mode 3 or 4 technology; the results of this work suggest that the presence of humans with Mode 2 technology would also affect the bats cohabiting the same refuge.

1. El registro cuaternario del Orden Chiroptera en la mitad norte de la península ibérica. Vacío de registro y aportaciones.

El registro de quirópteros fósiles en el Cuaternario de España, si bien no es tan abundante como el de otros mamíferos de pequeño tamaño, sí es recurrente (Tabla 1, 2, 3, 4). En los últimos años el número de trabajos dedicados a la paleontología de los murciélagos del Cuaternario de España y Portugal se ha incrementado considerablemente. En el caso que aquí nos ocupa (el Cuaternario de la mitad norte peninsular), existen más de 60 localidades arqueológicas y paleontológicas publicadas con restos fósiles del orden Chiroptera; aproximadamente el 70 % de estos trabajos han sido publicados en los últimos 10 años (ver Tabla 1, 2, 3, 4). En esta tesis se ha contribuido al conocimiento del registro fósil de este grupo de mamíferos mediante el estudio de cuatro yacimientos bien conocidos y cuyos quirópteros habían sido analizados de forma preliminar (la Unidad Inferior Roja de la Sima del Elefante, la Gran Dolina, la Sima de los Huesos y la unidad GIIIa del yacimiento Trinchera Galería, en la Sierra de Atapuerca, Burgos), junto con el estudio paleontológico de cinco nuevos yacimientos cuyos quirópteros fósiles se ha publicado por primera vez (Aguilón P-7 en el Valle del Ebro, Zaragoza, y Los Batanes, la cueva B-9 (Brecha del Rincón), la cueva B-8 y la cueva D-2 en los Pirineos, Huesca). A continuación, se discuten las aportaciones a los aspectos de diversidad y distribución paleogeográfica de las especies presentes en el registro cuaternario de la mitad norte de la península ibérica.

1.1. Pleistoceno Inferior

Los datos aportados aquí corresponden a la revisión del registro de quirópteros de la Unidad Roja Inferior (TELRO) de la Sima del Elefante (Cuenca-Bescós et al. 2013) y las unidades TD3 a TD6 de la Gran Dolina (Cuenca-Bescós et al. 2015; Galán et al. 2016a; López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós 2002), dos yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Han sido identificados los siguientes taxones: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteini*, *Myotis nattereri*, *Myotis capaccinii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus*, *Barbastella barbastellus*, cf. *Eptesicus* y *Miniopterus schreibersii* (Galán et al. 2016a; Capítulo 4).

El registro de quirópteros fósiles de esta edad en la mitad norte de la península ibérica es muy escaso, sólo otro yacimiento contiene fósiles de quirópteros: Pontón de la Oliva en Madrid (Sesé & Ruiz-Bustos 1992, Tabla 1), con presencia de *R.* cf. *mehelyi*, *M.* cf. *myotis* y *Plecotus* cf. *auritus*. Sin embargo, la mayoría de los taxones registrados en Atapuerca aparecen ya desde finales del Plioceno en la mitad sur peninsular: *R. ferrumequinum*, *M. myotis*, *M. nattereri*, *Eptesicus* sp. y *M. schreibersii*, junto con *Plecotus* sp. en Almenara-Casablanca 4 (Castellón, Agustí et al. 2011); desde el Pleistoceno Inferior, con cronología anterior al nivel TE7: *R. mehelyi* en Quibas (Murcia, Sevilla et al. 2014); y en el Pleistoceno Inferior con cronología similar a las unidades TD5 y 6: *M. bechsteini* en Cueva Victoria (Murcia, Sevilla 2012).

Entre los resultados de este trabajo, destaca la primera cita en el Pleistoceno Inferior de la Península de la especie *B. barbastellus*, en la unidad TD3-4 (Capítulo 4) con una edad mínima de 0,9 Ma para el nivel TD4 (Álvarez-Posada et al. 2018). Considerando el conjunto de la península, se advierte una distribución paleogeográfica amplia para un primer grupo de especies compuesto por los taxones *R. ferrumequinum*, *R. mehelyi*, *M. myotis* y *M. schreibersii* (coincidentes con las especies más frecuentes en Atapuerca; Figura 1, 2) junto con cf. *Eptesicus*

(Galán et al. 2016a, Capítulo 4), que probablemente se extendiese por todo el territorio ibérico desde el inicio del Pleistoceno Inferior e incluso el final del Plioceno (Agustí et al. 2011; Galán et al. 2016a; Sevilla et al. 2014; Capítulo 4). Por otro lado, se observa un segundo grupo de especies que aparece en la mitad norte peninsular por primera vez a partir de la unidad TD3-4 (Capítulo 4) compuesto por *M. bechsteinii*, *M. nattereri*, *M. capaccinii*, *P. austriacus* y *B. barbastellus*. De entre ellos, solo *M. nattereri* aparece citado en el sur peninsular en cronologías anteriores (Agustí et al. 2011), y *M. bechsteinii* en cronologías similares (Sevilla 2012). En el caso de *M. nattereri*, podría ser un indicio de su llegada más tardía a la mitad norte peninsular procedente de poblaciones del sur. En todo caso, el registro del orden Chiroptera en el Pleistoceno Inferior es todavía demasiado fragmentario como para aventurar una hipótesis paleogeográfica. Futuros trabajos de ampliación serán decisivos en este sentido.

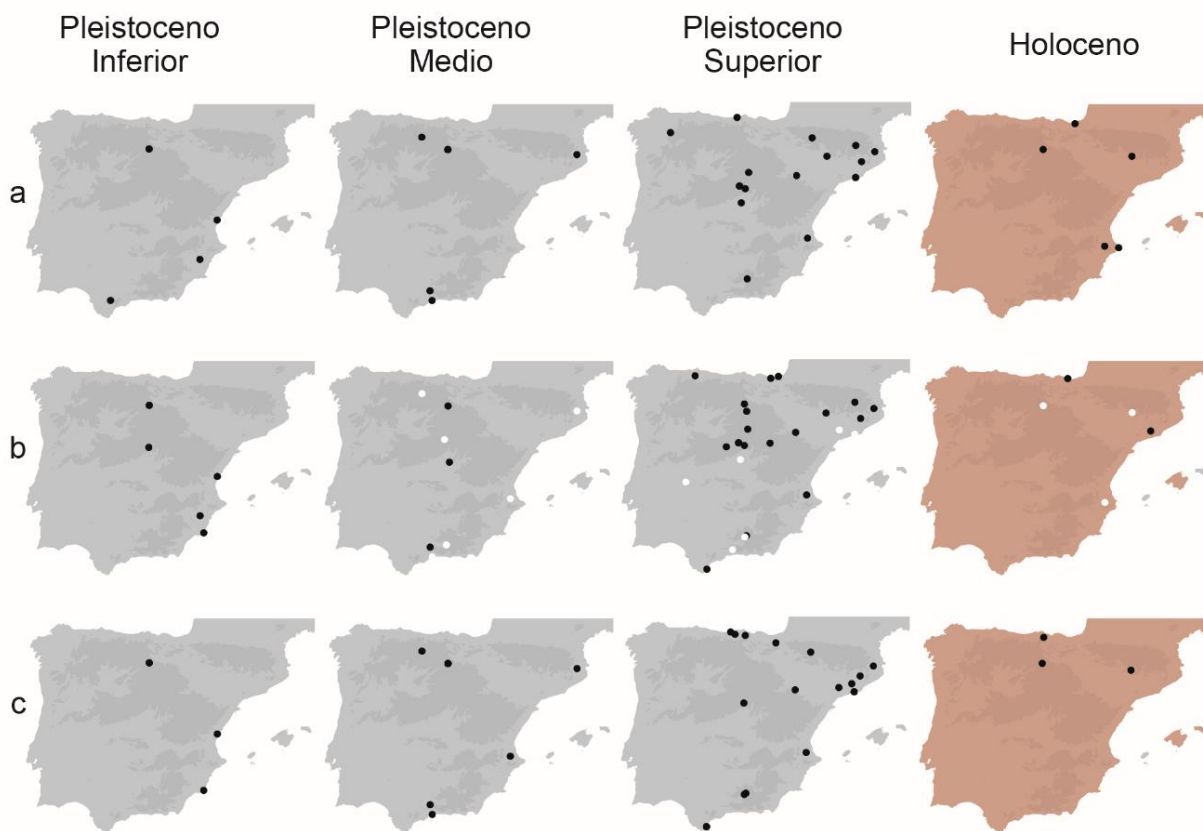


Figura 1. Presencia de las especies de quirópteros euconstantes en los yacimientos ibéricos del Cuaternario; a: *Rhinolophus ferrumequinum*; b: *Myotis myotis* (puntos blancos indican *Myotis myotis/blythii*); c: *Miniopterus schreibersii*; en sombreado rojo distribución actual de estas especies en la península ibérica.

Figure 1. Presences of euconstant bat species in the Quaternary Iberian palaeontological sites; a: *Rhinolophus ferrumequinum*; b: *Myotis myotis* (white spots indicate *Myotis myotis/blythii*); c: *Miniopterus schreibersii*; the current distribution of these species in the Iberian Peninsula is shaded in red.

1.2. Pleistoceno Medio

Los datos aportados aquí corresponden a la revisión del registro de quirópteros de las unidades del Pleistoceno Medio de la Gran Dolina, TD8 a TD10 (estudiado de forma

preliminar en Cuenca-Bescós et al. 2015; Galán et al. 2016a; López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós 2002), las unidades LU-6 y LU-11 de la Sima de los Huesos (estudiado de forma preliminar en Cuenca-Bescós et al. 1994, 1997; Gil & Sesé 1991) y la subunidad GIIIa de Trinchería Galería (estudiado de forma preliminar en Cuenca-Bescós & García 2007; Cuenca-Bescós et al. 1999a; Galindo-Pellicena et al. 2011), todos ellos yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Los siguientes taxones han sido identificados: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus euryale*, *Myotis myotis*, *Myotis blythii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus* y *Miniopterus schreibersii* (Capítulo 4, 5). El registro de quirópteros fósiles de edad Pleistoceno Medio en la mitad norte de la península ibérica es escaso, aunque ligeramente más amplio que en el caso anterior (Tabla 2). Todas las especies registradas en los yacimientos revisados de la Sierra de Atapuerca aparecen con mayor o menor frecuencia en los yacimientos ibéricos de esta cronología en la mitad norte peninsular excepto *M. blythii* y *P. austriacus* (Tabla 2).

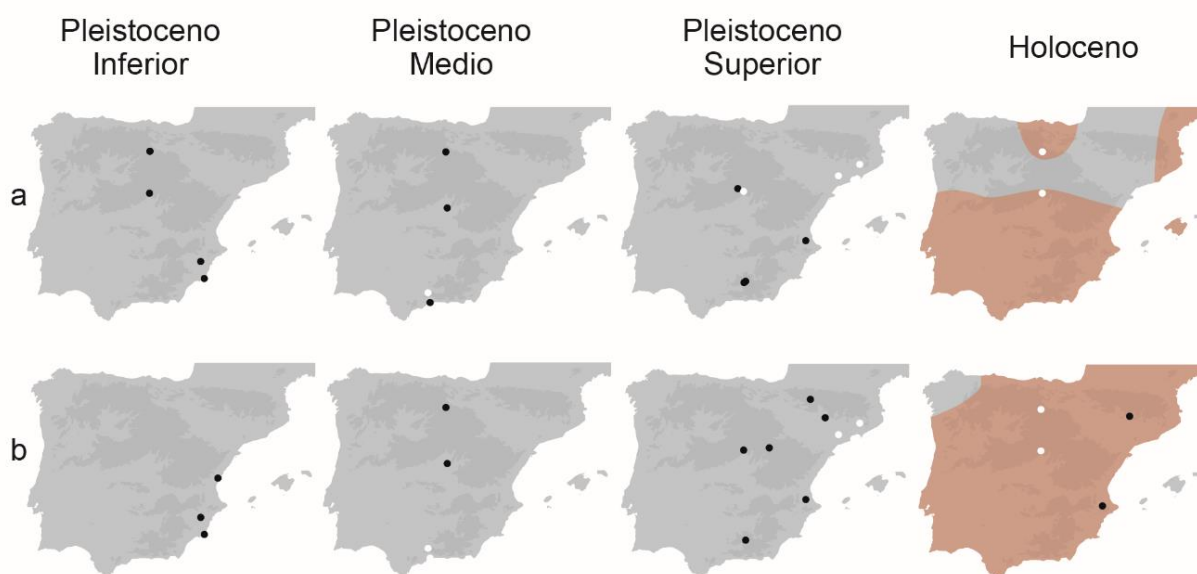


Figura 2. Presencia de las especies de murciélagos de herradura de talla mediana en los yacimientos ibéricos del Cuaternario; a: *Rhinolophus mehelyi*; b: *Rhinolophus euryale* (puntos blancos indican *Rhinolophus euryale/mehelyi*); en sombreado rojo distribución actual de estas especies en la península ibérica.

Figure 2. Presences of the medium-sized horseshoe bats species in the Quaternary Iberian palaeontological sites; a: *Rhinolophus mehelyi*; b: *Rhinolophus euryale* (white spots indicate *Rhinolophus euryale/mehelyi*); the current distribution of these species in the Iberian Peninsula is shaded in red.

Aparte del material de la Sima de los Huesos no existen citas de *M. blythii* en la península ibérica en cronologías del Pleistoceno Medio (Capítulo 5), y hay una única cita de cronología anterior en Almenara-Casablanca 3 (Castellón), en el sur de España (Pleistoceno Inferior, Agustí et al. 2011); en el caso de *P. austriacus*, aparece en niveles del Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina en Atapuerca (Capítulo 4) pero su presencia en la unidad TD8 es el único registro en el Pleistoceno Medio de la mitad norte peninsular, aunque sí que se cita su presencia en el yacimiento de las Graja (Málaga), en el sur de España (Sevilla 1988). Considerando el conjunto de los yacimientos de la mitad norte peninsular, la diversidad registrada en Atapuerca es solamente comparable a la del yacimiento de Guardo (Palencia, Sevilla 1988), y considerablemente superior a la del resto de localidades (Tabla 2). Sin

embargo, es llamativa la ausencia o escasa representación en Atapuerca de ciertos taxones como los *Myotis* de talla pequeña y otros vespertiliónidos no troglófilos, que sin embargo sí aparecen en niveles del Pleistoceno Inferior de esta localidad (Tabla 1; *Myotis bechsteinii*, *Myotis capaccinus*, *Myotis nattereri* y *Barbastella barbastellus*, Capítulo 4), y que están presentes en otras localidades del Pleistoceno Medio del norte peninsular (Tabla 2): Guardo y Prádena (Palencia y Segovia respectivamente, con *M. bechsteinii*, *M. nattereri* y *B. barbastellus*, Sevilla 1988), y Áridos-1 (Madrid) (con *Pipistrellus* sp., López-Martínez et al. 1980). Este tipo de especies aparecen también en yacimientos del Pleistoceno Medio del sur peninsular: como las Grajas (con registro de *M. bechsteinii*, *M. nattereri*, *Myotis emarginatus*, *Nyctalus leisleri*, *Pipistrellus pipistrellus* entre otros, Sevilla 1988), las Yedras (Granada, con registro de *M. nattereri*, Sevilla 1988) y el Higuéron (Málaga, con registro de *M. emarginatus* entre otros, Sevilla 1988). En términos generales, se pueden distinguir dos grupos de especies en el Pleistoceno Medio de la mitad norte de la península ibérica. Un primer grupo formado por *R. mehelyi*, *R. ferrumequinum*, *M. myotis* y *M. schreibersii*, especies troglófilas con tendencia a formar colonias (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007) que aparecen de manera frecuente en los yacimientos de esta cronología (Tabla 2; Figura 1, 2a); las tres últimas son especies euconstantes en la mayor parte del Paleártico en la actualidad (Horáček et al. 2000) y el registro fósil evidencia una distribución amplia de las mismas ya desde el Pleistoceno Inferior (Tabla 1) y a lo largo del Pleistoceno Medio (Tabla 2). Un segundo grupo estaría conformado por especies poco abundantes o ausentes en el registro de la mitad norte peninsular en general, y en Atapuerca en particular (Tabla 2); fundamentalmente son murciélagos vespertiliónidos no troglófilos (géneros *Nyctalus*, *Barbastella*, *Pipistrellus*) que aparecen de manera puntual en ciertos yacimientos (Tabla 2; Figura 3), o especies que siendo troglófilas habituales u ocasionales poseen requerimientos ecológicos más específicos (algunas especies de *Myotis* de talla pequeña, o *R. euryale*, Tabla 2; Capítulo 4, 5). Por último, se observa un comportamiento particular en las especies *R. mehelyi* y *M. schreibersii*. Siendo relativamente frecuentes a lo largo de todo el Pleistoceno Inferior y Medio tanto en el registro de Atapuerca como del resto de la mitad norte peninsular (Tabla 1, 2; Capítulo 4, 5), se observa en Atapuerca la desaparición de ambas en dos momentos correspondientes a la parte alta del Pleistoceno Medio: las unidades TD10 y GIII (Capítulo 4, 5). Las dos especies son especies termófilas, vinculadas al área mediterránea en la actualidad (Dietz et al. 2009, Horáček et al. 2000; Palomo et al. 2007), por lo que su desaparición prácticamente simultánea podría relacionarse con factores climáticos. Sin embargo, ambas aparecen en las unidades LU-6 y LU-11 de la Sima de los Huesos (Capítulo 5), unidades de cronología similar a los niveles inferiores de TD10 (Arnold et al. 2014; Berger et al. 2008; Falguères et al. 1999; Moreno et al. 2015), y donde por tanto las condiciones climáticas serían semejantes. Las unidades TD10 y GIII se caracterizan entre otras cosas por el abundante registro arqueológico de tecnología perteneciente al Modo 2 (recopilación de los datos de registro tecnológico del Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca en Ollé et al. 2013) por lo que la ausencia de registro de *R. mehelyi* y *M. schreibersii* en las mismas podría también relacionarse con una menor tolerancia de estas especies a la presencia antrópica (Capítulo 4, 5).

1.3. Pleistoceno Superior

El registro de quirópteros fósiles de edad Pleistoceno Superior en la península ibérica es abundante si se compara con el de cronologías anteriores. Han sido publicados más de 40

yacimientos localizados en la mitad norte peninsular (Tabla 3), donde aproximadamente el 50% del total de las especies que habitan en la península ibérica en la actualidad (ver listado actualizado en <http://secemu.org>) aparecen representadas (Tabla 3). En general, los yacimientos de esta edad en la mitad norte de la península ibérica presentan una baja diversidad de quirópteros, y solo una quinta parte de los yacimientos presentan más de cuatro especies registradas (Tabla 3).

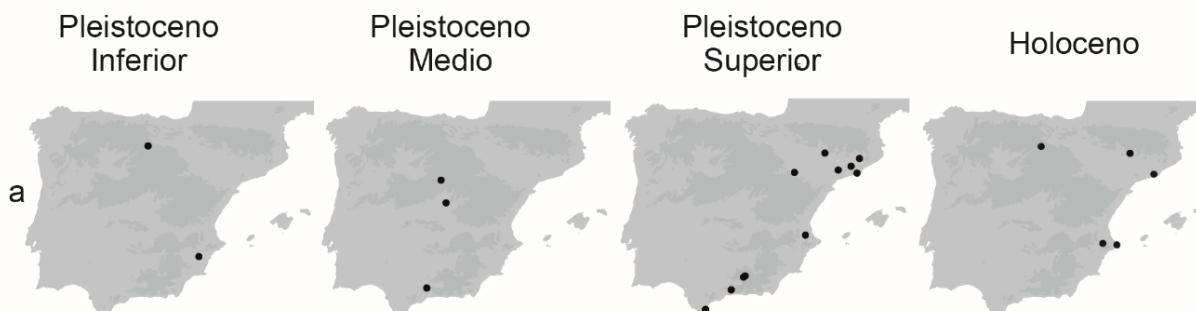


Figura 3. Yacimientos con presencia de al menos un taxón asignado a uno de los siguientes géneros típicamente no troglófilos: *Barbastella*, *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Tadarida*.

Figure 3. Palaeontological sites with presence of at least one taxon assigned to one of the following non-troglophiles genera: *Barbastella*, *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Tadarida*.

Los datos aportados en este trabajo constituyen una nueva contribución al panorama general, y corresponden al registro de los nuevos yacimientos de AGP-7 (Estadio Isotópico Marino 3, Valle del Ebro, Zaragoza, Galán et al. 2016b) y los Batanes (final del Estadio Isotópico 2, Prepirineo, Huesca, Galán et al. 2018a). Los taxones identificados en AGP-7 son: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus/daubentonii*, *Plecotus auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel *Pipistrellus* gr. *kublii/nathusii* y *Miniopterus schreibersii* (Galán et al. 2016b); los taxones identificados en los Batanes son: *R. ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale*, *Myotis* sp. y *M. schreibersii* (Galán et al. 2018a). Se trata en todos los casos de especies habituales en el registro de esta cronología en la mitad norte de la península ibérica (Tabla 3). Destaca el emplazamiento de estos dos nuevos yacimientos en un área geográfica particularmente poco estudiada, correspondiente con la Comunidad Autónoma de Aragón, donde tan solo las especies *R. ferrumequinum*, *R. euryale*, *R. hipposideros* y *M. myotis* habían sido citadas en el yacimiento de la Cueva de los Moros de Gabasa (Estadio Isotópico 3, Huesca, Blasco-Sancho 1995), con lo que se amplía de forma considerable el número de taxones de los que se tiene constancia en el Pleistoceno Superior de esta región. Es destacable la gran diversidad de especies representadas el yacimiento AGP-7 a pesar del escaso número de restos recuperados (Galán et al. 2016b). Tan solo se conocen tres yacimientos españoles de esta cronología con una diversidad de especies semejante o superior: la Carihüela y la Cueva del Agua (ambos en Granada, mitad sur peninsular) con 14 y 11 taxones registrados respectivamente (Sevilla 1988), y el Reguerillo (Madrid) con 7 taxones registrados (Tabla 3; Sevilla 1988). Por otro lado, el yacimiento de los Batanes aporta una de las escasas citas de *R. euryale* en el Pleistoceno Superior de la mitad norte peninsular, únicamente registrado en otras tres localidades: Cueva de los Moros de Gabasa, Los Casares (Guadalajara) y el Reguerillo (Tabla 3; Figura 2b). Por último, en términos generales se observa la misma tendencia que durante el Pleistoceno Medio, donde las

especies euconstantes *R. ferrumequinum*, *M. myotis* y *M. schreibersii* (Figura 1) son con mucho las más frecuentes en los yacimientos de la mitad norte peninsular, y a menudo aparecen asociadas en una misma localidad (Tabla 3). Sin embargo, destaca en este caso la relativa escasez de registro de la especie *R. mehelyi* (Tabla 3; Figura 2a), mucho más habitual en cronologías anteriores (Tabla 1, 2) pero que en la actualidad presenta en la península ibérica (y en general en Europa) una distribución muy fragmentaria (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007).

1.4. Holoceno

El número de yacimientos holocenos con registro de quirópteros fósiles en la península ibérica es inferior a los de edad Pleistoceno Superior, con 13 localidades publicadas en la mitad norte peninsular (Tabla 4), y en términos generales la diversidad registrada es también menor (Tabla 3, 4). Los datos aportados en este trabajo corresponden al registro de tres nuevos yacimientos: la cueva B-9 (o Brecha del Rincón), la cueva B-8 y la cueva D-2, localidades de alta montaña situadas en las Sierras Exteriores del Pirineo de Huesca (Capítulo 8). Los taxones registrados son: *Myotis blythii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis mystacinus* y *Plecotus* sp. (Capítulo 8). El emplazamiento de estos yacimientos es particularmente interesante: por un lado, los resultados de este trabajo aportan las únicas citas de quirópteros a inicios del Holoceno de la Comunidad Autónoma de Aragón; por otro, amplían el registro fósil del orden Chiroptera en la vertiente ibérica de los Pirineos, tradicionalmente poco estudiada en comparación con la vertiente francesa (Capítulo 8). Los taxones registrados son en general poco habituales o están ausentes en el registro de la mitad norte peninsular de esta cronología (Tabla 4). Destaca la primera cita en el registro fósil ibérico de la especie *M. mystacinus* (Capítulo 8) y la probable presencia en estas localidades de *Plecotus macrobullaris* (aunque la asignación se mantiene abierta a falta de los suficientes datos de comparación, Capítulo 8). La rareza de esta asociación en comparación con otros yacimientos geográficamente cercanos de cronologías similares (Tabla 4) se debe probablemente a su condición de localidades de alta montaña: los tres yacimientos se sitúan en un rango de altitud entre los 1900 y los 2160 m s. n., para el que no existe más registro en España.

Yacimiento	Cita	Edad (Ka BP)	<i>Rhinolophus ferreumequinum</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Plecotus</i> sp.	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>Hypsugo</i> vel <i>Pipistrellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>	
Pontón de la Oliva	Sesé & Ruiz-Bustos (1992)			cf.				cf.													cf.														
Gran Dolina (TD3-6)	Capítulo 4	830-1070	x	x				x		x	x				x			x				x		x									x		
Elefante (TE7-14)	Galán et al. (2016a)	~1200	x	x				x										x		x													x		

Tabla 1. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Inferior de la mitad norte de la península ibérica.

Table 1. Fossil bats presence in the Early Pleistocene record of the northern Iberian Peninsula.

Yacimiento	Autor	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Rhinolophus ferreumequinum</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Plecotus</i> sp.	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>Hypsugo</i> vel <i>Pipistrellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>			
Cova del Rinoceront (Layer VII)	Daura et al. (2015)	159-226	x																																		
El Congosto	Alberdi et al. (1977)			x	x			x																													
Mollet I (layer 5)	López-García et al. (2014c); Maroto et al. (2012)	215									x																										
Elefante (TE18-19)	López-García et al. (2011b)	250-300	x		x						x																										
Galería-Zarpazos (TGII-III)	Capítulo 5; Galindo-Pellicena et al. (2011)	250-500						x	x										x																		
Gran Dolina (TD8-10)	Capítulo 4	337-610	x	x				x											x			x															
Prádena	Sevilla (1988)										x	x													x												
Guardo	Sevilla (1988)		x								x	x	x																								
Áridos-1	López-Martínez (1980)	MIS 11																																			
Sima de los Huesos (LU-6 y 11)	Capítulo 5	417-430	x	x				x	x										x																		

Tabla 2. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Medio de la mitad norte de la península ibérica.

Table 2. Fossil bats presence in the Middle Pleistocene record of the northern Iberian Peninsula.

Yacimiento	Cita	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Rhinolophus ferreumequinum</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Plecotus</i> sp.	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>Hypsugo</i> vel <i>Pipistrellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>			
Cueva de El Mirón (305-129)	Cuenca-Bescós et al. (2009)	10,2-27,5																																		x	
Laminak II (I-III)	Pemán (1994)	10,3-11,7				x			cf.																												
Estebanvela	Sesé (2007)	11,0-15,0	x						x																												
Cueva de Erralla	Pemán (1985)	12,3-16,5							x																												
Valdavara 1 (LU)	López-García et al. (2011a)	14												x																							
El Mirador (MIR51)	Bañuls-Cardona (2017)	14									x																										
Cueva de las Aguas	Sesé (2016)	14,4-17,6																																		x	
Los Batanes	Galán et al. (2018a)	15,2	x	x																x																x	
El Portalón (P1-P16)	López-García et al. (2010b)	16,9-30,3							x	x																											
Cova de l'Arbreda (A-F)	Alcalde & Galobart (2002)	17-20	x						x														x														
Aitzbitarte IV	Altuna (1972)	19,5							x																												
Las Caldas	Laplana et al. (2006)	19,5							x																												
Cova de l'Arbreda (G-H)	Alcalde & Galobart (2002)	22-28							x													x														x	
Cova Colomera (CE15)	López-García & Cuenca-Bescós (2010)	30								x															x				x								
Cova de Teixoneres (II-III)	López-García et al. (2012b; 2014b)	30-90	x		x				x																					x					x		
Labejo Koba	Pemán (2000)	30,6-34,2							cf.																												
Galls Carboners	López-García et al. (2014a)	31,2-31,4			x					x										x			x														x
Lezetxiki (IVb)	Altuna (1972)								x																												
Ventalperra (nivel Paleolít. Sup.)	Murelaga et al. (2007)																																				
Covalejos (C)	Sesé (2005)	32,8	x																																		
Cueva Millán	Álvarez et al. (1992)	35,5							x																												
El Castillo	Sesé et al. (2017)	40-45																																			x
Cova de l'Arbreda (I)	López-García & Cuenca-Bescós (2010)	40							x	x												x														x	
Cova dels Xaragalls (C3-C8)	López-García et al. (2012a)	45,1-48,2			x								x									x			x											x	

Yacimiento	Cita	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Rhinolophus ferreumequinum</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Plecotus</i> sp.	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>Hypsugo</i> vel <i>Pipistrellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>				
Gabasa	Blasco-Sáncho (1995)	46,5	x	x		x		x																														
Abric Romaní (E-O)	Burjachs et al. (2012)	44-58						x																		x			x									
Cueva Amutxate	Sesé (2014)	45-80																																				
AGP-7 Aguilón	Galán et al. (2016b)	46-50	x			x		x		x				x	x								x															
Cova del Gegant (II-IV)	López-García et al. (2014b)	49,3-60	x			x				x		cf.																										
Olopte B	López-García (2008)	MIS 3	x					x	x					x										x														
Cova del Muscle	López-García (2008)	MIS 4	x																																			
Cueva de la Buena Pinta (U2)	Baquedano & Laplana (2006)	63,4	x	x		x		x																x														
Cova del Rinoceront (I)	Daura et al. (2015)	74-147				x																																
PRERESA	Sesé et al. (2011)	~80	x																																			
Cueva de Camino 5	Arsuaga et al. (2012)	MIS 5	x			x				x		x												x														
Valdavara 3	Vaquero et al. (2018)	103-113	x																																			
macizo del Garraf	Villalta & Crusafont (1950)																																					
El Reguerillo	Sevilla (1988)		x	x		x		x		x	x																											
Ventalperra (nivel Musteriense)	Murelaga et al. (2007)											cf.																										
Los Casares	Mingo-Álvarez et al. (2014)					x				x																												
Villacastín	Arribas (1994)	74-147								x																												

Tabla 3. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Superior de la mitad norte de la península ibérica.

Table 3. Fossil bats presence in the Late Pleistocene record of the northern Iberian Peninsula.

Yacimiento	Referencia	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Rhinolophus ferreumequinum</i>	<i>Rhinolophus euryale</i>	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Rhinolophus</i> sp.	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>Myotis myotis/blythii</i>	<i>Myotis bechsteini</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Myotis emarginatus</i>	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis</i> sp.	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Eptesicus</i> sp.	<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	<i>Plecotus</i> sp.	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	<i>Nyctalus noctula</i>	<i>Nyctalus leisleri</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus</i> sp.	<i>Hypsugo</i> vel <i>Pipistrellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Miniopterus</i> sp.	<i>Tadarida teniotis</i>					
El Mirador (MIR4-MIR49)	Bañuls-Cardona (2017)	3,0-7,0	x	x					x	x										x																			
Cova Colomera (EE1)	Oms et al. (2009)	3,6	x	x						x																													
Cueva de El Mirón (2-10)	Cuenca-Bescós et al. (2009)	3,7-9,5																x																					
Valdavara-1 (UU)	López-García et al. (2011a)	4,4					x						x																										
Cueva de Marizulo	Altuna (1972)	5,3	x																																				
Cueva de la Buena Pinta (U1)	Baquedano & Laplana (2006)	5,6-5,7					x																																
Can Sadurní	Millán & Blanch (1989)	5,8																							x				x									x	
Cueva B-8	Capítulo 8	7,8												x			x								x														
Cueva B-9 o Brecha del Rincón	Capítulo 8									x	x															x													
Cueva D-2	Capítulo 8																																						
Urtiagako Leizea (B-C)	Altuna (1972)	~8,7	x	x					x																														
Cova de la Guineu	Galobart et al. (1991)	9,8							x																														
Cueva de la Ventana	Sánchez-Marco et al. (2005)						x																																
Ekain (V-II)	Zabala (1984)								x																														

Tabla 4. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Holoceno de la mitad norte de la península ibérica.

Table 4. Fossil bats presence in the Holocene record of the northern Iberian Peninsula.

2. El registro fósil de especies crípticas. El caso de los murciélagos ratoneros del complejo *Myotis myotis/blythii* en el Pleistoceno peninsular

Los murciélagos ratoneros de talla grande forman un complejo de especies que se extiende a lo largo del Paleártico occidental y para el cual la taxonomía no está satisfactoriamente resuelta (ver Arlettaz et al. 1997; Benda & Horáček 1995a, 1995b; Bogan et al. 1978; Castella et al. 2000; Felten et al. 1977; Gulia 1913; Lanza 1959; Strelkov 1972; entre otros). En la península ibérica se reconocen actualmente dos especies: el murciélago ratonero grande *Myotis myotis* Borkhausen, 1797 y el murciélago ratonero mediano *Myotis blythii* Tomes, 1857 (Palomo et al. 2007; <http://secemu.org>). El análisis biométrico realizado en Galán et al. (2018b) del cráneo y los molares de una muestra de poblaciones ibéricas actuales corrobora que existen dos grupos con diferencias biométricas estadísticamente significativas correspondientes a las dos especies *M. myotis* y *M. blythii*. El modelo de especiación alopátrida que se ha propuesto para estas dos especies consiste en un proceso de aislamiento de ambos grupos en refugios glaciares dispersos en Europa Occidental y Asia, donde se habrían originado las poblaciones actuales de *M. myotis* y *M. blythii* respectivamente (Furman et al. 2014). Los estudios moleculares datan la ramificación entre los dos taxones en 560 ka BP, Pleistoceno medio (Bogdanowicz et al. 2009). Diversos autores consideran que la península ibérica fue el punto de partida para la expansión de *M. myotis* hacia Europa Central y los Balcanes, que estuvo ligada a la expansión de hábitats boscosos durante los períodos interglaciares de la transición Pleistoceno-Holoceno (Ruedi & Castella 2003; Furman et al. 2014). Por otro lado, el momento de entrada de *M. blythii* en Iberia después de su expansión hacia el oeste desde Asia no está establecido con seguridad: si bien la mayoría de los autores coinciden en que tuvo lugar con posterioridad a la salida de *M. myotis*, en el Holoceno medio (Benda & Horáček 1995a; Sevilla 1989; Topál & Ruedi 2001), existen citas de la especie *M. blythii* en yacimientos ibéricos cronológicamente anteriores (Pleistoceno Inferior: Almenara-Casablanca 3, Agustí et al. 2011; Pleistoceno Superior: Cova Negra, Guillem 2009; Zafarraya, Barroso et al. 2003, Barroso & Desclaux 2006; Cova Colomera CE15, López-García & Cuenca-Bescós 2010; Tabla 5). Por este motivo, el estudio de las poblaciones ibéricas, y en particular del registro fósil ibérico de este complejo, revierte un gran interés en relación con su historia evolutiva. La escasez previa de datos biométricos craneales y dentales basados en poblaciones ibéricas (las cuales difieren ligeramente en talla de los de poblaciones procedentes de otras zonas de Europa y de Asia, Benda & Horáček 1995b; Arlettaz et al. 1997) así como de otro tipo de herramientas para la comparación y la diagnosis de restos craneales fragmentarios han hecho que gran parte del registro ibérico cuaternario de este complejo permanezca con asignación abierta *Myotis myotis/blythii* (Tabla 5; Galán et al. 2018b). Las herramientas aportadas en Galán et al. (2018b) han permitido la identificación de material fósil fragmentario procedente de los yacimientos ibéricos cuaternarios de la Sima del Elefante (Pleistoceno Inferior, Capítulo 3), la Gran Dolina (Pleistoceno Inferior y Medio, Capítulo 4), la Sima de los Huesos (Pleistoceno Medio, Capítulo 5), Trinchera-Galería (Pleistoceno Medio, Capítulo 5), la cueva AGP-7 de Aguilón (Pleistoceno Superior, Capítulo 6) y la cueva B-9 o Brecha del Rincón (Holoceno, Capítulo 8). Los resultados obtenidos indican la presencia continuada y exclusiva de la especie *M. myotis* a lo largo del registro del Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca (Capítulo 3, 4, 5) con excepción de la unidad LU-11 de la Sima de los Huesos,

donde restos de las dos especies, *M. myotis* y *M. blythii*, han sido identificados (Capítulo 5). En el yacimiento AGP-7 de cronología MIS 3 se ha identificado únicamente *M. myotis* (Capítulo 6), mientras que el relleno holoceno de la cueva B-9 muestra la presencia de *M. blythii* (Capítulo 8). Así pues, los resultados obtenidos en la Sima de los Huesos situarían la presencia de la especie *M. blythii* en depósitos datados como Pleistoceno Medio (Capítulo 5), en contraposición con la idea de una entrada tardía de esta especie en la península (Benda & Horáček 1995a; Topál & Ruedi 2001; entre otros). Existe una cierta controversia referida a la cronología de la unidad LU-11 (ver discusión en Capítulo 5) puesto que las primeras dataciones empleando ^{14}C situaban el depósito de este nivel a finales del Pleistoceno Superior (Bischoff et al. 1997) mientras que trabajos más recientes sitúan la edad de este nivel en el Pleistoceno Medio (Arnold et al. 2014). En todo caso, se trataría de un registro anterior al Holoceno. Aunque poco numerosas, las citas de la especie *M. blythii* en yacimientos Pleistocenos de la península ibérica (Agustí et al. 2011; Barroso et al. 2003; Barroso & Desclaux 2006; Guillem 2009; López-García & Cuenca-Bescós 2010) estarían en consonancia con los resultados obtenidos en la Sima de los Huesos (Capítulo 5). Considerando el conjunto de datos procedentes del registro fósil en la península ibérica y los datos de distanciamiento genético entre las especies *M. myotis* y *M. blythii*, es posible que la historia evolutiva y de distribución paleogeográfica de este complejo de especies presente una mayor complejidad que el escenario propuesto previamente (Benda & Horáček 1995a; Furman et al. 2014, Sevilla 1989; Topál & Ruedi 2001; entre otros), comprendiendo diversos episodios de desaparición y aparición de las poblaciones de *Myotis blythii* en la península ibérica a lo largo del Pleistoceno. Por el momento, y a la vista de los problemas derivados de las diferentes metodologías de datación absoluta, así como de la problemática inherente a la diagnosis de ambas especies en el registro fósil, no se puede rechazar ninguna de las dos hipótesis. La realización de estudios futuros más extensos y la revisión del material con asignación abierta y/o dudosa procedente de distintos yacimientos del Pleistoceno ibérico arrojarán luz sobre esta cuestión.

Yacimiento	Referencia	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>M. myotis/blythii</i>
El Mirador (MIR4-MIR49)	Bañuls-Cardona (2017)	3,0-7,0			x
Cova Colomera (EE1)	Oms et al. (2009)	3,6			x
Les Cendres (III-II)	Guillem (1999)	4,7			x
Les Cendres (III-II)	Guillem (1999)	6-7,5			x
La Sarsa	Sevilla (1988)	6,7	x		
Cova Bolomini	Guillem (1999)				x
Cueva B-9 (Brecha del Rincón)	Capítulo 8			x	
Urtiagako Leizea (B-C)	Altuna (1972)	~8,7	x		
Cova de la Guineu	Galobart et al. (1991)	9,8	x		
Ekain (V-II)	Zabala (1984)		x		
Laminak II (I-III)	Pemán (1994)	10,3-11,7	cf.		
Gorham's Cave (III)	López-García et al. (2011c)	10,8-18,4	x		
Estebanvela	Sesé (2006)	11,0-15,0	x		
Cueva de Erralla	Pemán (1985)	12,3-16,5	x		
El Mirador (MIR51)	Bañuls-Cardona (2017)	14			x
El Portalón (P1-P16)	López-García et al. (2010b)	16,9-30,3	x	x	
Cova de l'Arbreda (A-F)	Alcalde & Galobart (2002)	17-20	x		
Maltravieso-Chimeneas	Bañuls-Cardona et al. (2012)	18,7-19,7			x
Aitzbitarte IV	Altuna (1972)	19,5	x		
Las Caldas	Laplana et al. (2006)	19,5	x		
Cova de l'Arbreda (G-H)	Alcalde & Galobart (2002)	22-28	x		
Gorham's Cave (IV)	López-García et al. (2011c)	23,2-32,5	x		
Zafarraya	Barroso et al. (2003); Barroso & Desclaux (2006)	27-33	cf.	x	
Cova Colomera (CE15)	López-García & Cuenca-Bescós (2010)	30		x	
Cova de Teixonerres (II-III)	López-García et al. (2012; 2014b)	30-90	x		
Labeko Koba	Pemán (2000)	30,6-34,2	cf.		
Galls Carboners	López-García et al. (2014a)	31,2-31,4			x
Lezetxiki	Altuna (1972)		x		
Cueva Millán	Álvarez et al. (1992)	35,5	x		
Cova de l'Arbreda (I)	López-García & Cuenca-Bescós (2010)	40	x	x	
La Carihuela	Sevilla (1988)	45,2	x		x
Gabasa	Blasco-Sáncho (1995)	46,5	x		
AGP-7 Aguilón	Galán et al. (2016b)	46-50	x		
Cova del Gegant (II-IV)	López-García et al. (2014b)	49,3-60			x
Olopte B	López-García (2008)		x		
Cueva de la Buena Pinta (U2)	Baquedano & Laplana (2006)	63,4	x		
Cueva de Camino 5	Arsuaga et al. (2012)	98,8			x
El Reguerillo	Sevilla (1988)		x		x
Cuevadel Agua	Sevilla (1988)				x
Los Casares	Mingo-Álvarez et al. (2014)		x		
Villacastín	Arribas (1994)	74-147	x		
Cova Negra	Guillem (200)	96-107	x	x	
El Congosto	Alberdi et al. (1977)		x		
Mollet I (layer 5)	López-García et al. (2014c); Maroto et al. (2012)	215			x
Elefante (TE18-19)	López-García et al. (2011b)	250-300			x
Galería-Zarpazos (TGII-III)	Capítulo 5; Galindo-Pellicena et al. (2011)	250-500	x		
Gran Dolina (TD8-10)	Capítulo 4	337-610	x		
Prádena	Sevilla (1988)				x
Guardo	Sevilla (1988)				x
La Salema	Sevilla (1988)				x
Las Yedras	Sevilla (1988)				x

Yacimiento	Referencia	Edad (Ka BP /MIS)	<i>Myotis myotis</i>	<i>Myotis blythii</i>	<i>M. myotis/blythii</i>
El Higuero	Sevilla (1988)				x
Las Grajas	Sevilla (1988)		x		x
Sima de los Huesos (LU6 y 11)	Capítulo 5	417-430	x	x	
Pontón de la Oliva	Sesé & Ruiz-Bustos (1992)		cf.		
Gran Dolina (TD3-6)	Capítulo 4	830-1070	x		
Cueva Victoria	Sevilla et al. (2012)		x		
Elefante (TE14-7)	Galán et al. (2016a)	~1200	x		
Quibas	Sevilla et al. (2014)	1300	x		
Almenara-Casablanca 1	Aguistí et al. (2011)		x		
Almenara-Casablanca 3	Aguistí et al. (2011)				x

Tabla 5. Presencia del complejo de especies *Myotis myotis/Myotis blythii* en el registro del Cuaternario de la península ibérica.

Table 5. Presence of the species complex *Myotis myotis/Myotis blythii* in the Quaternary record of the Iberian Peninsula.

3. El valor de las asociaciones de las especies del orden Chiroptera como indicador paleoclimático y paleoambiental

3.1. Consideraciones críticas y problemática del origen de la acumulación

Diversos estudios muestran que el orden Chiroptera, como la gran mayoría de especies de animales y plantas, es un grupo de mamíferos cuya diversidad y riqueza de especies a gran escala está fuertemente influida por el gradiente latitudinal junto con el área (McCoy & Connor 1980 en Norteamérica; Horáček et al. 2000 en el Paleártico; Ulrich et al. 2007 en Europa; entre otros). A su vez, la latitud sería una variable sustitutiva correlacionada con otras, principalmente climáticas, como la temperatura, la productividad, la precipitación, la duración del día o la duración de las estaciones (Hawkins & Diniz-Filho 2004; Patten, 2004; Ulrich et al. 2007). Sin embargo, el empleo de este orden de mamíferos en algunas metodologías de modelización bioclimática ha arrojado resultados poco alentadores, con bajo poder discriminante (por ejemplo, en Hernández-Fernández 2000). Algunos autores apuntan que, a diferencia de otros grupos de mamíferos con gran aplicación en modelos climáticos predictivos como roedores o insectívoros (Currie 1991; Hernández-Fernández 2000), las especies de quirópteros son generalmente euritópicas (Fleming 1973; Hernández-Fernández 2000; Willig & Selcer 1989) y el patrón de zonificación que presentan no consiste en faunas concurrentes con los distintos tipos de vegetación ligadas a los distintos climas, sino en un mismo tipo de fauna mantenida a través de las distintas zonas climáticas, pero empobrecida y atenuada en aquellas regiones climáticamente menos favorables (ejemplo en Patterson et al. 1996, 1998).

Por otro lado, muchos de los métodos de aproximación paleoclimática y paleoambiental con pequeños vertebrados se basan en la premisa de que la proporción de individuos entre las distintas especies presentes en tafocenosis es extrapolable a la proporción de individuos entre las distintas especies que habitaban el entorno en ese momento (Andrews

2006; Cuenca-Bescós et al. 2005, 2009; Evans et al. 1981; López-García et al. 2011a). En el caso de las acumulaciones de pequeños mamíferos fósiles, su utilidad en reconstrucción paleoclimática y paleoambiental sería óptima si el agente acumulador fuera un depredador oportunista, ya que la proporción de individuos depredados sería teóricamente un reflejo de la proporción de estos individuos en la paleocomunidad (Andrews 2006; Evans et al. 1981). El orden Chiroptera presenta un problema adicional aquí, y es que con frecuencia (especialmente en yacimientos en cuevas) el origen de la acumulación de los especímenes es diferente e independiente del de otros pequeños mamíferos (Galán et al. 2016a, 2018a; Kowalski 1995; López-García et al. 2011d; Sevilla 1988; Capítulo 4, 5; entre otros). Sus hábitos voladores y nocturnos hacen que, en general, tengan pocos depredadores, por lo que su presencia en acumulaciones con este tipo de productor es poco habitual (Dietz et al. 2009; García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009). Sin embargo, muchas de las especies de murciélago más frecuentes en Europa poseen un comportamiento gregario y social, y en momentos concretos de su ciclo vital (periodos de cría e hibernación) pueden llegar a agruparse un gran número de individuos (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). La reutilización a largo plazo de un mismo refugio varía entre las especies de quirópteros en función del tipo de refugio empleado (y su perdurabilidad en el tiempo) y de la disponibilidad de refugios en esa área, donde aparentemente las especies que ocupan cavidades kársticas muestran un mayor grado de fidelidad (Lewis 1995). Así, un tipo de acumulación relativamente frecuente es por muerte no-violenta de los integrantes de una colonia de quirópteros a lo largo del tiempo en una cavidad kárstica, donde los individuos más vulnerables aparecerán representados con mayor frecuencia (i.e. los individuos infantiles en las colonias de cría, o los individuos subadultos y adultos mayores en las colonias de hibernación, Sevilla 1988). Por todo ello, en este tipo de acumulaciones es previsible que la proporción entre las distintas especies refleje diferencias de organización social y de preferencia por según qué tipo de refugio, más que parámetros paleoclimáticos o paleoambientales del área de estudio.

3.2. Metodología habitual en aproximación paleoclimática y paleoambiental con asociaciones fósiles de pequeños mamíferos y su aplicación al orden Chiroptera

La metodología empleada para la aproximación paleoclimática y paleoambiental basada en asociaciones fósiles de pequeños mamíferos es relativamente variada. Algunos ejemplos de diferentes métodos son: Rango Ecogeográfico Mutuo (Mutual Ecogeographic Range, MER, Blain 2005; Blain et al. 2010, 2016), Análisis Bioclimático basado en el Índice de Restricción Climática (Climatic Restriction Index, CRI, Hernández-Fernández 2000), Asociaciones Corológicas (Real et al. 2003; Sans-Fuentes & Ventura 2000), Agrupación de taxones según su hábitat preferente (Cuenca-Bescós et al. 2005, 2009) y Ponderación de hábitats (Habitat Weighting, HW, Andrews, 2006; Evans et al. 1981); todos ellos han sido aplicados en alguna ocasión a las asociaciones de pequeños mamíferos no quirópteros de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca por diversos autores (Bañuls & López-García 2016; Cuenca-Bescós et al. 2005; López-García et al. 2011b; Rodríguez et al. 2011; entre otros). Sin embargo, la mayoría de los métodos de mencionados son problemáticos en su aplicación al orden Chiroptera.

En el caso de los métodos de aproximación paleoclimática (Tabla 6), el orden Chiroptera tiene escaso poder discriminante en el Análisis Bioclimático basado en Índice de

Restricción Climática (Hernández-Fernández 2000), por lo que el empleo de esta metodología es poco aconsejable. Los trabajos de Sans-Fuentes & Ventura (2000) y Real et al. (2003) no incluyen a los quirópteros en las asociaciones corológicas definidas, por lo que se carece de datos para la aplicación de este método. Por último, el uso del MER de la asociación de murciélagos fósiles para inferir las condiciones climáticas del pasado es problemático en la península ibérica debido a que los estudios de la distribución actual de las especies de quirópteros son todavía escasos en comparación con el de otros grupos, y presentan un importante sesgo de cantidad de datos recogidos entre las diferentes regiones de nuestro país (ver mapas de distribución en Palomo et al. 2007). En los Capítulos 4 y 5 de esta tesis se han analizado una serie de marcadores de paleodiversidad sobre el registro de quirópteros en la secuencia de la Gran Dolina y en los yacimientos de la Sima de los Huesos y Trinchera-Galería, basados en los empleados por Medellín et al. (2008) en el estudio de poblaciones actuales y adaptados a su uso sobre asociaciones fósiles (ver descripción en Capítulo 4, apartado 2. Material y métodos).

Metodología	Autor	Uso en asociaciones fósiles de quirópteros	
Rango Ecogeográfico Mutuo (Mutual Ecogeographic Range, MER)	Blain 2005; Blain et al. 2010, 2016	No recomendado	En España, pocos datos actuales en comparación con otros pequeños mamíferos, sesgo según comunidades autónomas
Análisis Bioclimático basado en el Índice de Restricción Climática (Climatic Restriction Index, CRI)	Hernández-Fernández 2000	No recomendado	Resultados no significativos
Asociaciones Corológicas (Chorotypes)	Sans-Fuentes & Ventura 2000; Real et al. 2003	No hay datos	
Agrupación de taxones por tipo de hábitat (Small mammal habitat assemblages)	van der Meulen & Daams 1992; Cuenca-Bescós et al. 2005, 2009	Óptimo si acumulación por depredadores oportunistas	En acumulaciones por muerte natural puede ser de interés para comparar variaciones a lo largo de una secuencia
Ponderación de hábitats (Habitat Weighting, HW)	Andrews 2006; Evans et al. 1981	Óptimo si acumulación por depredadores oportunistas	En acumulaciones por muerte natural puede ser de interés para comparar variaciones a lo largo de una secuencia

Tabla 6. Síntesis de los principales métodos de aproximación paleoclimática y paleoambiental empleados en asociaciones fósiles de pequeños vertebrados, y adecuación de su uso a las asociaciones fósiles de quirópteros.

Table 6. Synthesis of the main methods of paleoclimatic and paleoenvironmental approach used in fossil associations of small vertebrates, and suitability of their use on bats fossil associations.

Además, se ha incluido un marcador paleoclimático basado en la presencia de especies termófilas (consideradas como tales en Dietz et al. 2009 y Palomo et al. 2007; y

correspondientes con especies del grupo Mediterráneo estricto definido en Horáček et al. 2000). Los resultados obtenidos son relativamente coherentes con los datos paleoclimáticos basados en el empleo de otros proxies (indicadores palinológicos, herpetofauna y otros mamíferos pequeños, Capítulo 4, 5), donde la mínima diversidad, alta dominancia, y el descenso (o desaparición) de especies accidentales y termófilas en las asociaciones fósiles de murciélagos se correlacionan con momentos climáticos marcadamente áridos y fríos en la secuencia del Pleistoceno Medio de Atapuerca (Capítulo 4, 5).

En el caso de los métodos de aproximación paleoambiental (tanto la Agrupación de taxones según su hábitat preferente como la Ponderación de hábitats; Tabla 6), los problemas de su aplicación al orden Chiroptera vienen dados principalmente por el tipo de acumulación de la asociación fósil, que en este grupo rara vez se produce por depredación (Dietz et al. 2009; García et al. 2005; Kowalski 1995; Rosina & Shokhrin 2011; Sommer et al. 2009). En esta tesis, se ha empleado el método de Ponderación de hábitats en el yacimiento de AGP-7, donde el origen de la acumulación es principalmente la acción de depredadores (Galán et al. 2016b). La aproximación obtenida da como resultado un fuerte peso del hábitat boscoso, lo que contrasta con la presencia de otros mamíferos con fuertes preferencias por paisajes abiertos así como con la aproximación ambiental basada en las aves de este yacimiento, que da como resultado un paisaje compuesto por zonas de bosque y zonas abiertas (Núñez-Lahuerta et al. 2016); sin embargo, ante la ausencia de análisis cuantitativos sobre el resto de los vertebrados del yacimiento, se hace difícil la comparación entre las distintas señales (Galán et al. 2016b). También, de forma tentativa, se ha empleado el método de Ponderación de Hábitats en los yacimientos estudiados de la Sierra de Atapuerca (Galán et al. 2016a; Capítulo 4, 5), donde si bien el origen de la acumulación es predominantemente por muerte natural de los individuos de una colonia, se trata de un registro que abarca una larga secuencia temporal, por lo que la comparación entre los resultados de distintos niveles o unidades así como su comparación con las aproximaciones obtenidas mediante otros proxies es de potencial interés. Diferentes trabajos muestran que las cuevas de Atapuerca se encuadran en un paisaje en mosaico con bosques en las riveras de los ríos y bosquetes en los alrededores de las mismas (Blain et al. 2008, 2009, 2010; Cuenca-Bescos et al. 2005, 2011, 2015; López-García et al. 2011b; Rodríguez et al. 2011; entre otros). En general, el análisis sobre los quirópteros obtiene una sobrerrepresentación del hábitat de bosque en comparación con otros pequeños vertebrados (herpetofauna y pequeños mamíferos no quirópteros), aunque similar a la proporcionada por los análisis palinológicos (Capítulo 4). En el caso de Atapuerca, la causa de la fuerte representación del hábitat de bosque es la alta dominancia a lo largo de la mayor parte de la secuencia de la especie euconstante y troglófila *Myotis myotis*, adaptada a la caza en zonas boscosas y hábitats de transición (Dietz et al. 2009; Palomo et al. 2007). Por otro lado, se observan algunas señales de interés: por ejemplo, la aparición de hábitat riverense y/o acuático en la aproximación con quirópteros coincide con el máximo peso de este tipo de hábitat en la aproximación con otros pequeños mamíferos (Capítulo 4). La aplicación del método de la Ponderación de Hábitats en quirópteros revierte cierto interés, considerando siempre la sobrerrepresentación del hábitat de preferencia de la especie dominante en la asociación cuando el origen tafonómico es la muerte dentro de la cueva de los integrantes de una colonia. La aplicación de un factor de corrección sobre el número de individuos registrados para las especies con tendencia a formar grandes colonias en las tafonocenos con este tipo de origen podría ser una manera de corregir los resultados obtenidos mediante la Ponderación de

Hábitats. Futuros estudios en esta dirección serían de gran interés de cara a mejorar la aplicabilidad del orden Chiroptera a los estudios de reconstrucción paleoambiental.

4. Interacción entre el ser humano y los quirópteros en el registro fósil

A veces, las cuevas utilizadas como refugios por los humanos en la prehistoria eran ocupadas simultáneamente por murciélagos. Existen pruebas en el registro paleoarqueológico del Pleistoceno Medio y Superior europeo de cómo el uso humano de una cavidad afectaba a la asociación de quirópteros que habitaban allí, reflejándose por lo general en un descenso en la cantidad de restos de quirópteros registrados, así como en su diversidad (López-García et al. 2011d; Rosina 2006; Salari 2010). Además, en el yacimiento de la Cueva de Denisova (Pleistoceno Medio, Macizo de Altai, Rusia) se han encontrado pruebas de una ocupación estacional alternada entre la población humana durante el verano, y la especie *Myotis blythii* en el invierno (Rosina 2006).

Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca proporcionan una buena oportunidad de estudiar las posibles relaciones entre las paleocomunidades de quirópteros y las de humanos a lo largo del Pleistoceno Inferior y Medio (ver síntesis en Tabla 7). La Sierra de Atapuerca estuvo habitada por homínidos al menos durante dos momentos en el Pleistoceno Inferior (Tabla 7; Bermúdez de Castro et al. 1999; Carbonell et al. 1999a, 1999b, 2008; Ollé et al. 2013; entre otros), correspondientes con el nivel TE9c de la Sima del Elefante (datado en 1,2 Ma, Carbonell et al. 2008) y la unidad TD6 de la Gran Dolina (datada en 0,73-0,85 Ma, Arnold et al. 2015; Berger et al. 2008; Moreno et al. 2015). En el Pleistoceno Medio, la presencia humana en Atapuerca es aparentemente ubicua (Arsuaga et al. 2014; Carbonell et al. 1995, 2001; García-Medrano 2011, 2014, 2015; Márquez et al. 2001; Menéndez 2009; Mosquera 1995, 1998; Ollé et al. 2013; Rosell 2001, 2011; Rodríguez 2004; Terradillos 2010; entre otros), y se ha registrado al menos en la unidad TD10 de la Gran Dolina (techo datado en 0,34 Ma, Berger et al. 2008; Falguères et al. 1999; Moreno et al. 2015), la unidad LU-6 de la Sima de los Huesos (datada en 0,43 Ma, Arnold et al. 2014) y las unidades GII y GIII de Trinchera-Galería (datadas en 0,25-0,50 Ma, Berger et al. 2008; Falguères et al. 2013) (Tabla 7). Todos estos niveles registran presencia de quirópteros fósiles, aunque el tipo de especies representadas, la paleodiversidad y la proporción de grupos de edad representados en la tafocenosis varía entre ellos, así como con respecto a otros niveles sin presencia humana registrada (Galán et al. 2016a; Capítulo 4, 5). La asociación de murciélagos registrada en Atapuerca se basa en la presencia constante y dominante de *Myotis myotis*, habitualmente junto con *Miniopterus schreibersii* y *Rhinolophus mehelyi*, y *Rhinolophus ferrumequinum* en menor medida, así como una serie de especies menos frecuentes (Galán et al. 2016a; Capítulo 4, 5). A grandes rasgos, se observan dos tendencias principales a través del tiempo. En primer lugar, la paleodiversidad aumenta hacia el final del Pleistoceno Inferior, alcanzando su máximo en TD5 y TD6 (Gran Dolina) con 10 taxones registrados (Capítulo 4), donde número de especies termófilas y especies accidentales se incrementan paralelamente. En segundo lugar, la paleodiversidad disminuye a medida que avanza el Pleistoceno Medio: las especies termófilas desaparecen y la dominancia de *M. myotis* alcanza su máximo en la unidad GIII (TG), donde es el único quiróptero registrado (Capítulo 4, 5). Así pues, no hay evidencias en el registro de Atapuerca de que la presencia de homínidos del Pleistoceno Inferior afectase a las comunidades de murciélagos

que cohabitaban en las cavidades de la Sima del Elefante y la Gran Dolina (Galán et al. 2016a; Capítulo 4). Si bien la diversidad de quirópteros es menor en los niveles de TELRU que en las unidades TD3-4 a TD6, los marcadores de paleodiversidad de las comunidades de quirópteros en los momentos de ocupación humana de ambas cuevas en este periodo muestran un aumento de la diversidad junto con una disminución de la dominancia de la especie más abundante, *Myotis myotis* (Galán et al. 2016a; Capítulo 4). Aunque la proporción de edades representadas entre los individuos de esta especie difiere entre los dos yacimientos (en TELRU predominan los individuos subadultos y en las unidades TE3-4 a TD6 los individuos adultos, Galán et al. 2016a; Capítulo 4), esta proporción permanece constante a lo largo de cada secuencia, por lo que no parece haber un cambio en el uso de la cavidad por parte de los quirópteros que pudiera relacionarse con la presencia de homínidos. De hecho, la presencia de *Homo antecessor* en la unidad TD6 de la Gran Dolina coincide con la máxima diversidad de quirópteros registrada en Atapuerca (Capítulo 4). Esto indicaría un tipo de uso de las cavidades por parte de los homínidos del Pleistoceno Inferior poco invasivo, que no afectaría a los quirópteros viviendo allí. Sin embargo, la situación cambia durante el Pleistoceno Medio. Como se ha discutido en el apartado anterior, el descenso de la diversidad registrado desde el inicio del Pleistoceno Medio en Atapuerca puede correlacionarse con factores climáticos expresados por otros indicadores indirectos (e. g. los pequeños vertebrados y los estudios palinológicos; Blain et al. 2008, 2009; Cuenca-Bescós et al. 2005, 2011; Expósito et al. 2015; García-Antón 1989). Sin embargo, el caso particular de *R. mehelyi* y *M. schreibersii* hace pensar que la influencia del factor antrópico en las comunidades de quirópteros debe ser también considerada (Capítulo 4, 5). El registro de las unidades parcialmente sincrónicas LU-6 (Sima de los Huesos) y TD10 (Gran Dolina) difiere notablemente entre sí. *R. mehelyi*, *M. myotis* y *M. schreibersii* aparecen en LU-6 en proporciones similares, siendo la Sima de los Huesos una cavidad en la zona interna del complejo kárstico que nunca fue ocupada por humanos (aunque sí depositaron los cadáveres de sus congéneres en su interior, Arsuaga et al. 2014 entre otros). En TD10, donde las evidencias arqueológicas apuntan a una ocupación humana intensiva (García-Medrano 2011, 2015; Ollé 2013; entre otros), el registro muestra la presencia de *M. myotis* como especie fuertemente dominante, junto con escasos restos asignados a *R. ferrumequinum*, al tiempo que desaparecen dos de las especies más frecuentes en la secuencia de la Gran Dolina, *R. mehelyi* y *M. schreibersii*, que de acuerdo a los datos de composición por grupos de edad presumiblemente venían empleando la cueva como refugio de cría durante el periodo estival (Capítulo 4). Además, se detecta en TD10 por primera vez a lo largo de la secuencia de la Gran Dolina un cambio en el tipo de uso de la cueva por parte de la especie *M. myotis*: de probable ocupación anual a ocupación estacional como refugio de hibernación (Capítulo 4). Por otro lado, la unidad GIII (el registro más reciente de Atapuerca aquí estudiado), asociado en este caso a una ocupación humana esporádica (García-Medrano et al. 2011, 2014, 2015), muestra una diversidad mínima de murciélagos (únicamente *M. myotis* aparece representada) y la composición por grupos de edad indica un uso de la cueva como refugio estival de individuos no reproductores (Capítulo 5). La dinámica de las poblaciones de murciélagos del pasado a través del registro paleontológico puede por tanto correlacionarse con las variaciones climáticas así como con la actividad humana en la prehistoria. En el caso de Atapuerca, el declive de las comunidades de quirópteros hacia los niveles más altos del Pleistoceno Medio probablemente estuvo influenciado por una combinación de ambos factores: el proceso de disminución de la paleodiversidad se observa ya en los niveles previos a

la ocupación humana intensiva, pero es en estos niveles con evidencias de actividad y uso antrópico intenso de las cuevas donde convergen por un lado la menor diversidad, por otro la desaparición de las especies frecuentes *R. mehelyi* y *M. schreibersii*, y por último el cambio en el uso de la cavidad por parte de *M. myotis*.

	Edad (Ka)	<i>R. ferrumequinum</i>	<i>R. mehelyi</i>	<i>R. mehelyi/euryale</i>	<i>M. myotis</i>	<i>My myotis/blythii</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	N sp	spt	ocup <i>M. myotis</i>	ocup humana	ind
TE18-19	250-300	x		x	x	x	x	4	1	?	si	sí, Modo 2
GIII	250-350				x			1	0	todo el año, no reproductores	sí, ocasional	sí, Modo 2
GII	350-500				x	x		2	1	?	sí, ocasional	sí, Modo 2
TD10	>337	x			x			2	0	estacional, hibernación	sí, intensa	sí, Modo 2
LU-11	417		x	x	x	x	x	5	2	colonia de cría	no	no
LU-6	430		x		x		x	3	2	todo el año, no reproductores	no	sí, Modo 2
TD8-9	480-500		x		x			2	1	todo el año	no	no
TD8	~600		x		x		x	5	2	todo el año	no	no
TD6	~850		x		x		x	9	3	todo el año	sí, ocasional	sí, Modo 1
TD5			x		x		x	10	3	todo el año	no	no
TD3-4	~990		x		x		x	7	2	todo el año	no	no
TE7-14	~1200	x	x		x		x	6	2	estacional, colonia de cría	sí, ocasional	sí, Modo 1

Tabla 7. Relación entre diversidad en la asociación de quirópteros y tipo de ocupación humana en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; presencia de las especies de quirópteros más frecuentes en los yacimientos (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus mehelyi/euryale*, *Myotis myotis*, *Myotis myotis/blythii*, *Miniopterus schreibersii*); N sp: número de especies de quirópteros; spt: número de especies de quirópteros termófilas; ocup *M. myotis*: tipo de uso de la cueva de la especie *M. myotis*; ocup. humana: tipo de uso de la cueva por parte de la población humana; ind: industria lítica.

Table 7. Relationship between bat association diversity and type of human occupation at the Sierra de Atapuerca sites; presence of the most frequent bat species at the sites (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus mehelyi/euryale*, *Myotis myotis*, *Myotis myotis/blythii*, *Miniopterus schreibersii*); N sp: number of bat species; spt: number of thermophilic bat species; ocup *M. myotis*: type of cave-use by the *M. myotis* species; ocup. humana: type of cave-use by humans; ind: lithic industry.

10

Conclusiones y perspectivas de futuro

Conclusions and future perspectives

En este capítulo se resumen las principales aportaciones de esta tesis. Se han organizado según cuatro aspectos: el registro cuaternario del Orden Chiroptera en la mitad norte de la península ibérica (considerando vacío de registro y aportaciones de esta tesis); el caso de los murciélagos ratoneros del complejo *Myotis myotis/blythii* en el Cuaternario de la península ibérica; el valor de las asociaciones fósiles de las especies del orden Chiroptera como indicador paleoclimático y paleoambiental; la interacción entre el ser humano y los quirópteros en el registro fósil a partir de los datos obtenidos en esta tesis. Además, se sugieren futuras vías de investigación relacionadas con dichas conclusiones.

The main contributions of this thesis are summarized in this chapter. They have been organized by the following four aspects: the Quaternary record of order Chiroptera in the northern half of the Iberian Peninsula (considering the record gaps and the new contributions of this thesis); the case of the mouse-eared bats complex *Myotis myotis/blythii* in the Iberian Quaternary record; the suitability of the associations of species from order Chiroptera as palaeoclimatic and palaeoenvironmental indicators; the interaction between humans and chiropters in the fossil record (as suggested by the data obtained in this thesis). In addition, future research paths related to these conclusions are suggested.

1. El registro cuaternario del Orden Chiroptera en la mitad norte de la península ibérica. Vacío de registro y aportaciones

1) En esta tesis se ha contribuido al conocimiento del registro fósil del orden Chiroptera mediante la revisión de las asociaciones de quirópteros de cuatro yacimientos bien conocidos (la Unidad Inferior Roja de la Sima del Elefante, la Gran Dolina, la Sima de los Huesos y la unidad GIIIa del yacimiento Trinchera Galería, en la Sierra de Atapuerca), junto con el estudio paleontológico de cinco nuevos yacimientos cuyos quirópteros fósiles se han publicado por primera vez (Aguilón P-7 en el Valle del Ebro, Zaragoza, y Los Batanes, la cueva B-9 o Brecha del Rincón, la cueva B-8 y la cueva D-2 en los Pirineos, Huesca).

2) En el Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Unidad Inferior Roja de la Sima del Elefante y unidades litoestratigráficas TD3 a TD6 de la Gran Dolina) han sido identificados los siguientes taxones: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteini*, *Myotis nattereri*, *Myotis capaccinii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus*, *Barbastella barbastellus*, cf. *Eptesicus* y *Miniopterus schreibersii*.

3) Destaca la primera cita de la especie *B. barbastellus* en España, en el Pleistoceno Inferior (unidad TD3-4 de la Gran Dolina, con una edad mínima de 0,9 Ma para el nivel TD4).

4) En el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca (unidades litoestratigráficas TD8 a TD10 de la Gran Dolina, unidades litoestratigráficas LU-6 y LU-11 de la Sima de los Huesos, y nivel GIIIa de Trinchera Galería) han sido identificados los siguientes taxones: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Rhinolophus euryale*, *Myotis myotis*, *Myotis blythii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus* y *Miniopterus schreibersii*.

5) En el Pleistoceno Superior de Aragón (yacimientos AGP-7 y los Batanes) han sido identificados los siguientes taxones: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus/daubentonii*, *Myotis* sp. *Plecotus auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel *Pipistrellus* gr. *kublüi/nathusii* y *Miniopterus schreibersii*.

6) En el Holoceno de los Pirineos Aragoneses (cuevas B-9, B-8 y D-2) han sido identificados los siguientes taxones: *Myotis blythii*, *Myotis bechsteini*, *Myotis mystacinus* y *Plecotus* sp. La rareza de esta asociación en comparación con otros yacimientos geográficamente cercanos de cronologías similares se debe probablemente a su condición de localidades de alta montaña: los tres yacimientos se sitúan en un rango de altitud entre los 1900 y los 2160 m s. n. m., para el que no existe más registro en la península ibérica.

7) Destaca la primera cita de la especie *M. mystacinus* en el registro fósil de la península ibérica, en las cuevas B-9, B-8 y D-2 (Holoceno).

8) En términos generales se observa que las especies *R. ferrumequinum*, *M. myotis* y *M. schreibersii* (euconstantes en la mayor parte del Paleártico en la actualidad) son con mucho las más frecuentes y aparecen ampliamente distribuidas en los yacimientos de la mitad norte de la península ibérica ya desde el Pleistoceno Inferior, y a lo largo del Pleistoceno Medio y Superior. Se trata de murciélagos troglófilos con tendencia a formar colonias, y a menudo aparecen asociadas en una misma localidad.

9) La especie *R. mehelyi* aparece de forma habitual en cronologías del Pleistoceno Inferior y Medio, con frecuencia asociada a las especies euconstantes *R. ferrumequinum*, *M. myotis* y *M.*

schreibersii. Sin embargo, destaca la relativa escasez de registro de esta especie en el Pleistoceno Superior y Holoceno. En la actualidad presenta una distribución muy fragmentaria en la península ibérica y en general en Europa.

10) Futuros trabajos de prospección y estudio de yacimientos con registro de quirópteros fósiles, especialmente con cronologías del Pleistoceno Inferior y Medio (actualmente los más escasos) serán fundamentales en la elaboración de una hipótesis paleogeográfica precisa para el orden Chiroptera en el Cuaternario de la península ibérica.

2. El caso de los murciélagos ratoneros del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii* en el Cuaternario peninsular

1) El estudio biométrico del cráneo y los molares de una muestra de poblaciones ibéricas actuales de las especies *M. myotis* y *M. blythii* corrobora que constituyen dos grupos con diferencias biométricas estadísticamente significativas que pueden ser detectadas incluso sobre material fragmentario, como los molares aislados.

2) El material perteneciente al complejo *Myotis myotis/Myotis blythii* procedente del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca ha sido asignado a la especie *M. myotis*.

3) La mayor parte del material perteneciente al complejo *M. myotis/M. blythii* procedente del Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca ha sido asignado a la especie *M. myotis*, a excepción del material recuperado en la unidad litoestratigráfica LU-11 de la Sima de los Huesos, donde se han identificado restos pertenecientes tanto a *M. myotis* como a *M. blythii*.

4) El material perteneciente al complejo *M. myotis/M. blythii* recuperado en el Pleistoceno Superior de Aragón ha sido asignado a la especie *M. myotis*.

5) El material perteneciente al complejo *M. myotis/M. blythii* recuperado en el Holoceno de los Pirineos aragoneses ha sido asignado a la especie *M. blythii*.

6) El conjunto de datos procedentes del registro fósil ibérico del complejo *M. myotis/M. blythii* es compatible con diversos episodios de desaparición y aparición de las poblaciones de *M. blythii* en la península ibérica a lo largo del Pleistoceno. La realización de trabajos futuros de revisión del material con asignación abierta y/o dudosa arrojarán luz sobre esta cuestión.

7) El futuro estudio del material fósil de Atapuerca asignado a *M. myotis* en esta tesis (de edad Pleistoceno Inferior y Medio) donde se analice no solo la biometría molar sino también del resto del cráneo, así como su morfología, y la comparación de estos resultados con especímenes de esta especie más recientes y actuales, sería de interés de cara a detectar posibles cambios a lo largo del tiempo en esta especie.

3. El valor de las asociaciones de las especies del orden Chiroptera como indicador paleoclimático y paleoambiental

1) Las distintas metodologías empleadas habitualmente en el análisis de las asociaciones de pequeños vertebrados con fines paleoclimáticos (Rango Ecogeográfico Mutuo “Mutual

Ecogeographic Range MER”, Análisis Bioclimático basado en el Índice de Restricción Climática “Climatic Restriction Index CRI”, Asociaciones Corológicas “Chorotypes”) son de escasa o nula aplicabilidad al estudio de las asociaciones fósiles del orden Chiroptera.

2) En los Capítulos 4 y 5 de esta tesis se han analizado una serie de indicadores paleoclimáticos indirectos sobre las asociaciones fósiles de quirópteros (diversidad y dominancia, presencia de especies accidentales, presencia de especies termófilas) que expresan señales relativamente coherentes a los de otros proxies paleoclimáticos (como los indicadores palinológicos, la herpetofauna y otros mamíferos pequeños).

3) Las distintas metodologías empleadas habitualmente en el análisis de las asociaciones de pequeños vertebrados con fines paleoambientales (Agrupación de taxones por tipo de hábitat, Ponderación de hábitats “Habit Weighting HW”) pueden emplearse sobre las asociaciones de quirópteros fósiles si la acumulación ha sido causada por la acción de depredadores oportunistas.

4) Dichas metodologías (Agrupación de taxones por tipo de hábitat, Ponderación de hábitats “Habit Weighting HW”) pueden también aportar datos de interés cuando se aplican sobre asociaciones de quirópteros fósiles acumuladas mediante muerte natural en el interior de una cavidad, para comparar variaciones a lo largo de una secuencia. En este caso deberá tenerse en cuenta que el hábitat preferido por la especie dominante en la colonia aparecerá siempre sobrerrepresentado.

5) La aplicación de un factor de corrección sobre el número de individuos registrados de especies con tendencia a formar grandes colonias en las tafocenosis originadas por muerte natural de los individuos en el interior de una cueva podría ser una manera de corregir los resultados obtenidos mediante las metodologías de Agrupación de taxones por tipo de hábitat y Ponderación de hábitats. Futuros estudios en esta dirección serían de gran interés de cara a mejorar la aplicabilidad del orden Chiroptera a los estudios de reconstrucción paleoambiental.

4. Interacción entre el ser humano y los quirópteros en el registro fósil

1) En los yacimientos de la Sierra de Atapuerca se registra la presencia simultánea de humanos y quirópteros en dos momentos del Pleistoceno Inferior: la unidad TE9 de la Sima del Elefante y la unidad TD6 de la Gran Dolina. Se trataría en ambos casos de grupos de homínidos con tecnología Modo 1. El registro fósil no indica que la presencia humana afectase a las comunidades de quirópteros que cohabitaban las cavidades.

2) En el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca se registra la presencia simultánea de humanos y quirópteros en varios momentos, de los cuales estudiados en esta tesis: la unidad LU-6 de la Sima de los Huesos, la unidad TD10 de la Gran Dolina y el nivel GIIIa de Trinchera Galería. Se trataría en todos los casos de grupos humanos con tecnología Modo 2. El registro fósil indica que la presencia humana afectó a las comunidades de quirópteros que se refugiaban en las cavidades de la Gran Dolina y de Trinchera Galería (ocupadas por estos grupos humanos), mientras que no hay indicios de que afectasen a las comunidades de quirópteros de la Sima de los Huesos (donde los restos humanos habrían sido arrojados desde el exterior, y no hubo ocupación de la cavidad).

3) De cara a establecer la naturaleza de la interacción entre las poblaciones humanas y de quirópteros en los yacimientos de Atapuerca con mayor precisión, sería deseable realizar trabajos futuros donde se ampliase el número de muestras estudiadas procedentes de los niveles con ocupación humana del Pleistoceno Medio (TD10, GII y GIII) y realizar los análisis sobre la secuencia aumentando la resolución (incluyendo niveles y subniveles).

1. The Quaternary record of order Chiroptera in the northern half of the Iberian Peninsula. Record gaps and contributions

1) This thesis contributes to filling the gap of knowledge of the fossil record of order Chiroptera by the studying of the bat assemblages of four well-known palaeontological sites (the Lower Red Unit of the Sima del Elefante, the Gran Dolina, the Sima de los Huesos and the level GIIIa from Trinchera Galería, in the Sierra de Atapuerca), and the palaeontological study of five new sites from which the bats have been published for the first time (Aguilón P-7 in the Ebro Valley, Zaragoza, and Los Batanes, cave B-9 or Brecha del Rincón, cave B-8 and cave D-2 in the Pyrenees, Huesca).

2) The following taxa have been identified at the Early Pleistocene record from the Sierra de Atapuerca (the Lower Red Unit of the Sima del Elefante, lithostratigraphic units TD3 to TD6 of the Gran Dolina): *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis nattereri*, *Myotis capaccinii*, *Myotis* sp., *Plecotus austriacus*, *Barbastella barbastellus*, cf. *Eptesicus* y *Miniopterus schreibersii*.

3) The first fossil citation of *B. barbastellus* in Spain is especially remarkable (Early Pleistocene, unit TD3-4 of the Gran Dolina, minimum age dated as 0,9 Ma for unit TD4).

4) The following taxa have been identified at the Middle Pleistocene record from the Sierra de Atapuerca (lithostratigraphic units TD8 to TD10 of the Gran Dolina, lithostratigraphic units LU-6 and LU-11 of the Sima de los Huesos, and level GIIIa of Trinchera Galería): *R. ferrumequinum*, *R. mehelyi*, *Rhinolophus euryale*, *M. myotis*, *Myotis blythii*, *Myotis* sp., *P. austriacus* y *Miniopterus schreibersii*.

5) The following taxa have been identified at the Late Pleistocene record from Aragón (cave AGP-7 and Los Batanes): *R. ferrumequinum*, *R. euryale*, *Rhinolophus hipposideros*, *M. myotis*, *M. bechsteinii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis daubentonii*, *M. emarginatus/daubentonii*, *Myotis* sp. *Plecotus auritus/austriacus*, *Hypsugo savii* vel *Pipistrellus* gr. *kublii/nathusii* and *M. schreibersii*.

6) The following taxa have been identified at the Holocene record from the Aragonese Pyrenees (caves B-9, B-8 and D-2): *Myotis blythii*, *Myotis bechsteinii*, *Myotis mystacinus* y *Plecotus* sp. The rarity of this association when compared to other geographically and chronologically close sites is probably due to the high-mountain location of these sites: the three of them are located between the 1900 and 2160 m a.s.l., a range of altitude for which there are no other Quaternary record of bats in the Iberian Peninsula.

7) The first fossil citation of *M. mystacinus* in the Iberian Peninsula is especially remarkable (Holocene, caves B-9, B-8 and D-2, Aragonese Pyrenees).

8) In general terms, it is observed that the species *R. ferrumequinum*, *M. myotis* and *M. schreibersii* (the three of them euconstant species in the Palearctic region nowadays) are the most frequent and widely distributed among the Iberian sites by far. This situation is observed since the

Early Pleistocene and throughout the Middle and Late Pleistocene. They are colonial, cave-dwelling bats, and they usually appear together in a site.

9) The species *R. mehelyi* appears frequently in the Early and Middle Pleistocene Iberian sites, most commonly associated to the euconstant species *R. ferrumequinum*, *M. myotis* and *M. schreibersii*. However, the Late Pleistocene and Holocene record of this species is relatively scarce. It shows a very fragmentary distribution through the Iberian Peninsula and Europe nowadays.

10) Future works on prospecting and studying sites with fossil bats, especially in Early and Middle Pleistocene chronologies (where the available data are currently scarcer) will be essential in the elaboration of a precise paleogeographic hypothesis for the order Chiroptera in the Quaternary of the Iberian Peninsula.

2. The case of the mouse-eared bats complex *Myotis myotis*/*Myotis blythii* in the Quaternary Iberian record

1) The biometric study of the skull and molars of a sample of current Iberian populations of the species *M. myotis* and *M. blythii* corroborates that they constitute two groups with statistically significant biometric differences that can be detected even on fragmentary material, such as isolated molars.

2) The fossil remains belonging to the *M. myotis*/*M. blythii* complex from the Lower Pleistocene of the Sierra de Atapuerca has been assigned to the species *M. myotis*.

3) Most of the fossil remains belonging to the *M. myotis*/*M. blythii* complex from the Middle Pleistocene of the Sierra de Atapuerca has been assigned to the species *M. myotis*, except for the material recovered in the lithostratigraphic unit LU-11 of Sima de los Huesos, where remains belonging to both *M. myotis* and *M. blythii* have been identified.

4) The fossil remains belonging to the *M. myotis*/*M. blythii* complex recovered in the Upper Pleistocene of Aragon has been assigned to the species *M. myotis*.

5) The fossil remains belonging to the *M. myotis*/*M. blythii* complex recovered in the Holocene of the Aragonese Pyrenees has been assigned to the species *M. blythii*.

6) The set of data from the Iberian fossil record is compatible with various episodes of disappearance and appearance of *M. blythii* populations the Iberian Peninsula throughout the Pleistocene. Future, more extensive studies as well as the revision of the fossil material with open and/or doubtful assignment will shed light on this question.

7) Future studies of the Atapuerca fossil material assigned to *M. myotis* in this thesis (Early and Middle Pleistocene in age) analysing not only the molar biometry but also the biometry of the rest of the skull as well as its morphology, and comparing the results with those on more

recent and extant specimens of this species, would be of interest in order to detect possible variations in this species through time.

3. The suitability of the associations of species from order Chiroptera as palaeoclimatic and palaeoenvironmental indicators

1) The different methodologies commonly used in the analysis of associations of small vertebrates with paleoclimatic purposes (Mutual Ecogeographic Range, MER; Bioclimatic Analysis based on the Climate Restriction Index, CRI; Chorotypes) are of little or no applicability to the study of fossil associations of the order Chiroptera.

2) A series of indirect palaeoclimatic indicators (diversity and dominance, presence of rare species, presence of thermophilic species) are analysed on the bat fossil associations at Chapters 4 and 5 of this thesis. They are found to express signals coherently with those of others palaeoclimatic proxies (such as palynological indicators, herpetofauna and other small mammals).

3) The different methodologies commonly used in the analysis of small vertebrates associations with palaeoenvironmental purposes (small mammals habitat assemblages; habitat weighting, HW) can be used on bat fossil associations if the accumulation has been caused by the action of opportunistic predators.

4) These methodologies (small mammals habitat assemblages; habitat weighting, HW) can also provide interesting data when applied to fossil bats associations accumulated by natural death inside a cavity, allowing to compare variations along a sequence. However, in this case it should be considered that the colony dominant species preferred habitat will always appear overrepresented.

5) When the origin of the bat tafocenosis is the natural death of individuals within a cave, the application of a correction factor on the number of recorded individuals belonging to bat species which tend to form large colonies could be a way to correct the results obtained by applying one of the mentioned paleoenvironmental approach methodologies. Future studies in this direction would be of great interest to improve the applicability of the order Chiroptera to paleoenvironmental reconstruction studies.

4. The interaction between humans and bats in the fossil record

1) The simultaneous presence of humans and bats is recorded in two moments of the Early Pleistocene from the Sierra de Atapuerca sites: the level TE9 of the Sima del Elefante and the unit TD6 of the Gran Dolina. In both cases, the hominins groups were associated with Mode 1 technology. The fossil record does not indicate that the human presence affected the bat communities inhabiting the caves synchronously.

2) The simultaneous presence of humans and bats is recorded at several moments of the Middle Pleistocene of the Sierra de Atapuerca sites, the ones studied in this thesis are: the unit LU-6 of the Sima de los Huesos, the unit TD10 of the Gran Dolina and the level GIIIa of Trinchera Gallery. In all cases the hominins groups were associated with Mode 2 technology. The fossil record indicates that the human presence affected the bat communities that took refuge in the cavities of the Gran Dolina and Trinchera Gallery (occupied by these human groups), while there are no clues of that they affected the communities of the Sima de los Huesos (where human bodies would have been thrown in from the outside, but where there was no occupation of the cavity).

3) In order to establish the nature of the interaction between human and bat populations in the Atapuerca sites in a more precise way, a future work of interest would involve an increased number of studied samples coming from the Middle Pleistocene levels with human occupation (TD10, GII and GIII), and the sequence would need to be analysed with higher resolution (including levels and sub-levels).

Bibliografía

A

- Adams, R. A. (2008). Morphogenesis in bat wings: linking development, evolution and ecology. *Cells, Tissues, Organs*, 187(1), 13-23.
- Adrover, R. (1968). Los primeros micromamíferos de la cuenca valenciana en Buñol (nota preliminar). *Acta Geológica Hispánica*, 3(3), 78-80.
- Adrover, R. (1972). Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (Provincia de Teruel, España). *Acta Geológica Hispánica*, 7(6), 176-177.
- AEMET & IM (2011). Iberian climate atlas. Agencia Estatal de Meteorología (España) and Instituto de Meteorología (Portugal), Madrid, Spain. 79 p.
- Afonso, E., Goydadin, A.-C., Giraudoux, P. & Farny, G. (2017). Investigating hybridization between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *M. blythii* from Guano in a natural mixed maternity colony. *PloS One*, 12(2), e0170534.
- Aguilar, J. P., Brandy, L.D. & Thaler, L. (1984). La migration de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le probleme de la migration messinienne. *Paléobiologie continentale*, 14 (2),3-17.
- Agustí, J., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G. & Bailón, S. (2009). Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *Journal of Human Evolution*, 57(6),815–821.
- Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfá, R., Blain, H. A., Oms, O. & Sevilla, P. (2011). The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): Chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary international*, 243(1), 183-191.
- Alberdi, M. T., Hoyos, M. & García-Cordón, J C. (1977). Estudio de la fauna y su situación en las cuvas del Congosto y de Las Figuras, Alcorlo (Guadalajara). *Speleon*, 23, 103-119.
- Alcalde G & Galobart, A. (2002). Els petits mamífers del plesitocè superior. En: J. Maroto, S. Ramió & A. Galobart. Els vertebrats fòssils del Plà de l'Estany. Banyoles, Quaderns. 23: 141-154.
- Alcalde, J. T., Trujillo, D., Artázcoz, A. & Agirre-Mendi, P. T. (2008). Distribución y estado de conservación de los quirópteros en Aragón. *Graellsia*, 64(1), 3-16.
- Altuna, J. (1972). Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa. *Munibe*, 24, 1-464.
- Altuna, J. & Mariezkurrena, K. (1985). Bases de subsistencia de los pobladores de Erralla: Macromamíferos. *Munibe*, 37(87), 117.
- Alvárez, M. T., Morales, A. & Sesé, C. (1992). Mamíferos del yacimiento del Pleistoceno Superior de Cueva Millán (Burgos, España). *Estudios Geológicos* (48): 193-204.
- Álvarez-Posada, C., Parés, J. M., Cuenca-Bescós, G., Van der Made, J., Rosell, J., de Castro, J. M. B. & Carbonell, E. (2018). A post-Jaramillo age for the artefact-bearing layer TD4 (Gran Dolina, Atapuerca): New paleomagnetic evidence. *Quaternary Geochronology*, 45, 1-8.
- Andrews, P. (1990). Owls, caves and fossils. Predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. Natural History Museum, London. 239 p.

- Andrews, P. (2006). Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 572-589.
- Aranzadi, T. D. & Barandiaran, J. M. (1948). Exploración de la cueva de Urtiaga (Itziar, Guipúzcoa). Con un estudio de los cráneos prehistóricos de Vasconia comparados entre sí. *Eusko-Jakintza II*, 2(5), 285-330.
- Arlettaz, R. (1995). Ecology of the sibling species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. Dissertation, University of Lausanne.
- Arlettaz, R. (1996). Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour*, 51(1), 1-11.
- Arlettaz, R., Ruedi, M., Ibáñez, C., Palmeirim, J. & Hausser, J. (1997). A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. *Journal of Zoology*, 242(1), 45-62.
- Arlettaz, R. (1999). Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 68(3), 460-471.
- Arnold, L. J., Demuro, M., Pares, J. M., Arsuaga, J. L., Aranburu, A., de Castro, J. M. B. & Carbonell, E. (2014). Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Journal of human evolution*, 67, 85-107.
- Arnold, L. J. & Demuro, M. (2015). Insights into TT-OSL signal stability from single-grain analyses of known-age deposits at Atapuerca, Spain. *Quaternary Geochronology*, 30, 472-478.
- Arriba, J. L. & Berganza, E. (1988). El yacimiento de la cueva de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). Estudio de los materiales de superficie. *Kobie. Paleoantropología*, (17), 7-24.
- Arribas, A. (1994). El yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España). *Geología y Paleontología de micromamíferos. Boletín Geológico y Minero*, 105, 146-166.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J. M., Lorenzo, C., García, N., & Ortega, A. I. (1997). Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution*, 33(2-3), 109-127.
- Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D. J., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. & Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: paleoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275, 55-75.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D., Quam, R. M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J. M., Carretero, M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martín-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A. I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344(6190), 1358-1363.

B

- Bachanek, J. & Postawa, T. (2010). Morphological evidence for hybridization in the sister species *Myotis myotis* and *Myotis oxygnathus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Carpathian Basin. *Acta Chiropterologica*, 12(2), 439-448.
- Bafaluy-Zoriguel, J. J. (1997). Informe sobre la importancia del Canal de Aragón y Cataluña para los quirópteros y medidas recomendadas para la conservación de los refugios. ANSAR. Monzón. Informe inédito.
- Bafaluy-Zoriguel, J. J. (1999). Los murciélagos en el área del Bajo Cinca. (Huesca, Zaragoza, Lleida). CINGA, Anuari de l'Institut d'Estudis del Baix Cinca, 3, 83-100.
- Bafaluy-Zoriguel, J. J. (2000). Mortandad de murciélagos por atropello en carreteras del sur de la provincia de Huesca. *Galemys*, 12, 15-23.
- Balcells, E. (1963). Datos españoles de *Plecotus* y *Eptesicus* (Chir. Vespertilionidae). *Miscelanea Zoológica*, 1(5), 147-162.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J. M., Blain, H. A. & Salomó, A. C. (2012). Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: The small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol*, 11(1), 31-40.
- Bañuls-Cardona, S. & López-García, J. M. (2016). Climatic and environmental conditions from the Neolithic to the Bronze Age (7000–3000 BP) in the Iberian Peninsula assessed using small-mammal assemblages. *Comptes Rendus Palevol*, 15(8), 958-967.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J. M., Morales-Hidalgo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Vergès, J. M. (2017). Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 471, 71-81.
- Baquedano, E. & Laplana, C. (2006). The Pinilla del Valle (Lozoya Valley, Madrid) Paleontological sites (Late Pleistocene). En: G. Cuenca-Bescós. Guía de la Excursión Euromam Workshop. Zaragoza, 1-5.
- Barandiarán, J. M., Barandiarán, I., Fernández García de Diego, F., Laburu, A. & Rodríguez de Ondarra, P. (1961). Excavaciones en Aitzbitarte IV. *Munibe*, 8, 183-285.
- Barandiarán, J. M. & Altuna, J. (1977). Excavaciones en Ekain (Memoria de las campanas 1969-1975). *Munibe San Sebastian*, 29(1-2), 3-58.
- Barroso, C. & Desclaux, E. (2006). Les chiroptères (Mammalia, Chiroptera) du pléistocène supérieur de la grotte du Boquete de Zafarraya.
- Barroso, C., Desclaux, E., Bailon, S., El Guennouni, K. & Abbassi, M. (2003). La fauna de pequeños mamíferos de la cueva del Boquete de Zafarraya. *El Pleistoceno Superior de la cueva del Boquete de Zafarraya. Arqueología Monografías*, 15, 223-250.
- Benda, P. (1996). To the suitability of some cranial criteria for the determination of mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*). *Lynx*, 27, 5-12.
- Benda, P. & Horáček, I. (1995a). Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Myotis* 32(33), 45-55.
- Benda, P. & Horáček, I. (1995b). Geographic variation in three species of *Myotis* (Mammalia: Chiroptera) in south of the Western Palearctics. *Acta Soc Zool Bohem* 59(1-2), 17-39.

- Bennàsar, M. L. (2010). Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina. Ph. D. thesis, Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 535 p.
- Benzal, J., de Paz, O., 1990. Clave para la Identificación de los Murciélagos en la Península Ibérica (Mammalia, Chiroptera). *Miscelánea zool.* 13,153–156.
- Berger, G. W., Pérez-González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Ku, T. L. (2008). Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution*, 55(2), 300-311.
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Carbonell, E., Sarmiento, S., Rosas, A., van der Made, J. & Lozano, M. (2004). The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology* 13, 25-41.
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Martín-Francés, L., Lapresa, M., Olejniczak, A. & Carbonell, E. (2011). Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. *Journal of Human Evolution*, 61, 12-25.
- Berna, F., Matthews, A. & Weiner, S. (2004). Solubilities of bone mineral from archaeological sites: the recrystallization window. *Journal of archaeological Science*, 31(7), 867-882.
- Berthier, P., Excoffier, L. & Ruedi, M. (2006). Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 273(1605), 3101-3123.
- Bischoff, J. L., Fitzpatrick, J. A., León, L., Arsuaga, J. L., Falgueres, C., Bahain, J. J. & Bullen, T. (1997). Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Journal of Human Evolution*, 33(2-3), 129-154.
- Blain, H.-A. (2005). Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du pliocène supérieur au pléistocène moyen d'Espagne (Doctoral dissertation, Paris, Muséum national d'histoire naturelle).
- Blain, H.-A., Bailón, S. & Cuenca-Bescós, G. (2008). The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(1-2), 177-192.
- Blain, H.-A., Bailón, S., Cuenca-Bescós, G., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2009). Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56(1), 55-65.
- Blain, H.-A., Bailón, S., Cuenca-Bescós, G., Bennàsar, M., Rofes, J., López-García, J. M., Huguet, R., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2010). Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Science Reviews*, 29(23), 3034-3044.
- Blain, H. A., Cuenca-Bescós, G., Lozano-Fernández, I., López-García, J. M., Ollé, A., Rosell, J., & Rodríguez, J. (2012). Investigating the Mid-Brunhes Event in the Spanish terrestrial sequence. *Geology*, 40(11), 1051-1054.

- Blain, H. A., Santonja, M., Pérez-González, A., Panera, J. & Rubio-Jara, S. (2014). Climate and environments during Marine Isotope Stage 11 in the central Iberian Peninsula: the herpetofaunal assemblage from the Acheulean site of Áridos-1, Madrid. *Quaternary Science Reviews*, 94, 7-21.
- Blain, H. A., Lozano-Fernández, I., Agustí, J., Bailon, S., de Menéndez Granda, L., Patrocinio Espígares Ortiz, M., Ros-Montoya, S., Jiménez Arenas, J. M., Toro-Moyano, I., Martínez-Navarro, B. & Sala, R. (2016). Refining upon the climatic background of the Early Pleistocene hominid settlement in western Europe: Barranco León and Fuente Nueva-3 (Guadix-Baza basin, SE Spain). *Quaternary Science Reviews*, 144, 132-144.
- Blasco-Sancho, M. F. (1995). *Hombres, fieras y presas: estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del paleolítico medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca)*. Ph.D. thesis, Universidad de Zaragoza, Spain
- Bogan, M. A., Setzer, H. W., Findle, J. S. & Wilson, D. E. (1978). Phenetics of *Myotis blythii* in Morocco. En: *Proceedings of the Fourth International Bat Research Conference, Nairobi*. 217-230.
- Bogdanowicz, W., Van Den Bussche, R. A., Gajewska, M., Postawa, T. & Harutyunyan, M. (2009). Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterol* 11(2), 289-305.
- Borda, D., Borda, C. & Tămaş, T. (2004). Bats, climate, and air microorganisms in a Romanian cave. *Mammalia*, 68(4), 337–343.
- Bouchud, J. (1958). La faune de la grotte de Gargas. *Bulletin de la Société méridionale de spéléologie et de préhistoire*, V, 1954-55, p. 383-390 (extrait du *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 1958, 93).
- Bronk Ramsey, C., Higham, T., Leach, P., 2004. Towards High-Precision AMS: Progress and limitations. *Radiocarbon* 46 (1), 17–24.
- Burjachs, F., López-García, J. M., Allué, E., Blain, H-A., Rivals, F., Bennàsar, M. & Expósito, I. (2012). Palaeoecology of Neanderthals during Dansgaard–Oeschger cycles in northeastern Iberia (Abric Romaní): From regional to global scale, *Quaternary International*, 247, 26-37.

C

- Campaña, I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Ortega, A. I., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2015). Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archaeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433, 68-84.
- Canudo, J. I. (2017). The Collection of Type Fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage*, 1-8.
- Carbonell, E., Bermúdez De Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Diez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M. & Rodríguez, X. P. (1995). Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, 269, 826-830.
- Carbonell, E., Esteban, M., Martín, A., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Ollé, A., Sala, R., Vergès, J.M., Bermúdez de Castro, J.M.& Ortega, A.I. (1999a). The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: a history of the archaeological investigations. *Journal of Human Evolution* 37, 313-324.

- Carbonell, E., García-Antón, M.D., Mallol, C., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sahnouni, M., Sala, R. & Vergès, J.M. (1999b). The TD6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4), 653-693.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sahnouni, M., Sala, R. & Vergès, J.M. (2001). Structure morphotechnique de l'industrie lithique du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105(2), 259-280.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Parés, J. M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, E. D., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X. P., Stock, G. M., Vergès, J. M., Allué, E., Burjach, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J. & Arsuaga, J.L. (2008). The first hominin of Europe. *Nature*, 452(7186), 465-469.
- Carrión, J. S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J. A., Fierro, E. & Burjachs, F. (2010). Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 458-475.
- 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)? *Mol Ecol* 9(11), 1761-1772.
- Cel'uch, M. & Kropil, R. (2008). Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoológica*, 57(4), 358-372.
- Chiroptera (1911). *Encyclopædia Britannica*, 6 (11th ed.), 239-247.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. & McCabe, A. M. (2009). The Last Glacial Maximum. *Science*, 325, 710-714.
- Clot, A. (1980). La grotte de la Carrière (Gerde, Hautes-Pyrénées), Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores. *Travaux Labor. Géol. Univ. Toulouse*, (Thèse 3.º cycle), 2, 502 p.
- Clot, A. & Evin, J. (1986). Gisements naturels Pleistocenes et Holocenes des cavites des Pyrenees Occidentales françaises : inventaire et datages 14C. *Munibe*, 38, 185-194.
- Cortés-Gracia, A.L., Casas-Sainz, A.M., 1996. On the transition from detachment folds to fault-propagation folds: example from the Aguilón anticline (Iberian Chain). *Geogaceta* 19, 7-10.
- Crespo, V. D., Sevilla, P., Mansino, S., Montoya, P. & Ruiz-Sánchez, F. J. (2018). Bats from the classical site of Venta del Moro (Late Miocene, Eastern Spain). *Historical Biology*, 30(3), 317-326.
- Cuenca-Bescós, G. & García, N. (2007) Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain), CFS Courier Forschungsinstitut Senckenber, 259, 99-110.
- Cuenca-Bescós, G. & Rofes, J. (2004). Insectivoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). En: *Miscelánea en*

- homenaje a Emiliano Aguirre (Eds. E. Baquedano & S. Rubio Jara). II: Paleontología, Zona Arqueológica 4, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 150-156.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. & Canudo, J. I. (1994). Precisiones sobre la edad de la Sima de los Huesos. (Pleistoceno Medio, Atapuerca, Burgos). Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología, Madrid, 53–56.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. & Laplana, C. (1995). Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran dolina (Pleistoceno inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 10(2), 202-218.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J. I. & Arsuaga, J. L. (1997). Small mammals from Sima de los Huesos. *Journal of Human evolution*, 33(2-3), 175-190.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. & Canudo, J. I. (1999a). Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). En: *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería* (Eds. E. Carbonell, A. Rosas & C. Díez), 189-210.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. & Canudo, J. I. (1999b). Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of human Evolution*, 37(3-4), 353-373.
- Cuenca-Bescós G., Rofes J., López-García J.M., Blain H-A., Rabal-Garcés R., Sauqué V., Arsuaga J.L., Bermúdez de Castro J.M. & Carbonell E. (2013). The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International*, 295, 28-35.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J. & Garcia-Pimienta, J. (2005). Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. *Geological Society Special Publication*, 247, 277-286.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L. G., González-Morales, M. R. & García-Pimienta, J. C. (2009). The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36(4), 947-955.
- Cuenca-Bescós, G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Ramón-del Río, D., Rabal-Garcés, R., Canudo, J.I. (2010a). Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del Sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. In: *XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, pp. 106–108.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J. M., Blain, H.-A., De Marfá, R. J., Galindo-Pellicena, M. A., Bennasar-Serra, M. L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2010b). Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212, 109-119.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L. G., García-Pimienta, J. C., Morales, M. G. & López-García, J. M. (2010c). Late Quaternary small mammal turnover in the Cantabrian Region: The extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, Mammalia). *Quaternary International*, 212(2), 129-136.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Rofes, J., Martínez, I., Arsuaga, J. L., Blain, H.-A., López-García, J. M., Carbonell, E. & Bermúdez de Castro, J. M. (2011). The Early-Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human expansion in Western Europe: a case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 60(4): 481-491.

- Cuenca-Bescós, G., Blain, H. A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J. M., Duval, M., Galán, J. & Núñez-Lahuerta, C. (2015). Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International*, 389, 148-158.
- Cuenca-Bescós, G., Alcaraz-Castaño, M., Alcolea-González, J. & Weniger, G. C. (2016a). Datos preliminares de los micromamíferos del Pleistoceno de la Cueva de los Casares (Guadalajara). XXXII Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología, Molina de Aragón (Guadalajara), 21-24.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H. A., Rofes, J., López-García, J. M., Lozano-Fernández, I., Galán, J., & Núñez-Lahuerta, C. (2016b). Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol*, 15(6), 621-634.
- Cuenca-Bescós, G., Ardévol, J. R., Morcillo-Amo, Á., Galindo-Pellicena, M. Á., Santos, E., & Costa, R. M. (2017). Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International* 433, 263-277.
- Currie, D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist*, 137, 27-49.

D

- Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J. J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J. M., Blain, H.-A., Ortiz, J. E., Torres, T., Albert, R. M., Rodríguez-Cintas, À., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A. R., Asmeron, Y., Polyak, V. J., Garcés, M., Arnold, L. J., Demuro, M., Pike, A. W. G., Euba, I., Rodríguez, R. F., Yagüe, A. S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J. M. & Zilhao, J. (2015). Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 114, 203-227.
- Dempster, A. P., Laird, N. M. & Rubin, D. B. (1977). Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J Roy Stat Soc Ser B (Meth)* 39(1), 1-38.
- Dietz, C., Dietz, I. & Siemers, B. M. (2007). Growth of horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) in temperate continental conditions and the influence of climate. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 72(3), 129-144.
- Dietz, C., von Helversen, O. & Nill, D. (2009). *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : biologie, caractéristiques, protection*. Delachaux et Niestlé, Paris. 400 p.
- Dodelin, B. (2002). Identification des Chiroptères de France à partir des restes osseux. *Fédération française de spéléologie*. 48 p.
- Dorado, M., Valdeolillos, A., Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J. & Bustamante, I. (2002). Climatic changes since the Lateglacial/Holocene transition in La Mancha Plain (South-central Iberian Peninsula, Spain) and their incidence on Las Tablas de Daimiel marshlands. *Quaternary International*, 93, 73-84.
- Dupuis, I. (1986). *Les Chiroptères du Quaternaire en France*. Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I, Paris. 561 p.

Dzeverin, I. I. & Strelkov, P. P. (2008). Taxonomic status of *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) from the Altai. *Zool Zh*, 87, 973-982.

E

Eastham, A. (1998). Magdalenians and Snowy Owls ; bones recovered at the grotte de Bourrouilla (Arancou, Pyrénées Atlantiques)/Les Magdaléniens et la chouette harfang: la Grotte de Bourrouilla, Arancou (Pyrénées Atlantiques). *Paléo*, 10(1), 95-107.

Essenwanger, O. M. (2001). Classification of Climates, World Survey of Climatology 1C, General Climatology. Elsevier, Amsterdam, 102 p.

Evans, E. M. N., Van Couvering, J. A. H. & Andrews, P. (1981). Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, 10, 99-116.

Evin, A., Baylac, M., Ruedi, M., Mucedda, M. & Pons, J. (2008). Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biol J Linn Soc* 95(3), 529-538.

Expósito, I., Burjachs, F. & Allué, E. (2017). Filling in the gaps: The contribution of non-pollen palynomorphs to knowledge about the local environment of the Sierra de Atapuerca caves during the Pleistocene. *Quaternary International*, 433, 224-242.

F

Falguères, C., Bahain, J. J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., Bischoff, J. L. & Dolo, J. M. (1999). Earliest humans in Europe: the age of TD6 gran dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 37(3-4), 343-352.

Falguères, C., Bahain, J. J., Yokoyama, Y., Bischoff, J. L., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. & Dolo, J. M. (2001). Datation par RPE et U-Th des sites pléistocènes d'Atapuerca: Sima de los Huesos, Trinchera Dolina et Trinchera Galería. *Bilan géochronologique. L'anthropologie*, 105(1), 71-81.

Falguères, C., Bahain, J. J., Bischoff, J. L., Pérez-González, A., Ortega, A. I., Ollé, A., Quiles, A., Ghaleb, B., Moreno, D., Dolo, J.-M., Shao, Q., Vallverdú, J., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M. & Arsuaga, J. L. (2013). Combined ESR/U-series chronology of Acheulian hominid-bearing layers at Trinchera Galería site, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 65(2), 168-184.

Felten, H., Helfricht, A. & Storch, G. (1973). Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenbergiana Biologica*, 54(4/6), 291-297.

Felten, H., Spitzenberger, F. & Storch, G. (1977). Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil IIIa. *Senckenberg Biol*, 58, 1-44.

Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J. S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G. & Riquelme, J. A. (2007). The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios*, 40, 75-90.

Fernandez-Jalvo, Y. & Andrews, P. (2016). Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. Springer. 359 p.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sesé, C., Stoetzel, E., Marin-Monfort, D. & Pesquero, D. (2016). Taphonomy for taxonomists: Implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews*, 139, 138-157.

Fischer, J.B., 1829. In: Cotta, S.J.G. (Ed.), *Synopsis Mammalium*. OxfordUniversity, Oxford.

- Fleming, T.H. (1973) Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology*, 54, 555-563.
- Fletcher, W. J., Sánchez-Goñi, M. F., Peyron, O. & Dormoy, I. (2010). Abrupt climate changes of the last deglaciation detected in a Western Mediterranean forest record. *Climate of the Past*, 6, 245-264.
- Foley, N. M., Springer, M. S. & Teeling, E. C. (2016). Mammal madness: is the mammal tree of life not yet resolved?. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biology*, 371(1699), 20150140.
- Fomin, S. V. & Lobachev, V. S. (2000). Specific structural features of the pectoral arch and phylogenetic relations in some mammalian taxa. *Doklady Biological Sciences*, 375(1), 633-635.
- Freeman, P. W. (1981). Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *J Mammal*, 62(1), 164-166.
- Freeman, P. W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evol Ecol Res*, 2(3), 317-335.
- Furman, A., Coraman, E., Celik, Y. E., Postawa, T., Bachanek, J. & Ruedi, M. (2014). Cytonuclear discordance and the species status of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera). *Zool Scr*, 43(6), 549-561.

G

- Galán, J. (2013). Análisis taxonómico del Orden Chiroptera (Mammalia) del Pleistoceno del relleno del complejo kárstico de Aguilón (Tesis de Máster, sin publicar). Universidad de Zaragoza, Zaragoza.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2016a). The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): First results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *Comptes Rendus Palevol*, 15 (6), 647-657.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Sauqué, V. & Núñez-Lahuerta, C. (2016b). Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 15 (5), 501-514.
- Galán, J., Moya-Costa, R., Núñez-Lahuerta, C., López-García, J. M. & Cuenca-Bescós, G. (2016c). Los quirópteros del Pleistoceno Inferior de Gran Dolina (Atapuerca): nuevos datos. *Cuadernos del Museo Geominero*, 20, 341-346.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2018a). Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene. *Quaternary International*, 481, 135-145.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G. & López-García, J. M. (2018b). Cranial Biometrics of the Iberian *Myotis myotis/Myotis blythii* Complex: New Data for Studying the Fossil Record. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12.
- Galindo-Pellicena, M. Á., Cuenca-Bescós, G. & Arsuaga, J. L. (2011). Los micromamíferos (Rodentia, Soricomorpha, Erinaceomorpha, Lagomorpha y Chiroptera) del Pleistoceno Medio de la Covacha de los Zarpazos (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural Sección Geológica*, 105, 87-97.
- Galobart, A., García, L., Güell, A., Millán, M., Ros, M.T. & Serrano, G. (1991). Estudi de la Fauna i la Flora fòssils de la cova de la Guineu i el seu entorn. Barcelona, Inèdit.

- García, A. M., Cervera, F. & Rodríguez, A. (2005). Bat predation by long-eared Owls in Mediterranean and temperate regions of southern Europe. *Journal of Raptor Research*, 34 (4), 445-453.
- García-Antón, M. (1989). Estudio palinológico de los yacimientos mesopleistocenos de Atapuerca (Burgos): reconstrucción paisajística y paleoclimática. Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología.
- García-Medrano, P. (2011). Los Sistemas Técnicos del Pleistoceno Medio en el Oeste de Europa. Cadenas operativas y procesos de configuración en los conjuntos líticos de Galería y Gran Dolina-TD10-1 (Sierra de Atapuerca, Burgos, España) y Boxgrove (Sussex, Inglaterra). Ph.D. thesis, Universidad de Burgos, Burgos, Spain.
- García-Medrano, P., Ollé, A., Mosquera, M., Cáceres, I., Díez, C., & Carbonell, E. (2014). The earliest Acheulean technology at Atapuerca (Burgos, Spain): oldest levels of the Galería site (GII Unit). *Quaternary International*, 353, 170-194.
- García-Medrano, P., Ollé, A., Mosquera, M., Cáceres, I., & Carbonell, E. (2015). The nature of technological changes: The Middle Pleistocene stone tool assemblages from Galería and Gran Dolina-subunit TD10. 1 (Atapuerca, Spain). *Quaternary International*, 368, 92-111.
- García-Medrano, P., Cáceres, I., Ollé, A., & Carbonell, E. (2017). The occupational pattern of the Galería site (Atapuerca, Spain): A technological perspective. *Quaternary International*, 433, 363-378.
- García-Ruiz, J. M., Valero-Garcés, B. L., Martí-Bono, C. & González-Sampériz, P. (2003). Asynchronicity of maximum glacier advances in the central Spanish Pyrenees. *Journal of Quaternary science*, 18(1), 61-72.
- García-Vázquez, A., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Cuenca-Bescós, G. & Grandal-d'Anglade, A. (2016). Influence of growth and trophic level in bone collagen stable isotopes of *Ursus arctos* from Pyrenees (Spain). En: *New perspectives on the Evolution of Phanerozoic Biotas and Ecosystems Conference proceedings, 1st International Meeting of Early-stage Researchers in Palaeontology* (Eds. E. Manzanares, H.G. Ferrón, M. Suñer, B. Holgado, V. D. Crespo, S. Mansino, A. Fagoaga, R. Marquina, I. García-Sanz, C. Martínez-Pérez, M. Joanes-Rosés, B. Cascales-Miñana, M. D. Marin-Monfort), Alpuente, Valencia, p. 135.
- Garin, I., García-Mudarra, J. L., Aihartza, J. R., Goiti, U. & Juste, J. (2003). Presence of *Plecotus macrobullaris* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Pyrenees. *Acta Chiropterologica*, 5 (2), 243-250.
- Ghazali, M. & Dzeverin, I. (2013). Correlations between hardness of food and craniodental traits in nine *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae). *Vestnik zoologii*, 47(1), 67-76.
- Ghazali, M. (2009). Identification of *Myotis blythii* and *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe based on the measurements of lower teeth. *Vestnik zoologii*, 43(5), 403-408.
- Gil, E. & Sesé, C. (1991). Middle Pleistocene small mammals from Atapuerca (Burgos, Spain), Datation et Caractérisation des Milieux Pléistocenes. *Cahiers du Quaternaire* 16, 337-347.
- Giles-Pacheco, F., Santiago, A., Gutiérrez, J. M., López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., van der Made, J., Cáceres, I. & García, N. (2011). The early Pleistocene

- paleontological site in the Sierra del Chaparral (Villaluenga del Rosario, Cádiz, southwestern Spain). *Quaternary international*, 243(1), 92-104.
- Gil-García, M. J., Dorado, M., Valdeolmillos, A. & Ruiz Zapata, B. (2002). Late-glacial and Holocene palaeoclimatic record from Sierra de Cebollera (northern Iberian Range, Spain). *Quaternary International*, 93, 13-18.
- Gil-Peña, I., Montes-Santiago, M. J., Malagón-Luesma, J. & Barnolas-Cortinas, A. (1996). Mapa geológico de la Hoja nº 177 (Sabiñánigo). Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA), Primera edición. IGME.
- Gisbert, M., Pastor, M. (Eds.), 2009. Cuevas y Simas de la provincia de Zaragoza. Centro de Espeleología de Aragón, Zaragoza.
- Goiti, U., Aihartza, J. R., Garin, I. & Zabala, J. (2003). Influence of habitat on the foraging behavior of the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale*. *Acta Chiropterologica*, 5(1), 75-84.
- Goiti, U., Garin, I., Almenar, D., Salsamendi, E. & Aihartza, J.R. (2008) Foraging by Mediterranean horseshoe bats (*Rhinolophus euryale*) in relation to prey distribution and edge habitat. *Journal of Mammalogy*, 89(2), 493-502.
- Gómez-Olivencia, A., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2010). The costal skeleton of Homo antecessor: preliminary results. *Journal of human evolution*, 59(6), 620-640.
- González, A. R. & Bermúdez de Castro, J. M. (1999). Descripción y posición evolutiva de la mandíbula AT76-T1H del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca). En: Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Consejería de Educación y Cultura. 237-243.
- Guillem, P. (1999). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la Secuencia Holocena de la Cova de les Cendres y Cova de Bolomini. *SAGVNTVM Extra*, 2, 31-36.
- Guillem, P. M. (2009). Los micromamíferos (Rodentia, Insectívora y Chiroptera). En: Prehistoria, Arqueología y Antigüedad. Tomo II. Los primeros pobladores de la Costera: los neandertales de la Cova Negra de Xàtiva. (Eds. V. Villaverde, J. Pérez Ballester, Ledo Coord., A. C.). Exc. Ajuntament de Xàtiva. Universitat de València, 85-114.
- Guiter, F., Andrieu-Ponel, V., de Beaulieu, J. L., Cheddadi, R., Calvez, M., Ponel, P., Reille, M., Keller, T. & Goeury, C. (2003). The last climatic cycles in Western Europe: a comparison between long continuous lacustrine sequences from France and other terrestrial records. *Quaternary International*, 111(1), 59-74.
- Gulia, G. (1913). Uno Sguardo alla Zoologia delle Isole Maltesi. In: IX International Congress of Zoology, March 1913, Monaco. 545-555.
- Gunnell, G. F. & Simmons, N. B. (2005). Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1-2), 209-246.

H

- Habersetzer, J. & Storch, G. (1987). Klassifikation und funktionelle Flügelmorphologie paläogener Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 91, 117.

- Habersetzer, J. & Storch, G. (1989). Ecology and echolocation of the Eocene Messel bats. En: European Bat Research 1987 (Eds. I. Horáček, V. Hanák, & J. Gaisler), Charles University Press, Praha. 213-233.
- Habersetzer, J. & Storch, G. (1992). Cochlea size in extant Chiroptera and middle Eocene microchiropterans from Messel. *Naturwiss*, 79, 462.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron*, 4(1), 1-9.
- Hanquet, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Tesis Doctoral, Université Paul Valéry-Montpellier III.
- Hanquet, C. & Desclaux, E. (2011). Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. Quaternaire. *Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 22(1), 35-45.
- Hawkins, B. A., & Felizola Diniz-Filho, J. A. (2004). 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography*, 27(2), 268-272.
- Hernández-Fernández, M. (2001). Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 10(2), 189-204.
- Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linn Soc*, 58, 247-276.
- Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol J Linn Soc*, 68, 87-112.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913.
- Hill, J. E. & Smith, J. D. (1984). *Bats: A Natural History*, British Museum (Natural History), London.
- Horáček, I., Hanák, V. & Gaisler, J. (2000). Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review. In *Proceedings of the VIIIth European bat research symposium* (Vol. 1, pp. 11-157). Kraków: CIC ISEZ PAN.
- Hughes, P. D., Gibbard, P. L. & Ehlers, J. (2013). Timing of glaciation during the last glacial cycle: evaluating the concept of a global 'Last Glacial Maximum' (LGM). *Earth-Science Reviews*, 125, 171-198.
- Hutcheon, J. M., Kirsch, J. A.W. & Pettigrew, J. D. (1998). Base compositional biases and the bat problem. III. The question of microchiropteran monophyly. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 353, 607.
- Hutson, A. M., Spitzenberger, F., Juste, J., Aulagnier, S., Alcaldé, J. T., Palmeirim, J., Paunovic, M., Benda, P. & Karatas, A. (2008). *Rhinolophus mehelyi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. (www.iucnredlist.org).

J

- Jenrich, J., Löhr P.-W., Müller, F. & Vierhaus, H. (2012). Fledermäuse. Bildbestimmungsschlüssel anhand von Schädelmerkmalen. *Beiträge zur Naturkunde in Osthessen*, 48 (Supplement 1). 102 p.
- Jepsen, G. L. (1966). Early Eocene bat from Wyoming. *Science*, 154, 1333.

Jones, G. & Teeling, E. C. (2006). The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 149-156.

K

Kirsch, J. A. W. (1996). Bats are monophyletic; megabats are monophyletic; but are microbats also? *Bat Research News*, 36, 78.

Kirsch, J. A. W. & Hutcheon, J. M. (1997). Further on the possibility that microchiropterans are paraphyletic. *Bat Research News*, 37, 138.

Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259-263.

Kowalski, K. & Ruprecht, A. (1981). Order Bats-Chiroptera. In: Pucek Z (ed) *Keys to Vertebrates of Poland*. Polish Scientific Publishers, Warsaw. 101-154.

Kowalski, K. (1995). Taphonomy of bats (Chiroptera), *Geobios*, 18, 251-256.

Kulzer, E. (2003). Großes Mausohr *Myotis myotis*. En: *Die Säugetiere Baden-Württembergs I* (Eds. M. Braun & F. Dieterlen), Ulmer-Verlag, 357-377.

L

Lanza, B. (1959). Chiroptera Blumenbach, 1774. En: *Fauna d'Italia, Vol. IV, Mammalia, generalità, Insectivora, Chiroptera* (Eds. A. Toschi & B. Lanza). Calderini, Bologna. 187-473.

Laplana, C. & Cuenca-Bescós, G. (2000). Una nueva especie de *Microtus* (*Allophaiomys*) (*Arvicolidae*, *Rodentia*, *Mammalia*) en el Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 15, 77-87.

Laplana, C., Sevilla, P., López Martínez, N. & Corchón, M. S. (2006). Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores, Insectívoros, Quirópteros y Lagomorfos) del Solutrense (Pleistoceno Superior final) de la Cueva de Las Caldas (Oviedo, Asturias). *Libro de Resúmenes. XXII Jornadas de Paleontología*, 137-139.

Lewis, S. E. (1995). Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*, 76(2), 481-496.

Llenas, M., Madurell-Malapeira, J., Nebot, M., González-Mateos, J., Susanna, I., Hernández Ruiz, T., Pladevall, C., Ferrandiz-Rovira, M. & Hernández-Martínez, R. (2011). La Grotte de Vida Tripa: a new Middle Pleistocene locality in South-Eastern France. *XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sabadell.

de Lombera-Hermida, A., Bargalló, A., Terradillos-Bernal, M., Huguet, R., Vallverdú, J., García-Antón, M. D., Mosquera, M., Ollé, A., Sala, R., Carbonell, E. & Rodríguez-Álvarez, X. P. (2015). The lithic industry of Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, Spain) in the context of Early and Middle Pleistocene technology in Europe. *Journal of Human Evolution*, 82, 95-106.

López-Antoñanzas, R. & Cuenca-Bescós, G. (2002). The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186(3-4), 311-334.

López-García, J. M. (2008). Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambio Paleoambientales durante el Pleistoceno Superior, Tarragona, Universitat Rovira i Virgili. Tesis Doctoral, 407 pp.

- López-García, J. M. (2011) Los micromamíferos del Pleistoceno superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Editorial Académica Española, Saarbrücken.
- López-García, J. M. & Cuenca-Bescós, G. (2010). Evolution climatique durant le Pléistocène Supérieur en Catalogne (Nord-est de l'Espagne) d'après l'étude des micromammifères. Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire, 21(3), 249-257.
- López-García, J.M. & Cuenca-Bescós, G. (2012). Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas, 1906) from the Late Pleistocene to the Holocene. Spanish J. Palaeontol. 27 (2), 117–124.
- López-García, J. M. & Sevilla, P. (2012). La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. Barbastella, 5(1), 12-18.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X. (2010a). First fossil evidence of an “interglacial refugium” in the Pyrenean region. Naturwissenschaften 97 (8), 753–761.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M. B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M. J., Valdeolmillos, A., Ortega, A. I., Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2010b). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene of El Portalón site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 292(3-4), 453-464.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S. & Vaquero, M. (2011a). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). Geobios, 44(2-3), 253-269.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Marfà, R. D., García, A., Martinell, J., Bennàsar, M. L. & Cuenca-Bescós, G. (2011b). Small mammals from the middle Pleistocene layers of the Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, northwestern Spain). Geologica Acta, 9(1), 29-43.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K., & Pacheco, F. G. (2011c). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. Quaternary International, 243(1), 137-142.
- López-García, J. M., Horacek, I. & Sevilla, P. (2011d). The contribution of fossils to the reconstruction of bat population dynamics. En: Bats: Biology and Conservation (Eds: J. L. Zupan & S. L. Mlakar). Nova Science Publishers, Inc., 315-326 p.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saladié, P., Uzquiano, P. & Vallverdú, J. (2012a). A multiproxy reconstruction of the palaeoenvironment and palaeoclimate of the Late Pleistocene in northeastern Iberia: Cova dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia, Boreas, 4, 2, 235-249.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G. E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J. I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J. (2012b). A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of south western European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). Quat. Sci. Rev. 43, 33–44.

- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Alcover, J. A., Bañuls-Cardona, S., Fernández-García, M., Fontanals, M., Martín, P., Morales, J. I., Muñoz, L., Pedro, M. & Vergés, J. (2014a). Climate and landscape during Heinrich Event 3 in south-western Europe: the small-vertebrate association from Galls Carboners cave (Montral, Tarragona, north-eastern Iberia). *Journal of Quaternary Science*, 29(2), 130-140.
- López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M. & Fernández-García, M. (2014b). Environmental and climatic context of Neanderthal occupation in southwestern Europe during MIS3 inferred from the small-vertebrate assemblages. *Quaternary International*, 326, 319-328.
- López-García, J. M., Blain, H. A., Julià, R. & Maroto, J. (2014c). Environment and climate during MIS 7 and their implications for the late Middle Pleistocene hominins: The contribution of Mollet cave, Serinyà, Girona, northeastern Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 337, 4-10.
- López-Martínez, N. (1980). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera), del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). En: *Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama*. Publicaciones de la Excelentísima Diputación Provincial de Madrid (Eds. M. Santonja, N. López-Martínez & A. Pérez-González). 161-202.
- Lyman, R. L. (1994). *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

M

- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 179 p.
- Maroto, J., i Masferrer, N. S. & Mir, A. (1987). La cueva de Mollet I (Serinyà, Gerona). *Cypsela: revista de prehistòria i protohistòria*, (6), 101-110.
- Maroto, J., Julià, R., López-García, J. M. & Blain, H. A. (2012). Chronological and environmental context of the Middle Pleistocene human tooth from Mollet Cave (Serinyà, NE Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 62(6), 655-663.
- Márquez, B., Ollé, A., Sala, R. & Vergès, J.M. (2001). Perspectives méthodologiques de l'analyse fonctionnelle des ensembles lithiques du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105(2), 281-299.
- Marquina, R., Fagoaga, A., Mansino, S., Crespo, V. D., Montoya, P., Bailon, S. & Ruiz-Sánchez, F. J. (2016). Palaeoclimatic reconstruction of the Pleistocene site of La Salema (Alicante, Spain): a mutual climatic range approach. En: *New perspectives on the Evolution of Phanerozoic Biotas and Ecosystems* (Eds. E. Manzanares, H. G. Ferrón, M. Suñer, B. Holgado, V. D. Crespo, S. Mansino, A. Fagoaga, R. Marquina, I. García-Sanz, C. Martínez-Pérez, M. Joanes-Rosés, B. Cascales-Miñana, M. D. Marin-Monfort), 1st IMERP-XIV EJIP, Alpuente, 146.
- Martínez Salanova, J. (1987). Estudio paleontológico de los Micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja). *Publicaciones del Instituto de Estudios Riojanos*, 99 pp.
- Martínez, J. A. & Zuberogoitia, I. (2004). Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales: capsule there is a relationship between owl numbers and the availability of the agri-forest patchwork. *BirdStudy*, 51(2), 163-169.

- McCoy, E.D. & Connor, E.F. (1980) Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34, 193-203.
- Medellín, R. A., Equihua, M. & Amin, M. A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation biology*, 14(6), 1666-1675.
- Mein, P. (1975). Les Chiroptères (Mammalia) du gisement Pléistocène moyen des Abimes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelle Archives du Musée d'Histoire naturelle de Lyon*, 13, 57-67.
- Menéndez, L. (2009). La Transición del Modo 2 al Modo 3 vista a través de la industria lítica de Gran Dolina TD10 (Atapuerca, Burgos) y Orgnac 3 (Ardèche, Francia). Desarrollo tecnológico y posibles implicaciones ocupacionales de los conjuntos, Ph.D. thesis, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain.
- Menu, H. & Popelard, J.-B. (1987). Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilioninés de l'Ouest européen. *Le Rhinolophe* 4, 1-88.
- Menu, H. & Sigé, B. (1971). Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences du Paris*, 272, 1735-1738.
- Millán, M. & Blanch, M. (1989). Reconstrucció del paleoambient de la vall de Begues a partir de l'estudi de la meso-microfauna de cordats de la cova de Can Sadurní. A: I Jornades Arqueològiques del Baix Llobregat, 1, 80-86.
- Miller, G. (1907) The families and genera of bats. *U.S. Natl. Mus. Bull.* 57, 1-282
- Míngo-Álvarez, A., Rey, J. B., Valero, M. Á. G., & del Campo, R. B. (2014). El yacimiento prehistórico de Los Casares (Riba de Saelices, Guadalajara): revisión del material lítico y cerámico depositado en el Museo Arqueológico Nacional y sus implicaciones cronoculturales. *Quaderns de prehistòria i arqueologia de Castelló*, (32), 21-42.
- Moreno, D., Falgueres, C., Pérez-González, A., Voinchet, P., Ghaleb, B., Despriée, J., Bahain, J.-J., Sala, R., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M. & Arsuaga, J. L. (2015). New radiometric dates on the lowest stratigraphical section (TD1 to TD6) of Gran Dolina site (Atapuerca, Spain). *Quaternary Geochronology*, 30, 535-540.
- Mosquera, M. (1995). Procesos técnicos y variabilidad en la industria lítica del Pleistoceno medio de la Meseta: Sierra de Atapuerca, Torralba, Ambrona y Áridos. Ph.D. thesis, Universidad Complutense, Madrid, Spain.
- Mosquera, M. (1998). Differential raw material use in the Middle Pleistocene of Spain: evidence from Sierra de Atapuerca, Torralba, Ambrona and Aridos. *Cambridge Archaeological Journal*, 8(1), 15-28.
- Mourer-Chauvire, C. (1975). Faunes d'oiseaux du Pléistocène de France : systématique, évolution et adaptation, interprétation paléoclimatique. *Geobios*, 8(5), 333-IN11.
- Murelaga, X., Sáez de Lafuente, X., Castaños, P., Ruiz Idarraga, R., d'Errico, F. & Zubeldia, H. (2007). Estudio de los micromamíferos del Pleistoceno superior de Ventalaperra (Karrantza, Bizkaia). *Geogaceta* 42, 95-98.

N

- Norberg, U. M. & Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biology*, 316, 335-427.
- Novacek, M. J. (1985). Evidence for echolocation in the oldest known bats. *Nature*, 315, 140.
- Novacek, M. J. (1987). Auditory features and affinities of the Eocene bats *Icaronycteris* and *Palaeochiropteryx* (Microchiroptera, incertae sedis). *Am. Mus. Novit.* 2877, 1.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V. & Galán, J. (2016). Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain. *Historical Biology*, 28(6), 774-786.
- Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R. & Cuenca-Bescós, G. (2018). Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites from the Spanish Pyrenees. *Quaternary International*, 481, 123-134.

O

- Ollé, A. & Huguet, R. (1999). Secuencia arqueostratigráfica del yacimiento de Galería. En: *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería* (Eds. E. Carbonell, A. Rosas & J. C. Díez). *Arqueología en Castilla y León*, 7. Junta de Castilla y León. Burgos. 55-62.
- Ollé, A., Mosquera, M., Rodríguez, X. P., de Lombera-Hermida, A., García-Antón, M. D., García-Medrano, P., Peña, L., Menéndez, L., Navazo, M., Terradillos, M., Bargalló, A., Márquez, B., Sala, R. & Carbonell, E. (2013). The Early and Middle Pleistocene technological record from Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary International*, 295, 138-167.
- Oms, F. X., Bargalló, A., Chaler, M., Fontanals, M., García, M. S., López-García, J. M., Morales, J. I., Nievas, T., Rodríguez, A., Serra, J., Solé, A. & Vergès, J. M. (2008). La Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida), una cueva-redil en el Prepirineo de Lérida. Primeros resultados y perspectivas de futuro. In *IV Congreso del Neolítico de la Península Ibérica 1*, 230-237.
- Oms, F. X., Petit, M. À., Allué, E., Bargalló, A., Blain, H.-A., López-García, J. M., Martín, P., Morales, J. I., Pedro, M., Rodríguez, A. & Solé, À. (2009). Estudio transdisciplinar de la fosa EE1 de la Cova Colomera (Prepirineo de Lleida): implicaciones domésticas y paleoambientales en el Bronce Antiguo del noreste de la Península Ibérica. *Trabajos de prehistoria*, 66(1), 123-144.
- Ortega, A. I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín-Merino, M. A., Pérez-Martínez, R., Parés, J. M., Aramburu, A., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2013). Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology*, 196, 122-137.

P

- Pablos, A., Lorenzo, C., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J. M., Martín-Torres, M., Carbonell, E. & Arsuaga, J. L. (2012). New foot remains from the Gran Dolina-TD6 Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of human evolution*, 63(4), 610-623.

- Palacios, D., de Andrés, N., López-Moreno, J. I. & García-Ruiz, J. M. (2015). Late Pleistocene deglaciation in the upper Gállego Valley, central Pyrenees. *Quaternary Research*, 83(3), 397-414.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. (2007). Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEMU, Madrid. 588 p.
- Parés, J. M., Arnold, L., Duval, M., Demuro, M., Pérez-González, A., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. & Arsuaga, J. L. (2013). Reassessing the age of Atapuerca-TD6 (Spain): new paleomagnetic results. *Journal of Archaeological Science*, 40(12), 4586-4595.
- Patten, M. A. (2004). Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*, 31, 975-985.
- Patterson, B. D., Pacheco, V. & Solari, S. (1996). Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 240(4), 637-658.
- Patterson, B. D., Stotz, D. F., Solari, S., Fitzpatrick, J. W. & Pacheco, V. (1998). Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25(3), 593-607.
- Pavlinić, I. & Đaković, M. (2016). Identification of four *Plecotus* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Croatia based on cranial characters. *Mammalia*, 80(4), 385-394.
- de Paz, O. & Benzal, J. (1991). Los refugios importantes y su valoración ecológica para los murciélagos españoles. *Los murciélagos de España y Portugal* 1(1), 3-140.
- Pemán, E. (1985). Aspectos climáticos y ecológicos de los Micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37, 49-57.
- Pemán, E. (1994). Los Micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). *Kobie. Paleoantropol.* (21), 225-233.
- Pemán, E. (2000). Los micromamíferos de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe Antropologia-Arkeologia*, (52), 183-185
- Pemán, E. (1994). Los Micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). *Koibe*, 21, 225-233.
- Pérez-González, A., Aleixandre, T., Pinilla, A., Gallardo, J., Benayas, J., Martínez, M. J. & Ortega, A. I. (1995). Aproximación a la estratigrafía de Galería en la Trinchera de la Sierra de Atapuerca (Burgos). En: *Evolución Humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca* (Eds. J. M. Bermúdez de Castro, E. Carbonell & J. L. Arsuaga), Junta de Castilla y León, Valladolid. 99-122.
- Pérez-González, A., Parés, J. M., Gallardo, J., Aleixandre, T., Ortega, A.I. & Pinilla, A. (1999). Geología y estratigrafía del relleno de Galería de la Sierra de Atapuerca (Burgos). *Arqueología en Castilla y León, Memorias* 7, 31-42.
- Pérez-González, A., Parés, J. M., Carbonell, E., Aleixandre, T., Ortega, A. I., Benito, A. & Merino, M. Á. M. (2001). Géologie de la Sierra de Atapuerca et stratigraphie des remplissages karstiques de Galería et Dolina (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105(1), 27-43.
- Petrželková, K.J., OBuch, J. & Zukal, J. (2004). Does the barn owl (*Tyto alba*) selectively predate individual great mouse-eared bats (*Myotis myotis*). *Lynx (Praha)* 35, 123-132.

Popov, V. V. & Ivanova, T. I. (2002). Comparative craniometrical analysis and distributional patterns of medium-sized horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) in Bulgaria. *Folia Zoologica Praha*, 51(3), 187-200.

R

Rabal-Garcés, R. & Sauqué, V. (2015). A new Pleistocene cave bear site in the high mountains of the Spanish Pyrenees: La Brecha del Rincón (Huesca, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 14(4), 311-320.

Răduleş, N. (2003). Contributions to the morphological study of the coxal bone of 11 bat species (Mammalia: Chiroptera) from Romania, *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 45, 373-380.

Ramsey, C. B. & Lee, S. (2013). Recent and planned developments of the program OxCal. *Radiocarbon*, 55 (2-3), 720-730.

Real, R., Guerrero, J. C., Márquez, A. L., Olivero, J. & Vargas, J. M. (2003). Tipificación corológica de los micromamíferos ibéricos en relación con Europa y África. *Graellsia*, 59(2-3), 287-298.

Regnault, F. & Jammes, L. (1900). Etudes sur les puits fossilifères des grottes. Puits de Peyreignes (Hautes-Pyrénées). *Congrès Association française pour l'avancement des sciences*, 2, 542-545.

Reumer, J. W. (1982). Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B*, 85, 77-87.

Ríos-Aragües, L. M., Galera-Fernández, J. M., Baretino-Fraile, D. & Barnolas, A. (1987). Mapa geológico de la Hoja nº 145 (Sallent). Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA), Primera edición. IGME.

Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J. M., García-Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J. M., Rodríguez, X. P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennisar, M. L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2011). One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 30 (11), 1396-1412.

Rodríguez, X. P. (2004). Atapuerca y el inicio del Paleolítico medio en Europa. En: *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre* (Eds. E. Baquedano & S. Rubio Jara), *Arqueología*, vol. IV. Museo Arqueológico Regional, Zona Arqueológica, 4, 416-431.

Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. Á., Goikoetxea, I. & Mateos, A. (2013). Modeling trophic resource availability for the first human settlers of Europe: The case of Atapuerca TD6. *Journal of human evolution*, 64(6), 645-657.

Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. (2006). First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of North Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112, 301-315.

Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. (2009a). A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a phylogenetic approach to the eurasian Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 155, 904-925.

- Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. (2009b). First record of *Beremendia fissidens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *Comptes Rendus Palevol*, 8, 21-37.
- Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. (2011). Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi*. *Mammalian Biology*, 76, 64-78.
- Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. (2013). First record of *Sorex* (*Drepanosorex*) *margaritodon* (Mammalia, Soricidae) in western Europe: biostratigraphy, biogeography and evolution of the species. *Paläontologische Zeitschrift*, 87, 529-541.
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez-González, A., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Vallverdú, J., van der Made, J., Allué, E., García, N., Martínez-Pérez, R., Rodríguez, J., Sala, R., Saladie, P., Benito, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sánchez, A. & Parés, J.M. (2006). The “Sima del Elefante” cave site at Atapuerca (Spain). *Estudios Geológicos* 62, 327-348.
- Rosas, A., Pérez-González, A., Carbonell, E., van der Made, J., Sánchez, A., Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., Parés, J. M. & Huguet, R. (2001). Le gisement pléistocène de la Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Espagne). *L’Anthropologie* 105, 301-312.
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez-González, A., Carbonell, E., Vallverdú, J., van der Made, J., Allué, E., García, N., Martínez-Pérez, R., Rodríguez, J., Sala, R., Saladie, P., Simón, G., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sánchez, A. & Parés, J.M. (2004). Initial approach to the site formation and Paleocology of the “Sima del Elefante”: a Pleistocene karst locality at Atapuerca Hill. En: *Paleontología, Zona Arqueológica 4. Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre* (Eds. E. Baquedano & S. Rubio Jara), vol. II. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 134-155.
- Rosell, J. (2001). Patrons d’aprofitament de les biomasses animals durant el Pleistocè inferior i mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i superior (Abric Romaní, Barcelona). Ph.D. thesis. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain.
- Rosell, J., Blasco, R., Campeny, G., Díez, J.C., Alonso, R., Menéndez, L., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., (2011). Bone as a technological raw material at the Gran Dolina site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 61(1), 125-131.
- Rosina, V. V. (2006). Bats as an indicator of human activity in the Paleolithic, using the example of Denisova Cave, Northwestern Altai. *Paleontological Journal*, 40(4), 494-500.
- Rosina, V. V. & Shokhrin V. P. (2011). Bats in the diet of owls from the Russian Far East, southern Sikhote Alin. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 22(1), 205-213.
- Ruedi, M. & Castella, V. (2003). Genetic consequences of the ice ages on nurseries of the bat *Myotis myotis*: a mitochondrial and nuclear survey. *Mol Ecol* 12(6), 1527-1540.
- Ruedi, M. & Mayer, F. (2001). Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggest deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21, 436-448.

S

- Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Huguet, R., Cáceres, I., Díez, C., Vallverdú, J., Canals, A., Soto, M., Santander, B., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L. & Carbonell, E. (2014). The role of carnivores and their relationship to hominin settlements in the TD6-2 level from Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 93, 47-66.
- Salari, L. (2010). Late Glacial bats from the “M” layers of the Arene Candide Cave (Liguria, Italy). *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 116(1), 119-138.
- Sanchez-Goñi, M. F. & Harrison, S. P. (2010). Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: concepts and terminology. *Quaternary Science Reviews*, 29, 2823-2827.
- Sánchez-Marco, A., Fraile, S., van der Made, J., Morales, J., Quiralte, V., Salesa, J.M., Sánchez, M.I., Sanchiz, B., Soria, D., Jiménez, J., Barbadillo, J., Laplana, C. & Szyndlar, Z. (2005). Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid). En: P. Arias Cabal, R. Ontanón Peredo & C. Moncó Piñeiro. *Actas III Congreso de Neolítico en la Península Ibérica. Cantábría, Universidad de Cantábría*, 155-165.
- Sans-Fuentes, M. A. & Ventura, J. (2000) Distribution patterns of the small-mammals (Insectivora and Rodentia) in a transitional zone between the Eurosiberian and the Mediterranean regions. *Journal of Biogeography*, 27, 755-764.
- Sauqué, V. & Cuenca-Bescós, G. (2013). The Iberian Peninsula, the last European refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the upper Pleistocene. *Quaternaire* 24(1), 35-48.
- Sauqué, V., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sola-Almagro, C., Rabal-Garcés, R., Martínez, I., Mazo, C. & Cuenca-Bescós, G. (2014a). Neandertales en el Pleistoceno Superior del valle del Ebro, paleoambiente y evidencias tafonómicas en Aguilón P-7. *Fundamental*, 223-226.
- Sauqué, V., García-González, R., Cuenca-Bescós, G. (2014b). A Late Pleistocene (MIS3) ungulate mammal assemblage (Los Rincones, Zaragoza, Spain) in the Eurosiberian-Mediterranean boundary. *Historical Biology*, 28(3), 358-389.
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R. & Gisbert, M. (2015). Bucardos y osos fósiles del Pirineo: recuperación de restos paleontológicos, catalogación y datación de los yacimientos del Pleistoceno-Holoceno de las cavidades el Pirineo oscense. *Lucas Mallada Revista de Ciencias*, 17, 247-289.
- Sauqué, V., García-González, R., Rabal-Garcés, R., Galán, J., Nuñez-Lahuerta, C., Gisbert, M. & Cuenca-Bescós, G. (2018). Los Batanes (Huesca, Spain): a trap for Pyrenean wild goat during the Late Pleistocene (Spain). *Quaternary International*, 481, 75-90.
- Sesé, C. (2005). Los micromamíferos (Rodentia, Insectívora, Lagomorpha y Chiroptera) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Covalejos (Cantabria): Paleontología e Interpretación paleoambiental. En: J. Sanguino & R. Montes. *La cueva de Covalejos (Velo de Piélagos, Cantabria). Estudio de una secuencia de Pleistoceno Superior de la Región Cantábrica (1997-2002)*. Altamira, Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, 21.

- Sesé, C. (2006). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de La Peña de Estebanvela (Segovia).
- Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de La Peña de Estebanvela (Segovia).
- Sesé, C. (2014). Los micromamíferos (insectívoros, quirópteros, roedores y lagomorfos) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Amutxate (Aralar, Navarra, Norte de España).
- Sesé, C. (2014). Micromamíferos (insectívoros, quirópteros, roedores y lagomorfos) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Amutxate (Aralar, Navarra, Norte de España): sistemática y paleoclimatología. En: La Historia del oso de las Cavernas: Vida y Muerte de un Animal Desaparecido (Ed. T. J. Torres Pérez-Hidalgo). Madrid, 172-201.
- Sesé, C. (2016). Interpretación paleoambiental de los micromamíferos de los yacimientos del final del Pleistoceno superior de la cueva de Cualventi, cueva de El Linar y cueva de Las Aguas (Cantabria, norte de España).
- Sesé, C. (2017). Los micromamíferos (Eulipotyphla, Chiroptera, Rodentia y Lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de El Castillo (Cantabria).
- Sesé, C., & Ruiz Bustos, A. (1992). Nuevas faunas de micromamíferos del Pleistoceno del Norte de la Provincia de Madrid (España). Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica), 87(1-4), 115-139.
- Sesé, C. & Sevilla, P. (1996). Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. Revista Española de Paleontología (Extraordinario), 278-287.
- Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera Gallego, J. & Pérez-González, A. (2011). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno.
- 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, 113-233.
- Sevilla, P. (1989). Quaternary Fauna of bats in Spain: Paleoecologie and biogeographic interest. En: European Bat Research (Eds. V. Hanak, I. Horáček & J. Gaisler). Charles University Press, Praga, 349-355.
- Sevilla, P. (1990a). Rhinolophoidea (Chiroptera, Mammalia) from the upper Oligocene of Carrascosa del Campo (Central Spain). Geobios, 23(2), 173-188.
- Sevilla, P. (1990b). The fauna of bats from the Upper Pleistocene locality of Santenay (Côte-d'Or, France). Quat. 1 (2), 101-110.
- Sevilla, P. (2002). Quirópteros fósiles del Aragoniense medio de Casetón (Teruel, España). Revista Española de Paleontología, 17, 257-268.
- Sevilla, P. (2012). The Lower Pleistocene Bats from Cueva Victoria. En: Mastia: Revista del Museo Arqueológico Municipal de Cartagena (Eds. I. Gibert & C. Ferràndez-Cañadell), 11, 239-251.

- Sevilla, P. & Chaline, J. (2011). New data on bat fossils from Middle and Upper Pleistocene localities of France. *Geobios*, 44(2-3), 289-297.
- Sevilla, P., Agustí, J., Blain, H.-A., Laplana, C., Romero, G., Mancheño & M. A. (2014). Los murciélagos del Pleistoceno inferior de Quibas (Abanilla, Murcia, España). En: XXX Jornadas de Paleontología. Sociedad española de Paleontología, Fundamental (Eds. R. Royo-Torres, F. J. Verdú, L. Alcalá, coord.), 24, 229-231.
- Simmons, N. B. (1994) The case for chiropteran monophyly. *American Museum Novitates* 3103, 1-54.
- Simmons, N. B. (1995). Bat relationships and the origin of flight. En: *Ecology, Evolution and Behavior of Bats* (Eds. P. A. Racey & S. M. Swift), Symposia of the Zoological Society of London 67, 27.
- Simmons, N. B. (2005). Order chiroptera. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder), Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore. 312-529.
- Simmons, N. B. & Geisler, J. H. (1998). Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 235, 1.
- Simmons, N. B., Seymour, K. L., Habersetzer, J. & Gunnell, G. F. (2008). Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature*, 451(7180), 818.
- Sommer, R. S., Niederle, M., Labes, R. & Zoller, H. (2009). Bat predation by the barn owl *Tyto alba* in a hibernation site of bats. *Folia Zoologica*, 58 (1), 98-103.
- Sommer, R.S. & Nadachowski, A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36 (4), 251–265.
- Spitzenberger, F. (1981). Die Langflügel-Fledermaus (*Miniopterus schreibersi*) in Österreich. *Mammalia austriaca* 5. Mitteilungen der Abteilung für Zoologie am Landesmuseum Joanneum, 10(2), 139-156.
- Spitzenberger, F., Strelkov, P. P., Winkler, H. & Haring, E. (2006). A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. *Zoologica Scripta*, 35 (3), 187-230.
- Storch, G., Sigé, B., & Habersetzer, J. (2002). *Tachypteron franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). *Paläontologische Zeitschrift*, 76(2), 189-199.
- Strelkov, P. P. (1972). *Myotis blythii* (Tomes, 1857): distribution, geographical variability and differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Acta Theriol* 17, 355-380.
- Strickler, T. L. (1978). Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera, *Contributions to Vertebrate Evolution*, Vol. 4. New York: S. Karger, 198 p.

T

- Teeling, E. C., Madsen, O., Van Den Busschet, R. A., de Jong, W. W., Stanhope, M. J. & Springer, M. S. (2002) Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid bats. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 99, 1431-1436.

- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J. & Murphy, W. J. (2005). A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*, 307, 580-584.
- Teixell, A. & García-Sansegundo, J. (1994). Memoria de la Hoja nº 145 (Ansó). Mapa Geológico de España E. 1:50.000 (MAGNA), Segunda Serie, Primera edición. IGME, 62 p. Depósito legal: M-16731-1994. ISBN: 84-7840-177-6.
- Terradillos, M. (2010). El Paleolítico inferior en la Meseta Norte, España: Sierra de Atapuerca, La Maya, El Basalito, San Quirce y Ambrona. Estudio tecnológico y experimental. Archaeopress, Oxford.
- Topál, G. (1979). Fossil bats of the *Rhinolophus ferrumequinum* group in Hungary (Mammalia: Chiroptera). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*, 9, 61-101.
- Topál, G. & Ruedi, M. (2001). *Myotis blythii* (Tomes, 1857) - Kleines Mausohr. En: *Handbuch der Säugetiere Europas Bd 4/I (Fledertiere)* (Ed. F. Krapp). AULA-Verlag, GmbH, Wiebelsheim, 209-255.
- Topál, G. & Tusnádi, G. (1963). Data for the craniometric investigation of *Myotis myotis* Borkh. and *Myotis oxygnathus* Montic. in Hungary (Mammalia). In: *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* (Vol. 55). Gondolat Kiadó, Budapest. 543-549.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. J. (2004). Amutxate'ko Leizea, la Cueva de los Osos de Aralar (II). *Karaitza*, 12, 2-12.

U

- Ulrich, W., Sachanowicz, K. & Michalak, M. (2007). Environmental correlates of species richness of European bats (Mammalia: Chiroptera). *Acta Chiropterologica* 9(2), 347-360.

V

- Vallverdú, J. (2002). Micromorfología de las facies sedimentarias de la Sierra de Atapuerca y del nivel J del Abric Romaní. Implicaciones geoarqueológicas y paleoetnográficas. Ph. D. dissertation, Universitat Rovira i Virgili, 415 p.
- Van Den Bussche, R. A. & Hooper, S. R. (2004). Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. *Journal of Mammalogy*, 85(2), 321-330.
- Vaquero, M., van der Made, J., Blain, H. A., Ibáñez, N., López-García, J. M., Rivals, F., Alonso, S., Ameijenda, A., Bennàsar, M., Fernández-García, M., de Lombera-Hermida, A. & Valverde, I. (2018). Fauna, environment and human presence during MIS5 in the North of Spain: The new site of Valdavara 3. *Comptes Rendus Palevol*, 17, 557-593.
- Villalta, J. F. (1972). Presencia de la Marmota y otros elementos en la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. *Acta geológica hispánica*, 7(6), 170-173.
- Villalta, J. D. & Crusafont, M. (1950). Un nuevo yacimiento pleistocénico en Castelldefels. Nota preliminar. *Estudios geológicos*, 6, 275-285.
- Vincent, S., Nemoz, M. & Aulagnier, S. (2011). Activity and foraging habitats of *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera: Miniopteridae) in southern France: implications for its conservation. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy*, 22(1), 52-72.

W

Willig, M.R. & Selcer, K.W. (1989). Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16, 189-195.

Woutersen, K. & Bafaluy-Zoriguel, J. J. (2001). *Murciélagos del Alto Aragón*. Kees Woutersen Publicaciones, Huesca, 144 p.

Z

Zabala, J. (1984). Los micromamíferos del yacimiento prehistórico de Ekain (Guipúzcoa). En: *El Yacimiento Prehistórico de la Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)* (Eds. J. Altuna & J. M. Merino). San Sebastián: Sociedad de Estudios Vascos, 317-30.

Índice de Tablas

<u>Capítulo 1.</u> Introducción.....	1
--------------------------------------	---

PARTE 1. Biometría de poblaciones actuales de *Myotis myotis*/*Myotis blythii*

<u>Capítulo 2.</u> Biometría craneal del complejo <i>Myotis myotis</i> / <i>Myotis blythii</i> en la península ibérica: nuevos data para el estudio del registro fósil.....	19
---	----

Tabla 1. Caracterización biométrica de las poblaciones ibéricas de <i>M. myotis</i> y <i>M. blythii</i> ; n: número de especímenes medidos; min: valor mínimo de la muestra (mm); max: valor máximo de la muestra (mm); M: valor medio de la muestra (mm); SE: error estándar (mm); SD: desviación estándar (mm); CV: coeficiente de variación (%).	26
---	----

Tabla 2. Resumen de los cuatro PCAs realizados: el análisis del cráneo (arriba izquierda), el análisis de la mandíbula (arriba derecha), el análisis de la serie molar superior (abajo izquierda), y el análisis de la serie molar inferior (abajo derecha). La varianza explicada por cada componente principal (PC) se expresa en Valores propios y porcentajes, la carga de cada parámetro sobre cada uno de los tres primeros ejes se expresa en coeficientes de regresión (coef).....	27
--	----

Tabla 3. Estadísticos F y t para los índices que expresan las mayores diferencias entre las dos especies.....	31
---	----

Tabla 4. Coeficientes y constantes de las funciones discriminantes obtenidas para cada modelo, y el poder predictivo de dichos modelos. Arriba, modelos para la serie molar superior; abajo, modelos para la serie molar inferior.....	32
--	----

PARTE 2. Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca

<u>Capítulo 3.</u> Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Inferior de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (Atapuerca, España).....	37
--	----

Tabla 1. Presencia en términos de NISP (número de especímenes identificados) y MNI (mínimo número de individuos) de cada taxón de quiróptero identificado en los niveles de TELRU.....	41
--	----

Tabla 2. Lista del material recuperado para cada taxón. I: incisivo superior; C: canino superior; P: premolar superior; M: molar superior; i: incisivo inferior; c: canino inferior; p: premolar inferior; m: molar inferior; md: mandíbula; max: maxilar; hu: húmero; rad: radio; fem: fémur; fr: fragmento; p. e.: epífisis proximal; d. e.: epífisis distal; diap.: diáfisis.....	46
--	----

Tabla 3. Preferencia de hábitat de cada especie identificada de murciélago. OD: hábitat abierto y seco; OH: hábitat abierto y húmedo; Wo: hábitat de bosque/margen de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua.....	50
---	----

<u>Capítulo 4.</u> Los quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio de la secuencia de la Gran Dolina.....	53
--	----

Tabla 1. Características de las muestras de TD procesadas por unidad litoestratigráfica; t: toneladas estimadas de sedimento procesado; NR: número de restos asignados al orden Chiroptera.....	57
---	----

Tabla 2. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, mx: maxila, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, md (b): cuerpo mandibular; md (ra): rama mandibular; i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, co: cóclea, esc: escápula, hu: húmero, ra: radio, mtecp: metacarpo, fe: fémur, ti: tibia, fr: fragmento, diap: diáfisis.....59

Tabla 3. Presencia en términos de NR (número de restos) y NMI (mínimo número de individuos) de cada taxón de murciélago identificado a lo largo de la secuencia de TD.....60

Tabla 4. Medidas molares (en mm) de las especies de murciélagos identificadas; n: número de especímenes; min: mínimo; max: máximo; M: media; SE: error estándar; SD: desviación estándar.....63

Tabla 5. Porcentajes de preferencia por cada tipo de hábitat atribuidos a cada especie de acuerdo con Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.....73

Tabla 6. Registro de quirópteros fósiles de edad Pleistoceno Inferior y Medio en la mitad norte de la península ibérica. Yacimientos: Cova del Rinoceront (VII) (Barcelona, Daura et al. 2015); El Congosto (Madrid, Alberdi et al. 1977); Mollet I (Girona, López-García et al. 2014c; Maroto et al. 1987); Galería-Zarpazos, Atapuerca (Burgos, Berger et al. 2008; Falguères et al. 2013; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011; Capítulo 5); Gran Dolina (TD8-10), Atapuerca (Burgos, Capítulo 4); Sima de los Huesos (LU-6 y 11), Atapuerca (Burgos, Arnold et al. 2014; Capítulo 5); Sima del Elefante (TE18-19), Atapuerca (Burgos, Lombrera-Hermida et al. 2011; López-García et al. 2011b); Prádena (Segovia, Sevilla 1988); Guardo (Palencia, Sevilla 1988); Áridos (Madrid, Blain et al. 2014; López-Martínez 1980); Sima del Elefante TELRU, Atapuerca (Burgos, Carbonell et al. 2008; Galán et al. 2016a); Pontón de la Oliva (Madrid, Sesé & Ruiz-Bustos 1992).....76

Tabla 7. Resumen de las aproximaciones paleoambientales realizadas sobre TD, basadas en empleo de diferentes proxies (modificado de Expósito et al. 2015).....78

Capítulo 5. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y el nivel GIIIa de Trinchera Galería.....81

Tabla 1. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, ro: rostro; mx: maxila, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, md (ra): rama mandibular, i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, esc: escápula, hu: húmero, ra: radio, mtecp: metacarpo, fe: fémur, fr: fragmento, diap: diáfisis.....87

Tabla 2. Presencia en términos de NR (número de restos) y MNI (número mínimo de individuos) de cada taxón de murciélago identificado en las distintas unidades.....88

Tabla 3. Medidas molares (en mm) de las especies de murciélagos identificadas; N: número de especímenes; Min: mínimo; Max: máximo; M: media; SE: error estándar; SD: desviación estándar.....90

Tabla 4. Porcentajes de preferencia por cada tipo de hábitat atribuidos a cada especie de acuerdo con Dietz et al. (2009); Palomo et al. (2007). AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.....97

PARTE 3. Los yacimientos de Aragón

Capítulo 6. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Superior del yacimiento de la Cueva Aguilón P7 (Zaragoza, España).....103

Tabla 1. Medidas de los especímenes de quirópteros fósiles del yacimiento Aguilón P7. Las medidas están expresadas en milímetros; elem: elemento; n: número de elementos medidos; min: valor mínimo; max: valor máximo; M: media; SD: desviación estándar.....115

Tabla 2. Notas sintéticas sobre la distribución actual, las preferencias de hábitat y los tipos de refugio habituales para las especies de murciélagos consideradas en este trabajo; m a.s.l.: metros sobre el nivel del mar. Datos obtenidos de Palomo et al. (2007).....117

Tabla 3. Índices de presencia cuantitativos para los taxones que componen el conjunto de quirópteros fósiles de Aguilón P7, y distribución por hábitats (de acuerdo con Palomo et al. 2007). NISP: número de especímenes identificados; MNI: número mínimo de individuos; OD: abierto y seco; OH: abierto y húmedo; Wo: bosque/márgenes de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua.....118

Tabla 4. Datos cuantitativos para la composición osteológica del conjunto total de quirópteros fósiles de Aguilón P7; n: número de elementos; %: porcentaje que representa cada elemento sobre el total de la muestra.....119

Tabla 5. Asociaciones fósiles del Pleistoceno Superior ibérico (MIS 3). Datos obtenidos de Burjachs et al. (2012), López-García (2008), López-García et al. (2012a, b, 2014a); Sevilla (1988).....122

Capítulo 7. Los Batanes (Biescas, España), un refugio para los murciélagos de herradura en los Pirineos durante el Pleistoceno final.....125

Tabla 1. Presencia en términos de NISP (número de especímenes identificados) y MNI (número mínimo de individuos de cada taxón identificado).....131

Tabla 2. Lista de material recuperado de cada taxón de quiróptero; Elem: elemento; Lat (lateralidad); n: número de especímenes; abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.....135

Tabla 3. Caracterización biométrica de los dientes y humeros de los quirópteros fósiles de la Cueva de Los Batanes; Elem: elemento; Meas: medida; n: número de especímenes medidos; min: valor mínimo de la muestra (mm); max: valor máximo de la muestra (mm); M: valor medio (mm); SE: error estándar (mm); SD: desviación estándar (mm). Abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.....138

Tabla 4. Abundancia relativa de los principales elementos esqueléticos recuperados en los Batanes y asignados al género *Rhinolophus*; Elem: elemento; Ri: abundancia relativa de elementos en la muestra; Ni: mínimo número de elementos en la muestra; Ei: número de elementos en un individuo. Abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.....140

Capítulo 8. Nuevos hallazgos de restos de quirópteros fósiles y subfósiles en las sierras interiores del Pirineo aragonés.....143

Tabla 1. Lista de material estudiado, n: número de elementos, elem: elemento, cr: cráneo, mx: maxilar, I: incisivo superior, C: canino superior, P: premolar superior, M: molar superior, md: mandíbula, i: incisivo inferior, c: canino inferior, p: premolar inferior, m: molar inferior, co: cóclea, at: atlas, ax: axis, clav: clavícula, esc: escápula, est (ma): manubrio esternón, est (b): cuerpo esternón, hu: húmero, ra: radio, mtcp: metacarpo, mtpd: metapodial, pelv: pelvis, sac: sacro, fe: fémur, ti: tibia, fi: fibula, vert: vértebra, cost: costilla, fr: fragmento...158

Tabla 2. Molar measurements (in mm) of the identified bat species; n: number of specimens; min: minimum; max: maximum; M: media; SE: standard error; SD: standard deviation.....159

Tabla 3. Mínimo número de individuos por taxón y yacimiento: sin paréntesis, individuos recuperados del relleno sedimentario; entre paréntesis, individuos hallados en superficie.....162

Tabla 4. Número de individuos que pueden asignarse a un grupo de edad en base al desgaste dental mostrado; a: subadulto (sin desgaste dental); b: adulto (desgaste dental moderado); c: adulto mayor (desgaste dental intenso); sedim.: sedimento; superf.: superficie.....	164
---	-----

PARTE 4. Discusión y conclusiones generales de la tesis

Capítulo 9. Discusión general.....	167
Tabla 1. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Inferior de la mitad norte de la península ibérica.....	174
Tabla 2. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Medio de la mitad norte de la península ibérica.....	175
Tabla 3. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Pleistoceno Superior de la mitad norte de la península ibérica.....	177
Tabla 4. Presencia de quirópteros fósiles en el registro del Holoceno de la mitad norte de la península ibérica....	178
Tabla 5. Presencia del complejo de especies <i>Myotis myotis/Myotis blythii</i> en el registro del Cuaternario de la península ibérica.....	182
Tabla 6. Síntesis de los principales métodos de aproximación paleoclimática y paleoambiental empleados en asociaciones fósiles de pequeños vertebrados, y adecuación de su uso a las asociaciones fósiles de quirópteros.....	184
Tabla 7. Relación entre diversidad en la asociación de quirópteros y tipo de ocupación humana en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca; presencia de las especies de quirópteros más frecuentes en los yacimientos (<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> , <i>Rhinolophus mehelyi</i> , <i>Rhinolophus mehelyi/euryale</i> , <i>Myotis myotis</i> , <i>Myotis myotis/blythii</i> , <i>Miniopterus schreibersii</i>); N sp: número de especies de quirópteros; spt: número de especies de quirópteros termófilas; ocup <i>M. myotis</i> : tipo de uso de la cueva de la especie <i>M. myotis</i> ; ocup. humana: tipo de uso de la cueva por parte de la población humana; ind: industria lítica.....	188

Índice de Figuras

<u>Capítulo 1. Introducción</u>	1
Figura 1. Anatomía básica de los quirópteros; 1: cráneo; 2: mandíbula; 3: escápula; 4: húmero; 5: radio; 6: ulna; 7: metacarpo II; 8: falanges; 9: pelvis; 10: fémur; 11: tibia; 12: fibula; 13: espolón; 14: dedo I; 15: dedo II; 16: dedo III; 17: dedo IV; 18: dedo V; 19: dactilopatagio; 20: plagiopatagio; 21: uropatagio; 22: cola. Modificado de de Paz & Benzal (1990).....	2
Figura 2. Árbol filogenético de los mamíferos, con los cuatro clados principales de mamíferos placentados (Afrotheria, Xenarthra, Laurasiatheria y Euarchontoglires) y la posición del orden Chiroptera (modificado de Foley et al. 2016).....	4
Figura 3. Relaciones filogenéticas e historia evolutiva del orden Chiroptera. Subórdenes tradicionales; 1: Megachiroptera; 2: Microchiroptera; subórdenes según Teeling et al. (2005); 3: Yinpterochiroptera; 4: Yangochiroptera. Modificado de Simmons (2005) y Teeling et al. (2005).....	5
Figura 4. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Inferior con registro fósil de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Atapuerca (Sima del Elefante, Galán et al. 2016a; Gran Dolina, Capítulo 4); 2: Pontón de la Oliva (Sesé & Ruiz-Bustos 1992); 3: Almenara-Casablanca (Agustí et al. 2011); 4: Quibas (Sevilla et al. 2014); 5: Cueva Victoria (Sevilla 2012); 6: El Chaparral (Giles-Pacheco et al. 2011).....	7
Figura 5. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Medio con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: El Guardo (Sevilla 1988); 2: Atapuerca (Sima del Elefante, López-García et al. 2011b; Gran Dolina, Capítulo 4; Galería-Zarpazos, Capítulo 5; Cuenca-Bescós & García, 2007; Galindo-Pellicena et al. 2011); Sima de los Huesos, Capítulo 5); 3: Mollet (López-García et al. 2014c; Maroto et al. 2012); 4: Prádena (Sevilla 1988); 5: Cova del Rinoceront (Daura et al. 2015); 6: El Congosto (Alberdi et al. 1977) y Áridos-1 (López-Martínez 1980); 7: Son Bou (Reumer 1982); 8: La Salema (Marquina-Blasco et al. 2016); 9: Las Yedras (Sevilla 1988); 10: Las Grajas (Sevilla 1988); 11: El Higuero (Sevilla 1988).....	8
Figura 6. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Pleistoceno Superior con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Valdavara-1 y 3 (López-García et al. 2011a; Vaquero et al. 2018); 2: Las Caldas (Laplana et al. 2006); 3: Cueva de las Aguas (Sesé 2016); 4: Cueva de Covalejos (Sesé 2005); 5: El Castillo (Sesé 2017); 6: El Mirón (Cuenca-Bescós et al. 2009); 7: Ventalaperra (Murelaga et al. 2007); 8: Laminak (Pemán 1994); 9: Erralla (Pemán 1985); 10: Labeko Koba (Pemán 2000), Lezetxiki (Altuna 1972); 11: Aitzbitarte (Altuna 1972); 12: Amutxate (Sesé 2014); 13: Atapuerca (El Portalón, López-García et al. 2010b; El Mirador, Bañuls-Cardona et al. 2017); 14: Cueva Millán (Álvarez et al. 1992); 15: Estebanvela (Sesé 2007); 16: Pinilla del Valle (Camino, Arsuaga et al. 2012; Cueva de la Buena Pinta, Baquedano & Laplana 2006); 17: Villacastín (Arribas 1994); 18: El Reguerillo (Sevilla 1988); 19: PRERESA (Sesé et al. 2011); 20: Los Casares (Míngo-Álvarez et al. 2014); 21: Aguilón P7 (Galán et al. 2016b); 22: Los Batanes (Galán et al. 2018a); 23: Cueva de los Moros de Gabasa (Blasco-Sáncho 1995); 24: Cova Colomera (López-García & Cuenca-Bescós 2010); 25: Xaragalls (López-García et al. 2012a), Gals Carboners (López-García et al. 2014a); 26: Olopte (López-García 2008); 27: Cova de l'Arbreda (Alcalde & Galobart 2002; López-García & Cuenca-Bescós 2010); 28: Teixoneres (López-García et al. 2012b, 2014b); 29: Abric Romaní (Burjachs et al. 2012); 30: macizo del Garraf (Villalta & Crusafont 1950), Cova del Rinoceront (Daura et al. 2015); 31: Cova del Gegant (López-García et al. 2014b), Cova del Muscle (López-García 2008); 32: Maltravieso-Chimeneas (Bañuls-Cardona et al. 2012); 33: Cova Negra (Guillem 2009); 34: La Carihuela (Sevilla 1988); 35: Cueva del Agua (Sevilla 1988); 36: Zafarraya (Barroso-Ruiz et al. 2003; Barroso & Desclaux 2006); 37: Gorhams Cave (López-García et al. 2011c).....	9

Figura 7. Localización geográfica de los yacimientos ibéricos del Holoceno con registro de quirópteros (círculos rojos: localidades previas; círculos blancos: aportaciones de esta tesis). 1: Valdavara-1 (López-García et al. 2011a); 2: El Mirón (Cuenca-Bescós et al. 2009); 3: Ekain (Zabala 1984) y Urtiagako Leizea (Altuna 1972); 4: Marizulo (Altuna 1972); 5: El Mirador (Bañuls-Cardona et al. 2017); 6: Secús (cuevas B-9 y B-8, Capítulo 8); 7: Lecherines (cueva D-2, Capítulo 8); 8: Cova Colomera (Oms et al. 2009); 9: Cova de la Guineu (Galobart et al. 1991); 10: Can Sadurní (Millán & Blanch 1989); 11: Cueva de la Buena Pinta (Baquedano & Laplana 2006); 12: cueva de la Ventana (Sánchez-Marco et al. 2005); 13: La Sarsa (Sevilla 1988) y Cova Bolomini (Guillem 1999); 14: Cova de les Cendres (Guillem 1999).....10

Figura 8. Proceso de transporte de las muestras desde la excavación arqueológica hasta el centro de lavado-tamizado en Atapuerca; a: excavación del yacimiento de la Gran Dolina; b: acumulación de las muestras de sedimento extraído en la excavación almacenadas en sacos; c: etiqueta de una muestra de sedimento correspondiente a la campaña de excavación del año 2014, procedente del yacimiento Trinchera-Dolina, unidad TD10.3, cuadro H13 y profundidad 240-250 cm; d: organización de los sacos de sedimento en el centro de lavado-tamizado, agrupados por yacimientos y distribuidos en cuadrículas. Autoría fotos: Julia Galán, Carmen Núñez, Mercedes Conde.....12

Figura 9. Procesado de las muestras de sedimento el centro de lavado-tamizado en Atapuerca; a: llenado de cubos; b: remojo de las muestras; c: estructura de andamios para sostener los puestos de lavado-tamizado, cada uno formado por una columna de tamices y dos mangueras ; d: volcado de cubos de muestra húmeda sobre la columna de tamices; e: eliminación de la matriz arcillosa con la ayuda de la corriente de agua para obtener el concentrado de sedimento formado por pequeños clastos y restos fósiles; f: secado de cada muestra de concentrado de sedimento. Autoría fotos: José Luis Barco, Mercedes Conde.....13

Figura 10. Procesado de las muestras en la Universidad de Zaragoza; a: muestra para triado, compuesta por pequeños clastos y fragmentos fósiles; b: triado de las muestras con lupa binocular; c: restos fósiles de quirópteros triados; d: toma de imágenes de los restos con cámara digital acoplada a la lupa binocular; e: toma de medidas de los restos con calibre electrónico.....15

Figura 11. Esqueleto craneal; a: serie dental superior derecha en vista oclusal; 1, metastilo; 2, parastilo; 3, metacresta; 4, paracresta; 5, metacono; 6, paracono; 7, protocono; 8, cingulo; b: serie dental inferior derecha en vista oclusal; 1, talónido; 2, trigónido; 3, hipoconúlido; 4, entocónido; 5, entocréstida; 6, metacónido; 7, paracónido; 8, hipocónido; 9, paracónido; 10, cingulo; c: cráneo en vista ventral y dorsal; 1, premaxilar; 2, maxilar; 3, arco cigomático; 4, lámina horizontal del palatino; 5, coana; 6, cóclea; 7, forámen magnum; 8, escotadura nasal; 9, rostro; 10, cavidad craneal; d: mandíbula derecha en vista posterior y labial; 1, proceso coronoides; 2, proceso articular; 3, proceso angular; 4, rama mandibular; 5, cresta masetérica; 6, cuerpo mandibular; 7, forámen mentoniano. Escala=1 mm.....16

Figura 12. Esqueleto postcraneal, principales huesos descritos; a: clavícula derecha, vista superior e inferior; 1, extremo esternal; 2, extremo acromial; b: escápula derecha, vista dorsal y ventral; 1, borde superior; 2, ángulo superior; 3, espina; 4, fosa supraespinal; 5, fosa infraespinal; 6, borde medial; 7, ángulo inferior; 8, borde lateral; 9, cavidad glenoidea; 10, proceso coracoide; 11, acromion; 12, muesca supraescapular; c: esternón; 1, manubrio; 2, cuerpo esternón; d: húmero derecho en vista externa e interna; 1, troquíter; 2, cresta pectoral; 3, diáfisis; 4, fosa radial; 5, epicóndilo; 6, cóndilo; 7, tróclea; 8, proceso estiloide; 9, epitroclea; 10, fosa antecubital; 11, fosa lateral; 12, cresta ventral; 13, cresta dorsal; 14, troquín, 15, cabeza; e: radio derecho en vista ventral y dorsal; 1, barra longitudinal; 2, superficie articular; 3, fosa de inserción del bíceps; 4, barra transversal; 5, engrosamiento de la barra longitudinal; 6, proceso proximal; 7, diáfisis; 8, apófisis ulnar; f: epífisis proximal del segundo metacarpo derecho; g: epífisis proximal del tercer metacarpo derecho; h: epífisis proximal del cuarto metacarpo derecho; i: epífisis proximal del quinto metacarpo derecho; j: pelvis derecha en vista lateral y mesial; 1, ilio; 2, espina púbica; 3, púbis; 4, isquío; 5, acetábulo; 6, foramen obturador; k: fémur derecho en vista ventral y dorsal; 1, cabeza; 2, trocánter menor; 3, trocánter mayor; 4, cresta medial; 5, cresta lateral; 6, diáfisis; 7, cóndilo medial; 8, cóndilo lateral; l: tibia derecha en vista dorsal y ventral; 1, cóndilo lateral; 2, tuberosidad; 3, cóndilo medial; 4, diáfisis; 5, maléolo medial. Escala=2 mm.....17

PARTE 1. Biometría de poblaciones actuales de *Myotis myotis*/*Myotis blythii*

Capítulo 2. Biometría craneal del complejo *Myotis myotis*/*Myotis blythii* en la península ibérica: nuevos data para el estudio del registro fósil.....19

Figura 1. Distribución geográfica actual de las dos especies de murciélagos ratoneros estudiadas en este trabajo. Basado en Dietz et al. (2009) y la EMMA Database de la Societas Europaea Mammalogica (European-mammals 2017, www.european-mammals.org)20

Figura 2. Esquema de los 34 parámetros medidos en los cráneos del género *Myotis* (Chiroptera, Mammalia) en este trabajo (descripción de las abreviaturas en la sección “Material and Methods”); a: medidas tomadas en el cráneo, en vistas dorsal y ventral; b, medidas tomadas en la mandíbula, en vistas lateral y posterior; c: medidas tomadas en los molares, en vista oclusal, para la serie dental superior (arriba) y la serie dental inferior (abajo).23

Figura 3. Reasignación de los especímenes de la muestra; a, gráfico de dispersión de puntos, relación entre CrL (longitud total del cráneo, en mm) y CM3 (longitud total de la serie dental superior, en mm), los especímenes originalmente asignados a *M. blythii* en puntos grises, los originalmente asignados a *M. myotis* en puntos negros; b, gráfico de dispersión de puntos, relación entre M1(L1) (longitud máxima del primer molar superior, en mm) and M2(L1) (longitud máxima del segundo molar superior, en mm), los especímenes reasignados mediante las medidas craneales a *M. blythii* en puntos grises, los reasignados a *M. myotis* en puntos negros, los especímenes con tamaño craneal dentro de la variación de *M. blythii* pero el tamaño de los molares dentro de la variación de *M. myotis* en círculos blancos.....25

Figura 4. Gráficos de dispersion de los PCA; a: análisis del craneo; b: análisis de la mandíbula; c: análisis de la serie molar superior; d: análisis de la serie molar inferior. Se han empleado como ejes los componentes principales primero y segundo; escala de valor propio; elipses del 95 % de confianza de cada grupo representadas; *M. blythii* en puntos grises, *M. myotis* en puntos negros, individuos anómalos en círculos blancos.....29

Figura 5. Diagramas de caja de los índices que expresan las mayores diferencias entre las dos especies; *M. myotis* en gris oscuro, *M. blythii* in gris claro; los puntos negros representan valores atípicos.....30

PARTE 2. Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca

Capítulo 3. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Inferior de la Unidad Inferior Roja de Sima del Elefante (Atapuerca, España).....37

Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de la Sima del Elefante; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca (modificado de Ortega et al. 2013); c: perfil estratigráfico simplificado de la Sima del Elefante (modificado de Cuenca et al. 2013); d: columna estratigráfica de la secuencia de TELRU (modificado de Blain et al. 2010)....39

Figura 2. Restos fósiles de quirópteros de la Unidad Roja Inferior de la Sima del Elefante. *M. myotis*, a: fragmento de maxila izquierda (TE9c); b: M1 izquierdo (TE9c); c: mandíbula izquierda fragmentada (TE9c); d: epífisis distal de húmero izquierdo (TE9c); e: M2 derecho (TE9c). *M. schreibersii*, f: mandíbula izquierda (TE9c); g: epífisis distal de húmero izquierdo (TE9c). *R. ferrumequinum*, h: mandíbula izquierda fragmentada (TE9c).....43

Figura 3. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis*/*Myotis blythii*; a: especímenes fósiles de TD; b: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); c: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.....45

Figura 4. Resultados de la ponderación de hábitats. OD: hábitat abierto y seco; OH: hábitat abierto y húmedo; Wo: hábitat de bosque/margen de bosque; Ro: roquedal.....50

Capítulo 4. Los quirópteros del Pleistoceno Inferior y Medio de la secuencia de la Gran Dolina.....53

Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de la Gran Dolina; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca y emplazamiento de los principales yacimientos (modificado de Ortega et al. 2013); c: perfil estratigráfico simplificado de la Gran Dolina (modificado de Rodríguez et al. 2011; Campaña et al. 2015); d: columna estratigráfica de la secuencia de la Gran Dolina (modificado de Campaña et al. 2015; datación TD4 de Álvarez-Posada et al. 2018).....55

Figura 2. Ejemplo de restos craneales del orden Chiroptera de TD; a: C (I), *Rhinolophus ferrumequinum* (TD5); b: fragmento mandíbula (D) con p4, *R. ferrumequinum* (TD10); c: fragmento maxila (I) con M2-M3, *Rhinolophus mehelyi* (TD6); d: fragmento bulla timpánica, cóclea (I), *R. mehelyi* (TD3-4); e: fragmento maxila (D) con P4-M1, *Myotis myotis* (TD6); f: mandíbula (I) con m2-m3, *M. myotis* (TD5); g: fragmento mandíbula (I) con m1-m3, *Myotis bechsteini* (TD5); h: mandíbula (I) con m1-m3, *Myotis capaccinii* (TD6); i: M2 (I), *Myotis nattereri* (TD5); j: fragmento maxila (D) con M1-M2, *Plecotus austriacus* (TD8); k: C (D), *P. austriacus* (TD5); l: mandíbula (I) con m2-m3, *Miniopterus schreibersii* (TD6); m: m1 (I) *Barbastella barbastellus* (TD5). Escala=1 mm.....62

Figura 3. Representation of the mean, the standard deviation and the minimum and maximum values for the length (in mm) of the three upper molars, M1 (L), M2 (L) and M3 (L), and the three lower molars, m1 (l), m2 (l) and m3 (l) of specimens of the *Myotis myotis/Myotis blythii* complex; a: fossil specimens from TD; b: extant individuals of *M. myotis* (data of Galán et al. 2018b); c: extant individuals of *Myotis blythii* (data from Galán et al. 2018b); n: number of measurements taken.....64

Figura 4. Ejemplo de restos postcraneales del orden Chiroptera de TD. *Myotis myotis*, a: epífisis distal (I) de húmero (TD10); b: epífisis proximal (D) de radio (TD10); c: epífisis proximal (I) de fémur (TD6). *Rhinolophus mehelyi*, d: epífisis distal (I) de húmero (TD5); e: epífisis proximal (D) de radio (TD6); f: epífisis proximal (D) de fémur (TD6). *Miniopterus schreibersii*, g: epífisis distal (I) de húmero (TD3-4); h: epífisis proximal (I) de radio (TD6); i: epífisis proximal (I) de fémur (TD6). *Plecotus austriacus*, j: epífisis distal (D) de húmero (TD6). *Myotis capaccinii*, k: epífisis distal (D) de húmero (TD6). *Barbastella barbastellus*, l: epífisis distal (D) de húmero (TD6). Escala=1mm.....69

Figura 5. Abundancia de restos del orden Chiroptera a lo largo de la secuencia de TD; NMI/Kg: mínimo número de individuos por Kg de muestra procesado; NR/Kg: número de restos de quirópteros por Kg de muestra procesado.....71

Figura 6. Composición del registro de cada unidad litoestratigráfica en términos de abundancia relativa (Ri) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra (la unidad TD7 ha sido excluida del análisis por la escasez de restos registrados, un único espécimen); mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; co: cóclea; clav: clavícula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2° a 5°; fe: fémur; ti: tibia.....72

Figura 7. Porcentaje (%) que representa cada grupo de edad basado en el desgaste dental (subadultos, adultos, adulto mayores) en cada especie a lo largo de las sucesivas unidades litoestratigráficas de TD. La unidad TD7 ha sido excluida del análisis por la escasez de restos registrados (un único espécimen).....73

Figura 8. Indicadores de paleodiversidad y paleoambiente analizados sobre la asociación de quirópteros de TD. N: número de especies; H': índice de Shannon-Wiener; % espd: porcentaje que representa los individuos de la especie más abundante sobre el total; n espa: número de especies accidentales (menos de 10 individuos en todas las unidades); n espt: número de especies termófilas; h: porcentajes atribuidos a cada tipo de hábitat mediante la

aplicación del método de ponderación de hábitats; AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.....74

Capítulo 5. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos y el nivel GIIIa de Trinchera Galería.....81

Figura 1. Situación geográfica de los yacimientos de la Sima de los Huesos y Trinchera Galería; a: localización de la Sierra de Atapuerca (Burgos) en la península ibérica; b: esquema en planta del sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca y emplazamiento de los principales yacimientos (modificado de Ortega et al. 2013).....82

Figura 2. Geología del yacimiento de la Sima de los Huesos (SH); a: topografía (alzado) de la cavidad; b: esquemas de la litoestratigrafía descrita en sucesivos perfiles; c: columna estratigráfica de síntesis del yacimiento de la Sima de los Huesos. 1: espeleotema; 2: arcillas; 3: arcillas con guano de murciélago; 4: margas; 5: arenas; 6: bloques desprendidos de la pared calcárea. Modificado de Arsuaga et al. (2014).....84

Figura 3. Geología del yacimiento Trinchera Galería (TG) (modificado de Pérez-González et al. 1999; Falguères et al. 2013); a: sección de la cavidad kárstica colmatada; b: columna estratigráfica del yacimiento. 1: espeleotema; 2: suelo (proceso edáfico); 3: arcillas; 4: arcillas con guano de murciélago; 5: margas; 6: arenas; 7: gravas; 8: cantos.....85

Figura 4. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: *M. myotis* fósiles de SH; b: *M. blythii* fósiles de SH; c: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); d: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.....91

Figura 5. Representación de la media, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo para la longitud (en mm) de los tres molares superiores, M1 (L), M2 (L) y M3 (L), y los tres molares inferiores, m1 (l), m2 (l) y m3 (l) de especímenes del complejo *Myotis myotis/Myotis blythii*; a: especímenes fósiles de TG; b: individuos actuales de *M. myotis* (datos de Galán et al. 2018b); c: individuos actuales de *M. blythii* (datos de Galán et al. 2018b); n: número de medidas tomadas.....92

Figura 6. Ejemplo de restos craneales y postcraneales del orden Chiroptera de SH; a: M3 (I), *Rhinolophus mehelyi* (LU6-6); b: rama mandibular (D), *R. mehelyi* (LU6-6); c: M1 (D), *Myotis myotis* (LU6-6); d: m2 (D), *Miniopterus schreibersii* (LU6-6); e: fémur (D), *M. schreibersii* (LU-6); f: maxilar (I), *R. mehelyi* (LU-11); g: mandíbula (D) con m1, m2 y m3, *Rhinolophus euryale* (LU-11); h: maxilar (I), *Myotis blythii* (LU-11); i: fragmento mandíbula infantil (D) con dentición decidua, *M. myotis/blythii* (LU-11); j: maxilar (I) con P3, P4, M1 y M2, *M. schreibersii* (LU-11). Escala=1 mm.....93

Figura 7. Ejemplo de restos craneales y postcraneales del orden Chiroptera de TG (GIIIa), especie *Myotis myotis*; a: fragmento de cráneo; b: fragmento maxilar (D) con M2 y M3; c: mandíbula (D) con p4, m1, m2 y m3; d: epífisis proximal de húmero (D); e: epífisis distal de radio (I). Escala=1 mm.....94

Figura 8. Composición del registro de cada unidad litoestratigráfica en términos de abundancia relativa (Ri) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra; cr: cráneo; mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; bu: bulla timpánica; est: esternón; clav: clavícula; esc: escápula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2º a 5º; fe: fémur; tí: tibia.....96

Figura 9. Porcentaje (%) que representa cada grupo de edad basado en el desgaste dental (subadulto, adulto, adulto mayor) en cada especie en las tres unidades estudiadas.....96

Figura 10. Indicadores de paleodiversidad y paleoambiente analizados sobre la asociación de quirópteros de cada unidad. N: número de especies; H': índice de Shannon-Wiener; % espd: porcentaje que representa los

individuos de la especie más abundante sobre el total; n espa: número de especies accidentales (menos de 10 individuos en todas las unidades); n espt: número de especies termófilas; h: porcentajes atribuidos a cada tipo de hábitat mediante la aplicación del método de ponderación de hábitats; AS: ambiente abierto y seco; AH: ambiente abierto y húmedo; Bo: ambiente de bosque y de transición; Ac: ambiente acuático y de borde; Ro: ambiente de roquedal.....97

PARTE 3. Los yacimientos de Aragón

Capítulo 6. Los murciélagos fósiles del Pleistoceno Superior del yacimiento de la Cueva Aguilón P7 (Zaragoza, España).....103

Figura 1. Localización geográfica y geológica del yacimiento Aguilón P7, modificado de Cortés-Gracia & Casas-Sainz (1996).....105

Figura 2. Topografía (vista en planta) de la cueva P7 de Aguilón y la cuadrícula de excavación. Los siguientes sectores fueron distinguidos: E: entrada, P: pendiente, C: centro y H: hiedra en la zona exterior de la sala de entrada; y sectores G: galería y F: fondo en la galería interna. Modificado de Gisbert & Pastor (2009); Cuenca-Bescós et al. (2010a).....106

Figura 3. Anatomía del esqueleto cranial de los quirópteros. A. Vista lateral del cráneo y la hemimandíbula, y vista ventral del cráneo, modificado de Benzal & de Paz (1990); B. Vista oclusal de un molar superior (izquierda) y un molar inferior (derecha), modificado de Sevilla (1988); abreviaturas anatómicas en apartado 3.1. Abbreviations.....107

Figura 4. Restos craneales fósiles de quirópteros del yacimiento Aguilón P7. A: C (Derecho) de *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/257); B: C (Izquierdo) de *Myotis emarginatus* (MPZ 2014/278); C: C (I) de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/286); D: C (D) de *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/290); E: fragmento de maxilar (D) de *Rhinolophus hipposideros* (MPZ 2014/240); F: fragmento de maxilar (D) de *Myotis myotis* (MPZ 2014/271); G: M2 (D) de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/285); H: mandíbula (I) de *R. ferrumequinum* (MPZ 2014/241); I: p4 (I) de *M. gr. myotis/blythii* (MPZ 2014/265); J: fragmento de mandíbula (I) de *Myotis daubentonii* (MPZ 2014/279).....110

Figura 5. Epífisis distales de húmeros de quirópteros fósiles del yacimiento Aguilón P7. A: epífisis distal de húmeros (Izquierdo) de *Myotis* cf. *bechsteini* (MPZ 2014/282); B: epífisis distal de húmeros (I) de *Myotis emarginatus/daubentonii* (MPZ 2014/281); C: epífisis distal de húmeros (I) de *Hypsugo savii* vel. *Pipistrellus* gr. *kublii/nathusii* (MPZ 2014/287); D: epífisis distal de húmeros (I) de *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/288).....111

Figura 6. Composición del paisaje por porcentajes representados por cada hábitat, inferido a partir del conjunto de quirópteros fósiles de Aguilón P7 (excluyendo el material del sector F). OD: abierto seco; OH: abierto húmedo; Wo: bosque/márgenes de bosque; Ro: roquedal; Wa: agua. Los taxones más abundantes en la asociación son A: *Rhinolophus ferrumequinum*; B: *Myotis myotis*; C: *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*.....121

Capítulo 7. Los Batanes (Biescas, España), un refugio para los murciélagos de herradura en los Pirineos durante el Pleistoceno final.....125

Figura 1. Yacimiento de los Batanes; a: localización geográfica de la cueva; b: topografía de la Cueva de los Batanes (perfil), con la localización de los restos fósiles (mapa topográfico proporcionado por el CEA, realizado por M. Gisbert).....127

Figura 2. Mapa geológico del valle del Gállego; 1: granitos; 2: Devónico; 3: Cretácico; 4: Paleógeno; 5: Cuaternario; MIE: máxima extensión glacial local (previo al LGM global); estrella: Cueva de los Batanes. Modificado de Ríos-Aragües et al. (1987); Gil-Peña et al. (1996); Palacios et al. (2015).....129

Figura 3. Especímenes fósiles de *Rhinolophus euryale* de la Cueva de los Batanes; a: mx con P4-M3 (Izquierdo) 2017/1144 en vista oclusal (arriba) y labial (abajo); b: C (I) 2017/1145 en vista labial (arriba a la izquierda), lingual (arriba a la derecha) y oclusal (abajo); c: md con p4-m3 (I) 2017/1146 en vista oclusal (a la izquierda) y labial (a la derecha); d: p ring 2017/1147 en vista anterior (arriba) y posterior (abajo); e: hu (I) 2017/1149 en vista externa (arriba) e interna (abajo); f: sca (I) 2017/1148 en vista externa (arriba), dorsal (segunda arriba), interna (segunda abajo) y ventral (abajo); g: fe (Derecho) 2017/1150 en vista posterior (arriba) y anterior (abajo); ver abreviaturas anatómicas en apartado 3.3. Abbreviations.....132

Figura 4. Especímenes fósiles de *Rhinolophus ferrumequinum* de la Cueva de los Batanes; a: md con m2 (Derecha) 2017/1151 en vista oclusal (a la izquierda) y labial (a la derecha); b: dep hu (Izquierdo) 2017/ 1152 en vista externa (a la izquierda) e interna (a la derecha). Especímenes fósiles de cf. *Miniopterus schreibersii* de la cueva de los Batanes; c: sca (I) 2017/1153 en vista ventral (a la izquierda), interna (segundo izquierda), dorsal (segundo derecha), y externa (a la derecha). Especímenes fósiles de *Myotis* sp. fossil de la cueva de los Batanes Cave; d: dep hu (D) 2017/1154 en vista externa (a la izquierda) e interna (a la derecha).....134

Figura 5. Gráficos de puntos de comparación de las longitudes anteroposteriores (L) de los molares superiores e inferiores de los especímenes de *Rhinolophus* de la Cueva de Los Batanes y especímenes actuales en las colecciones de referencia (véase párrafo 3.2. Identification and description of the bat remains). Los círculos y cuadrados representan el valor medio para cada grupo, las líneas representan la desviación estándar, en mm. Abreviaturas anatómicas en párrafo 3.3. Abbreviations.....136

Figura 6. Principales anotaciones tafonómicas. Coloración de los huesos; a: mandíbula marrón anaranjada de *Rhinolophus euryale*; b: mandíbula beige de *R. euryale*; c: mandíbula blanca de *R. euryale*. Alteración superficial de los huesos; d: mandíbula de *R. euryale* con hueso y esmalte sin alterar; e: mandíbula de *R. euryale* con hueso afectado por descamación superficial, pero no el esmalte; f: descamación superficial y marcas de disolución en una epífisis distal de húmero de *R. euryale*. Desgaste dental; g: espécimen subadulto de *R. euryale*, el m2 no muestra desgaste; h: espécimen adulto de *R. euryale*, el m2 muestra un desgaste notable de la superficie oclusal; i: espécimen adulto de *Rhinolophus ferrumequinum*, el m2 muestra un desgaste notable de la superficie oclusal.....139

Capítulo 8. Nuevos hallazgos de restos de quirópteros fósiles y subfósiles en las sierras interiores del Pirineo aragonés.....143

Figura 1. Localización de los yacimientos cuaternarios en los Pirineos y áreas próximas con registro de quirópteros fósiles y/o subfósiles. 1: Laminak II; 2: Lezetxiki; 3: Ekain; 4: Urriaga; 5: Cueva de Erralla; 6: Cueva de Amutxate; 7: Marizulo; 8: Aitzbitarte IV; 9: Los Batanes; 10: Cueva de los Moros de Gabasa; 11: Cova Colomera; 12: Olopte B; 13: Mollet I; 14: Grotte Bourrouilla; 15: Puits Schatzi; 16: Gouffre TP 11 des Toupiettes; 17: Grotte d'Eséluges; 18: Gerde; 19: Grotte d'Espèche; 20: Grotte de Gargas; 21: Puits de Peyreignes; 22: Grotte de Vida Tripa; 23: Caune de l'Arago; 24: B-9; 25: B-8; 26: A-99 Cueva de los Osos; 27: D-2; 28: A-113 Sima del Baste; 29: C-11 Cueva de los Bucardos.....145

Figura 2. Localización en detalle de las cavidades prospectadas y presentadas en este trabajo. Sistema de coordenadas UTM, cuadrícula 30T.....146

Figura 3. Yacimientos de la Sierra de Secús; a: camino de ascenso a los yacimientos desde el campamento base; b: Campamento base donde se realizó parte del trabajo de procesamiento de sedimento: lavado-tamizado, secado y triado; c: apertura de la cueva B-9 (Cueva de la Brecha del Rincón); d: apertura de la cueva B-8 vista desde la entrada de la cueva B-9.....147

Figura 4. Topografía de la cueva B-9 (Brecha del Rincón); a: localización de la sala próxima a la entrada donde se extrajo sedimento; b: área de recolección de quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....148

Figura 5. Topografía de la cueva B-8, con la localización de los puntos donde se extrajo sedimento. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....	148
Figura 6. Yacimientos del sistema kárstico de Lecherines; a: panorámica del área de Lecherines; b: apertura de la cueva C-11 (Cueva de los Bucardos); c: apertura de la cueva A-99 (Cueva de los Osos); d: apertura de la cueva D-2.....	149
Figura 7. Topografía de la cueva C-11 (Cueva de los Bucardos), con la localización del área de recolección de los quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....	150
Figura 8. Topografía de la cueva A-99/A-31 (Cueva de los Osos), con la localización del área de recolección del quiróptero hallado en superficie. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....	151
Figura 9. Topografía de la cueva A-113 (Sima del Baste), con la localización de las áreas de recolección de los quirópteros hallados en superficie. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....	151
Figura 10. Topografía de la cueva D-2, con la localización del área donde se extrajo sedimento y los restos de quirópteros en superficie fueron recogidos. Mapa topográfico realizado por M. Gisbert.....	152
Figura 11. Ejemplo de restos esqueléticos del orden Chiroptera de las cuevas prospectadas; a: fragmento maxila (D) con M2, <i>Myotis mystacinus</i> (sedimento cueva B-9); b: mandíbula (D) con m2-m3, <i>Myotis blythii</i> (sedimento cueva B-9); c: mandíbula (D), <i>Plecotus</i> sp. (sedimento cueva B-8); d: mandíbula (D) con p3-m3, <i>M. blythii</i> (superficie cueva A-99); e: cráneo, <i>M. mystacinus</i> (superficie cueva A-113); f: mandíbula (D), <i>Myotis myotis</i> (superficie cueva C-11); g: epífisis distal húmero (I), <i>Plecotus</i> sp. (sedimento cueva B-9); h: epífisis distal húmero (D), <i>M. mystacinus</i> (sedimento cueva D-2); i: epífisis proximal radio (I), <i>Plecotus</i> sp. (sedimento cueva B-8); j: epífisis proximal radio (D), <i>Myotis bechsteini</i> (superficie cueva D-2). Escala=1mm.....	155
Figura 12. Gráfico bivalente para las medidas M1 (L), longitud del primer molar superior, y M2 (A), anchura del segundo molar superior; las zonas sombreadas representan las elipses de confianza del 95% para cada taxón según el set de datos recopilados en el trabajo Galán et al. (2018b), n: número de especímenes medido, medidas en mm. Puntos 1 y 2: individuos recuperados en superficie en cueva B-9; 3: individuo recuperado en superficie en cueva C-11; 4: individuo recuperado en superficie en cueva A-99; 5, 6, 7 y 8: individuos recuperados en superficie en cueva A-113.....	156
Figura 13. Gráfico bivalente para las medidas m1 (l), longitud del primer molar inferior, y m1 (atd), anchura del segundo molar inferior; las zonas sombreadas representan las elipses de confianza del 95% para cada taxón según el set de datos recopilados en el trabajo Galán et al. (2018b), n: número de especímenes medido, medidas en mm. Puntos 1, 2, 3 y 4: individuos recuperados en superficie en cueva B-9; 5: individuo recuperado en sedimento de cueva B-9; 6: individuo recuperado en superficie en cueva C-11; 7: individuo recuperado en superficie en cueva A-99; 8, 9, 10, 11 y 12: individuos recuperados en superficie en cueva A-113.....	157
Figura 14. Gráficos univariantes de comparación de cuatro medidas craneales (en mm) del complejo <i>Plecotus</i> . C-M3: distancia entre el canino y el tercer molar superiores; LCB: longitud condilobasal; c-m3: distancia entre el canino y el tercer molar inferior; Lmd: longitud total de la mandíbula. 1: rango de valores de referencia para <i>Plecotus auritus</i> (tomados de Menu & Popelard 1987); 2: rango de valores de referencia para <i>Plecotus austriacus</i> (tomados de Menu & Popelard 1987); 3, 4 y 5: individuos recuperados en superficie en cueva B-9 (círculos blancos); 6, 7, 8 y 9: individuos recuperados en el sedimento de cueva B-8 (círculos grises).....	161
Figura 15. Composición del conjunto de quirópteros fósiles recuperados en el relleno sedimentario de cada yacimiento (cuevas B-9, B-8 y D-2) en términos de abundancia relativa (Ri) de los principales elementos esqueléticos presentes, número absoluto de elementos sobre cada barra; cr: cráneo; mx: maxilar; md: mandíbula; m: molar; clav: clavícula; esc: escápula; hu: húmero; ra: radio; mtcp (II-V): metacarpos 2º a 5º; pelv: pelvis; fe: fémur; ti: tibia.....	163

PARTE 4. Discusión y conclusiones generales de la tesis

Capítulo 9. Discusión general.....167

Figura 1. Presencia de las especies de quirópteros euconstantes en los yacimientos ibéricos del Cuaternario; a: *Rhinolophus ferrumequinum*; b: *Myotis myotis* (puntos blancos indican *Myotis myotis blythii*); c: *Miniopterus schreibersii*; en sombreado rojo distribución actual de estas especies en la península ibérica.....169

Figura 2. Presencia de las especies de murciélagos de herradura de talla mediana en los yacimientos ibéricos del Cuaternario; a: *Rhinolophus mehelyi*; b: *Rhinolophus euryale* (puntos blancos indican *Rhinolophus euryale mehelyi*); en sombreado rojo distribución actual de estas especies en la península ibérica.....170

Figura 3. Yacimientos con presencia de al menos un taxón asignado a uno de los siguientes géneros típicamente no troglófilos: *Barbastella*, *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Hypsugo*, *Tadarida*172

Anexo 1

Journal of Mammalian Evolution
<https://doi.org/10.1007/s10914-018-9427-z>

ORIGINAL PAPER



Cranial Biometrics of the Iberian *Myotis myotis*/*Myotis blythii* Complex: New Data for Studying the Fossil Record

Julia Galán^{1,2} · Carmen Núñez-Lahuerta^{1,2} · Víctor Sauqué^{1,2} · Gloria Cuenca-Bescós^{1,2} · Juan Manuel López-García^{2,3}

© Springer Science+Business Media, LLC, part of Springer Nature 2018

Abstract

The *Myotis myotis*/*M. blythii* species complex, spread across the Western Palearctic, is a problematic group for which the taxonomy of the species is not yet satisfactorily resolved. The Iberian Peninsula played a key role in its evolutionary history as a Pleistocene refuge and as the starting point for the eastward expansion of *M. myotis* in the early Holocene, while *M. blythii* reached the Iberian Peninsula only during the middle Holocene. The study of Iberian populations and particularly of the Iberian fossil record is of high interest in this regard. However, there are few data available on the biometry of the skulls and teeth of Iberian populations (which differ somewhat in size from those of other regions of Europe and Asia) or tools for the identification of fragmentary cranial remains. Much of the Quaternary Iberian record of large *Myotis* remains unassigned. Here, we contribute to the task of determining fragmentary cranial remains by providing new cranial and dental biometric data from extant Iberian populations, predictive models for isolated upper molar identification, and a set of indices that allow quantitative evaluation of the differences in anatomical traits (in skull and molars) between the two species.

Keywords Sibling species · Large mouse-eared bats · Iberian Peninsula · Classic morphometry

Introduction

Traditionally, two taxa have been distinguished among the species complex of large *Myotis* Kaup, 1829, widespread across the Western Palearctic: the greater mouse-eared bat, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), and the lesser mouse-eared bat, *Myotis blythii* (Tomes, 1857) (Fig. 1). Both show size clines and morphological variations across their geographical distribution (Benda and Horáček 1995b; Arletta et al. 1997). Consequently, the taxonomic status of some populations has

been a matter of controversy (Gulia 1913; Lanza 1959; Strelkov 1972; Felten et al. 1977; Bogan et al. 1978; Benda and Horáček 1995a, b; Arletta et al. 1997; Castella et al. 2000). In regions of sympatry of the greater and the lesser mouse-eared bats (Fig. 1), they commonly share nursery and reproductive roosts (Berthier et al. 2006; Palomo et al. 2007; Dietz et al. 2009), and cases of hybridization have been reported (Berthier et al. 2006; Bachanek and Postawa 2010).

According to Corbet (1978), the greater mouse-eared bat is represented by the nominal form *Myotis myotis myotis*, and a larger subspecies in the Levant, *M. m. macrocephalicus* Harrison and Lewis, 1961. According to Strelkov (1972), the lesser mouse-eared bat is represented by the nominal, Himalayan form *Myotis blythii blythii*, by the Western Palearctic form *M. b. oxygnathus* Monticelli, 1885, by the Anatolian form *M. b. omari* Thomas, 1906, by the Eastern Palearctic form *M. B. ancilla* Thomas, 1919, and by the Altaian form *M. b. altaicus* (see also Dzeverin and Strelkov 2008). Simmons (2005) also recognized *M. b. lesviacus* Iliopoulou-Georgudaki, 1984, in Greece, and raised *M. oxygnathus* to species level in accordance with Ruedi and Mayer (2001). The North African form *M. punicus* Felten et al., 1977, constitutes a well-defined allopatric species

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10914-018-9427-z>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Julia Galán
galanj@unizar.es

- ¹ Department of Earth Science, Area of Palaeontology, University of Zaragoza, 12 Pedro Cerbuna Street, 50009 Zaragoza, Spain
- ² Aragosauros-IUCA, University of Zaragoza, 12 Pedro Cerbuna Street, 50009 Zaragoza, Spain
- ³ IPHES, University of Rovira i Virgil, Sescelades Campus, building W3, 43007 Tarragona, Spain

Published online: 05 February 2018

Springer

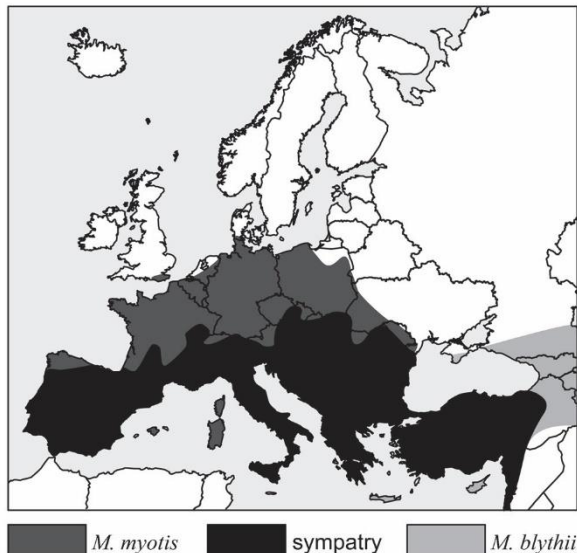


Fig. 1 Current geographical distribution of the two species of large mouse-eared bats studied in this work. After Dietz et al. (2009) and the EMMA Database maintained by the Societas Europaea Mammalogica Mitchell-Jones 2017

that does not coexist with the other two forms in Europe (Castella et al. 2000). Furman et al. (2014) established the biological species status of *M. myotis* and *M. blythii* in Europe but refused to recognize the morphological subspecies defined in Europe as significant evolutionary units, and recommended keeping the Central Asian forms of lesser mouse-eared bats as *M. blythii* s. l. until further sampling allows the taxonomic question to be resolved.

Regarding the evolutionary history of the two groups, Furman et al. (2014) proposed that an isolation process of *M. myotis* and *M. blythii* s. l. took place in scattered glacial refuges in Western Europe and Asia, respectively. Molecular studies (Bogdanowicz et al. 2009) date the branching between these taxa at 560 ka BP (middle Pleistocene). The importance of the fossil record of large *Myotis* in the Iberian Peninsula, a refuge for mammalian faunas during the late Pleistocene (e.g., Hewitt 1996, 1999, 2000; Cuenca-Bescós et al. 2010; Sauqué and Cuenca-Bescós 2013), is due to its key location. The evidence indicates that this region was the starting point for the expansion of *M. myotis* towards Central Europe and the Balkans, together with the expansion of forested habitats, during interglacial periods of the Pleistocene-Holocene transition (Ruedi and Castella 2003; Furman et al. 2014). On the other hand, it has been established that the eventual entrance into Iberia of *M. blythii* after its westwards expansion from Asia occurred subsequently, in the middle Holocene (Sevilla 1989; Benda and Horáček 1995a; Topál and Ruedi 2001). However, a few remains from the latest Pleistocene of L'Arbreda and Cova Colomera (Spain) have recently been identified as *M. blythii* and *M. myotis/blythii* (López-García 2011), and

there is a notable late Pleistocene Iberian record of large *Myotis* that remains unassigned (Sevilla 1988; López-García 2011; Galán et al. 2016b).

The problem of assigning the fossil bones of these bats is grounded in the very similar morphology of *M. myotis* and *M. blythii* and on the fragmentary nature of this type of remains, commonly isolated teeth or fragmentary skeletal remains (examples in Sevilla 1988; López-García 2011; Galán et al. 2016a, b). The assignment of cranial and dental remains is mostly based on metric parameters, where the first species is usually smaller than the second although there is a non-negligible overlap of size between the two (Topál and Tusnádi 1963; Kowalski and Ruprecht 1981; Arlettaz 1995; Benda and Horáček 1995a, b; Arlettaz et al. 1997; Arlettaz 1999; Evin et al. 2008; Bachanek and Postawa 2010). This is especially problematic when working with Iberian *M. myotis* specimens, which currently represent the Western, smaller-size extreme of a size cline across Europe.

Works on the cranial biometrics of the European *M. myotis/M. blythii* complex are abundant in the literature. Topál and Tusnádi (1963) distinguished Carpathian populations of *M. myotis* and *M. oxygnathus* (*M. blythii* s. l.) by differences in size and also by allometric trends based on six measurements on both the cranium and mandible. Arlettaz (1995), Benda and Horáček (1995a, b), and Arlettaz et al. (1997) addressed the issue of the geographical distribution and variation of the large *Myotis* complex through the Palearctic by, amongst other procedures, a cranial biometric approach. Arlettaz (1995) proposed two diagnostic relationships: the total length of the cranium versus the length of the upper tooth row, and the total length of the cranium versus the zygomatic breadth. Evin et al. (2008) employed a landmark-based, geometric morphometric method in order to analyze the skull variability within the species complex. Bachanek and Postawa (2010) performed a traditional morphometric study on a sample of *M. myotis* and *M. blythii* from the Carpathian Basin in order to find potential hybrid specimens, revealing intermediate specimens that the authors interpreted as hybrids. Regarding the assignment of isolated teeth, the relationship between the talonid width and the total length of the third lower molar was employed by Mein (1975) to assign middle Pleistocene bat remains from La Fague (France) to *M. myotis*. Sevilla (1988) also applied this criterion in assigning bat remains from several Quaternary Iberian sites. Dupuis (1986) and Menu and Popelard (1987) distinguished the two species using the length of the tooth row (from canine to third molar) and the molar row, both upper and lower. These authors also proposed the lengths of upper first and second molars as diagnostic criteria. Finally, Ghazali (2009) developed a new identification tool by obtaining canonical models of the lower molars and premolars based on tooth biometry from Eastern European populations of the two species.

The first objective of this work is to characterize the cranial and dental biometrics of the Iberian *M. myotis* and *M. blythii*.

The second is to provide further morphometric data that allow the determination of fragmentary skull remains and isolated teeth from Iberian populations. A final aim is to recognize and quantify specific trends in the shape and cranial proportions of each taxon which can be analyzed in further studies on fragmentary fossil remains.

Material and Methods

The sample studied here comprises a total of 120 individuals belonging to extant Iberian populations and originally assigned to *M. myotis* ($n = 67$) and *M. blythii* ($n = 53$) (Appendix 1).

The specimens belong to the collections of the Museo de Ciencias Naturales de Zaragoza, MCNZ (*M. myotis*, $n = 6$, *M. blythii*, $n = 24$); the Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, MNCN-CSIC (*M. myotis*, $n = 10$, *M. blythii*, $n = 6$); and the Estación Biológica de Doñana, EBD-CSIC (*M. myotis*, $n = 51$, *M. blythii*, $n = 23$). The biometric analysis of the bat crania is based on nine parameters following Arletta (1995), Benda (1996), Arletta et al. (1997), Bachanek and Postawa (2010) among others: **CBL** (condylo-basal length), **CC** (distance between the upper canines), **CM3** (length of upper tooth row from canine to third molar), **CrB** (maximum width of the cranium base), **CrL** (total cranial length), **IC** (interorbital constriction width), **M1 M3** (length of upper molar row), **MM** (distance between the upper third molars), **ZB** (maximum width between the two zygomatic arches) (Fig. 2a). The analysis of the mandibles is based on nine parameters following Bachanek and Postawa (2010) and Jenrich et al. (2012): **cm3** (length of lower tooth row from canine to third molar), **conan** (distance between the condylar and the angular processes of the ramus), **conW**

(width of the condylar process of the ramus), **coran** (distance between the coronoid and the angular processes of the ramus), **m1 m3** (length of lower molar row), **mdL** (total mandible length), **raH** (height of mandibular ramus) (Fig. 2b). The analysis of the molars is based on 18 parameters measured, following Sevilla (1988); for the upper molars **M1**, **M2**, and **M3**: **L₁** (greater length, distance from the parastyle to the metastyle), **L₂** (medium length, measuring the constriction of the protoconal basin) and **W** (width, distance from the parastyle to the base of the protocone) (Fig. 2c); for the lower molars **m1**, **m2**, and **m3**: **l** (length, distance from the paraconid to the hypoconulid), **w₁** (trigonid width, distance from the metaconid to the protoconid), and **w₂** (talonid width, distance from the entoconid to the hypoconid) (Fig. 2c).

The measurements of the crania and mandibles were taken using an electronic digital caliper (Mitutoyo Digimatic Caliper CD-8" CX, Japan) with 0.01 mm theoretical precision. The teeth were measured on photographs of the specimens taken by an Olympus SZ61 binocular stereo microscope with a LC20 camera at 1.5× magnification. All the measurements are provided in mm.

A preliminary reassignment of all specimens was performed using the relation between **CrL** and **CM3** (following Arletta 1995; Arletta et al. 1997). As hybrid specimens occur in the areas of sympatry and sometimes they have been reported to present cranial biometrics of one of the parental forms but dental biometrics of the other (Bachanek and Postawa 2010), we also employed the relation between **M2(L₁)** and **M1(L₁)** in order to observe whether the cranial and molar parameters yield congruent results.

The free software PAST v.2.14 (Hammer et al. 2001) was employed for the statistical processing of the measured data. A multivariate test (HOTELLING'S T^2 , Bonferroni corrected) was applied in order to test the homogeneity of the sample.

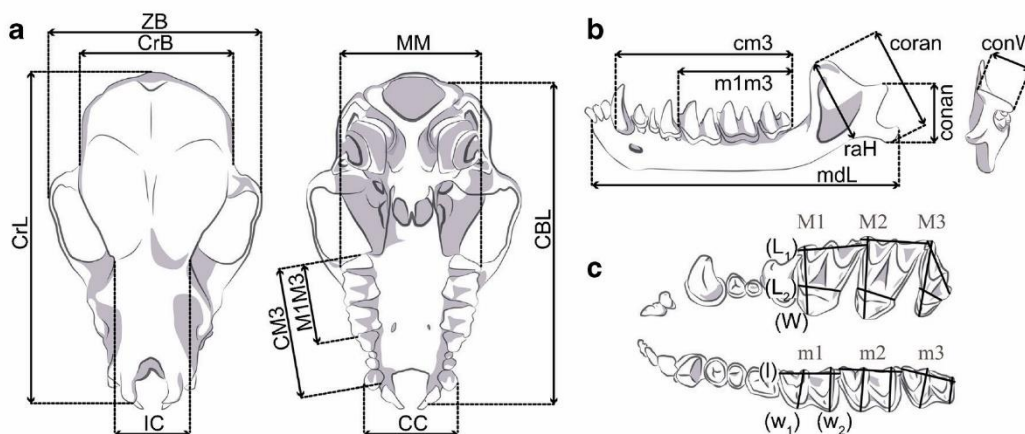


Fig. 2 Scheme of the 34 parameters measured on the crania of genus *Myotis* (Chiroptera, Mammalia) in the present work (description of the abbreviations in the Material and Methods section); (a) measurements taken on the cranium, in dorsal and ventral views; (b) measurements

taken on the mandible, in lateral and posterior views; (c) measurements taken on the molars, in occlusal view, on the upper left tooth row (top) and lower left tooth row (bottom)

A principal component analysis (PCA) was performed in order to ascertain which of our selected variables exerted a major influence in characterizing the two groups of the sample. As all our variables were taken in the same units (mm), we used variance-covariance matrices (non-standardized data). A discriminant analysis was applied in order to provide predictive models for identifying the individuals by their upper and lower molars, following Ghazali (2009). For each multivariate analysis performed, all the specimens with missing values for more than 25% of the variables were removed. The missing values of those specimens included in the analysis were imputed using the EM algorithm (Dempster et al. 1977). Finally, in order to establish possible trends in the cranial conformation of the two species leaving size out of account, several indices were obtained by pairing parameters, and their statistical significance tested with F and t tests. The box-and-whisker plots for the graphic visualization of the indices follow the convention of assigning the lower and upper edges of the boxes to the 25–75% quartiles, respectively, the line inside the boxes to the median, and the whiskers to the inner fence values (the largest data point less than 1.5 times the box height from the box in the case of the upper inner fences, and similarly below).

The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Results

Testing the Sample

In the preliminary reassignment using the CrL-CM3 ratio, four in-collection specimens labeled as *M. blythii* appeared grouped with *M. myotis* (Fig. 3a, dots in light grey within the black group), while nine in-collection specimens labeled as *M. myotis* appeared grouped with *M. blythii* (Fig. 3a, dots in black within the light grey group). The M2(L₁)-M1(L₁) ratio yielded congruent results to the CrL-CM3 reassignment

except for five specimens previously grouped in the *M. blythii* cluster that now appear within the *M. myotis* one (Fig. 3b, white circles). Two were infant individuals still with deciduous teeth in some of the anterior alveoli (although the permanent dentition had already erupted). Their still incomplete growth would explain their small cranium size (similar to that of *M. blythii*) with a molar size large enough to be *M. myotis*. These specimens were excluded from further study. The other three showed different degrees of tooth wear, but plainly they were all already adults. These specimens with incongruent results between the two reassignment tests have been removed from the biometric characterization of the species, but have been included in the PCA graphic representations in order to observe the affinities they present.

The specimens of known sex were analyzed ($n_{myotis} = 38$, $n_{blythii} = 20$) in order to detect possible sexual dimorphism within groups. No differences between males and females were found on analyzing the samples of *M. myotis* (the statistics for cranial parameters were as follows: Hotelling's t^2 : 31.76, F: 1.1803, p: 0.3527; for molar parameters, Hotelling's t^2 : 31.501, F: 0.94897, p: 0.5415). No differences between males and females were found among the *M. blythii* sample either (the statistics for cranial parameters were as follows: Hotelling's t^2 : 70.646, F: 0.51945, p: 0.8218; for molar parameters, Hotelling's t^2 : 1087.1, F: 12.789, p: 0.02916). In the case of molars, the results pointed to a greater degree of difference than previously, but p is still not significant.

When testing the homogeneity of the whole sample, important differences were found between the two a priori distinguished groups (Hotelling's t^2 : 1808.3, F: 34.108, p: 5.992×10^{-28}), so they most likely represent two different species.

The Skull Biometrics

The Cranium

The items measuring antero-posterior cranial lengths (CrL, CBL, CM3, and M1 M3) show small or non-existing overlapping values in the sample studied here, but the overlap is

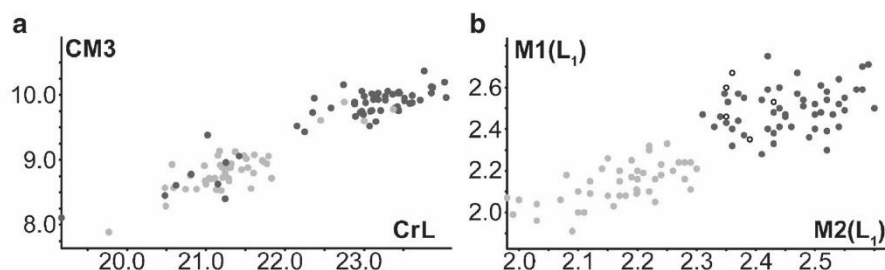


Fig. 3 Reassignment of the sample specimens; (a) scatter plot of the relationship between CrL (total cranial length, in mm) and CM3 (total length of upper tooth row, in mm), the specimens originally assigned to *M. blythii* in grey dots, those originally assigned to *M. myotis* in black dots; (b) scatter plot of the relationship between M1(L₁) (greater length of

the first upper molar, in mm) and M2(L₁) (greater length of the second upper molar, in mm), the specimens reassigned by cranial size to *M. blythii* in grey dots, those reassigned to *M. myotis* in black dots, specimens with cranial size as *M. blythii* but molar size as *M. myotis* in white circles

notable in lateral cranial breadths (**CC**, **MM**, **IC**, **ZB** and **CrB**) (Table 1). In the PCA performed (matrix: $v = 9$, $n_{myotis} = 55$, $n_{blythii} = 46$), the first three principal components accounted for 95.3% of the total variation (Table 2, PCA cranium). The scatter plot obtained (Fig. 4a) shows two well-separated groups. The three non-fitting specimens detected in the preliminary reassignment fall within the 95% confidence ellipse of *M. blythii*. And there are two outliers in the *M. blythii* cluster (Fig. 4a). All the original variables have positive loadings on PC1; thus, it can be assumed that this component is an indicator of size. All the parameters show strong, positive correlations (the major loadings corresponding to antero-posterior lengths **CrL**, **CBL**, and **CM3**) except for **IC** (Table 2, cranium PCA). By contrast, antero-posterior lengths have negative values in PC2, where the major positive loading is given by **ZB** (a lateral breadth) and major negative loading by **CrL**; major loadings on PC3 are given by **CC** and **MM** (also lateral breadths) (Table 2, PCA cranium). Several indices connecting the antero-posterior length of the cranium to different lateral breadths, as well as indices connecting the parameter **IC** to other lateral breadths, were analyzed. The most

marked differences between the two species were exposed by the indices **ZB/CBL**, **IC/CBL**, **IC/ZB**, and **IC/CrB** (Fig. 5, Table 3). *Myotis myotis* presented lower values than *M. blythii* in all cases. However, the indices do not provide clear-cut differences between the two species.

The Mandible

The items measuring the antero-posterior lengths of the mandible (**mdL** and **cm3**) show values with a low degree of overlap between the two species (Table 1). The overlap is greater for the items measured on the mandibular ramus. Particularly notable is the greater variation in **raH** values shown by *M. blythii* in comparison to *M. myotis* (Table 1). The PCA (matrix: $v = 7$, $n_{myotis} = 55$, $n_{blythii} = 47$) showed that the first three principal components accounted for 96.3% of the total variation (Table 2, mandible PCA). The two groups appear well separated in the scatter plot. The non-fitting specimens fall within the 95% confidence ellipse of *M. blythii* (Fig. 4b). There are two outliers in the *M. blythii* cluster that are the same specimens than in the cranium PCA (Fig. 4b). As in the

Table 1 Biometric characterization of the Iberian *M. myotis* and *M. blythii*

	<i>Myotis myotis</i>							<i>Myotis blythii</i>						
	n	min	max	M	SE	SD	CV	n	min	max	M	SE	SD	CV
CrL	53	22.15	24.04	23.20	0.060	0.436	1.879	45	19.17	21.83	21.10	0.077	0.516	2.445
LCB	52	20.90	23.12	22.24	0.062	0.445	2.003	46	18.61	20.98	20.23	0.073	0.497	2.458
Cm3	55	9.43	10.37	9.88	0.025	0.182	1.842	46	7.89	9.14	8.75	0.038	0.259	2.966
M1 M3	54	5.54	6.04	5.75	0.018	0.132	2.297	44	4.82	5.43	5.12	0.020	0.130	2.541
CC	54	5.46	6.49	6.09	0.032	0.232	3.813	46	4.83	6.00	5.62	0.038	0.256	4.554
MM	55	8.86	10.33	9.71	0.041	0.303	3.126	46	7.77	9.70	8.87	0.051	0.346	3.896
IC	55	5.01	5.77	5.37	0.021	0.156	2.896	46	4.79	5.56	5.23	0.024	0.164	3.144
ZB	52	13.70	15.54	14.79	0.054	0.386	2.608	41	11.59	14.27	13.79	0.067	0.430	3.116
CrB	54	9.78	11.39	10.70	0.046	0.335	3.134	46	9.37	10.55	10.01	0.041	0.281	2.803
mdL	53	17.45	18.98	18.19	0.046	0.333	1.829	46	14.81	17.06	16.60	0.064	0.432	2.602
cm3	53	10.02	11.00	10.61	0.028	0.207	1.956	47	8.39	9.99	9.36	0.042	0.286	3.060
m1 m3	53	6.14	6.80	6.42	0.023	0.165	2.578	47	5.32	6.05	5.70	0.021	0.143	2.514
raH	54	5.24	6.43	5.91	0.041	0.300	5.080	47	4.02	5.75	5.00	0.061	0.417	8.341
conan	54	2.63	3.74	3.46	0.027	0.196	5.660	47	2.43	3.52	3.11	0.027	0.182	5.862
coran	53	5.61	7.23	6.71	0.040	0.289	4.300	47	5.07	6.38	6.05	0.041	0.280	4.634
conW	54	1.94	2.96	2.59	0.026	0.188	7.232	47	1.68	2.54	2.33	0.027	0.188	8.099
M1 (W)	56	2.20	2.67	2.45	0.013	0.100	4.088	46	1.97	2.41	2.17	0.014	0.095	4.394
M1 (L ₁)	56	2.28	2.75	2.50	0.014	0.103	4.105	46	1.91	2.35	2.14	0.015	0.100	4.662
M1 (L ₂)	56	1.43	1.74	1.60	0.009	0.069	4.294	46	1.24	1.49	1.37	0.010	0.069	5.016
M2 (W)	56	2.77	3.21	2.98	0.014	0.106	3.559	46	2.50	2.89	2.65	0.014	0.093	3.491
M2 (L ₁)	56	2.31	2.63	2.47	0.010	0.078	3.166	46	1.98	2.39	2.18	0.013	0.089	4.091
M2 (L ₂)	56	1.33	1.73	1.56	0.010	0.077	4.948	46	1.27	1.49	1.37	0.008	0.056	4.085
M3 (W)	56	2.53	2.90	2.70	0.012	0.089	3.303	46	2.26	2.78	2.51	0.015	0.104	4.144
M3 (L ₁)	56	1.84	2.21	2.01	0.010	0.077	3.846	46	1.57	2.19	1.95	0.015	0.104	5.369
M3 (L ₂)	56	0.77	1.04	0.90	0.009	0.065	7.182	46	0.72	1.00	0.85	0.009	0.064	7.556
m1 (w ₁)	55	1.37	1.69	1.53	0.011	0.082	5.365	48	1.19	1.51	1.30	0.010	0.072	5.502
m1 (w ₂)	56	1.56	1.88	1.72	0.011	0.083	4.844	48	1.37	1.65	1.49	0.008	0.058	3.879
m1 (l)	56	2.03	2.38	2.20	0.010	0.073	3.331	48	1.87	2.15	2.01	0.010	0.069	3.424
m2 (w ₁)	56	1.48	1.98	1.69	0.014	0.107	6.318	48	1.30	1.69	1.45	0.013	0.092	6.347
m2 (w ₂)	56	1.59	1.93	1.77	0.012	0.087	4.930	48	1.41	1.68	1.53	0.009	0.061	3.997
m2 (l)	56	2.20	2.47	2.33	0.008	0.062	2.675	48	1.92	2.21	2.07	0.010	0.070	3.359
m3 (w ₁)	56	1.33	1.74	1.53	0.012	0.089	5.827	48	1.17	1.49	1.31	0.010	0.070	5.296
m3 (w ₂)	56	0.67	1.10	0.89	0.010	0.078	8.708	48	0.75	1.02	0.89	0.009	0.062	7.011
m3 (l)	56	1.82	2.31	1.99	0.011	0.080	4.030	48	1.61	1.90	1.78	0.009	0.063	3.520

n, number of measured specimens; *min*, minimum value of the sample (mm), *max*, maximum value of the sample (mm), *M*, mean value (mm); *SE*, standard error (mm); *SD*, standard deviation (mm); *CV*, coefficient of variation (%)

Table 2 Summary of the four PCAs performed: the cranium analysis (top left), the mandible analysis (top right), the upper molar row analysis (bottom left), and the lower molar row analysis (bottom right)

Cranium PCA				Mandible PCA			
PC	Eigenvalue	% variance		PC	Eigenvalue	% variance	
1	3.707	90.627		1	1.835	88.255	
2	0.128	3.127		2	0.105	5.051	
3	0.065	1.579		3	0.062	2.980	
4	0.061	1.486		4	0.040	1.912	
5	0.046	1.117		5	0.019	0.897	
6	0.031	0.757		6	0.011	0.549	
7	0.025	0.609		7	0.007	0.357	
8	0.017	0.424					
9	0.0113	0.276					
Jolliffe cut-off: 0.3181				Jolliffe cut-off: 0.2079			
Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)	Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)
CrL	0.582	-0.355	0.451	mdL	0.657	-0.390	0.123
CBL	0.570	-0.268	-0.542	cm3	0.485	-0.132	-0.361
CM3	0.306	-0.112	-0.036	m1 m3	0.265	-0.207	-0.404
M1 M3	0.162	-0.095	0.084	raH	0.372	0.877	-0.221
CC	0.147	0.262	0.253	conan	0.157	0.061	0.382
MM	0.246	0.402	0.534	coran	0.292	0.118	0.644
IC	0.042	0.070	-0.038	conW	0.125	0.040	0.287
ZB	0.302	0.644	-0.378				
CrB	0.202	0.363	-0.045				
Upper molar row PCA				Lower molar row PCA			
PC	Eigenvalue	% variance		PC	Eigenvalue	% variance	
1	0.159	78.871		1	0.130	82.397	
2	0.0118	5.838		2	0.012	7.854	
3	0.010	5.093		3	0.006	3.912	
4	0.007	3.339		4	0.003	1.802	
5	0.005	2.339		5	0.002	1.253	
6	0.003	1.653		6	0.002	1.028	
7	0.003	1.241		7	0.001	0.776	
8	0.002	0.978		8	0.001	0.681	
9	0.001	0.650		9	0.000*	0.299	
Jolliffe cut-off: 0.01564				Jolliffe cut-off: 0.0123			
Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)	Variable	Axis 1 (coef)	Axis 2 (coef)	Axis 2 (coef)
M1 (W)	0.393	0.159	-0.489	m1 (w ₁)	0.356	-0.172	-0.209
M1 (L1)	0.479	-0.582	0.0442	m1 (w ₂)	0.360	-0.126	-0.167
M1 (L2)	0.303	0.139	0.109	m1 (l)	0.273	0.546	-0.169
M2 (W)	0.459	0.256	-0.369	m2 (w ₁)	0.413	-0.381	-0.173
M2 (L1)	0.384	-0.239	0.390	m2 (w ₂)	0.384	-0.201	0.027
M2 (L2)	0.263	0.068	0.217	m2 (l)	0.359	0.562	-0.037
M3 (W)	0.280	0.555	0.037	m3 (w ₁)	0.354	-0.229	0.110
M3 (L1)	0.126	0.413	0.596	m3 (w ₂)	0.048	-0.186	0.713
M3 (L2)	0.126	0.105	0.237	m3 (l)	0.309	0.261	0.589

The amount of variance explained by each principal component (PC) expressed as Eigenvalues and percentages; the loadings of the items on each of the three first axes expressed as regression coefficients (coef)

previous case, all the original variables have positive loadings on PC1. The mandible parameters generally show quite strong, positive correlations among one another, with the major loadings given by the antero-posterior lengths **mdL** and **cm3**, but they are somewhat smaller for the parameters related to the condylar process, with the lowest loading corresponding to **conW**, the only lateral breadth measured (Table 2, mandible PCA). The antero-posterior lengths have negative values in PC2, where the major positive loading corresponds to **raH** (a dorso-ventral height) and the major negative loading to **mdL**. In PC3, the items **coran** and **conan** present the greatest weights (Table 2, mandible PCA).

Several indices connecting the parameters of the mandibular ramus to the antero-posterior length of the mandible, as well as indices connecting the parameters of the mandibular ramus to each other, were analyzed. The most marked differences between the two species were observed in **raH/mdL**, **conan/**

raH, **coran/raH**, and **conW/raH** (Fig. 5, Table 3). *Myotis blythii* shows lower values for **raH/mdL**, whereas *M. myotis* shows lower values for the other three indices. As previously, no clear-cut differences between the two species are shown, although **coran/raH** yields a reasonable degree of difference.

The Molar Biometrics

The Upper Molar Row

The lowest degree of overlap among measurements is observed in the antero-posterior lengths of M1 and M2; on the other hand, there is quite a wide range of overlapping values for the parameters relating to M3 (Table 1).

The PCA (matrix: $v = 9$, $n_{myotis} = 55$, $n_{blythii} = 46$) showed that the first three principal components accounted for 89.8% of the total variation (Table 2, upper molar row PCA). The

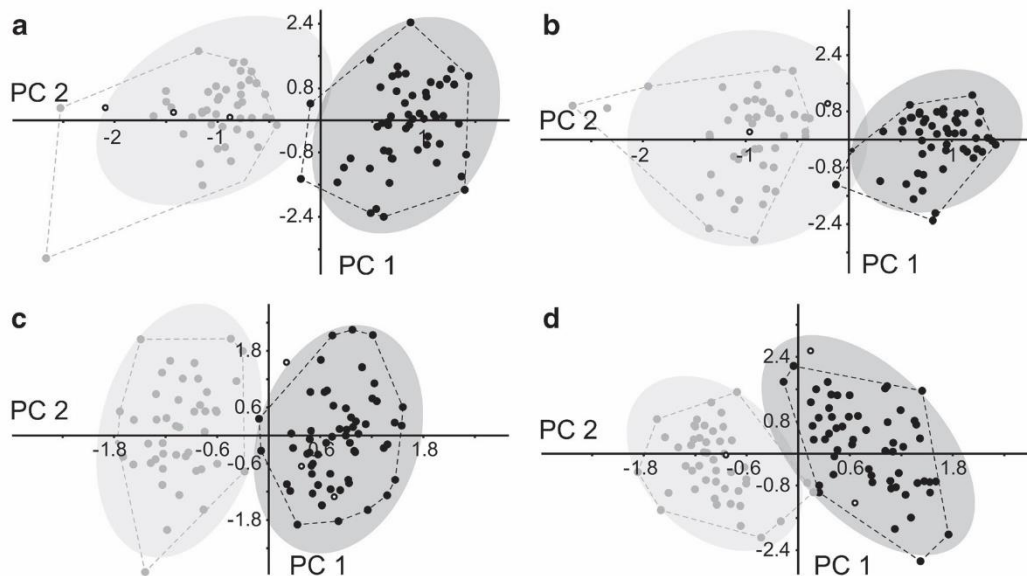


Fig. 4 PCA scatter plots; (a) analysis of the cranium; (b) analysis of the mandible; (c) analysis of the upper molar row; (d), analysis of the lower molar row. The first and second principal components were employed as

axes; eigenvalue scale; 95% confidence ellipse of each group represented; *M. blythii* in grey dots, *M. myotis* in black dots, anomalous individuals in white circles

scatter plot presents two well-separated groups, with the non-fitting specimens grouped within (or very close to) the 95% confidence ellipse of *M. myotis* (Fig. 4c). All the original variables show positive loadings on the first component. The parameters relating to M1 and M2 show relatively strong correlations between one another, in descending order the major loadings are given by **M1(L₁)**, **M2(W)**, **M1(W)**, and **M2(L₁)**. **M3(W)** shows a notable correlation with the parameters of the other two molars, but not **M3(L₁)** and **M3(L₂)**, which present the lowest loadings on PC1 (Table 2, upper molar row PCA). The variables measuring **M3(W)** and **M3(L₁)** have the major positive loadings on PC2, and the greatest negative value is given by **M1(L₁)**. **M3(L₁)** gives the greatest positive loading on PC3 (Table 2, upper molar row PCA). When analyzing the ratio of the parameters of length and width for the same molar, or for one molar with another molar, or for one molar with the total length of the molar row, the most marked differences between the two species were observed in **M3(L₁)/M3(W)**, **M3(W)/M2(W)**, **M3(L₁)/M1 M3**, and **M3(W)/M1 M3** (Fig. 5, Table 3). These all showed lower values for *M. myotis* (Fig. 5). Notable differences were also observed in the relationships **M2(L₁)/M1 M3** and **M1(L₁)/M1 M3**, with lower values for *M. blythii*, but these were reporting the same phenomenon as the previous values, as the relative length of M3 was larger in this species.

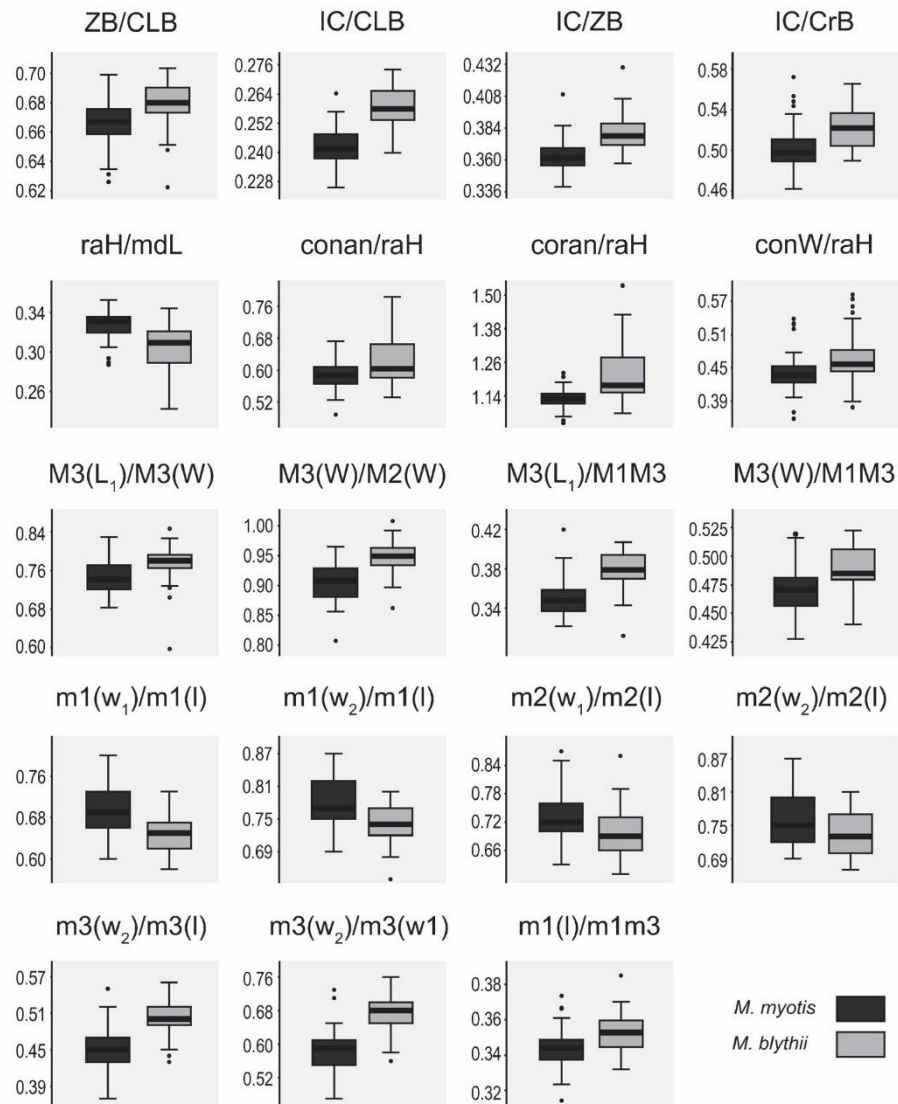
The Lower Molar Row

The lowest degree of overlap among measurements is observed in the antero-posterior lengths (**l**) of both m1 and

m2; by contrast, there is quite a wide range of overlapping values for the parameters relating to m3, as well as the labio-lingual widths of the trigonid (**w₁**) and the talonid (**w₂**) of m1 and m2 (Table 1).

The PCA (matrix: $v = 9$, $n_{myotis} = 57$, $n_{blythii} = 48$) showed that the first three principal components accounted for 94.2% of the total variation (Table 2, lower molar row PCA). In the scatter plot obtained, the two groups appear well separated. Two of the non-fitting specimens appeared within the 95% confidence ellipse of *M. myotis* and one in the *M. blythii* ellipse (Fig. 4d). All the original variables show a strong correlation to each other, with high positive loadings on PC1 except for **m3(w₂)**, and the greatest loadings are given by **m2(w₁)** and **m2(w₂)** (Table 2, lower molar row PCA). All items measuring lateral widths have negative coefficients in PC2, where the largest positive loadings are given by **m2(l)** and **m1(l)**, and the largest negative loading by **m2(w₁)**. Major loadings on PC3 are given by **m3(w₂)** and **m3(l)** (Table 2, lower molar row PCA). The values obtained for several indices were analyzed as in the previous cases (Fig. 5, Table 3). The main differences between the species observed for m3 were given by the relationships **m3(w₂)/m3(w₁)** and **m3(w₂)/m3(l)**, with lower values for *M. myotis* (Fig. 5). The indices showing the main differences for m2 were **m2(w₁)/m2(l)** and **m2(w₂)/m2(l)**, with lower values for *M. blythii* (Fig. 5). The indices showing the main differences for m1 were **m1(w₁)/m1(l)** and **m1(w₂)/m1(l)**, both with lower values for *M. blythii*; and **m1(l)/m1 m3**, with lower values for *M. myotis* (Fig. 5).

Fig. 5 Box-and-whisker plots of the indices found to express the greatest differences between the two species; *M. myotis* in dark grey, *M. blythii* in light grey; the black dots represent the outliers



Predictive Models for Molars in Extant Iberian Populations

A total of 14 discriminant functions were obtained on the basis of the molar parameters measured in this work. For all these functions, those individuals yielding values above 0 will probably belong to *M. myotis*, whereas individuals with values under 0 will belong to *M. blythii*. The majority of the models present a reasonably high quality of prediction (above 95%) except model c (for isolated M3) (Table 4). In general, the models for the upper molar row show higher values for predictive quality than those for the lower row. When considering isolated molars, the predictive quality is greater for the first and the second molars than for the third molar of both the upper and lower rows. Finally, the predictive quality of the models increases when more than one tooth is taken into account.

Discussion

Intraspecific Variability and Non-fitting Specimens

As suggested in previous works on the cranial biometrics of these two sibling species, there is no sexual dimorphism (Arlettaz 1995; Bachanek and Postawa 2010). The PCAs on cranium and mandible traits showed two outliers in the *M. blythii* cluster (Fig. 4b). The permanent dentition had already outcropped in all, but we observed that the teeth did not show any wear. Considering that the two individuals fall within the *M. blythii* cluster when molar traits were analyzed, the outlying position in the first two PCAs probably reflect their still ongoing growth; i.e., they did not yet attain the adult size. Regarding the three non-fitting individuals, all of which are

Table 3 F and t statistics for the indices found to express the greatest differences between the two species

	F	p	t	p
ZB/CLB	1032	0,908	-4463	0,000*
IC/CLB	1040	0,888	-9077	0,000*
IC/ZB	1345	0,318	-5904	0,000*
IC/CrB	1345	0,318	-5904	0,000*
raH/mdL	2757	0,000	5906	0,000*
conan/raH	3828	0,000	-3993	0,000*
coran/raH	3539	0,000	-4862	0,000*
conW/raH	1740	0,052	-3525	0,000*
M3(L1)/M3(W)	1289	0,361	-4203	0,000*
M3(W)/M2(W)	1285	0,383	-6479	0,000*
M3(L1)/M1 M3	1008	0,988	-7583	0,000*
M3(W)/M1 M3	1143	0,654	-4695	0,000*
m1(w1)/m1(l)	1309	0,347	5360	0,000*
m1(w2)/m1(l)	1337	0,312	-7979	0,000*
m2(w1)/m2(l)	1042	0,877	2901	0,0045
m2(w2)/m2(l)	1173	0,578	2952	0,0039
m3(w2)/m3(l)	1505	0,154	4912	0,000*
m3(w1)/m1(l)	1170	0,587	-10,641	0,000*
m1(l)/m1 m3	1352	0,293	-4197	0,000*

adults, the PCA results reflect the same incongruence as the preliminary reassignment tests in at least two of the specimens, which fall within the *M. blythii* cluster when cranium and/or mandible parameters are analyzed, but within the *M. myotis* cluster when the molar parameters are studied (Fig. 4). The third specimen falls within the *M. blythii* cluster when the cranium, mandible, and lower molar parameters are analyzed, and close to the *M. myotis* cluster when the upper molar parameters are under analysis. A possible explanation for these characteristics could be the occurrence of hybridization. Hybrid specimens are known to occur in areas where the two species live in sympatry (Berthier et al. 2006; Bachanek and Postawa 2010; Afonso et al. 2017). Bachanek and Postawa (2010) reported hybrids from the Carpathian Basin that were similar in skull size to *M. myotis* but have a tooth-row configuration similar to *M. blythii*, in contrast to our results. The authors argued that in many cases of interbreeding among closely-related species of small mammals, the first generation of hybrid specimens rarely shows intermediate forms but rather inherits most of the features from one of the parental forms, although in some aspects they may present characters of the other parent, or display heterotic effects differing from both of the parents. The non-fitting individuals detected here could indeed be hybrids, but no definitive affirmation can be made in this regard without a genetic analysis of the specimens.

Differences in Size

The results corroborate the existence of significant differences in cranial size between the two groups, as established by many previous works on this feature (Arlettaz 1995; Benda and Horáček 1995a, b; Arlettaz et al. 1997; Evin et al. 2008;

Table 4 Coefficients and constants provided for the discrimination functions obtained for each model, and the predictive quality of the models

Model	Molar	Coefficients			Constant	Predictive Quality
		(W)	(L ₁)	(L ₂)		
a	M1	14,996	24,685	27,341	135,469	98.02%
b	M2	24,169	34,238	22,345	180,026	100%
c	M3	23,503	-2,7526	15,063	68,8935	90.01%
d	M1	3,6624	14,793	15,255	191,146	100%
	M2	17,058	25,405	12,887		
e	M2	27,079	39,493	22,622	185,274	100%
	M3	2,4416	-19,26	18,525		
f	M1	11,574	35,422	18,205	189,345	100%
	M3	19,413	-13,659	34,297		
g	M1	5,1514	23,717	9,1204	215,338	100%
	M2	15,077	26,78	12,544		
	M3	9,8933	-20,21	30,09		
Model	Molar	Coefficients			Constant	Predictive Quality
		(w ₁)	(w ₂)	(l)		
h	m1	9,077	26,412	26,622	111,444	97.17%
i	m2	-4,9247	34,612	36,17	129,261	97.17%
j	m3	26,103	-35,468	45,442	91,2434	96%
k	m1	20,407	6,1622	-1,2507	193,14	100%
	m2	-27,205	47,864	54,919		
l	m2	-12,449	55,227	51,069	195,285	99.03%
	m3	3,4462	-38,903	21,877		
m	m1	19,585	17,72	23,145	164,182	100%
	m3	8,3214	-40,279	44,324		
n	m1	33,569	-0,66253	-3,403	205,567	99.03%
	m2	-30,369	58,278	49,285		
	m3	-3,5958	-41,473	27,42		

On the top, models for the upper molar row; on the bottom, models for the lower molar row

Bachanek and Postawa 2010; Furman et al. 2014). Both the cranial and the molar analyses indicated that the main differences between the two species are due to size (as indicated by Topál and Tusnádi 1963; Dupuis 1986; Menu and Popelard 1987; Sevilla 1988; Arlettaz 1995; Benda and Horáček 1995a, b; Arlettaz et al. 1997; among others), and that these differences in size are mainly expressed by the antero-posterior lengths of the skull. The following biometric parameters have been found to provide the best differentiation between extant Iberian *M. myotis* and *M. blythii*: for cranial and mandible traits **CrL**, **CBL**, **CM3**, **mdL**, and **cm3**; for molar traits **M1(L₁)**, **M2(W)**, **M2(L₁)**, **m2(l)**, **m2(w₂)**, **m1(w₂)**, and **m1(w₂)**. All these items have been employed in the previous literature as discriminating tools (Dupuis 1986; Menu and Popelard 1987; de Paz and Benzal 1991; Arlettaz 1995; Benda and Horáček 1995a, b; Arlettaz et al. 1997; Jenrich et al. 2012; among others), although our results provide slightly lower values for both species (specially for *M. myotis*). This is due to having focused our study on extant Iberian populations, which are smaller in size than other populations from continental Europe (Topál and Tusnádi 1963; Sevilla 1988; Arlettaz 1995; Benda and Horáček 1995a, b; Arlettaz et al. 1997; among others). Thus, the biometrics given here are better fitted for the purpose of identifying Iberian specimens of large *Myotis* and may prove helpful in assigning the fragmentary fossil material that in many cases remains undetermined. Further, we here provide several predictive models based on molar

measurements for this purpose, following the work of Ghazali (2009). The predictive quality of models c and j (Table 4), for molars M3 and m3, respectively, is weaker than that of the models for isolated first and second molars (both upper and lower). This is consistent with the fact that the first and second molars show clear-cut differences in size between the two species in our sample, as was also observed in lower teeth by Ghazali (2009). The models for lower molars provided by Ghazali (2009) based on Eastern European samples have been applied to Iberian samples, and their predictive quality compared with the quality of our models. The amount of correctly assigned specimens was almost equal in the two cases; unlike univariate or bivariate analyses, multivariate models based on extant Iberian populations do not provide a clearly superior diagnostic quality when applied to Iberian samples than models based on populations from other regions. Nevertheless, here we provide reliable models for upper molars and also for the combination of m1 and m3 as a complementary tool (Table 4).

Differences in Shape

Here we observe that *M. myotis* shows a major degree of cranial elongation together with a relatively lower interorbital constriction width, whereas *M. blythii* is characterized by a relatively broader cranium and a shorter rostrum. This confirms studies of previous authors who already established these differences using other approaches (e.g., Evin et al. 2008; Jenrich et al. 2012; Ghazali and Dzeverin 2013). Evin et al. (2008) interpreted them as being the result of different feeding adaptations. Both species have an insectivorous, durophagous diet (Ghazali and Dzeverin 2013). *Myotis myotis* feeds on a relatively harder diet than *M. blythii* (Arletaz 1996; Evin et al. 2008), and so a more robust cranium and shorter rostrum should be expected according to Freeman (1981, 2000). However, Ghazali and Dzeverin (2013) indicated that this pattern is not shown by these two *Myotis* species, where the larger cranial size of *M. myotis* apparently allows a stronger masticatory musculature in spite of having a relatively more elongated skull and rostrum.

The two species also differ in the shape of the mandibular ramus. *Myotis myotis* shows a tendency to have higher rami, with less projected condylar and angular processes and narrower condyles than the other species. By contrast, *M. blythii* is characterized by lower rami, and by condylar and angular processes that project posteriorward more markedly. A mandibular ramus with higher coronoid processes in *M. myotis* has also been described in Jenrich et al. (2012), and the development of higher coronoid processes in genus *Myotis* has been associated with harder diets by Ghazali and Dzeverin (2013).

In *M. myotis* the length and width of M3 are reduced in comparison to the length of the upper tooth row, confirming Jenrich et al. (2012). Also the m3 talonid is reduced (in agreement with, e.g., Topál and Tusnádi 1963; Mein 1975;

Sevilla 1988; Jenrich et al. 2012), and the m1 length is shortened. This might reflect dietary adaptation. According to Ghazali and Dzeverin (2013), the contribution of the second molars to the total area of the molar row increases significantly with increasing hardness of the diet in genus *Myotis*. *Myotis blythii* shows a tendency to compress m1 and m2 laterally, producing a more elongated shape in the direction of the tooth row (a characteristic also indicated by Jenrich et al. 2012); the more robust lower molars in *M. myotis* by comparison could also be an adaptation to a harder diet. The shape of the lower molar row shows greater differences between the species than the upper one. Finally, although the degree of reduction of the m3 talonid in *M. myotis* has been considered diagnostic (Topál and Tusnádi 1963; Mein 1975; Sevilla 1988; López-García 2011; among others), we found that it is not a valid criterion by itself. Our results show a non-negligible amount of overlap between the two taxa for the index $m3(w_2)/m3(l)$. The overlap is smaller when the reduction of the talonid is compared to the trigonid width instead of the total length of the molar, i.e., index $m3(w_2)/m3(w_1)$ (Fig. 5). Although the indices presented here (Fig. 5) cannot be employed as diagnostic criteria (they do not show a clear-cut differentiation between *M. myotis* and *M. blythii*), they do allow a quantitative evaluation of the differences in anatomical traits between the two species.

Conclusions

The cranial and molar biometry of a sample of the extant Iberian populations of the *M. myotis/M. blythii* complex was studied here. Two forms can be distinguished beyond any doubt, corresponding to the two species *M. myotis* and *M. blythii* s.l. Three individuals that showed incongruent results in the preliminary reassignment tests also displayed opposite affinities when the cranial or dental parameters underwent PCA. Hybridization could explain the characteristics of these specimens, but this cannot be confirmed definitively without genetic analysis.

In this work we corroborate that there are no significant differences due to sex in the size and proportions of the cranium and the molars of these species. Our work also corroborates that even if the amount of size overlap between the two species is non-negligible, some cranial and dental parameters allow a reasonably good differentiation. According to our results these parameters are the antero-posterior lengths of the cranium and mandible, and the traits of the first and second upper and lower molars. The set of parameters provided here are measured exclusively on extant Iberian large *Myotis* populations, and may prove helpful in assigning the fragmentary fossil material from Iberian sites that remains undetermined. As a new feature, we present predictive models for isolated molar identification, not only for lower molars but also for the upper ones. In this work we also present a set of indices that

allow a quantitative evaluation of the differences in anatomical traits between the two taxa. By means of these indices, a general trend towards a major elongation of the skull in *M. myotis* together with some gracilization of the rostrum can be recognized, mainly expressed in this species as a narrower interorbital constriction. In *M. blythii*, the lateral surface of the muscle insertions of the mandibular ramus is projected posteriorward more markedly, and the condyle is wider than in *M. myotis*, where the ramus is projected in a dorsal direction. *M. myotis* presents a reduction in the relative size of M3 and m3, as well as a shortened m1, whereas *M. blythii* shows a more laterally compressed, less robust m1 and m2. Most of these differences are probably related to feeding adaptations. Although their use as a diagnostic tools should be cautious due to the wide degree of overlap between the two species (even the reduction index of the m3 talonid, which has been widely used in the previous literature), this approach can be applied to the study of fragmentary fossil remains in order to observe if the two taxa have maintained these anatomical traits through time.

In further studies, we plan to compare these extant data with our Pleistocene fossils from Atapuerca and other Iberian paleontological sites.

Acknowledgements We are very grateful to the curators of the Collection of the Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC) and the specialists in Chiroptera C. Ibáñez and J. Juste. We would like to acknowledge our colleague J. Esteve for his advice on data processing during the first stages of the study, and E. Ángel for his help with statistics. R. Glasgow corrected the English of the manuscript. The two anonymous referees have greatly improved the quality of the work with their comments. The projects MICICINN CGL2012-38434-C03-01, CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358, CGL2015-65387-C3-2-P (MINECO/FEDER), and the institutions Junta de Castilla y León, Fundación Atapuerca and Grupos Consolidados del Gobierno de Aragón made this work possible. J. Galán and C. Núñez-Lahuerta are recipients of PhD grants from the Diputación General de Aragón (DGA), co-financed by the European Social Fund (FSE) of the European Union.

References

- Afonso E, Goydadin A-C, Giraudoux P, Famy G (2017) Investigating hybridization between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *M. blythii* from guano in a natural mixed maternity colony. *PLoS One* 12(2):e0170534
- Arletta R (1995) Ecology of the sibling species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. Dissertation, University of Lausanne
- Arletta R (1996) Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim Behav* 51(1):1–11
- Arletta R (1999) Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J Anim Ecol* 68(3):460–471
- Arletta R, Ruedi M, Ibáñez C, Palmeirim J, Hausser J (1997) A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. *J Zool* 242(1):45–62
- Bachanek J, Postawa T (2010) Morphological evidence for hybridization in the sister species *Myotis myotis* and *Myotis oxygnathus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Carpathian Basin. *Acta Chiropterol* 12(2):439–448
- Benda P (1996) To the suitability of some cranial criteria for the determination of mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*). *Lynx* 27:5–12
- Benda P, Horáček I (1995a) Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Myotis* 32(33):45–55
- Benda P, Horáček I (1995b) Geographic variation in three species of *Myotis* (Mammalia: Chiroptera) in south of the western Palearctic. *Acta Soc Zool Bohem* 59(1–2):17–39
- Berthier P, Excoffier L, Ruedi M (2006) Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273(1605):3101–3123
- Bogan MA, Setzer HW, Findley JS, Wilson DE (1978) Phenetics of *Myotis blythii* in Morocco. In: Proceedings of the Fourth International Bat Research Conference, Nairobi, pp. 217–230
- Bogdanowicz W, Van Den Bussche RA, Gajewska M, Postawa T, Harutyunyan M (2009) Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterol* 11(2):289–305
- Castella V, Ruedi M, Excoffier L, Ibáñez C, Arletta R, Hausser J (2000) Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Mol Ecol* 9(11):1761–1772
- Corbet GB (1978) The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review. British Museum (Natural History), London
- Cuenca-Bescós G, Straus LG, García-Pimienta JC, Morales MG, López-García JM (2010) Late Quaternary small mammal turnover in the Cantabrian region: the extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, Mammalia). *Quaternary Internat* 212(2):129–136
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J Roy Stat Soc Ser B (Meth)* 39(1):1–38
- Dietz C, von Helversen O, Nill D (2009) L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord: biologie, caractéristiques, protection. Delachaux et Niestlé, Paris
- Dupuis I (1986) Les Chiroptères du Quaternaire en France. Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I, Paris
- Dzeverin II, Strelkov PP (2008) Taxonomic status of *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) from the Altai. *Zool Zh* 87:973–982
- Evin A, Baylac M, Ruedi M, Mucedda M, Pons J (2008) Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biol J Linn Soc* 95(3):529–538
- Felten H, Spitzenberger F, Storch G (1977) Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil IIIa. *Senckenberg Biol* 58:1–44
- Freeman PW (1981) Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *J Mammal* 62(1):164–166
- Freeman PW (2000) Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evol Ecol Res* 2(3): 317–335
- Furman A, Coraman E, Celik YE, Postawa T, Bachanek J, Ruedi M (2014) Cytonuclear discordance and the species status of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera). *Zool Scripta* 43(6):549–561
- Galán J, Cuenca-Bescós G, López-García JM (2016a) The fossil bat assemblage of Sima del Elefante lower red unit (Atapuerca, Spain): first results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *C R Palevol* 15(6):647–657
- Galán J, Cuenca-Bescós G, López-García JM, Sauqué V, Núñez-Lahuerta C (2016b) Fossil bats from the late Pleistocene site of the Aguilón P7 cave (Zaragoza, Spain). *C R Palevol* 15(5):501–514
- Ghazali M (2009) Identification of *Myotis blythii* and *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe based on the measurements of lower teeth. *Vestnik zoologii* 43(5):403–408

- Ghazali M, Dzeverin I (2013) Correlations between hardness of food and craniodental traits in nine *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae). *Vestnik zoologii* 47(1):67–76.
- Gulia G (1913) Uno Sguardo alla Zoologia delle Isole Maltesi. In: IX International Congress of Zoology, March 1913, Monaco, pp 545–555
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4(1):1–9
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linn Soc* 58:247–276
- Hewitt GM (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol J Linn Soc* 68:87–112
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907–913
- Jenrich J, Löhner P-W, Müller F, Vierhaus H (2012) Fledermäuse. Bildbestimmungsschlüssel anhand von Schädelmerkmalen. Imhof Verlag, Fulda
- Kowalski K, Ruprecht A (1981) Order bats-Chiroptera. In: Pucek Z (ed) Keys to Vertebrates of Poland. Polish Scientific Publishers, Warsaw, pp 101–154
- Lanza B (1959) Chiroptera Blumenbach, 1774. In: Toschi A, Lanza B (ed) Fauna d'Italia, Vol. IV, Mammalia, generalità, Insectivora, Chiroptera. Ed. Calderini, Bologna, pp 187–473
- López-García JM (2011) Los micromamíferos del Pleistoceno superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Editorial Académica Española, Saarbrücken
- Mein P (1975) Les Chiroptères (Mammalia) du gisement Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelle Archives du Musée d'Histoire naturelle de Lyon* 13:57–67
- Menu H, Popelard J-B (1987) Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilionines de l'Ouest Européen. *Le Rhinolophe* 4:1–88
- Mitchell-Jones T (2017) Mammal mapping, European-mammals.org. <https://www.european-mammals.org/php/mapmaker.php>
- Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC (2007) Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid
- Paz O de, Benzal J (1991) Los refugios importantes y su valoración ecológica para los murciélagos españoles. Los murciélagos de España y Portugal 1(1):3–140
- Ruedi M, Castella V (2003) Genetic consequences of the ice ages on nurseries of the bat *Myotis myotis*: A mitochondrial and nuclear survey. *Mol Ecol* 12(6):1527–1540
- Ruedi M, Mayer F (2001) Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggest deterministic ecomorphological convergences. *Mol Phylogenet Evol* 21:436–448
- Sauqué V, Cuenca-Bescós G (2013) The Iberian peninsula, the last European refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the upper Pleistocene. *Quaternaire* 24(1):35–48
- Sevilla P (1988) Estudio Paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontologia i Evolució* 22:113–233
- Sevilla P (1989) Quaternary Fauna of bats in Spain: Paleoecologie and biogeographic interest. In: Hanak V, Horáček I, Gaisler J (ed) European Bat Research 1987. Charles University Press, Praga, pp 349–355
- Simmons NB (2005) Order Chiroptera. In: Wilson DE, Reeder DM (Ed) Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 312–529
- Strelkov PP (1972) *Myotis blythii* (tomes, 1857): Distribution, geographical variability and differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Acta Theriol* 17:355–380
- Topál G, Ruedi M (2001) *Myotis blythii* (tomes, 1857) – Kleines Mausohr. In: Krapp F (ed) Handbuch der Säugetiere Europas Bd 4/I (Fledertiere). AULA-Verlag, GmbH, Wiebelsheim, pp 209–255
- Topál G, Tusnádi G (1963) Data for the craniometric investigation of *Myotis myotis* Borkh. and *Myotis oxygnathus* Montic. in Hungary (Mammalia). In: Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici (Vol. 55). Gondolat Kiadó, Budapest, pp 543–549

Anexo 2

C. R. Palevol 15 (2016) 647–657



Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



General Palaeontology, Systematics and Evolution (Vertebrate Palaeontology)

The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): First results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site



L'assemblage des chauves-souris fossiles de l'Unité inférieure rouge de Sima del Elefante (Atapuerca, Espagne) : premiers résultats et contribution à l'approche paléoenvironnementale du site

Julia Galán^{a,*}, Gloria Cuenca-Bescós^a, Juan Manuel López-García^{b,c}

^a Grupo Aragosaurus-IUCA, Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C. Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain

^b IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Campus Sescelades URV, edifici W3, 43007 Tarragona, Spain

^c Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 February 2015

Accepted after revision 3 June 2015

Available online 12 August 2015

Handled by Hugues-Alexandre Blain

Keywords:

Chiroptera

Sima del Elefante

Atapuerca karst localities

Early Pleistocene

Palaeoenvironment

Mots clés :

Chiroptera

Sima del Elefante

Localités karstiques de Atapuerca

Pléistocène inférieur

Paléoenvironnement

ABSTRACT

The fossil bat assemblage from the Lower Red Unit of Sima del Elefante (TELRU) in Atapuerca (Burgos, Spain) has been exhaustively analysed for the first time. Bat fossil assemblages are of particular relevance to palaeoenvironmental approaches to sites. Here we integrate our new data on the chiropteran fauna with the data provided previously by other authors on the basis of the small-vertebrate assemblages and the palynology of the site. Our results are consistent with the earlier results in that they indicate a generally warmer climate than at present in the area and stable environmental conditions throughout the major part of the TELRU sequence. However, fossil bat assemblages sometimes lead to problems when they are used in landscape reconstruction. These problems are discussed here and should be taken into account in future works.

© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

RÉSUMÉ

L'assemblage des chauves-souris fossiles de l'Unité inférieure rouge de Sima del Elefante (TELRU), à Atapuerca, en Espagne, a été analysé de manière exhaustive pour la première fois. Les assemblages de chauves-souris fossiles sont intéressants pour les approches paléoenvironnementales. Ici, nous intégrons nos nouvelles données paléoenvironnementales à partir de la faune de chiroptères dans celles précédemment fournies par d'autres auteurs sur la base des petits assemblages de vertébrés et de la palynologie du site. Nos résultats sont cohérents avec les leurs, indiquant un climat plus chaud que le climat général actuel dans la région et des conditions environnementales

* Corresponding author.

E-mail address: galanj@unizar.es (J. Galán).

stables à travers la majeure partie de la séquence TELRU. Cependant, les assemblages fossiles de chauves-souris conduisent parfois à des problèmes quand ils sont utilisés pour la reconstruction du paysage. Ces problèmes sont abordés ici et devraient être pris en compte dans les études futures.

© 2015 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Fossil chiropteran assemblages are interesting palaeoenvironmental indicators in Quaternary sites mainly due to the specific habitat preferences of bats. Bats are only occasionally preyed upon by owls and other predators such as carnivorous mammals, snakes or lizards, which means that frequently they are hardly represented in fossil small-vertebrate assemblages (García et al., 2005; Kowalski, 1995; Rosina and Shokhrin, 2011; Sommer et al., 2009). In some circumstances, however, the formation of exceptionally abundant, well-preserved fossil bat assemblages may occur within karst-cavity fillings as the thanatocoenosis generated when the individuals of a bat colony roosting inside the cave die and accumulate *in situ* (López-García and Sevilla, 2012). Thus, as bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as other small-vertebrate assemblages, we think that they may provide a valuable independent source of palaeoenvironmental information. This confers great importance upon the study of this group of flying mammals.

The fossil bat assemblage from the Lower Red Unit of Sima del Elefante (TELRU) in Atapuerca (Burgos, Spain) has been exhaustively analysed here for the first time.

The Sima del Elefante site in the Sierra de Atapuerca (Fig. 1), also called Trinchera Elefante (TE), is an archaeo-palaeontological locality where some of the oldest European hominine remains have been found. More specifically, an incomplete jaw bone was recovered in level TE9c, ca ~1.22 Ma, which is the oldest hominin fossil found in western Europe and was provisionally attributed to *Homo antecessor* (Carbonell et al., 2008) although it is currently under revision (Bermúdez de Castro et al., 2011). The study of this level together with the other levels that make up the Early Pleistocene stratigraphic sequence of TE, known as TELRU (Trinchera Elefante-Lower Red Unit), is of great importance in understanding the physical and ecological factors that led to the rapid occupation of Europe by hominins, as well as the evolution of these hominins. The analysis of the fossils of small vertebrates from TELRU such as insectivores, rodents, lagomorphs, amphibians and squamate reptiles has already been employed successfully as part of a palaeoenvironmental approach to the site (Blain et al., 2010; Cuenca-Bescós et al., 2013, 2015; Rodríguez et al., 2011; Cuenca-Bescós and Rofes, 2004; Rofes and Cuenca-Bescós, 2009). However, the remains of chiropters from the site have remained poorly studied to date. Here we integrate our new data on the chiropteran fauna of the site with the data provided by these previous works. In addition, this study is of particular importance since the Iberian fossil bat assemblages reported from this time period (such as those from the Guadix-Baza sites or the Almenara-Casablanca site) are rather scarce (Agustí

et al., 2011; Sesé Benito and Sevilla García, 1996; Sevilla, 1988).

2. The locality

The Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) rises about 1080 masl (meters above sea level), dominating the flat landscape of the Castilian plains. It comprises a set of Quaternary localities containing a very complete stratigraphic and palaeontological record (Fig. 1). The deposits – which have been studied and dated in great detail – are detritic sediments filling a complex karst system which was developed in the Cretaceous limestone of the area during the Pliocene and Early Pleistocene. The Sima del Elefante stratigraphic section (Fig. 1) comprises 16 excavated levels (from TE7 to TE21), grouped into three sedimentary phases. The lower phase of TELRU studied in the present paper ranges from TE7 to TE14. The site was an old output point for groundwater flow from the intermediate level of the Cueva Mayor Complex (Ortega et al., 2013). By the time that TELRU was deposited the opening of the pit was suspended on the mountain slope due to the fall of the base level, becoming a cave entrance which connected this intermediate level of Cueva Mayor – a vadose karst-conduit by then – with the outside. The TELRU levels are formed by detritic sediments from the immediate vicinity, displaying a marked inclination of the strata. Furthermore, they are extremely rich in faunal remains: amphibians, reptiles, birds and mammals (bats, rodents, insectivores, lagomorphs, in addition to large herbivores and carnivores).

In addition to the palaeomagnetic and cosmogenic data, which give an Early Pleistocene age for the TELRU levels, from a biostratigraphic perspective the vertebrates of the TELRU levels represent Atapuerca Faunal Unit 1 (FU 1) (Cuenca-Bescós and García, 2007; Cuenca-Bescós et al., 2010, 2013, 2015), i.e. the oldest FU of the Atapuerca record, which is also Early Pleistocene in age. No further biostratigraphic subdivisions have been identified so far within Atapuerca FU 1 because TELRU has identical small-mammal assemblages from level TE7 to level TE14 (Cuenca-Bescós et al., 2010, 2013, 2015; Rofes and Cuenca-Bescós, 2006, 2009, 2011, 2013).

3. Material and methods

3.1. Sample processing and fossil sorting

The studied material consists of disarticulated cranial and postcranial bat remains collected by water-screening the rock matrix obtained during the excavation field campaigns at the Atapuerca sites. A system of towers of superimposed sieves arranged in parallel was used to this

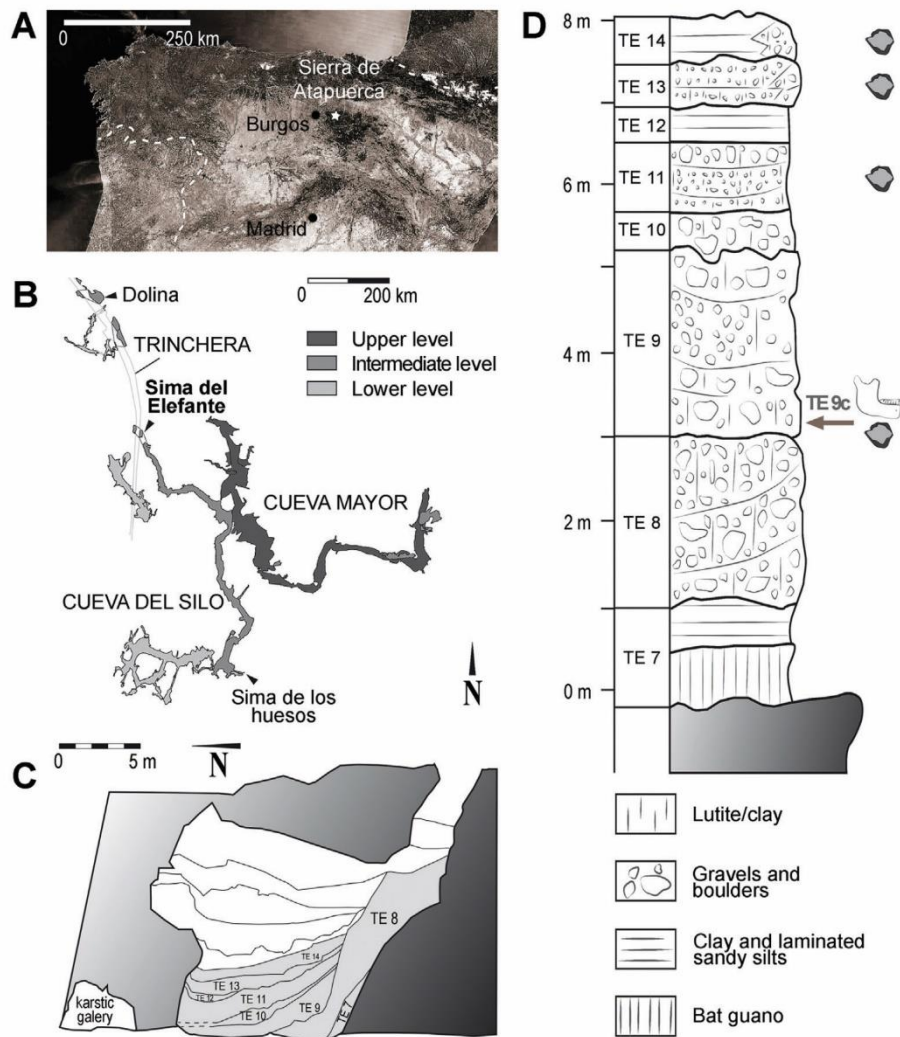


Fig. 1. A. Geographical and geological location of the Sima del Elefante site in the Sierra de Atapuerca. B. Schematic plan of the Sierra de Atapuerca karstic system (modified from Ortega et al., 2013). C. Sima del Elefante profile (modified from Cuenca et al., 2013). D. Stratigraphic sequence of TELRU (modified from Blain et al., 2010).
Fig. 1. A. Situation géographique et géologique du site de Sima del Elefante, dans la Sierra de Atapuerca. B. Plan schématique du système karstique de la Sierra de Atapuerca (modifié d'après Ortega et al., 2013). C. Profil de Sima del Elefante (modifié d'après Cuenca et al., 2013). D. Séquence stratigraphique de TELRU (modifié d'après Blain et al., 2010).

end; the sieves were provided with 10, 5 and 0.5 mm mesh. Each sample was bagged by square, layer and excavation sub-level (see a general explanation of the method in Cuenca-Bescós et al., 2015).

The sediments were excavated at the Sima del Elefante site from 1996 to 2007. The samples from each level have been studied as independent assemblages so we can compare the evolution of the fossil bat assemblages from the bottom to the top of the TELRU stratigraphic sequence.

The assemblage of fossil bat's bones recovered and studied comprise a total of 353 remains corresponding to a minimum number of 56 individuals (Table 1). These were mainly identified following the palaeontological criteria (morphological features and measurements) proposed by the following authors: for cranial remains Dupuis (1986),

Menu and Popelard (1987) and Sevilla (1988); for humeri Dupuis (1986) and Felten et al. (1973); for the other postcranial elements the remains recovered were compared with extant specimens belonging to the Doñana Biological Station-CSIC, the Aragosaurus Group-IUCA and the CIAMA-La Alfranca (International Centre for Water and Environment); the anatomical nomenclature employed here is that provided by the above-mentioned authors together with Strickler (1978). The determination of the specimens was performed to species level whenever possible. The minimum number of individuals (MNI) was calculated by counting the most abundant bone or tooth from either the left or right side of a given taxon. All the bat fossil material mentioned in this paper is housed in the University of Zaragoza.

Table 1

Presence in terms of NISP (number of identified specimens) and MNI (minimum numbers of individuals) of each identified bat taxon through the TELRU levels.

Tableau 1

Présence en termes de NISP (nombre de spécimens identifiés) et de MNI (nombre minimum d'individus) de chaque taxon de chauve-souris identifié parmi les niveaux de TELRU.

	TE 14		TE 13		TE 12		TE 11		TE 10		TE 9a+	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>					1	1						
<i>Rhinolophus mehelyii</i>												
<i>Myotis myotis</i>	2	1			1*	–			40	4	15	2
cf. <i>Eptesicus</i>											1	1
<i>Myotis</i> sp.												
<i>Miniopterus schreibersii</i>					3	1			4	1	7	1
Chiroptera indet.												
Total	2	1			5	2			44	5	23	4

	TE 9a		TE 9b		TE 9c		TE 8		TE 7		Total	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>					1	1					2	2
<i>Rhinolophus mehelyii</i>									2	1	2	1
<i>Myotis myotis</i>	4	2	50	7	118	10	6	1	44	8	280	35
cf. <i>Eptesicus</i>	1	1									2	2
<i>Myotis</i> sp.									1	1	1	1
<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	1	6	2	17	4	4	1	17	4	59	15
Chiroptera indet.	1	–					4	–	2	–	7	–
Total	7	4	56	9	136	15	14	2	66	14	353	56

3.2. Taphonomy

Regarding the origin of fossil bat assemblages, the most usual way for a cave-accumulation to be produced is by the natural death of the individuals forming a colony, although in some cases the accumulation may be a result of predation upon bats (Kowalski, 1995; López-García and Sevilla, 2012). For the taphonomical analysis of the fossil bat assemblage under study, the state of preservation of the remains (breakage pattern, dissolution, presence of mineral precipitation on the surface) as well as the composition of the assemblage in terms of anatomical elements (absolute presence and relative abundance of the different anatomical elements) have been considered, in accordance with Andrews (1990) and Bennàsar (2010). The sorting of the assemblage by age on the basis of the tooth-wear pattern of the fossil bats has been undertaken in accordance with Sevilla (1986).

3.3. Palaeoenvironmental interpretation

To undertake a palaeoenvironmental interpretation of the site on the basis of our fossil bat assemblage, aspects of the extant ecology, habitat preferences and geographical distribution of the identified taxa have been used (in accordance with de Paz and Benzal, 1991; Palomo et al., 2007; Sevilla, 1988), as all the identified species in the site have extant representation on modern populations. The habitat weighting method (Andrews, 2006; Evans et al., 1981) has been employed here in an attempt to reconstruct the habitat. The performance of the analysis involved the following steps: firstly the habitat types of the studied region may be defined; here we followed the five habitat types established by Blain et al. (2010) who already applied this method to the analysis of the herpetofauna assemblage from the

TELRU. Secondly, for every identified taxon a habitat score or percentage was provided proportionally to its current living preferences. Then the assigned habitat scores were multiplied by the percentage that each taxon represents within the whole assemblage in terms of MNI (minimal number of individuals). Finally the summation of the values obtained to every type of habitat provided an approach of the composition of the palaeoenvironment of the site. However the results obtained here have not been satisfactory; the problems associated with using this method on our assemblage are discussed in the section 7.

4. Recorded taxa

Rhinolophus ferrumequinum (Fig. 2H) appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The identification of this taxon is unequivocal. Its dental formula (1.1.2.3/2.1.3.3), the morphology of the mandible (particularly the mandibular ramus, which is flat and square) and the morphology of the lower molars (which are nyctalodont and present a narrow and regular cingulum) allow this genus to be distinguished from other nyctalodont bats, while the large size of the specimens clearly shows that they belong to this species, which is by far the largest horseshoe bat in the Palearctic region.

The greater horseshoe bat currently inhabits the middle latitudes of Europe from England to the Mediterranean peninsulas; it is a common species throughout Spain—including the Balearic Islands, although it is scarcer there—reaching altitudes of 1600 masl. In Spain it is a ubiquitous species although it mainly prefers transitional woodland areas; it roosts in caves forming small colonies (Palomo et al., 2007).

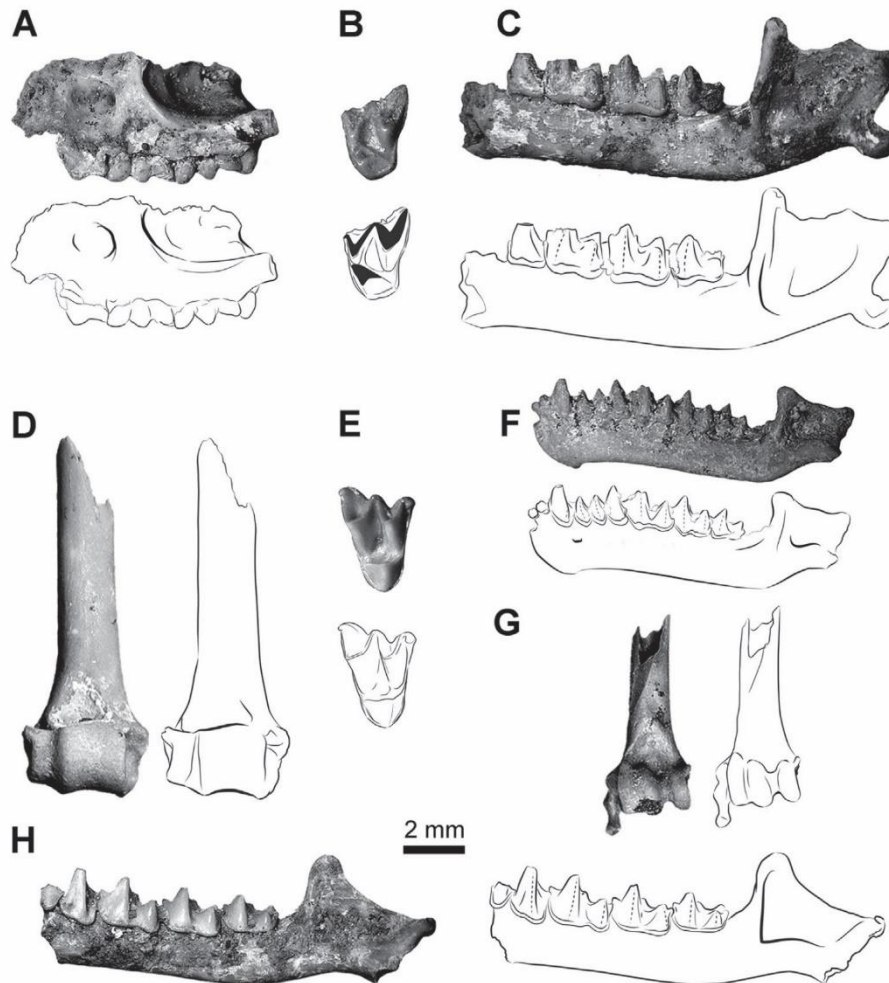


Fig. 2. Fossil bat remains from Sima del Elefante Lower Red Unit. *M. myotis*. A. Fragment of left maxilla (TE9c). B. Left M1 (TE9c). C. Fragmented left mandible (TE9c). D. Distal epiphysis of right humerus (TE9c). E. Right M2 (TE9c). *M. schreibersii*. F. Left mandible (TE9c). G. Distal epiphysis of left humerus (TE9c). *R. ferrumequinum*. H. Fragmented left mandible (TE9c).

Fig. 2. Restes fossiles de chauves-souris de l'Unité inférieure rouge de Sima del Elefante. *M. myotis*. A. Fragment de maxillaire gauche (TE9c). B. M1 gauche (TE9c). C. Mandibule gauche fragmentée (TE9c). D. Épiphyse distale d'humérus droit (TE9c). E. M2 droite (TE9c). *M. schreibersii*. F. Mandibule gauche (TE9c). G. Épiphyse distale d'humérus gauche (TE9c). *R. ferrumequinum*. H. Mandibule gauche fragmentée (TE9c).

Rhinolophus mehelyi appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The morphology of the lower molars, which is quite similar to the previous case, allows the mandible to be assigned to this genus. The size of m2 and m3 is under the lower limit of size variation for *R. ferrumequinum* but above the upper limit of size variation for the medium-sized horseshoe bat *Rhinolophus euryale*, so we have assigned the mandible to *R. mehelyi*, which is the other medium-sized form of this genus that usually appears in the Pleistocene sites of the Iberian Peninsula (Sevilla, 1988). The proximal epiphysis of the humerus presents great development of the trochin in this genus, and both the trochin and the trochiter extend proximally to a similar level beyond the humeral head, which is triangular rather than rounded and dips towards the trochin. The size of the specimen (3.6 mm wide) and the morphology of the ventral ridge, which is flat, agree with the material used for comparison for this taxon.

Mehely's horseshoe bat currently inhabits Mediterranean Europe, albeit only discontinuously; it occurs in the Mediterranean margin and the southern half of Spain but does not usually reach altitudes above 500 masl, although some isolated citations exist at altitudes as great as 1200 masl. In Spain, it mainly prefers transitional woodland areas where the trees are more scattered; it roosts in caves, forming colonies of variable size (Palomo et al., 2007). This is one of the few species classified nowadays as Vulnerable by the IUCN in Spain, with decreasing trends in populations which has been estimated as 10% in the last 10 years in Andalusia while the datum remains unquantified in other regions of the country but still appears to have been considerable (Hutson et al., 2008).

Myotis myotis (Fig. 2A–E) appears frequently throughout the TELRU sequence, being present in all levels except TE11, TE12 (where a fragmented mandible was recovered though this seems more likely to be a reworked specimen from

Table 2

List of the recovered material for each bat taxon.

Tableau 2

Liste des ossements récupérés pour chaque taxon de chauve-souris.

Taxon	n	Element	n	Element
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	md with p3 - m3	1	md (fr) with m1 and c
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	1	md (fr) with m2 - m3	1	hu (p. e. +diap.)
	1	max (fr) with M1	1	md (fr) with p4 - m3
	2	max (fr) with M2	3	md (fr) with p4
	1	max (fr) with M2 - M3	2	md (fr) with m1 - m2
	1	max (fr) with P4 - M1	2	md (fr) with m1
	1	max (fr) with P4 and M2	3	md (fr) with m2 - m3
	1	max (fr) with M1 - M3	9	md (fr) with m2
	2	max (fr) with P4	9	md (fr) with m3
	3	max (fr) with P4 - M3	3	i3
	3	I2	5	c
	13	C	7	p2
	8	P4	8	p3
	17	M1	15	p4
	11	M2	21	m1
<i>Myotis myotis</i>	5	M3	10	m2
	7	M (fr)	7	m3
	1	md with p3 - m3	21	m (fg)
	2	md with p4 - m3	3	hu (p. e.)
	1	md with m1 - m3	9	hu (p. e. +diap.)
	1	md with m1 - m2	6	hu (d. e.)
	2	md with m2 - m3	16	hu (d. e. +diap.)
	2	md with m2	2	hu (diap)
	0	md with m3	1	rad (d. e. + diap.)
	1	md	6	rad (p. e.)
	7	md (fr)	6	rad (p. e. + diap.)
	1	md (fr) with c - p3	1	fem
	1	md (fr) with c-p2 and m1	6	fem (p. e.)
	1	md (fr) with p3	2	fem (d. e. + diap.)
cf. <i>Eptesicus</i>	1	md (fr)	1	hu (d. e. +diap.)
<i>Myotis</i> sp.	1	hu (d. e. + diap.)		
	1	max (fr) with M2 - M3		
	4	C	3	md (fr) with m2 - m3
	2	P4	1	c
	2	M1	2	p4
	2	M3	9	m1
<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	M (fr)	1	m3
	1	md with i2 - m3	6	m (fr)
	2	md with m2 - m3	7	hu (d. e.)
	1	md (fr)	3	hu (d. e. +diap.)
	2	md (fr) with p4 - m3	3	hu (p. e.)
	1	md (fr) with p4 and m3	2	hu (p. e. +diap.)
	1	md (fr) with m2	2	rad (p. e. + diap.)
Chiroptera indet.	4	md (fr)	1	fem (d. e.)
	1	P4 (fr)	1	diap

I: upper incisor; C: upper canine; P: upper premolar; M: upper molar; i: lower incisor; c: lower canine; p: lower premolar; m: lower molar; md: mandible; max: maxilla; hu: humerus; rad: radius; fem: femur; fr: fragment; p. e., proximal epiphysis; d. e.: distal epiphysis; diap.: diaphysis.

lower levels) and TE13 (Table 1; list of material in Table 2). Identification of the cranial remains as a large-sized form of the genus *Myotis* is straightforward on the basis of the dental formula (2.1.2.3/3.1.3.3), the morphology of the mandible (particularly the mandibular ramus, which is wide and presents a considerably higher coronoid process in relation to the articular process), the myotodont lower molars, the thick and quite irregular cingulum present on all teeth, and the large size of the specimens. The proximal epiphysis of the humerus presents a rounded head and a rather small trochin ridge, but lacks any trochiter ridge; the trochin and the proximal edges of the head reach a similar height while the proximal edge of the trochiter extends above the other two. The distal epiphysis of the humerus lacks a styloid process and the epicondylar spine

is rather reduced; in external view, the proximal edges of the trochlea and condyle reach a similar height. The femur (L = 19.93 mm) presents trochanters similar in size to each other, the head is almost spherical and the whole proximal epiphysis is more lateromedially symmetrical than it is in other genera. The proximal end of the radius presents a not very pointed proximal process; the articular surface is somewhat trilobed in shape but lacks any crossing ridge, and the biceps insertion fossa is open. The distal end of the radius presents two knob-like anterior processes and a posterior, longitudinal crest.

The two large-sized Eurasian forms of this genus, *M. myotis* and *Myotis blythii* (which are accepted as different species even though recent genetic studies have demonstrated that they may have fertile hybrid offspring; see

Bogdanowicz et al. (2009)), are difficult to distinguish from each other due to the extreme similarity of their morphology. The former species is generally larger although both species share an overlapping range of size variation. The measured molars are of a size above the upper limit for *M. blythii*, except for the specimens from level TE9, where the lower molars mostly lie within the range of overlap between the two taxa while the upper molars are above the upper limit of size variation for *M. blythii*. As it has previously been indicated by some authors, the sympatric presence of the two sibling species in Europe did not occur until the Holocene; previously, the western region of Europe had been occupied by the *M. myotis* group while *M. blythii* was an Asian species (Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009). However, the moment of separation of the two taxa is not clear. Work based on molecular data gives a date of about 0.56 Ma for the split, but according to Sevilla (1988) *M. myotis* has been identified in the Iberian Lower Pleistocene site of La Unión. As no different characters have been observed allowing us to attribute our remains to any other species, here we have decided to assign them to the taxon *M. myotis*.

The greater mouse-eared bat currently inhabits western, central and southern Europe. It occurs throughout Spain—where it reaches altitudes of 2060 masl—including the Balearic Islands, though it is scarcer in the central Ebro Valley and the South Submeseta. Its usual foraging habitats are woodland, transitional woodland and woodland margins, and it roosts in caves, forming massive nursery colonies and smaller hibernating colonies (Palomo et al., 2007).

cf. *Eptesicus* appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The recovered mandible presents a dental formula of 3.1.2.3 corresponding to 13 alveoli, which coincides with the genera *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Barbastella*, *Pipistrellus*, *Hypsugo* and *Nyctalus*. However, it lacks any teeth, and the mandibular ramus is also absent. The size corresponds to a small-medium-sized bat slightly larger than the extant *Hypsugo savii* and *Pipistrellus*. The mental foramen lies between the c and the p3 alveoli, approximately at the mid-height of the mandible body, and it is circular and rather small. The mandibular body is quite robust and presents neither a narrowing towards the posterior side nor a marked mental bulge, which points to it belonging to *Eptesicus* as opposed to the other mentioned genera. Due to the lack of any other distinctive feature, we have preferred to maintain the identification as indicated. The distal epiphysis of the humerus (2.5 mm wide) presents a relatively well-developed styloid process and a rather long epicondylar spine, excluding the possibility of it being a small-sized *Myotis* or a *Plecotus*. The former feature can be observed despite the loss of the tip of the styloid process. The olecranon fossa forms a semicircle in internal view, and the union between the trochlea and the condyle is flatter than in *Pipistrellus*, *Hypsugo* and *Vespertilio*, where the furrow between the two structures is deeper. The remnant corresponds to a form of serotine bat that is definitely smaller than the two species of the genus that currently inhabit Spain: *Eptesicus serotinus* and *Eptesicus isabellinus* (Palomo et al., 2007). Three other species inhabit Europe at present: *Eptesicus bottae* (which is

larger than the Iberian ones), *Eptesicus nilssonii* and *Eptesicus anatolicus* (these two being small-sized forms). One more fossil species has been described in the Lower Pleistocene of Europe: *Eptesicus praeglacialis*, which is also a large-sized form (Sevilla, 1988). Our remains are close to those of the species *Eptesicus nilssonii* but our specimen is slightly smaller, and given the lack of any other distinctive feature we have preferred to maintain the identification as indicated.

Myotis sp. appears sporadically as an accidental species (Table 1; list of material in Table 2). The humerus is partially fragmented, but the following distinctive features of the *Myotis* genus can be observed: the styloid process is reduced, the proximal edge of the trochlea does not reach the epiphyseal border; it differs from *Plecotus* in that the proximal edge of the union between the trochlea and the condyle does not form a bulge in external view. The specimen corresponds to a small-sized form of *Myotis* such as *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus* or *Myotis nattereri*. As the ventral edge of the trochlea does not reach the edge of the epiphysis, assignation to the taxon *Myotis capaccinii* can be ruled out, but a more precise identification is not possible due to its fragmentation.

Miniopterus schreibersii (Fig. 2F, G) appears frequently throughout the TELRU sequence, being present in all levels except TE11, TE13 and TE14 (Table 1; list of material in Table 2). The assignment of the items to this taxon is unequivocal: the species is characterized by the dental formula of 2.1.2.3/3.1.3.3 and the long, narrow and slender cusps of the teeth; another specific characteristic is its large p3 with two roots, which adds an extra alveolus to the mandible. The C has an oval occlusal section and deep longitudinal furrows on both the labial and lingual surfaces. P4, M1 and M2 present well-developed heels where the cingulum becomes relatively thicker; the former presents a mesiolingual longitudinal arris which ends as an extra cusp at the contact with the cingulum. The lower molars are of a nyctalodont type with a narrow but irregular cingulum, and p4 has a triangular occlusal outline. The mandible body is quite slender and shows a well-developed and angulated mental bulge; the mental foramen is large and is located close under and between the alveoli of p2 and c. The mandibular ramus is square-shaped and joins the body forming a well-marked angle; the coronoid and the articular processes reach a similar height. The distal epiphysis of the humerus is diagnostic due to the long and flattened blade-shaped styloid process, the marked olecranon fossa and the deep furrow between condyle and epicondyle. The proximal epiphysis is characterized by a wide, ear-shaped trochin and a diagonally oriented oval head, which dips towards the trochiter and extends slightly above the trochin; the ventral ridge is not very prominent and joins the trochin forming a depression, whereas there is no dorsal ridge. The proximal end of the radius is diagnostic due to the long, pointed proximal process, the two articular surfaces separated by a well-developed ridge which arises from the tip of the proximal process, and the deep, kidney-shaped biceps insertion fossa, which has an almost closed contour.

Schreibers' bat currently inhabits southern Europe. It occurs throughout Spain—where it reaches altitudes of

1400 masl—including the Balearic Islands. Its foraging habitats are both open lands and forest. This is a species linked to rocky areas where caves or crevices may occur (not necessarily close to the feeding areas since it is able to fly along great distances), as *M. schreibersii* uses them for roosting, forming massive nursery and hibernation colonies (Palomo et al., 2007).

5. Taphonomic remarks

Two levels in the sequence lack bat remains: TE 11 and TE 13, while their presence in levels TE 8, TE 12 and TE 14 is rather scarce. This absence or scarcity of bat remains has no parallelism in other groups of small vertebrates such as the herpetofauna studied by Blain et al. (2010), where a significant descent in the number of remains is only noted for level TE12. Regarding the horizontal distribution of the bat remains in each bat-fossil-bearing level, no differential distribution patterns have been observed; specifically in sublevel TE 9c, which has been excavated extensively, the bat remains occur in almost all the squares.

The abundance of bat remains within the TELRU levels (Table 1) is very low in comparison with other groups of small vertebrates such as rodents, insectivores, amphibians or reptiles (Blain et al., 2010; Rodríguez et al., 2011), but it is still remarkable when compared with the amount of bat remains recovered from other Pleistocene Iberian cave-sites, such as AGP7 in Zaragoza (Galán et al., 2015), La Unión in Murcia, Las Yedras and Cueva del Agua in Granada, Prádenas in Segovia, Guardo in Palencia, El Higerón and Las Grajas in Malaga and El Reguerillo in Madrid (Sevilla, 1988).

The bat assemblage is composed of disarticulated cranial and postcranial remains, and the occurrence of teeth attached to bone is notable. The presence of complete long bones and cranial bones is very scarce, if not non-existent, in all the levels, but the breakage pattern generally observed consists of angulated fractures rather than rounded surfaces and is not linked to dissolution surfaces; in some cases the identification of fragments belonging to the same specimen is even possible within a sample. In our opinion, this corresponds to trampling as the origin of the breakage rather than to predation or a long process of transport. The presence of isolated teeth is generally high in terms of their percentage within the total bat NISP of every level, but when the relative abundance of each element is taken into account (after Andrews, 1990) the most abundant elements are mandibles in all levels except TE 9b, where they are molars.

Only a few bones present clear marks of dissolution where digestion is the origin: specifically, a couple of humeral distal epiphyses from TE 7 (one from a *M. myotis*, the other from a *M. schreibersii*) and the mandible of cf. *Eptesicus* from TE 9a (this last is not a typical cave-dwelling bat so it seems logical that the agent of accumulation was a predator in this case). This is a small amount considering the size of the TELRU bat sample as a whole.

Carbonate precipitation has been observed in some bat specimens. In the majority of cases, the presence of carbonates is linked to a better state of conservation of the remains, such as the complete preservation of the teeth

attached to a mandible or maxilla bone; in some cases the identification of different anatomical remains belonging to the same individual and affected by superficial carbonate precipitation is even possible within a sample. This precipitation must thus have occurred in the early stages of deposition; it could have been favoured by the decomposition of the organic tissues attached to bone, which produces a local increase in pH.

The specimens forming the bat assemblage are mainly yearlings according to their tooth wear, but interesting exceptions to the age distribution may be found in some levels. In levels TE 10, TE 9c and TE 7, yearlings, adults and even old individuals are represented by the *M. myotis* group; *M. schreibersii* specimens are yearlings in almost all the levels except TE 8 and TE 9c, where adult individuals have also been found, and the two individuals of *R. ferrumequinum* from levels TE 9c and TE 12 respectively were also adults.

This leads us to conclude that the origin of the main TELRU bat assemblage was as a thanatocoenosis generated by the death of the individuals that formed colonies in the ancient cave. The colonies had been mainly of the nursery-type judging by the predominance of yearlings except for the afore-mentioned cases where adult individuals have been found. On the other hand, the few isolated remains that show evidence of digestion could have been deposited by opportunistic predators such as owls, as is the case with the majority of the small-vertebrate remains within the sequence (Blain et al., 2010; Cuenca-Bescós and Rofes, 2004; Cuenca-Bescós et al., 2013, 2015; Rodríguez et al., 2011; Rofes and Cuenca-Bescós, 2009).

6. Results

6.1. Species composition

A total of 353 bat remains have been recovered from TELRU, 346 of which could be identified at least to genus level (MNI=56). Six bat taxa have been identified within the sequence: *R. ferrumequinum*, *R. mehelyi*, *M. myotis*, *Myotis* sp., cf. *Eptesicus* and *M. schreibersii*. All the identified species currently inhabit Europe. The vertical distribution of these taxa through the sequence as a whole is characterized by the almost constant presence of *M. myotis* and *M. schreibersii*, which are also the most abundant species in each level (Table 1). Both of them are typical cave-dwelling bats and appear frequently in Iberian Pleistocene and extant bat communities; the *Rhinolophus* species recorded are also among the typical cave-dwelling species in the Iberian Peninsula and frequently occur in the Iberian Pleistocene record too (de Paz and Benzal, 1991; Galán et al., 2015; Palomo et al., 2007; Sevilla, 1988), although their presence in the studied locality is a minority.

6.2. Palaeoenvironmental interpretation

There are two dominant bat taxa, *M. myotis* and *M. schreibersii*, which appear together throughout almost the whole sequence, constituting an association typical of warm, Mediterranean climate conditions (de Paz and Benzal, 1991; Palomo et al., 2007; Sevilla, 1988).

Table 3
Habitat preferences of each identified species of bat.

Tableau 3
Préférences d'habitat pour chaque espèce identifiée de chauve-souris.

	OD	OH	Wo	Ro	Wa
<i>Rhinolophus ferrumquinum</i>			0.8	0.2	
<i>Rhinolophus mehelyi</i>			0.8	0.2	
<i>Myotis myotis</i>			0.8	0.2	
<i>Miniopterus schreibersii</i>	0.2	0.2	0.4	0.2	

OD: open dry habitat; OH: open humid habitat; Wo: woodland/woodland margin habitat; Ro: rocky habitat.

The landscape inferred from our analysis of the chiropteran faunal assemblages and taking the habitat preferences of each taxon into account (see Table 3) comprises a predominantly woodland habitat, which includes mature forest, transitional areas, and woodland margins and forest patches with moderate ground cover. Areas of open land or meadows and rocky dwellings including caves, fissures and bare rock substrates would be present to a lesser extent (Fig. 3). The habitat composition presents little variation throughout the levels analysed; it should also be borne in mind that the small amount of remains recovered in levels TE 8, TE 9a, TE 9a+, TE 12 and TE 14 (Table 1) may bias the results for these levels.

7. Discussion

Of the two constant taxa in the assemblage, *M. schreibersii* is a markedly thermophilic species, as is *R. mehelyi* (Palomo et al., 2007; Sevilla, 1988), whose sporadic presence in level TE 7 reinforces this general idea of warm climatic conditions previously expounded by Blain et al. (2010), Cuenca-Bescós et al. (2013, 2015), Rodríguez et al. (2011), and Cuenca-Bescós and Rofes (2004, 2009). It is also notable that the current occurrence of *M. myotis* in

natural cave-roosts within the central and eastern Iberian regions is rather accidental, whereas this species is very frequent in the cave-roosts of southern Iberian regions (de Paz and Benzal, 1991). In this sense the chiropteran fauna from TELRU is consistent with the above-mentioned results of previous studies of small vertebrates and the palynological record from this sequence, which reported warmer conditions than at present.

Regarding the habitat composition, previous results pointed to a mixed landscape with little variation throughout the sequence, but the extent of the woodland areas indicated by analyses of other groups of small vertebrates is clearly less than in our results (Blain et al., 2010; Cuenca-Bescós et al., 2013; Rodríguez et al., 2011). Three possible causes for this disagreement may be considered and expounded here. Firstly, as woodland areas are the most important foraging habitat for European bats (Cel'uch and Kropil, 2008), a palaeoecological approach based only on the bat assemblage separately from other small-vertebrate groups may result in an overrepresentation of this type of habitat that would not occur if the fossil community as a whole were considered. Secondly, the use of the habitat weighting method—or any other method of habitat reconstruction which considers the abundance of a taxon in terms of its MNI to be a reflection of the abundance of this taxon in the palaeocommunity—may also lead to problems when working with cave-dwelling animal assemblages characterized by the *in situ* mortality of the individuals as in this case, since the abundance of one taxon in the association may be caused by a combination of ethological and taphonomic factors. The use of a cave-roost by different bat species simultaneously is quite common; many present-day examples of *M. myotis* and *M. schreibersii* sharing caves have been reported and it might occur either that they form interspecific clusters, or that each taxon occupies a different hall in the cave depending on the environmental conditions (e.g. Borda et al., 2004; de Paz and Benzal, 1991; Vincent et al., 2011). The greater presence of one taxon as opposed to another in the Sima del Elefante site, which corresponds to a quite external area of this ancient cave, could be due to the different locations of the past bat colonies within the cave instead of a dominance of a given species. Furthermore, another issue should be taken into account when interpreting a landscape on the basis of this type of assemblage: the different spatial scale of influence of each group of animals. The main bat taxa identified here are known to cover distances of about 25–29 km away from their roosts for hunting (Arlettaz, 1996; Vincent et al., 2011), while owls—a typical agent of accumulation of small-vertebrate assemblages—limit their range of action to distances of 1–5 km from their nests (e.g. Martínez and Zuberogoitia, 2004). Thus a bat assemblage produced by the death of the individuals within the cave would be providing us with palaeoecological data from an area at least ten times larger than a small-vertebrate assemblage accumulated by the action of owls; the same applies to other predators.

Finally, the changes in the bat association observed in the upper levels of the sequence (from TE 11 to TE 14) should also be discussed. Noteworthy is the decrease in the

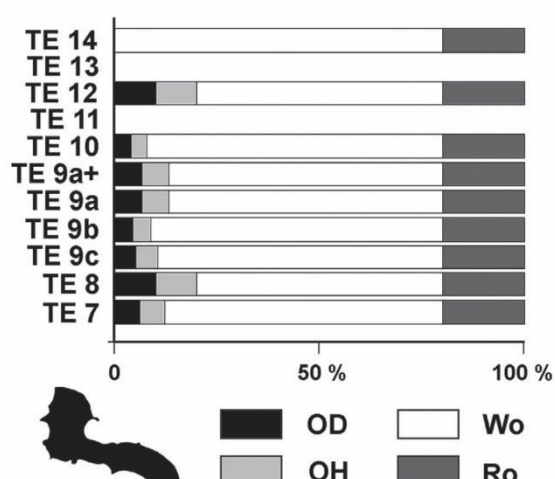


Fig. 3. Habitat weighting results. OD: open dry habitat; OH: open humid habitat; Wo: woodland/woodland margin habitat; Ro: rocky habitat.

Fig. 3. Résultats de la méthode de pondération de l'habitat. OD : habitat ouvert et sec ; OH : habitat ouvert et humide ; Wo : habitat forestier et de bordure de forêt ; Ro : habitat rocheux.

number of bat remains, if not their total absence as in TE 11 and TE13 (Table 1), which may be due to taphonomic processes that exclusively affect the chiropteran fauna since the other small-vertebrate groups do not show a similar pattern, as pointed out above in the Taphonomic remarks paragraph. However, changes in the composition of the association can also be observed: TE 12 lacks remains of *M. myotis* and TE 14 lacks remains of *M. schreibersii*. This could be related to changes in the general environmental conditions, such as the woodland regression registered for levels TE 11 and TE 12 and the climate deterioration registered for levels TE 13 and TE 14 (Blain et al., 2010). Besides, an interesting point is the life-span and reproductive strategy of bats and the implications that this biological condition could have in their fossil record. Bats are incredibly long-lived comparing to other mammals of similar size—in Central Europe the life-span average among the different species is between 25 and 30 years (Dietz et al., 2009), while concerning the two main species of TELRU record, *M. myotis* maximum life-time recorded is 25 years (Kulzer, 2003) while *M. schreibersii* is known to live at least 16 years (Spitzenberger, 1981)—and they have also a low ratio of offspring per year, from one to two breedings (Dietz et al., 2009; Palomo et al., 2007). This definitely determines the recovery of a bat population within a region after a decrease process due to an unfavorable environmental situation since it is much slower than in most other small mammals with more opportunistic strategies, and eventually can lead into a different pattern of record throughout the same stratigraphic sequence as occurs in TELRU.

8. Conclusions

The fossil bat assemblage from TELRU has been exhaustively analysed for the first time, and the following six taxa have been identified: *R. ferrumequinum*, *R. mehelyi*, *M. myotis*, *Myotis* sp., cf. *Eptesicus* and *M. schreibersii*. The origin of the accumulation is the death within the cave of the members of fossil bat colonies roosting in it. The sequence is characterized by the (almost) constant presence of two taxa: *M. myotis* and *M. schreibersii*. This is a typical Mediterranean association and would point to warmer climate conditions in the region of Atapuerca during this period than at present, as reported by previous work from the site. We have found that fossil bat assemblages are useful for drawing palaeoclimatic inferences and also as indicators of palaeoenvironmental stability when associations of taxa rather than abundances of taxa are taken into account. However, the use of fossil bat assemblages whose origin is the *in situ* death of the individuals as palaeoecological indicators leads to certain problems that may call for consideration in further papers. Indeed, the habitat weighting method is not very appropriate in such cases. The habitat preferences shown by extant bats can be used to provide an approximate, qualitative description of the past landscape, but establishing quantitative percentages of the abundance of each habitat on the basis of the abundance of each taxon would probably not yield representative results.

Acknowledgements

This work has been supported by the MICINN Project CGL2009-12703-C03-03, CGL2012-38434-C03-01, Fundación Atapuerca, H54-Grupos consolidados del Gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo (European Social Fund). J. Galán is the recipient of a PhD fellowship from the Gobierno de Aragón. J.M. López-García is a beneficiary of a Beatriu de Pinós postdoctoral fellowship (2011BP-A200001) from the Generalitat de Catalunya, a grant co-funded by the European Union through the Marie Curie Actions of the 7th Framework Program for R+D. R. Glasgow has revised the English grammar and redaction, and H.-A. Blain has revised the French. The comments and suggestions provided by Dr. C. Berto and the other anonymous reviewer have greatly improved this work. Finally, we would like to thank our colleague C. Núñez-Lahuerta for her comments on the ethology of nocturnal birds of prey.

References

- Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfá, R., Blain, H.-A., Oms, O., Sevilla, P., 2011. The Late Neogene–Early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): chronologic and paleoclimatic context. *Quat. Internat.* 243 (1), 183–191.
- Andrews, P., 1990. Owls, caves and fossils. Predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. Natural History Museum, London (239 p.).
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 241, 572–589.
- Arletta, R., 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim Behav* 51 (1), 1–11.
- Bennàsar, M.L., 2010. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina. Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain (Ph.D. thesis, 535 p.).
- Bermúdez de Castro, J.M., Martín-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Martín-Francés, L., Lapresa, M., Olejniczak, A., Carbonell, E., 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. *J Hum Evol* 61, 12–25.
- Berthier, P., Excoffier, L., Ruedi, M., 2006. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proc. Royal Soc. B Biol. Sci.* 273 (1605), 3101–3123.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Bennàsar, M., Rofes, J., López-García, J.M., Huguet, R., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain. *Quat. Sci. Rev.* 29 (23), 3034–3044.
- Bogdanowicz, W., Van Den Bussche, R.A., Gajewska, M., Postawa, T., Harutyunyan, M., 2009. Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterologica* 11 (2), 289–305.
- Borda, D., Borda, C., Tămaş, T., 2004. Bats, climate, and air microorganisms in a Romanian cave. *Mammalia* 68 (4), 337–343.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, E.D., Martín-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjach, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452 (7186), 465–469.
- Cel'uch, M., Kropil, R., 2008. Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoologica* 57 (4), 358–372.

- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., 2004. Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). In: Baquedano, E., Rubio Jara, S. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Zona Arqueológica, Alcalá de Henares. II: Paleontología, Zona Arqueológica 4*, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 150–156.
- Cuenca-Bescós, G., García, N., 2007. Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259, 99–110.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., De Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M.A., Bennásar-Serra, M.L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quatern. Int.* 212 (2), 109–119.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of *Homo* in Western Europe. *Quat. Internat.* 295, 28–35.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quat. Internat.*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.12.059>.
- de Paz, O.D., Benzal, J., 1991. Los refugios importantes y su valoración ecológica para los murciélagos españoles. In: Benzal, J., de Paz, O. (Eds.), *Los murciélagos de España y Portugal*. ICONA, Madrid, pp. 3–140.
- Dietz, C., von Helversen, O., Nill, D., 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : biologie, caractéristiques, protection. Delachaux et Niestlé, Paris (400 p.).
- Dupuis, I., 1986. Les chiroptères du Quaternaire en France. Univ. de Paris I, Paris (Mémoire de Maîtrise, 561 p.).
- Evans, E.M.N., Van Couvering, J.A.H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *J. Human Evol.* 10, 99–116.
- Felten, H., Helfricht, A., Storch, G., 1973. Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenbergiana Biologica* 54 (4/6), 291–297.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Sauqué, V., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *C. R. Palevol*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2014.12.003>.
- García, A.M., Cervera, F., Rodríguez, A., 2005. Bat predation by long-eared Owls in Mediterranean and temperate regions of southern Europe. *J. Raptor. Res.* 34 (4), 445–453.
- Hutson, A.M., Spitzenberger, F., Juste, J., Aulagnier, S., Alcaaldé, J.T., Palmeirim, J., Paunovic, M., Benda, P., Karataş, A., 2008. *Rhinolophus mehelyi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. (www.iucnredlist.org).
- Kowalski, K., 1995. Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios* 18, 251–256.
- Kulzer, E., 2003. Großes Mausohr *Myotis myotis*. In: Braun, M., Dieterlen, F. (Eds.), *Die Säugetiere Baden-Württembergs I*. Ulmer-Verlag, pp. 357–377.
- López-García, J.M., Sevilla, P., 2012. La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. *Barbastella* 5 (1), 12–18.
- Martínez, J.A., Zuberogoitia, I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales: capsule there is a relationship between owl numbers and the availability of the agri-forest patchwork. *Bird Study* 51 (2), 163–169.
- Menu, H., Popelard, J.-B., 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilioninés de l'Ouest européen. *Le Rhinologue* 4, 1–88.
- Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín-Merino, M.A., Pérez-Martínez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (1 Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122–137.
- Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C., 2007. Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid (588 p.).
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennisar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 30 (11), 1396–1412.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2006. First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of North Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 112, 301–315.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2009. First record of *Beremendia fissidens* (Mammalia Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *C. R. Palevol* 8 (1), 21–37.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2011. Evolutionary history and biogeography of the genus *Crociodura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crociodura kornfeldi*. *Mamm. Biol.* 76, 64–78.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2013. First record of *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* (Mammalia, Soricidae) in western Europe: biostratigraphy, biogeography and evolution of the species. *Paläontologische Zeitschrift* 87, 529–541.
- Rosina, V.V., Shokhrin, V.P., 2011. Bats in the diet of owls from the Russian Far East, southern Sikhote Alin. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 22 (1), 205–213.
- Sesé Benito, C., Sevilla García, P., 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología (Extraordinario)*, pp. 278–287.
- 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 Vert.* 13, 111–130.
- Sevilla, P., 1988. Estudio Paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució* 22, 113–233.
- Sommer, R.S., Niederle, M., Labes, R., Zoller, H., 2009. Bat predation by the barn owl *Tyto alba* in a hibernation site of bats. *Folia Zoologica* 58 (1), 98–103.
- Spitzenberger, F., 1981. Die Langflügel-Fledermaus (*Miniopterus schreibersi*) in Österreich. *Mammalia austriaca* 5. Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneu 10 (2), 139–156.
- Strickler, T.L., 1978. Functional osteology and myology of the shoulder in the chiroptera, contributions to vertebrate evolution, vol. 4. S. Karger, New York (198 p.).
- Vincent, S., Nemoz, M., Aulagnier, S., 2011. Activity and foraging habits of *Miniopterus schreibersi* (Chiroptera: Miniopteridae) in southern France: implications for its conservation. *Hystrix Ital. J. Mammal* 22 (1), 52–72.



Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



General Palaeontology, Systematics and Evolution (Vertebrate Palaeontology)

Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain)



Assemblage fossile des chiroptères du Pléistocène supérieur de la grotte d'Aguilón P7 (Saragosse, Espagne)

Julia Galán^{a,*}, Gloria Cuenca-Bescós^a, Juan Manuel López-García^b, Víctor Sauqué^a, Carmen Núñez-Lahuerta^a

^a Grupo Aragosaurus-IUCA. Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C. Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain

^b Sezione di Scienze Preistoriche e Antropologiche, Dipartimento di Studi Umanistici, Università degli Studi di Ferrara, C. so Ercole I d'Este 32, 44100 Ferrara, Italy

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 July 2014

Accepted after revision 9 December 2014

Available online 6 May 2015

Handled by Lars Vanden Hoek Ostende

Keywords:

Chiroptera

Taxonomy

Taphonomy

Palaeoenvironment

Late Pleistocene

Mots clés :

Chiroptera

Taxonomie

Taphonomie

Paléoenvironnement

Pléistocène supérieur

ABSTRACT

Bats (Chiroptera, Mammalia) are a valuable and independent source of palaeoenvironmental information in Quaternary sites because bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as those of other small mammals. Here, we report a small collection of bats (MNI 15) from a cave infill of the Aguilón P7 (AGP-7) site (Zaragoza, Spain) dated Late Pleistocene (MIS 3). This is one of the rare localities south of the Ebro River (right bank) with Neanderthal tracks; therefore, the palaeoenvironmental data provided here may help us to understand Neanderthal history. Nine bat taxa were identified, viz. *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *Myotis* gr. *myotis/blythii*, *M. cf. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *M. daubentonii*, *Plecotus* gr. *auritus/austriacus*, *Hipsugo savii* vel. *Pipistrellus kuhlii/nathusii*, and *Miniopterus schreibersii*. The presence of a high number of yearlings of the former four species suggests the presence of breeding colonies. The surprisingly high diversity of the sample indicates a variegated vegetation cover and relatively high humidity for the MIS 3 stage in the region.

© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

RÉSUMÉ

Les chauves-souris (Chiroptera, Mammalia) retrouvées dans les sites fossiles quaternaires sont une source indépendante précieuse d'information paléoenvironnementale, puisque les assemblages de chiroptères ne proviennent pas nécessairement des mêmes processus que celles d'autres petits mammifères. Ici, nous décrivons pour la première fois une petite association relativement diversifiée de chauves-souris, trouvée dans une localité d'âge Pléistocène supérieur (MIS 3), le site d'Aguilón P7 (Saragosse, Espagne). C'est l'une des rares localités du Sud de l'Ebre (rive droite) ayant des traces des Néandertaliens ; par conséquent, les données paléoenvironnementales fournies ici peuvent aider à comprendre leur histoire. Neuf taxons de chiroptères ont été identifiés : *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis* gr. *myotis/blythii*, *M. cf. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *M. daubentonii*, *Plecotus*

* Corresponding author.

E-mail address: galanj@unizar.es (J. Galán).

gr. *auritus/austriacus*, *Hipsugo savii* vel. *Pipistrellus kuhlii/nathusii* et *Miniopterus schreibersii*. La présence d'un nombre élevé de jeunes individus des quatre premières espèces suggère la présence de colonies de reproduction. L'importante et surprenante diversité de l'échantillon indiquent pour le MIS 3, dans la région, une couverture végétale variée et une humidité relativement élevée.

© 2015 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Bat fossil remains (Chiroptera, Mammalia) are interesting palaeoenvironmental indicators in Quaternary sites mainly due to their specific habitat preferences. Bats are only occasionally preyed upon by owls and other predators, such as carnivorous mammals, snakes or lizards (García et al., 2005; Kowalski, 1995; Rosina and Shokhrin, 2011; Sommer et al., 2009), but their habit of forming roosting colonies in caves sometimes allows the formation of exceptionally well-preserved assemblages (López-García and Sevilla, 2012). Because bat assemblages are not necessarily produced by the same processes as other small mammal assemblages, they provide a valuable independent source of palaeoenvironmental information.

Here, we describe for the first time a relatively diverse association of bats found in Aguilón P7 Cave (AGP-7), a new locality dating to the Late Pleistocene (MIS 3) in the central Ebro Valley. AGP-7 is one of the rare localities of the south of the Ebro River with Neanderthal tracks, and palaeoenvironmental data provided by this site may help understanding Neanderthal history (Cuenca-Bescós et al., 2010; Sauqué et al., 2014a). We focus on the taxonomic identification of the bat remains, the origin of the accumulation, the palaeoenvironment, and the comparison with other chiropteran associations from the Iberian Late Pleistocene.

2. The locality

2.1. Geographical and geological location

AGP-7 is a palaeontological cave-site located in the north face of the Iberian Range to the south of the River Ebro. It is situated on a small hill named Cerro Pezón; the mouth of the cave is open at 683 m above sea level (masl) on the left bank of the Valdeaguilón ravine, close to the town of Aguilón and 55 km from the main city of Zaragoza (Fig. 1) (Gisbert and Pastor, 2009). The P7 cave is part of a karst system in Upper Jurassic (Malm) marine limestones that opens at the contact between the two main formations from this age in the Iberian Range: the marls and clays of Loriguilla (Kimmeridgian) and the thick limestones of Higueruelas (Tithonian) (Cuenca-Bescós et al., 2010). As with other cases of speleogenesis in the Iberian Peninsula, the karst system is expected to have developed during the Pliocene–Early Pleistocene (Ortega et al., 2013). Its geometry, orientation and karst-cavity filling were conditioned by the incision of the main rivers, such as the River Ebro, and the development and incision of their hydrological

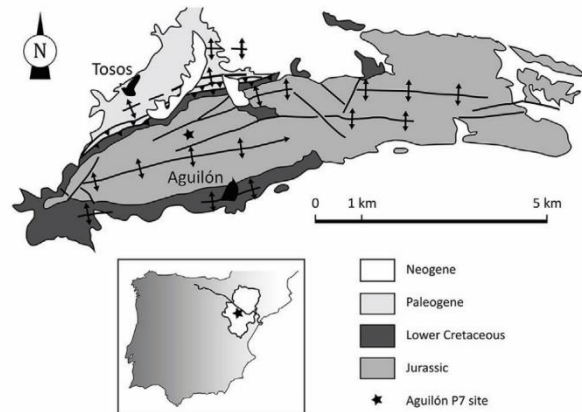


Fig. 1. Geographical and geological location of the Aguilón P7 site, modified from Cortés-Gracia and Casas-Sainz (1996).

Fig. 1. Situation géographique et géologique du site d'Aguilón P7, modifié d'après Cortés-Gracia and Casas-Sainz (1996).

basins. In the light of a preliminary geological survey made in the area in May 2010, the drainage of the karst system presumably changed from an original exit towards the River Huerva, the main river in the area, to the current discharge towards the Valdeaguilón Ravine, a secondary incision in the hydrological system of the area. The P7 cave is rather shallow and consists of an outer entrance hall and an inner gallery (Fig. 2). The cavity filling sediment of the outer entrance hall, where the main palaeontological excavation took place, consists of a single sedimentary level, 85 cm thick, comprising heterometric limestone ridges in a reddish clay matrix, probably corresponding to a single deposition event, while sediments in the inner gallery were likely deposited during a previous stage (Cuenca-Bescós et al., 2010).

2.2. Dating the sedimentary fill of the AGP-7

A bone fragment that came out of a sample of fossil remains from the surface cleaning, almost certainly from the top of the section, was dated by radiocarbon resulting in $34,760 \pm 360$ BP– $34,860 \pm 360$ BP (Beta-222732), providing a minimum age of the reservoir in the area's known slope (P in Fig. 2). In recent years, a second radiocarbon date was provided by a bone from a roe deer *Capreolus capreolus* exhumed from the base of the section. This gave an age of just under 46.3 ka BP (OxA-27902; for the methodology employed see Bronk Ramsey et al., 2004). Thus, the faunal and lithic assemblages point to a Late Pleistocene biostratigraphic age, likely from the beginning of Marine Isotope

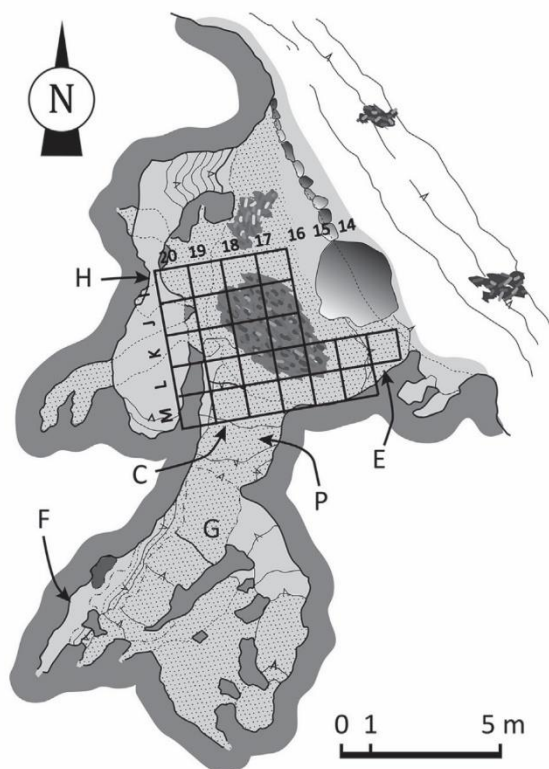


Fig. 2. Plan view of the Aguilón P7 cave and the excavation grid. The following sectors were distinguished: E: *entrada*, P: *pendiente*, C: *centro* and H: *hiedra* in the outer entrance hall; and sectors G: *galería* and F: *fondo* in the inner gallery. Modified from Gisbert and Pastor (2009); Cuenca-Bescós et al. (2010).

Fig. 2. Plan de la grotte P7 d'Aguilón et du carroyage de fouille. Les secteurs suivants ont été distingués E: *entrada*, P: *pendiente*, C: *centro* et H: *hiedra* dans le hall d'entrée extérieur et les secteurs G: *galería* et F: *fondo* dans la galerie intérieure. Modifié d'après Gisbert et Pastor (2009); Cuenca-Bescós et al. (2010).

Stage 3 (MIS3). MIS 3 was a period characterized by rapid climate changes (Sánchez-Goñi and D'Errico, 2005), supporting the existence of Pleistocene communities with no present-day analogy, and that shared distributions that are currently disjunct (López-García et al., 2010; Sauqué et al., 2014b; Sommer and Nadachowski, 2006).

2.3. The faunal assemblage

Even though only a small part of AGP-7 cave has been excavated, the species richness and the number of remains are notable. The faunal list is as follows (Cuenca-Bescós et al., 2010; Galán, 2013; Núñez-Lahuerta et al., 2015): small mammals—*Crocidura* sp., *Lagomorpha* indet., *Apodemus* sp., *Microtus* sp., *Microtus (Terricola)* sp., *Iberomys cabreræ* and *Chionomys nivalis*; large mammals—*Cuon alpinus*, *Canis lupus*, *Crocota crocuta*, *Panthera pardus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Lynx pardinus*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Cervus elaphus*, *Capra pyrenaica*, *Capreolus capreolus*, *Rupicapra pyrenaica* and *Equus ferus*; birds—*Galliformes* indet., *Lagopus* sp., *Aquila chrysaetos*, *Gyps fulvus*, *Passeridae* indet., *Anthus trivialis*, *Prunella modularis*, *Sturnus* cf. *unicolor*, and *Corvus monedula*. The cave may have been used as

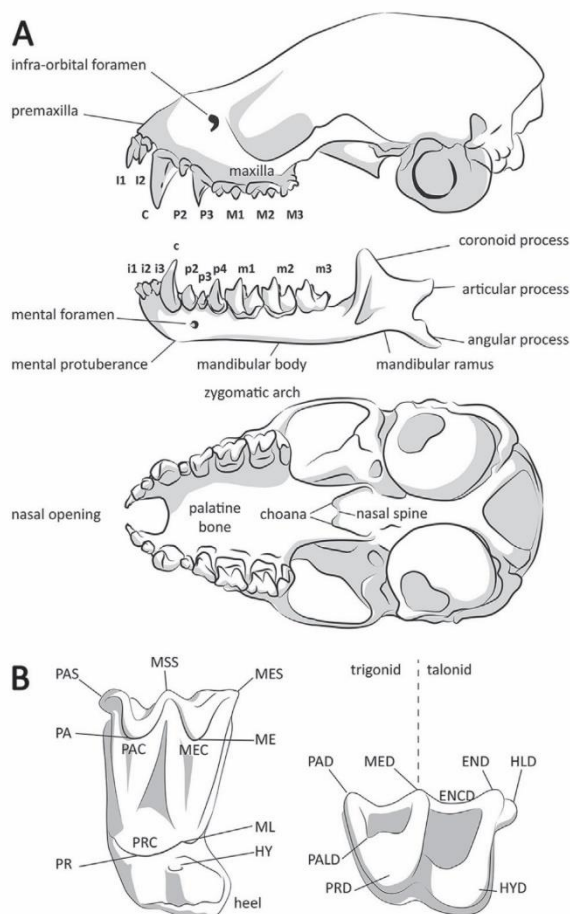


Fig. 3. Anatomy of bat cranial skeleton. A. Lateral view of skull and hemimandible, and ventral view of skull, modified from Benzal and de Paz (1990). B. Occlusal view of upper molar (left) and lower molar (right), modified from Sevilla (1988). Abbreviated names are explained in the paragraph "Abbreviations".

Fig. 3. Anatomie du crâne d'une chauve-souris. A. Vue latérale du crâne et de la mandibule, et vue ventrale du crâne, modifié d'après Benzal et de Paz (1990). B. Vue occlusale de la molaire supérieure (à gauche) et de la molaire inférieure (à droite), modifié d'après Sevilla (1988). Les abréviations sont expliquées dans le paragraphe « Abréviations ».

a den by large carnivores, yet some Mousterian tools have been recovered, including a scraper, and tool marks in some fossils have been observed, suggesting that the cave was visited by Neanderthals, even though no human remains have been found.

3. Material and methods

3.1. Abbreviations

Institutional – MPZ: Palaeontological Museum of Zaragoza; EBD: Doñana Biological Station-CSIC; MNCN: National Museum of Natural Science-CSIC, Madrid; GA: Aragosaurus Group-IUCA, Zaragoza; CIAMA: International Centre for Water and Environment-La Alfranca, Zaragoza.

Dental terminology (Fig. 3) – I: upper incisor; C: upper canine; P: upper premolars; M: upper molars; the teeth from the lower dental series are indicated in the same way

but using lowercase letters. The anatomical parts of molars are abbreviated as follows, PA: paracone; ME: metacone; PR: protocone; PAC: paracrista; MEC: metacrista; PRC: protocrista; PAS: parastyle; MSS: mesostyle; MES: metastyle; HY: hypocone; PL: paraconule; ML: metaconule; PAD: paraconid; MED: metaconid; PRD: protoconid; END: entoconid; HYD: hypoconid; HLD: hypoconulid; ENCD: entocristid; PALD: paralophid; tg: trigonid; td: talonid.

Anatomical elements – max: maxilla; md: mandible; hu: humerus; d. e.: distal epiphysis; diap.: diaphysis; fr: fragment.

3.2. Sample processing and fossil sorting

The bat fossil remains studied here consist of disarticulated bone fragments collected by water-screening the sediment excavated at the Cave P7 during the years 2005, 2009 and 2010. Superimposed screens of 0.2 cm and 0.05 cm mesh were used. The palaeontological excavation was divided into six different sectors (Fig. 2): *Entrada* (E), *Pendiente* (P), *Centro* (C), *Galería* (G), *Fondo* (F) and *Hiedra* (H); *in situ* material was extracted from sector F and from sectors E, P, C and H. The fossils were picked out from the residues, and then the bat remains were separated and identified. They are all kept in the MPZ. To evaluate the bat representation, the number of identified specimens (NISP) and the minimum number of individuals (MNI) were calculated for each taxon in accordance with Lyman (1994). For taxonomic identification these authors have been followed: Dupuis (1986); Felten et al. (1973), Menu and Popelard (1987), Sevilla (1988). The reference collections of the EBD, MNCN, GA and CIAMA were used.

3.3. Palaeoenvironmental approach

We used the habitat weighting method (see Andrews, 2006; Evans et al., 1981) to infer palaeoenvironmental characteristics. Five types of habitat are defined according to concrete environmental features: “open dry (OD)”, meadows under seasonal climate change; “open humid (OH)”, evergreen meadows with dense pastures and suitable topsoil; “woodland (Wo)”, mature forest including woodland margins and forest patches with moderate ground cover; “rocky (Ro)”, areas with a suitable rocky or stony substratum; and “water (Wa)”, areas along streams, lakes and ponds. Bat remains from sector F (Fig. 2) were not taken into account for the palaeoenvironmental approach as they correspond to a previous accumulation event (Cuenca-Bescós et al., 2010), but they were identified and measured.

4. Recorded taxa

Order CHIROPTERA Blumenbach, 1779

Family RHINOLOPHIDAE Gray, 1825

Genus *Rhinolophus* Lacépède, 1799

Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774) – Greater horseshoe bat (present habitat and distribution in Table 1).

MATERIAL (Fig. 4A, H; Appendix A): 1 max (fr) with M1, M2; 1 max (fr) with M3; 3C; 1 P4; 1 md with p4, m1; 1 md

with p3, p4, m1, m2, m3; 1 md (fr) with p4; 1 c; 2 m1; 2 m2; 2 m3; 1 m1 (fr).

DESCRIPTION: *R. ferrumequinum* is the most abundant species in AGP-7 and one of the largest. The **C** has a trapezoidal occlusal outline with a strong crown with three sides and a distally bent apex. The lingual side is the widest; it is flat and presents a small heel. The cingulum thickness is variable and has a zigzag morphology, inflexions pointing alternately to apex and root. The **P4** has a rectangular occlusal outline, a wide, well-developed heel and a narrow cingulum, which disappears distally. The upper molars present a parastyle forming an angle, though only the M1 has a (straight) metastyle. The **M1** and **M2** have a rectangular occlusal outline and a well-developed parastyle and heel. The protocone is on the mesial margin and its base lacks a cingulum. The **M3** has a subtriangular occlusal outline and presents a small parastyle. The metacone is smaller than the protocone, and there is a slightly developed metaconule on the post-protocrista. The **maxilla** fragments present the infra-orbital foramen located over the alveolus of the M2, and the alveolus of the M3 is located on the zygomatic arch root. The **c** has a semicircular occlusal outline in the base but the cusp has two sides, its apex and root are aligned and the cingulum is narrow and forms a small projection at posterior side. The **p3** is very small – sometimes even absent – and appears out of the dental series. The **p4** has a trapezoidal occlusal outline with three sides and a narrow cingulum, which is slightly thicker at the distal margin. The lower molars are of the nyctalodont type and present a narrow and regular labial cingulum. The **m1** and **m2** have an open trigonid, which is narrower in m2, and their lingual cusplets are not aligned, the hypoconulid having a labial position. The **m3** presents a narrow trigonid and a reduced talonid due to the labial migration of the entoconid. The **mandibles** have a long and flat horizontal body and an almost rectangular mandibular ramus with flat and low coronoid process. The mental protuberance appears well-developed; the mental foramen is circular and located under the p2 alveolus, or under the junction of the alveoli of c and p2.

DISCUSSION: The morphological features and the size (Appendix A) of the teeth and bones of this fossil material conform to the specimens of *R. ferrumequinum* described in Sevilla (1988).

Rhinolophus hipposideros (Bechstein, 1800) – Lesser horseshoe bat (present habitat and distribution in Table 1).

MATERIAL (Fig. 4E; Appendix A): 1 max (fr) with P4, M1, M2.

DESCRIPTION: This is the smallest species of this genus in the Palearctic region. The **P4** has a rectangular occlusal outline and a wide, well-developed heel. The thickness of the cingulum is constant along the heel. The upper molars present a parastyle forming an angle, a straight metastyle and a comparatively wide heel. The **M1** has a square occlusal outline, while the **M2** is narrower. The base of the protocone lacks a cingulum and in the M1, it advances beyond the heel. Although the studied **maxilla** is fragmented, the bulging-out nasal region can be appreciated, and also the huge palatine incision caused by the

1 : notes on current distribution, habitat preferences and roosting habits for the bat species considered in this work. Masl: meters above sea level. Data obtained from Palomo et al. (2007).
 1 : notes sur la distribution actuelle, préférences d'habitat et modes de gîte pour les espèces de chiroptères considérées dans ce travail. Masl : mètres au-dessus du niveau de la mer. Les données ont été obtenues de Palomo et al. (2007).

	Geographic range in Europe	Distribution (Spain)	Alt. range (Spain)	Habitat preferences (Spain)	Roosting habits (Spain)
<i>ophus ferrumequinum</i>	From England to the Mediterranean peninsulas	All Spain (with the Balearics); scarcer in the internal areas	0–1600 masl	Ubiquitous; mainly prefer transitional woodland areas	Mainly caves. Small colonies
<i>ophus hipposideros</i>	From the southern Germany and Poland to the Mediterranean peninsulas	All Spain (with the Balearics); scarcer in the internal areas	0–2000 masl	Woodland and transitional woodland; water bodies	Caves. Nursery colonies; solitary hibernation
<i>myotis</i>	Western, central and southern Europe	All Spain (with the Balearics); scarcer in the central Ebro Valley and the South Submeseta	0–2060 masl	Woodland, transitional woodland and woodland margins	Caves. Massive nursery colonies; smaller hibernating colonies
<i>blythii</i>	Southern Europe and southern parts of central Europe	All Spain (with the Balearics), except the Northwest margin; very scarce	0–100 masl	Open areas, seasonal meadows	Caves. Massive nursery colonies; smaller hibernating colonies
<i>bechsteini</i>	Across central and southern Europe (including islands)	Mainly in the Cantabrian margin and the Central Range; very scarce	0–500 masl	Woodland	Mainly caves. Small nursery colonies; solitary hibernation
<i>emarginatus</i>	From the South of the Netherlands and Germany across southern Europe	All Spain (with the Balearics); very scarce, especially in the most internal areas	0–1700 masl	Woodlands; frequently avoiding the most closed areas	Caves. Nursery colonies
<i>daubentonii</i>	Almost all Europe; scarcer at the southern margins of the Mediterranean peninsulas	Across the north-western Peninsula, sporadically in the Mediterranean margin	0–1600 masl	Always linked to water bodies	Caves, tree-holes. Small nursery colonies; solitary hibernation
<i>is auritus</i>	All the palaeartic region	Mountain ranges of the northern Peninsula	0–1600 masl	Mature woodlands	Caves, tree-holes. Nursery colonies; solitary hibernation
<i>is austriacus</i>	Middle latitudes, from England to southern Europe	All Spain (with the Balearics); not very abundant but frequent	0–2100 masl	Woodland, transitional woodland and dry, seasonal meadows	Caves, tree-holes. Nursery colonies; solitary hibernation
<i>ellus kuhlii</i>	Across southern Europe	All Spain (with the Balearics and the Canaries); except north-western margin	0–1500 masl	Mainly open woodland; but high synanthropy	Tree-holes and crevices. Small to medium nursery colonies
<i>ellus nathusii</i>	All Europe from Scandinavia to the Mediterranean peninsulas	Mainly limited to northern Peninsula; very scarce	0–900 masl	Woodland	Tree-holes, crevices. Small to medium nursery colonies
<i>is savii</i>	Across the Mediterranean Europe	Almost all Spain (with the Canaries); scarce	0–3300 masl	All type of habitats	Tree-holes, crevices. Small to medium nursery colonies
<i>terus schreibersii</i>	Across the southern Europe	All Spain (with the Balearics)	0–1400 masl	Open and woodland areas; rocky habitats where caves or crevices occur	Caves, crevices. Massive nursery and hibernation colonies

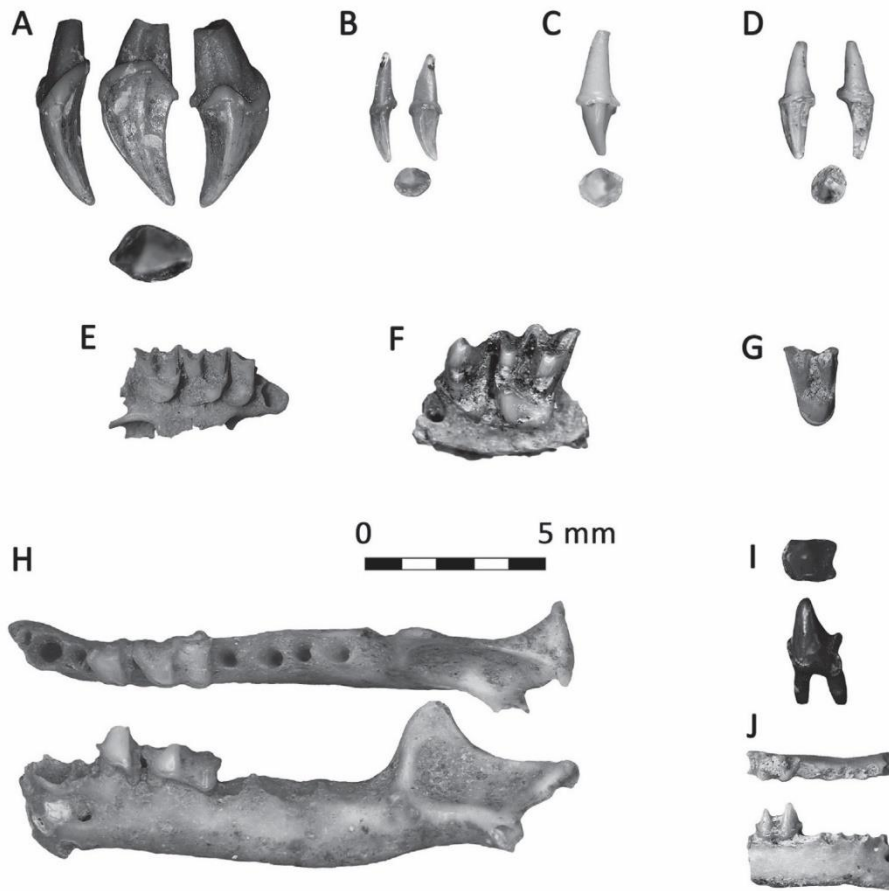


Fig. 4. Fossil cranial bat remains from the Aguilón P7 site. A. Right C of *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/257). B. Left C of *Myotis emarginatus* (MPZ 2014/278). C. Left C of *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/286). D. Right C of *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/290). E. Fragment of right maxilla of *Rhinolophus hipposideros* (MPZ 2014/240). F. Fragment of left maxilla of *Myotis* gr. *myotis/blythii* (MPZ 2014/271). G. Right M2 of *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/285). H. Left mandible of *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/241). I. Left p4 of *Myotis* gr. *myotis/blythii* (MPZ 2014/265). J. Fragment of left mandible of *Myotis daubentonii* (MPZ 2014/279).

Fig. 4. Restes crâniens fossiles de chauve-souris du site d'Aguilón P7. A. C droite de *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/257). B. C gauche de *Myotis emarginatus* (MPZ 2014/278). C. C gauche de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/286). D. C droite de *Miniopterus schreibersii* (MPZ 2014/290). E. Fragment de maxillaire droit de *Rhinolophus hipposideros* (MPZ 2014/240). F. Fragment de maxillaire gauche de *Myotis* gr. *myotis/blythii* (MPZ 2014/271). G. M2 droite de *Plecotus* gr. *auritus/austriacus* (MPZ 2014/285). H. Mandibule gauche de *Rhinolophus ferrumequinum* (MPZ 2014/241). I. p4 gauche de *Myotis* gr. *myotis/blythii* (MPZ 2014/265). J. Fragment du mandibule gauche de *Myotis daubentonii* (MPZ 2014/279).

disarticulation of the premaxilla, typical in this genus. The posterior rim of the horizontal plate of the palatine presents a square outline, a well-developed posterior nasal spine and a choanal line anteriorly displaced in comparison with other members of the genus.

DISCUSSION: The wide heel of the upper teeth and the size of the remains (Appendix A) indicate that the remains belong to *R. hipposideros* according to Sevilla (1988). The features of the palatine posterior rim have been also observed in the *R. hipposideros* specimens from the EBD collection.

Family VESPERTILIONIDAE Gray, 1821

Genus *Myotis* Kaup, 1829

Myotis myotis (Borkhausen, 1797) – Greater mouse-eared bat (present habitat and distribution in Table 1).

Myotis blythii (Tomes, 1857) – Lesser mouse-eared bat (present habitat and distribution in Table 1).

Myotis gr. *myotis/blythii*

MATERIAL (Fig. 4F, I; Appendix A): 1 max (fr) with P4, M1; 1 P2; 2 P4; 1 M1; 2 c; 3 p4; 5 m1 (fr); 1 m2 (fr).

DESCRIPTION: The **P2** has an oval occlusal outline, while **P4** is triangular with a very strong crown; both have a thick cingulum. The **M1** has a square occlusal outline. It presents a well-developed parastyle forming an angle, and a smaller bent metastyle. The cingulum is thick, but it is not present at the base of the protocone and the lingual. There is a metaconule. The **maxilla** fragment presents the infra-orbital foramen located above the junction of the P4 and M1 alveoli; the bone bar between the foramen and the orbit is rather thick. The **c** has a semicircular occlusal outline in the base but the cusp has three sides, apex and root being aligned. In the distal side, the thick cingulum is slightly projected backwards and also forms an inflexion upwards; it disappears in the anterior side. The **p4** has a rectangular occlusal outline and a three-faced crown; the distal side is strongly concave. The cingulum is thick, irregular and continuous. The lower molars are of the myotodont type,

with a thick and slightly irregular cingulum. The trigonid is rather closed in **m1** and **m2**, and narrower in the latter. The lingual cusplets are not aligned; the hypoconulid has a more labial position. The entocristid is almost straight.

DISCUSSION: These two species (*M. myotis* and *M. blythii*) are difficult to distinguish from one another as their bones and teeth are very similar in morphology and size, although *M. myotis* is in general terms slightly larger than *M. blythii* (López-García, 2008; Sevilla, 1988). The morphological features and the size (Appendix A) of the remains indicate that they belong to a large species of the genus *Myotis* (*M. myotis* or *M. blythii*) based on the data provided by Sevilla (1988). Some biometric methods allow the two species to be distinguished, but these are hard to use when the sample is composed of isolated teeth. The measurements of the m3 are a good diagnostic element (Sevilla, 1988), but this molar has not been found in the assemblage. A biometric analysis has been performed on the M1 specimens (after López-García, 2008), comparing them with current specimens from the collections at the EBD, GA, MNCN and CIAMA suggests that they probably belong to *M. myotis*. However, as the remaining elements cannot be assigned to either of the two species either by biometric or morphological criteria, the whole sample has been classified as *M. gr. myotis/blythii*.

Myotis bechsteinii (Kuhl, 1817)–Bechstein's bat (present habitat and distribution in Table 1).

Myotis cf. bechsteinii

MATERIAL (Fig. 5A; Appendix A): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The **distal humeral epiphysis** presents a rather shallow antecubital fossa. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epicondyle and there is a shallow furrow between them. The distal ends of the trochlea and the condyle have a similar height. The posterior epicondyle outline presents a concave–convex morphology with a pointed but not sharp edge.

DISCUSSION: The specimen presents typical *Myotis* features—a reduced epitrochlea and a styloid process. The morphology coincides with the fossil specimens of *M. bechsteinii* reported by Sevilla (1990); the epiphysis length (Appendix A) agrees with data for that species provided by Felten et al. (1973). However, a single humeral fragment does not allow unequivocal identification in the case of *M. bechsteinii* so we determined it as *M. cf. bechsteinii*.

Myotis emarginatus (Geoffroy, 1806). Geoffroy's bat (present habitat and distribution in Table 1).

MATERIAL (Fig. 4B; Appendix A): 1C; 1 m3; 2 m2.

DESCRIPTION: The **C** has an oval occlusal outline with two sides; apex and root are aligned. The labial side presents a longitudinal furrow in the distal margin. The cingulum is thicker in the anterolabial margin. The **m2** has a closed trigonid and its cingulum is thick and almost regular. The lingual cusplets are almost aligned, except for the hypoconulid, which is slightly labial. The paraconid and metaconid cusplets are similar in height, while the

entoconid is slightly lower. The paralophid is concave and the entocristid is almost straight. The **m3** has a closed trigonid and a medium-thick cingulum, which is thinner in the mesial and distal margins. The paralophid is concave and not angular. The talonid appears reduced due to the labial displacement of the hypoconulid.

DISCUSSION: The main morphological features and the size (Appendix A) of the specimens described above coincide with the data reported by Sevilla (1990) for *M. emarginatus*. According to this author, the occlusal outline and the furrow in the C, and the disposition of the talonid cusplets in the lower molars, are diagnostic elements for distinguishing this taxon from other similarly sized species of *Myotis*, such as *M. nattereri*. The development of the entoconid in the m2 differs somewhat from that observed in the material used for comparison, where this is the highest and strongest labial cusp. However, this was not considered reason enough to assign the specimens to another taxon, but was regarded as intraspecific variability.

Myotis daubentonii (Kuhl, 1817)–Daubenton's bat (present habitat and distribution in Table 1).

MATERIAL (Fig. 4J; Appendix A): 1 M1; 1 md (fr) with m2; 1 m1.

DESCRIPTION: *M. daubentonii* is small in comparison with other members of the genus *Myotis*. The **M1** has a subtriangular occlusal outline. It presents a well-developed parastyle forming an angle, and a slightly bent metastyle. The metacone is markedly stronger than the paracone and somewhat higher. The base of the protocone presents a strong cingulum in its distal margin. There is a well-developed metaconule and also a paraconule is present. The **mandible** fragment shows a circular mental foramen located under the p2 alveolus. The lower molars present a thick and irregular cingulum. The trigonid is rather closed in **m1** and **m2**, being narrower in m2. The lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which is slightly labial. It is notable that the entoconid is the strongest lingual cusp, as high as the metaconid. The paralophid has a shallow concavity.

DISCUSSION: The size (Appendix A) and morphological features of the described specimens agree with data for *Myotis daubentonii* from Sevilla (1990). The presence of a paraconule in the M1 allows distinguishing this taxon from *M. mystacinus* according to Menu and Popelard (1987). Regarding the lower molars, the entoconid in lingual view is remarkably strong in both teeth, which is a feature that only has been observed in extant *M. daubentonii* from the reference collection but not in other small *Myotis*, such as *M. mystacinus*.

Myotis emarginatus/daubentonii

MATERIAL (Fig. 5B; Appendix A): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The **distal humeral epiphysis** presents a well-marked antecubital fossa. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epitrochlea and there is a shallow but somewhat angular furrow between them. The distal end of the trochlea is higher than the condyle. The epitrochlea has an angular contour.

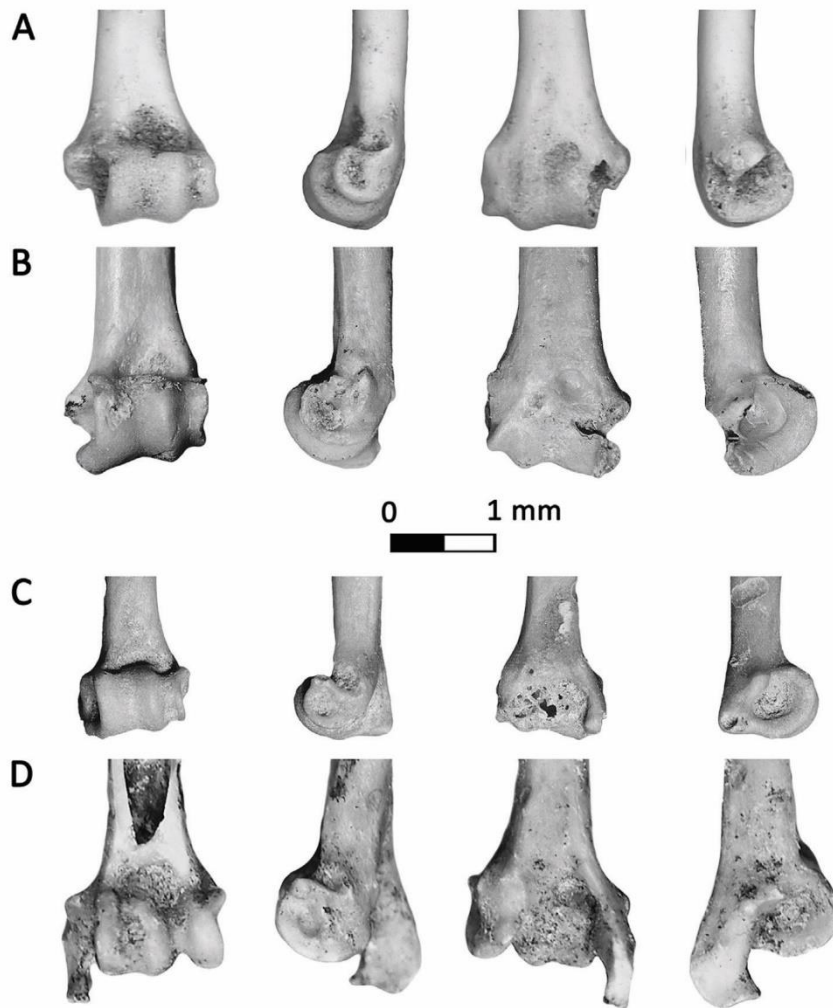


Fig. 5. Distal humeral epiphysis of fossil bat remains from the Aguilón P7 site. A. Left distal humeral epiphysis of *M. cf. bechsteinii* (MPZ 2014/282). B. Left distal humeral epiphysis of *M. emarginatus/daubentonii* (MPZ 2014/281). C. Left distal humeral epiphysis of *H. savii* vel. *P. gr. kuhlii/nathusii* (MPZ 2014/287). D. Left distal humeral epiphysis of *M. schreibersii* (MPZ 2014/288).

Fig. 5. Restes postcrâniens fossiles de chauve-souris du site d'Aguilón P7. A. Épiphyse distale gauche de *M. cf. bechsteinii* (MPZ 2014/282). B. Épiphyse distale gauche de *M. emarginatus/daubentonii* (MPZ 2014/281). C. Épiphyse distale gauche de *H. savii* vel. *P. gr. kuhlii/nathusii* (MPZ 2014/287). D. Épiphyse distale gauche de *M. schreibersii* (MPZ 2014/288).

DISCUSSION: The size (Appendix A) as well as the morphology of the specimens agrees with *M. emarginatus*, *M. nattereri* and *M. daubentonii* (Dupuis, 1986) (Felten et al., 1973). The length of the epitrochlea is shorter than in *M. nattereri*, which is a character indicated by Dupuis (1986) for distinguishing this taxon from *M. emarginatus* and *M. daubentonii*. Another diagnostic character is the size of the styloid process, but this part of the bone is broken in the studied specimen.

Genus *Plecotus* Geoffroy, 1818

Plecotus auritus (Linnaeus, 1758) – Brown long-eared bat (present habitat and distribution in Table 1).

Plecotus austriacus (Fischer, 1829) – Grey long-eared bat (present habitat and distribution in Table 1).

Plecotus gr. auritus/austriacus

MATERIAL (Fig. 4C, G; Appendix A): 1C; 1 M2; 1 m1; 1 m1 (fr).

DESCRIPTION: The C has an almost circular occlusal outline. The crown has two sides (labial and lingual), both of which have a longitudinal furrow in the distal half, the junction between the two sides forming a blunt edge. The cingulum is thick and almost regular. The M2 has an elongated, rectangular occlusal outline, and the base of the protocone has a circular outline and presents a thick cingulum, which continues along the distal and mesial sides. The M2 has a well-developed parastyle forming an angle, and a smaller bent metastyle. The metacone is markedly stronger and higher than the paracone. The lower molars are of the myotodont type and have a thick and very irregular cingulum. The m1 trigonid is open, and the lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which

is slightly labial. The paraconid, metaconid and entoconid have a similar height and are somewhat short and wide. The union between the paraconid and metaconid shows a deep depression.

DISCUSSION: The material has been assigned to the genus *Plecotus* on the basis of the occlusal outline of the M2, the geometry and disposition of the trigonid and hypoconulid of the lower molars, and the occlusal outline and furrow of C, which are diagnostic characters of the two Iberian species of the genus according to the fossil and present-day specimens described by Sevilla (1988, 1990). However, distinguishing between *P. auritus* and *P. austriacus* is hard when the sample is composed of isolated teeth. According to Sevilla (1988), C and P4 are diagnostic elements. The junction between the two sides of the upper canines forming a blunted edge is characteristic of *P. auritus*, as this edge is sharper and the cusp is longer in *P. austriacus*. The upper canine probably belongs to *P. auritus*, but as there are no clear criteria applicable for distinguishing the remaining specimens, the whole sample has been classified as *P. gr. auritus/austriacus*.

Genus *Hypsugo* Kolenati, 1856 vel Genus *Pipistrellus* Kaup, 1829

Hypsugo savii (Bonaparte, 1837) – Savi's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 1).

P. kuhlii (Kuhl, 1817) – Kuhl's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 1).

P. nathusii (Keyserling and Blasius, 1839) – Nathusius's pipistrelle (present habitat and distribution in Table 1).

Hypsugo savii vel *Pipistrellus* gr. *kuhlii/nathusii*

MATERIAL (Fig. 5C; Appendix A): 1 hu (d. e. + diap.).

DESCRIPTION: The distal humeral epiphysis has an internally projected delta-shaped styloid process. The antecubital fossa is rather deep. In external view, the trochlea and the condyle dip slightly to the epitrochlea and there is a shallow furrow between them; the epicondyle is hidden by the condyle. The posterior epicondyle outline presents a concave-convex morphology with a bulge at the edge. The distal margin of the trochlea goes slightly beyond that of the condyle, and the distal margin of the condyle goes slightly beyond that of the epicondyle.

DISCUSSION: Based on the general morphology and the size (Appendix A) of the specimen, it can belong to the taxa *H. savii*, *P. kuhlii* or *P. nathusii* based on Dupuis (1986) and Felten et al. (1973).

Genus *Miniopterus* Bonaparte, 1837

Miniopterus schreibersii (Kuhl, 1817) – Schreibers' bat (present habitat and distribution in Table 1).

MATERIAL (Fig. 4D; Fig. 5D; Appendix A): 1 hu. (d. e. + diap.); 1 C; 1 m2.

DESCRIPTION: This is a medium-sized bat in relation to other cave-dwelling bats. The C has a nearly oval occlusal outline. The apex and the root are aligned. The cingulum is continuous, slightly irregular and not very thick. The crown has four deep longitudinal furrows, one of them in the distolabial margin, the others on the lingual side. The lower molars are of the nyctalodont type and present a thin and regular cingulum. The m2 trigonid is open and

shows a small lingual cingulum. The lingual cusplets are almost aligned except for the hypoconulid, which has a labial position. The metaconid is the highest lingual cusp; the unions between the cusplets are deep depressions. The entocristid forms a marked angle with the entoconid. The paralophid is concave. The distal humeral epiphysis presents a long, flattened blade-shaped styloid process. The antecubital fossa is well-developed. In external view, the condyle dips slightly to the trochlea. The furrows separating the condyle, trochlea and epicondyle are rather deep, the furrow between the latter two being the deepest.

DISCUSSION: According to Sevilla (1988), the deep longitudinal furrows of the C and the morphology and disposition of the m2 cusplets described above are diagnostic for the species *M. schreibersii*, as is the distal humeral epiphysis, which presents a blade-shaped styloid process and deep external furrows.

5. Results and discussion

All chiropteran fossil remains were recovered from the AGP-7 assemblage totaling 51 specimens. Every specimen has been described and assigned to a taxon. Nine taxa of the order Chiroptera have been identified (Table 2).

5.1. Taphonomy. The origin of the accumulation

The post-cranial remains in the bat fossil assemblage of AGP-7 represent less than 8% of the total, the dominant elements are isolated teeth while complete bones are scarce (Table 3). Teeth show different colours from white to dark brown (e.g., Fig. 4C, I). Clear evidence of digestion is only observed in one humerus affecting its olecranon fossa (Fig. 5C). Around 25% of the remains are partially affected by manganese oxide mineralization (e.g., Fig. 4A, F; Fig. 5D), which is a common post-burial alteration in cave-sediments (Bennàsar-Serra, 2010); only one isolated tooth is affected by carbonate concretion. Notably, 85% of dental remains belonged to yearlings showing no teeth-wear; only a few dental specimens of *R. ferrumequinum* (e.g., Fig. 4H) and *M. gr. myotis/blythii* belonged adult individuals.

The abundance of such typical cave-dwelling bats as *R. ferrumequinum* and *M. gr. myotis/blythii* suggests that both taxa were accumulated by *in situ* death within the cave. However, the scarce complete bones, the differential loss of post-cranial remains and the dominance of isolated teeth indicate some grade of transport. We propose a process of dragging-out of the remains from an inner hall of the cave where the *in situ* accumulation actually took place. Both taxa show a mixed age composition with yearlings and old individuals, which is the typical pattern of hibernating colonies thanatocenosis (López-García and Sevilla, 2012). Some minority taxa in AGP-7 assemblage are also typical cave-dwelling species, such as *R. hipposideros*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus* or *Miniopterus schreibersii*. On the other hand, some others rarely roost in Iberian caves: *M. daubentonii*, *P. gr. auritus/austriacus*, *H. avii* and *P. gr. kuhlii/nathusii* (Palomo et al., 2007), from which at least one specimen shows marks of digestion. A relatively high diversity of the bat assemblage together with a low proportion

Table 2

Quantitative presence indices for the taxa making up the total bat assemblage of Aguilón P7, Zaragoza, Spain, and distribution by habitat (according to Palomo et al., 2007). NISP: number of identified specimens; MNI: minimum number of individuals; OD: open dry; OH: open humid; Wo: woodland/woodland margins; Ro: rocky; Wa: water.

Tableau 2

Indices de présence quantitative pour les taxons de la totalité de l'assemblage de chiroptères d'Aguilón P7, Saragosse, Espagne, et distribution par habitat (selon Palomo et al., 2007). NISP: nombre de spécimens identifiés; MNI: nombre minimum d'individus; OD: ouvert et sec; OH: ouvert et humide; Wo: forêt/bordures de forêt; Ro: rocheux; Wa: aquatique.

Taxon	NISP	MNI	%	Habitat				
				OD	OH	Wo	Ro	Wa
<i>R. ferrumequinum</i>	17	5	33.3			0.8	0.2	
<i>R. hipposideros</i>	1	1	6.7			0.6	0.2	0.2
<i>M. gr. myotis/blythii</i>	16	2	13.3	0.2		0.6	0.2	
<i>M. cf. bechsteinii</i>	1	1	6.7			0.9	0.1	
<i>M. daubentonii</i>	3	1	6.7			0.2	0.2	0.6
<i>M. emarginatus</i>	4	1	6.7	0.4		0.4	0.2	
<i>M. emarginatus/daubentonii</i>	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. gr. auritus/austriacus</i>	4	2	13.3	0.2		0.7	0.1	
<i>H. savii</i> vel <i>P. gr. kuhlii/nathusii</i>	1	1	6.7	0.2	0.2	0.5	0.1	
<i>M. schreibersii</i>	3	1	6.7	0.2	0.2	0.4	0.2	
Total	51	15	100					

Table 3

Quantitative data for the osteological composition of the total bat assemblage of Aguilón P7 (Zaragoza, Spain). *n*: number of elements; %: percentage of the whole bat assemblage constituted by each element.

Tableau 3

Données quantitatives pour la composition ostéologique de l'assemblage total de chiroptères d'Aguilón P7 (Saragosse, Espagne). *n*: nombre d'éléments; %: pourcentage de chaque élément dans tout l'assemblage de chauves-souris.

Element	<i>n</i>	%
max (fr)	3	5.9
M	4	7.8
C	6	11.8
P2	1	2
P4	3	5.9
md	2	3.9
md (fr)	2	3.9
c	3	5.9
p4	3	5.9
m	12	23.5
m (fr)	8	15.7
hu (d. e. + diap.)	4	7.8
Total	51	100

of bat fossils in the entire small vertebrate sample (bat remains represent less of the 5% of the total recovered remains of small vertebrates) is the characteristic pattern of an owl-accumulated assemblage (Kowalski, 1995; López-García and Sevilla, 2012). Our proposal for this group is that probably both processes (owl-predation and death within the cave) contributed to the accumulation. The near-exclusive presence of yearlings could be explained as the typical pattern of nursery colonies thanatocenosis (López-García and Sevilla, 2012) or as a higher vulnerability to predation for young bats (Petrželková et al., 2004; Rosina and Shokhrin, 2011).

5.2. Palaeoenvironmental approach

The results of our habitat weighting analysis suggest a patched landscape where woodland and transitional

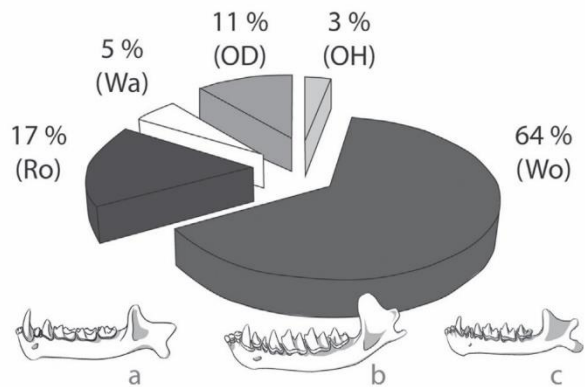


Fig. 6. Habitat composition percentages inferred from the bat fossil assemblage of Aguilón P7 (excluding the material from sector F). OD: open dry; OH: open humid; Wo: woodland/woodland margins; Ro: rocky; Wa: water. The most abundant taxa in the assemblage are A: *R. ferrumequinum*; B: *M. gr. myotis/blythii*; C: *P. gr. auritus/austriacus*.

Fig. 6. Pourcentages de composition par habitat, déduits de l'assemblage fossile de chiroptères d'Aguilón P7 excepté le matériel du secteur F. OD: ouvert et sec; OH: ouvert et humide; Wo: forêt/bordures de forêt; Ro: rocheux; Wa: aquatique. Les taxons les plus abondants dans l'assemblage sont A: *R. ferrumequinum*; B: *M. gr. myotis/blythii*; C: *P. gr. auritus/austriacus*.

woodland areas would dominate, alternating with seasonal meadows (Fig. 6). The occurrence of the typical cave-bats *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *M. gr. myotis/blythii* and *M. schreibersii* indicates the presence of exposed rock areas with cavities and/or fissures where they would roost. The existence of some surface water bodies is a limiting factor for the taxa *M. daubentonii* and *R. hipposideros*. Although all the species identified in the bat assemblage from AGP-7 currently inhabit the Iberian Peninsula, no similar community has been reported in the central Ebro Valley. However, similar communities are known in other Iberian regions: the eastern Cantabrian margin, the Sierra de Guadarrama (central Iberia) and the Sierra de Francia (central-western

Iberia) (Palomo et al., 2007); all these localities are under the influence of an oceanic climate. However, the lack of studies of present-day bat communities in the area of the central Ebro Valley must also be taken into account. Our proposal, based on the analysis of the bat assemblage from AGP-7, is that the area surrounding the locality was characterized by a mosaic of forest and meadows habitats with transitional areas, where the water supply was great enough to support a rich vegetation cover and to maintain a generally wetter, more oceanic-influenced climate than nowadays in the area.

The other fossil mammals from AGP-7 consist of taxa with highly diverse habitat preferences, which is consistent with the patched landscape obtained with bats. The dominant small mammal at AGP-7 is *Iberomys cabreræ*, an endemic Iberian species adapted to a Mediterranean climate and evergreen meadows (Cuenca-Bescós et al., 2010; López-García and Cuenca-Bescós, 2012); other small mammals with a lower presence show preferences for woodland (*Apodemus* sp.) or rocky, snow areas, such as *Chionomys nivalis*. The large mammals are eurythermal species with preference for temperate climate. The herbivorous mammals of the association, of which *Cervus elaphus* is the dominant taxon, points to a landscape characterized by a mosaic of forest and open habitats with transitional areas as the chiropteran association does.

5.3. Comparison with other Iberian Late Pleistocene bat assemblages

Several Late Pleistocene bat assemblages have been studied all along Spain (Appendix B) although this is the first report from the Ebro Valley region. The dominant taxon in AGP-7 site is *R. ferrumequinum*, which is a common species in Pleistocene Iberian sites; regarding the two following taxa in terms of abundance, *M. gr. myotis/blythii* is also a common species, but *P. gr. auritus/austriacus* is rather uncommon (López-García, 2008; Sevilla, 1988). Besides, other common species in Quaternary sites, such as *R. gr. euryale/mehelyi* and *M. schreibersii* are respectively absent or poorly represented in AGP-7; both of them are markedly thermophilic (Sevilla, 1988). The assemblage includes a rare species in the Iberian Pleistocene: *M. daubentonii*, which has only been reported in one other Iberian locality: Quibas (Lower Pleistocene, Murcia, Spain), a cool-period site (Agustí et al., 2009). Finally, a remarkable characteristic of the AGP-7 site is its high bat diversity despite of the small amount of remains recovered. Considering other Iberian sites aged MIS 3 (Appendix B), only La Carihuela (Granada) has a more diverse bat association than AGP-7, having been identified 14 taxa in there (Sevilla, 1988) among which are all the taxa identified in AGP-7. Another relatively diverse site is El Reguerillo (Madrid) where seven bat taxa have been identified although this assemblage rather differs from the one in Aguilón in terms of taxonomic composition (Sevilla, 1988; Appendix B).

6. Conclusions

The following species were identified in a small set of bat remains obtained from AGP-7 (MNI=15): *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *M. gr. myotis/blythii*, *M. cf. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *M. daubentonii*, *P. gr. auritus/austriacus*, *H. savii* vel. *P. gr. kuhlii/nathusii* and *M. schreibersii*. All the identified bat taxa from AGP-7 presently inhabit the Iberian Peninsula, but the association is more typical of regions with an oceanic climate and woodland environments than the extant conditions in the Aguilón surrounding area. Our conclusion is that the area surrounding the AGP-7 locality presented a heterogeneous vegetation structure composed of an alternation of forest and meadow zones, where the water supply was great enough to support a rich vegetation cover and to maintain generally wetter, rather more oceanic-influenced climate conditions than nowadays. Further studies on Late Pleistocene sites in the region of the Ebro Valley will be of interest in order to obtain a complete overview of the state of chiropters in this area and period; for the moment only one Iberian site with this age, La Carihuela, is comparable with AGP-7 in terms of diversity and taxonomic composition.

Acknowledgments

The first author is the recipient of a Ph. D. fellowship from the Gobierno de Aragón. This work is a contribution to the project “Grupos Consolidados H54” of the Gobierno de Aragón and the European Social Fund. Arturo Hernandez discovered AGP-7, and the CEA undertook the topography of the cave. C. Nuñez is the recipient of a Ph. D. fellowship from the Gobierno de Aragón and J.M. López-García is the recipient of a Beatriu de Pinós postdoctoral fellowship (2011BP-A00272) from the Generalitat de Catalunya co-funded by the EU through the Marie Curie Actions of the 7th Framework Program for R+D. We would like to thank the excavation and sieving-screening team (J. Rofes, R. Rabal, D. Ramón and J. Ruiz). I. Sasowsky, University of Akron, and F. Gutierrez, University of Zaragoza, give us information about the speleogenesis of the cave. We would also like to thank the staff of the Centro de Recuperación de Fauna Silvestre-La Alfranca for their help during the taxonomic analysis. J. Arroyo Cabrales collaborated making the photographs of the EBD collection, and C. Ibañez from the EBD, kindly loaned the comparative specimens. This work has also been partially supported by MICINN project CGL2009-12703-C03-03, CGL2012-38434-C03-01, and the Fundación Ancestros. R. Glasgow revised the English grammar and H.-A. Blain translated the French texts. We want to thank the Associate editor Prof. Lars van den Hoek Ostende and the two anonymous reviewers for their comments that improve the final version of the manuscript.

Appendix A. Measurements of bat specimens from Aguilón P7 site. The measures are expressed in millimeters.

Taxon	Element	n		Min.	Max.	Average	Sd
<i>R. ferrumequinum</i>	C	3	L	1.44	1.57	1.48	0.071
			W	2.16	2.29	2.2	0.073
	P4	1	L			1.6	
			W			2.22	
	M1	1	L			2.11	
			W			2.66	
	M2	1	L			1.92	
			W			2.53	
	M3	1	L			1.47	
			W			2.01	
	c	1	L			1.2	
			W			1.65	
	p4	3	L	1.25	1.31	1.3	0.032
			W	1.25	1.37	1.31	0.061
	m1	4	L	2.12	2.25	2.21	0.063
			W1	1.14	1.31	1.21	0.073
			W2	1.23	1.64	1.4	0.179
	m2	3	L	2.23	2.35	2.29	0.061
			W1	1.34	1.4	1.36	0.035
		W2	1.37	1.55	1.46	0.090	
m3	2	L	1.96	2.17			
		W1	1.29	1.29			
		W2	0.84	0.89			
<i>R. hipposideros</i>	P4	1	L			0.9	
			W			1.36	
	M1	1	L			1.45	
			W			1.6	
M2	1	L			1.34		
		W			1.58		
<i>M. gr. myotis/blythii</i>	P2	1	L			0.8	
			W			0.99	
	P4	3	L	1.55	1.95	1.75	0.199
			W	1.39	1.83	1.68	0.254
	M1	2	L	2.52	2.64		
			W	2.65	2.77		
	c	2	L	1.05	1.18		
			W	1.4	1.4		
p4	3	L	1.39	1.43	1.41	0.02	
		W	0.98	1.12	1.05	0.07	
<i>M. cf. bechsteini</i>	hu (e.d.)	1	L			2.95	
<i>M. emarginatus</i>	c	1	L			1.02	
			W			0.81	
	m2	2	L	1.49	1.55		
			W1	0.8	0.83		
			W2	0.96	0.99		
m3	1	L			1.35		
		W1			0.93		
		W2			0.76		
<i>M. daubentonii</i>	M1	1	L			1.35	
			W			1.52	
	m1	1	L			1.24	
			W1			–	
			W2			0.78	
	m2	1	L			1.27	
		W1			0.73		
		W2			0.78		
<i>M. emarg/dauben</i>	hu (e.d.)	1	L			2.76	
<i>P. gr. auritus/austriacus</i>	C	1	L			1.19	
			W			1.1	
	M2	1	L			1.53	
			W			2.18	
	m1	1	L			1.7	
		W1			0.93		
		W2			1.14		
<i>H. savii</i> vel <i>P. gr. ku/nat</i>	hu (e.d.)	1	L			2.19	
<i>M. schreibersii</i>	hu (e.d.)	1	L			3.11	
	C	1	L			1.13	
			W			0.94	
	m2	1	L			1.58	
			W1			0.82	
		W2			0.86		

References

- Agustí, J., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Bailon, S., 2009. Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *J. Hum. Evol.* 57 (6), 815–821.
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 241, 572–589.
- Bechstein, M.B., 1800. *Pennant, Allgemeine Ueber. Vierfüß. Thiere*, 2.
- Bennàsar-Serra, M., (Ph. D. Thesis) 2010. *Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina*. Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Benzal, J., de Paz, O., 1990. Clave para la Identificación de los Murciélagos en la Península Ibérica (Mammalia, Chiroptera). *Miscelánea zool.* 13, 153–156.
- Blumenbach, J.F., 1779. *Handbuch der Naturgeschichte: mit Kupfern*, Vol. 1. Erster Theil. Dieterich, Göttingen.
- Borkhausen, M.B., 1797. *Deutsche Fauna, oder kurzgefasste Naturgeschichte der Thiere Deutschlands 1*. Barrentrapp und Menner. Frankfurt am Main.
- Bonaparte, C.L., 1837. *Iconografia della Fauna Italica 1*. Mammiferi. Tipogr. Salviucci, Roma 20.
- Bronk Ramsey, C., Higham, T., Leach, P., 2004. Towards High-Precision AMS: Progress and limitations. *Radiocarbon* 46 (1), 17–24.
- Burjachs, F., López-García, J.M., Allué, E., Blain, H.-A., Rivals, F., Bennàsar, M., Expósito, I., 2012. Palaeoecology of Neanderthals during Dansgaard-Oeschger cycles in northeastern Iberia (Abric Romaní): from regional to global scale. *Quat. Int.* 247, 26–37.
- Cortés-Gracia, A.L., Casas-Sainz, A.M., 1996. On the transition from detachment folds to fault-propagation folds: example from the Aguilón anticline (Iberian Chain). *Geogaceta* 19, 7–10.
- Cuenca-Bescós, G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Ramón-del Río, D., Rabal-Garcés, R., Canudo, J.I., 2010. Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del Sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. In: *XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, pp. 106–108.
- Dupuis, I., (Mémoire de Maîtrise) 1986. *Les Chiroptères du Quaternaire en France*. Université de Paris I, Paris.
- Evans, E.M.N., van Couvering, J.A.H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *J. Hum. Evol.* 10, 99–116.
- Felten, H., Helfricht, A., Storch, G., 1973. Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenb. Biol.* 54 (4/6), 291–297.
- Fischer, J.B., 1829. In: Cotta, S.J.G. (Ed.), *Synopsis Mammalium*. Oxford University, Oxford.
- Galán, J., (Master Thesis. (unpublished)) 2013. *Análisis taxonómico del Orden Chiroptera (MAMMALIA) del Pleistoceno del relleno del complejo kárstico de Aguilón*. Universidad de Zaragoza, Zaragoza.
- García, A.M., Cervera, F., Rodríguez, A., 2005. Bat predation by long-eared Owls in Mediterranean and temperate regions of southern Europe. *J. Raptor. Res.* 34 (4), 445–453.
- Geoffroy, E., 1806. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris* 8.
- Geoffroy, E., 1818. Description des Mammifères qui se trouvent en Egypte 2, 112., pp. 118–119.
- Gisbert, M., Pastor, M. (Eds.), 2009. *Cuevas y Simas de la provincia de Zaragoza*. Centro de Espeleología de Aragón, Zaragoza.
- Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Med. Repos.* 15 (1), 296–310.
- Gray, J.E., 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into Tribes and Families, with a list of genera apparently appertaining to each Tribe. In: *The Annals of Philosophy, new series (Vol 10)*. C. Baldwin, New Bridge-street, London, pp. 337–344.
- Kaup, J.J., 1829. Skizzirte Entwickelungs Geschichte und natürliches System der Europäischen Thierwelt (Vogelsäugethiere Vögel, Entstehung d. Vögel aus Amphibien). In: *Commission bei Carl Wilhelm Leske, Darmstadt und Leipzig* 1.
- Keyserling, A., Blasius, J.H., 1839. *Arch. Naturgesch.* 5 (1), 320.
- Kolenati, F., 1856. Eine neue österreichische Fledermaus. *Sitzungsberichte-Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Wien* 29, 250–256.
- Kowalski, K., 1995. Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios* 18, 251–256.
- Kuhl, H., 1817. *Die Deutschen Fledermäuse*. Hanau.
- Lacépède, B.G.É., 1799. Discours d'Ouverture et de Clôture du Cours d'Histoire Naturelle Donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'an VII de la République, et tableaux méthodiques des mammifères et des oiseaux. Plassan, Paris.
- Linnaeus, C.N., 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, Tomis I*. Laurentii Salvii, Holmiae, Stockholm.
- López-García, J.M., (Ph. D. Thesis) 2008. *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambio Paleambientales durante el Pleistoceno Superior*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2012. Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas, 1906) from the Late Pleistocene to the Holocene. *Spanish J. Palaeontol.* 27 (2), 117–124.
- López-García, J.M., Sevilla, P., 2012. La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. *Barbastella* 5 (1), 12–18.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X., 2010. First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97 (8), 753–761.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Bennàsar, M., Alcover, J.A., Bañuls-Cardona, S., Fernández-García, M., Fontanals, M., Martín, P., Morales, J.I., Muñoz, L., Pedro, M., Vergés, J., 2014. Climate and landscape during Heinrich Event 3 in south-western Europe: the small-vertebrate association from Galls Carboners cave (Mont-ral, Tarragona, north-eastern Iberia). *J. Quat. Sci.* 29 (2), 130–140.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saladié, P., Uzquiano, P., Vallverdú, J., 2012a. A multiproxy reconstruction of the palaeoenvironment and palaeoclimate of the Late Pleistocene in northeastern Iberia: Cova dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia. *Boreas* 4 (2), 235–249.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012b. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moia, Barcelona, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 43, 33–44.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Menu, H., Popelard, J.-B., 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilionines de l'Ouest européen. *Le Rhinologie* 4, 1–88.
- Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Sauqué, V., Galán, J., 2015. Avian remains from the Upper Pleistocene (MIS3) site of Aguilón P-7, south of the Ebro River, Spain. *Historical Biology* (In press).
- Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín-Merino, M.A., Pérez-Martínez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122–137.
- Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (Eds.), 2007. *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Petrželková, K.J., OBuch, J., Zukal, J., 2004. Does the barn owl (*Tyto alba*) selectively predate individual great mouse-eared bats (*Myotis myotis*). *Lynx (Praha)* 35, 123–132.
- Rosina, V.V., Shokhrin, V.P., 2011. Bats in the diet of owls from the Russian Far East, southern Sikhote Alin. *Hystrix* 22 (1), 205–213.
- Sánchez-Goñi, M.F., D'Errico, F., 2005. La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000–10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos. *Museo y Centro de investigación de Altamira Monografías* 20, 115–129.
- Sauqué, V., Galán, J., Nuñez-Lahuerta, C., Sola-Almagro, C., Rabal-Garcés, R., Martínez, I., Mazo, C., Cuenca-Bescós, G., 2014a. Neandertales en el Pleistoceno Superior del valle del Ebro, paleoambiente y evidencias tafonómicas en Aguilón P-7. *Fundamental*, 223–226.
- Sauqué, V., García-González, R., Cuenca-Bescós, G., 2014b. A Late Pleistocene (MIS3) ungulate mammal assemblage (Los Rincones, Zaragoza, Spain) in the Eurosiberian-Mediterranean boundary. *Hist. Biol. Int. J. Paleobiol.*, <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2014.945926>.
- Schreber, J.C.D., 1774. *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen* 1.
- Sevilla, P., 1988. Estudio Paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució* 22, 113–233.
- Sevilla, P., 1990. The fauna of bats from the Upper Pleistocene locality of Santenay (Côte-d'Or, France). *Quat.* 1 (2), 101–110.
- Sommer, R.S., Nadachowski, A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Rev.* 36 (4), 251–265.
- Sommer, R.S., Niederle, M., Labes, R., Zoller, H., 2009. Bat predation by the barn owl *Tyto alba* in a hibernation site of bats. *Folia Zool.* 58 (1), 98–103.
- Tomes, R.F., 1857. Descriptions of four undescribed species of bats. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 50–54.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene



Julia Galán^{a,b,*}, Carmen Núñez-Lahuerta^{a,b}, Víctor Sauqué^{a,b}, Raquel Rabal-Garcés^{a,b}, Juan Manuel López-García^{b,c}, Gloria Cuenca-Bescós^{a,b}

^a University of Zaragoza, Department of Earth Science, Área de Palaeontology, 12 Pedro Cerbuna Street, 50009 Zaragoza, Spain

^b Aragosaurus-IUCA, University of Zaragoza, 12 Pedro Cerbuna Street, 50009 Zaragoza, Spain

^c IPHES, University of Rovira i Virgil, Sescelades Campus, Building W3, 43007 Tarragona, Spain

ARTICLE INFO

Keywords

Rhinolophus euryale
Rhinolophus ferrumequinum
 Lateglacial
 Pyrenean site
 Palaeoenvironment

ABSTRACT

Los Batanes C4 is a cave-site in the Spanish Pyrenees, the minimum sediment calendar age was determined to be $15,234 \pm 223$ cal BP by radiocarbon dating. The cave opens on the northern bank of an eastern tributary of the River Gállego, at an altitude of 1025 m. The small vertebrates recorded are mainly bats, in order of abundance *Rhinolophus euryale*, *R. ferrumequinum*, *Myotis* sp. and *Miniopterus schreibersii*. The association suggests that at the time of the accumulation the climate was reasonably similar to the current climate; we situate it within a period of local retreat of the ice-cover in the Gállego Valley during the Lateglacial. This is the highest record of these species of *Rhinolophus* in the Iberian Quaternary, showing that the *R. euryale* altitudinal range was similar to its extant range during the favourable periods of the Lateglacial. This could indicate that this taxon was relatively quick in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it.

1. Introduction

Los Batanes Cave C4 (Biescas, northern Spain, Fig. 1a) is a small karstic cavity (Fig. 1b) located in the Tendeñera Range, on the southern side of the Pyrenees, at an altitude slightly above 1000 m. a.s.l. (metres above sea level). This is one of the Pyrenean cave-localities with late Pleistocene sedimentary fill that have been prospected by the Aragosaurus Group — a research group on Mesozoic and Quaternary vertebrate palaeontology from the University of Zaragoza (UNIZAR) — in recent years. The field-work at this locality forms part of an overall prospection plan whose main goal is to expand what is known of the Pleistocene faunas on the Spanish side of the Pyrenees, which is still very scarce when compared to the French side (Clot and Evin, 1986; Núñez-Lahuerta et al., 2017; Sauqué et al., 2015; Sauqué et al., 2017; among others). The research is part of the project 'Recovery of palaeontological remains, cataloguing and dating of the Pleistocene-Holocene deposits of Huesca Pyrenees caves', which is headed by Dr. Raquel Rabal-Garcés and Dr. Víctor Sauqué-Latas (Sauqué et al., 2015) and focuses mainly on completing the Quaternary karst-filling record.

A palaeontological excavation was performed at Los Batanes after the discovery of several large-mammal fossil remains belonging to the extinct Pyrenean wild goat *Capra pyrenaica pyrenaica* (commonly named "bucardo") within the cave (Sauqué et al., 2017). A mixed team

with participants from the Aragosaurus Group together with the Speleological Centre of Aragón (CEA) and the Pyrenean Institute of Ecology (IPE) took part in a field campaign at the site in August 2015 (Sauqué et al., 2015). When the sediment extracted had been adequately processed (washed and sieved), a notable assemblage of small-vertebrate remains was found, with a predominance of bats. Subsequently, the chiropteran assemblage from Los Batanes was studied in order to identify the species recorded and to provide new data on the late Pleistocene bat distribution in the region of the Spanish Pyrenees.

1.1. Horseshoe bats in the Aragonese Pyrenees and nearby areas. Background

Horseshoe bats belong to the family Rhinolophidae, formed by a single genus, *Rhinolophus*, of which four species currently inhabit the Iberian Peninsula: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale*, *Rhinolophus mehelyi* and *Rhinolophus hipposideros*. These are small-to medium-sized bats that feed mainly on insects, and the group is characterized by a complex horseshoe-shaped nasal appendage which gives them their common name. This external structure constitutes an adaptation to a very derived system of echolocation, which consists of the emission of calls through the nose; these calls are directed and focused by the multiple skin folds forming the nasal appendage (Dietz

* Corresponding author. University of Zaragoza, Department of Earth Science, Palaeontology, 12 Pedro Cerbuna Street, 50009 Zaragoza, Spain.
 E-mail address: galanj@unizar.es (J. Galán).

<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.04.015>

Received 22 December 2016; Received in revised form 28 March 2018; Accepted 8 April 2018

Available online 12 April 2018

1040-6182/ © 2018 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

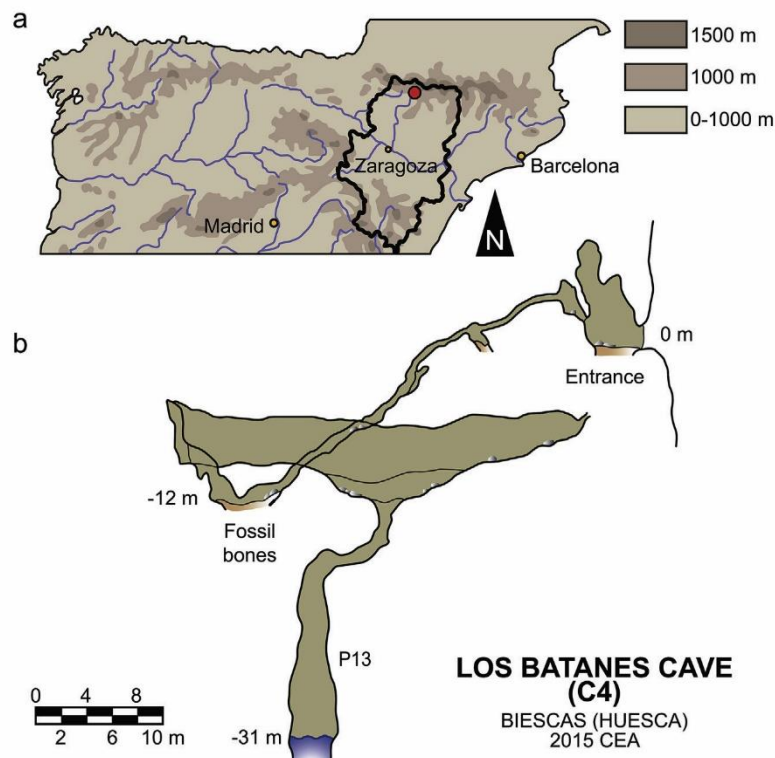


Fig. 1. Los Batanes site; a: geographical location of the cave; b: scheme of the morphology of Los Batanes Cave (elevation view), with the location of the fossil bone remains (topographical map provided by the CEA member M. Gisbert).

et al., 2009; Palomo et al., 2007; among others).

Despite the great variety of habitats and roosts available for bats in Aragonese territory, largely consisting of Mesozoic and Tertiary limestone terrains, the studies of bats in this area are not very abundant when compared to other regions in Spain (work on extant populations from the last two decades: Alcalde et al., 2008; Bafaluy-Zoriguel, 1997, 1999, 2000; Garin et al., 2003; Woutersen and Bafaluy-Zoriguel, 2001; among others). Three *Rhinolophus* species are currently present in the Aragonese Pyrenees, with a discontinuous pattern of distribution: the greater horseshoe bat *R. ferrumequinum*, the Mediterranean horseshoe bat *R. euryale* and the lesser horseshoe bat *R. hipposideros* (Alcalde et al., 2008). The studied record of fossil and subfossil horseshoe bats in the Iberian Pyrenees, the pre-Pyrenees and nearby areas is not very abundant either. In the upper Pleistocene and prior to the LGM (Last Glacial Maximum), all three species are cited at Gabasa 1 Cave (Huesca, Mousterian period) (Blasco-Sancho, 1995), and *R. ferrumequinum* at Olopte Cave (Girona, Mousterian period) (López-García, 2011). From the post-LGM record, *R. euryale-mehelyi* and *R. ferrumequinum* are cited at Colomera Cave (Lleida, Holocene, 6–6.2 ka) (Oms et al., 2008); *R. ferrumequinum* also appears at Marizulo (Guipuzkoa, Holocene, 5.2 ka) (Altuna, 1972), and *Rhinolophus* sp. is recorded at Laminak II (Biscay, Holocene, 10.3 ka) (Pemán, 1994).

1.2. Objectives

The present work has the following objectives. The first aim is to characterize the fossil bat assemblage in terms of its taxonomic composition and diversity, the relative abundance of bats in comparison with other groups of small vertebrates in the cave, and the origin of the accumulation. The second aim is to ascertain the palaeoenvironmental framework at the time of the accumulation on the basis of the ecological data for the species of bats that form the assemblage. The final

objective is to provide new data on the ancient distribution of the bat species identified, which in this case will also contribute to filling the gap in our knowledge about this group of mammals in the palaeontological sites of the Iberian Pyrenees and pre-Pyrenees.

2. Karstic fissure-fill and cave sediments from los batanes: geographical and geological location and chronological correlation

Los Batanes cave (X: 720.080; Y: 4726.585) is a karstic cavity that developed in late Cretaceous (Maastrichtian) limestones (Ríos-Aragües et al., 1987; Gil-Peña et al., 1996) (Fig. 2). It is located on the eastern side of the upper Gállego Valley, which drains a large part of the central-southern Pyrenees and has a complex drainage area composed of various main and secondary valleys (Palacios et al., 2015). The entrance to the cave opens at an altitude of 1025 m. a.s.l., on the northern bank of an eastern tributary to the River Gállego. It is a small-sized cave basically consisting of a descending, narrow pressure tube of about 1–2 m width, which appears not to be being used as a bat roost at present (personal observation).

The excavation took place at the bottom of the tube, where it becomes slightly broader and where there is a body of sediment of still unknown depth, sealed under a calcite crust (Fig. 1b). The sedimentary deposits mainly consist of a clay matrix of mixed origin (both autochthonous decalcification clays and allochthonous mud from outside), autochthonous carbonate clasts from the walls of the cave, and allochthonous clasts that probably came from the erosion of a nearby moraine, such as the granite clasts that ultimately originated in the Panticosa batholith (Fig. 2). The fossil remains were recovered from the first 0.5 m of the sedimentary pack, beneath the calcite crust. A bone belonging to *Capra pyrenaica pyrenaica* embedded in this crust was radiocarbon-dated, giving an age of 13.507–13.061 years cal BC with

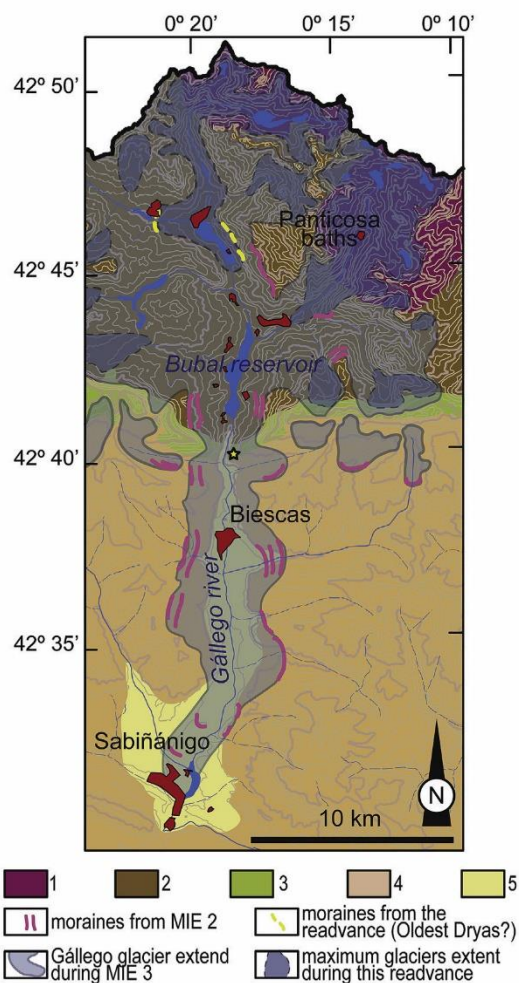


Fig. 2. Geological map of the Gállego Valley; 1: granites; 2: Devonian; 3: Cretaceous; 4: Palaeogene; 5: Quaternary; MIE: local Maximum Ice Extent (predating global LGM); star: Los Batanes Cave. Modified from Ríos-Aragües et al. (1987); Gil-Peña et al., 1996; Palacios et al., 2015.

the probability of 95.4% (2s) ($15,234 \pm 223$ cal BP). Analysis were made at Poznan Radiocarbon Laboratory (lab. ref. Poz-75800) and calibrated with the OxCal v4.2.4 program (Ramsey and Lee, 2013).

The radiocarbon date allowed us to place the accumulation of our fossil assemblage chronologically at the end of the upper Pleistocene, in the cold Marine Isotopic Stage (MIS) 2. It was probably produced in a period of transition between the LGM (Last Glacial Maximum) and the beginning of the Holocene (Hughes et al., 2013). At that time the climate underwent a warming trend that was nonetheless interrupted by various cold, generally dry pulses (which in western Mediterranean areas basically correspond to the Older Dryas, the intra-Allerød Cold Period and the Younger Dryas; Fletcher et al., 2010; Palacios et al., 2015). These climatic and environmental changes in the final part of the upper Pleistocene had consequences for faunal associations: in many localities, the late Pleistocene-Holocene transition is marked by the substitution of some taxa by others and by an increase in woodland habitats to the detriment of open landscapes (referring to palynological studies: e.g. Carrión et al., 2010; Dorado et al., 2002; Fernández et al., 2007; Gil García et al., 2002; referring to small-vertebrate associations: e.g. Cuenca-Bescós et al., 2009; Cuenca-Bescós et al., 2010; López-García et al., 2015). As regards the palaeoclimatic framework in the

Spanish Pyrenees, specifically in the Gállego Valley, all the evidence points to a maximum ice extent largely predating the global LGM (García-Ruiz et al., 2003). According to Palacios et al. (2015), at least two episodes of glacial re-advance can be detected in the Gállego Valley during the Lateglacial period (Güiter et al., 2003): before approximately 17 ka, and again at approximately 14–11.7 ka. Palacios et al. (2015) hypothesize that these can be related to the Oldest Dryas, and the Older or Younger Dryas respectively (Fig. 2).

3. Material and methods

3.1. Fieldwork and fossil sorting

The excavation area was located deep in the cave, at a distance of 40 m length and – 12 m height from the cave entrance (Fig. 1b). Access and digging at such a distance from the cave's opening required speleological expertise. The extracted sediment was processed at the laboratories of the IPE and UNIZAR. The clay matrix was removed by washing the sediment through two superimposed sieves of 5 and 0.5 mm mesh-size respectively. Then, the bones of the small vertebrates were picked out from the remaining sediment (consisting of clasts larger than 0.5 mm) at the laboratory.

The fossil material studied here mainly consists of disarticulated bones from bats, both cranial and postcranial. The recovered material is deposited at the Natural Science Museum of Zaragoza (Canudo, 2017).

3.2. Identification and description of the bat remains

The bat remains were described and measured and determined to species level whenever possible. The teeth were measured by taking photos of the specimens in occlusal view using an Olympus SZ61 binocular stereo microscope with an attached camera (LC20 model); for larger bones a caliper (Mitutoyo CD-8" CX Digimatic Caliper, Japan) with a theoretical precision of 0.01 mm was employed. We followed the taxonomic criteria established by Dupuis (1986), Felten et al. (1973), Jenrich et al. (2012), Menu and Popelard (1987), Răduleț (2003) and Sevilla (1988) among others. We undertook comparative anatomy with extant specimens of horseshoe bats from Southwestern European populations belonging to the following institutions: the International Centre for Water and Environment (CIAMA) at La Alfranca (Zaragoza), the National Museum of Natural Sciences of Madrid (MNHN), the Archaeosciences Laboratory of Lisbon (LARC), the National Museum of Natural History of Paris (MNHN), the Doñana Biological Station (EBD) and the Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Division of Mammals. In characterizing the fossil assemblage, we followed the taphonomic criteria established by Andrews (1990), Bennàsar (2010), Fernandez-Jalvo and Andrews, (2016), Kowalski (1995) and López-García and Sevilla (2012), among others. The classification according to age groups based on tooth wear follows the same criteria as Popov and Ivanova (2002).

3.3. Abbreviations

Naming the teeth: i (incisor), c (canine), p (premolar), m (molar); teeth from the upper series are named in capital letters while teeth from the lower series are named in lowercase letters (i.e. M1 is the first upper molar; p3 is the third lower premolar). Measuring the teeth: L (anteroposterior length), W (lateromesial width), L1 (greater length of upper molars, distance from the parastyle to the metastyle), L2 (medium length of upper molars, measuring the constriction of the protoconal basin), w1 (width of lower molars trigonid, distance from the metaconid to the protoconid) and w2 (width of lower molars talonid, distance from the entoconid to the hypoconid). Naming and describing the cranial and postcranial skeleton: Cr (cranial), PCr (postcranial), mx (maxilla), md (mandible), bu (tympanic bulla), at (atlas), vert (vertebra) sca (scapula), clav (clavicle), p ring (pectoral ring), hu

Table 1
Presence in terms of NISP (number of identified specimens) and MNI (minimum number of individuals) of each identified bat taxon.

Taxon	NISP	MNI
<i>Rhinolophus euryale</i>	99	12
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	13	2
<i>Rhinolophus</i> sp.	28	–
cf. <i>Miniopterus schreibersii</i>	1	1
<i>Myotis</i> sp.	2	2
Chiroptera indet.	21	–
TOTAL	164	17

(humerus), ra (radius), metac (metacarpus), pelv (pelvic bone), fe (femur), ti (tibia), R (right), L (left), fr (fragment), b (body), mr (mandibular ramus), pep (proximal epiphysis), dep (distal epiphysis), diap (diaphysis). Other abbreviations: NR (number of remains, all the recovered bone and dental fragments), NISP (number of identified specimens, all the remains assigned to a certain skeletal element), MNI (minimum number of individuals), Ri (relative abundance of the elements in the sample), Ni (minimum number of elements in the sample), Ei (number of elements in an individual).

4. Results

The fossil bat assemblage consists of 434 recovered bone and dental fragments: i.e. NR = 434. Of these, 164 specimens have been assigned to a certain skeletal element and taxon: i.e. NISP = 164 (Table 1). It is mainly made up of bones from two species of horseshoe bats: the Mediterranean horseshoe bat *R. euryale*, MNI = 12, and the greater horseshoe bat *R. ferrumequinum*, MNI = 2 (Table 1). Four more specimens have been assigned to the Vespertilionidae family (Table 1).

4.1. Taxon assignment

4.1.1. *Rhinolophidae*

The assignment of most of the specimens from Los Batanes to the genus *Rhinolophus* is unequivocal. Regarding the cranial skeleton, as the premaxilla is only attached to the maxilla via a restricted caudal joint, this bone is detached in fossil specimens (Fig. 3a) and usually absent, so the most anterior alveolus shown by the upper jaw is the canine one. P4 and M1 have well-developed heels, as has M2 to a lesser extent (Fig. 3a), and C is robust, trapezoidal and presents a concave lingual side of the crown (Fig. 3b) (Sevilla, 1988). The mandibular ramus is rectangular in external view with an almost horizontal mandibular notch (Fig. 3a); the lower molars are nyctalodont (Menu and Sige, 1971) and present a narrow, regular cingulum (Fig. 3c), which is also characteristic of this genus. The dental formula of *Rhinolophus* is 1.1.2.3/2.1.3.3 (Sevilla, 1988; Palomo et al., 2007). The tympanic bulla has a characteristic conical spiral shape.

As regards the postcranial skeleton, a distinctive structure of horseshoe bats is the pectoral ring (Fig. 3d) consisting of various fused bones: the sternal body, the first pair of ribs, and the first pectoral vertebra (Fomin and Lovachev, 2000). The scapula is leaf-shaped with a pointed inferior angle (Fig. 3f). The proximal epiphysis of the humerus is diagnostic in having a trochin almost as big as the trochiter with a humeral head that is small and round (Dupuis, 1986) (Fig. 3e); the distal epiphysis is diagnostic in having a pen-shaped styloid process, a broad epitrochlea (Dupuis, 1986; Felten et al., 1973), and dorsally projected condyles (Fig. 4b). The radius is strong, and by contrast with most vespertilionid bats (except *Miniopterus*) the ulna insertion is in the middle zone of the diaphysis instead of close to the proximal epiphysis. The proximal epiphysis of the radius of horseshoe bats differs from that of *Miniopterus* in having an open flexor fossa and a rounded proximal tip (Dodelin, 2002). The pelvis presents a characteristic oval, anteroposteriorly elongated small obturator foramen and a wide ischiopubic

ramus. The femur has a flattened head and a pronounced, curved medial ridge, well differentiated from the lesser trochanter; the distal condyles are tiny and a broad groove separates them from one another (Fig. 3g).

Rhinolophus euryale (Mediterranean horseshoe bat, Table 1, Table 2, Fig. 3). The remains belong to a medium-sized form of horseshoe bat, of which two species inhabit the Iberian Peninsula: *R. mehelyi* and *R. euryale*, the former slightly larger than the latter (Dietz et al., 2009; Palomo et al., 2007). We compared the molar measurements of our assemblage (Table 3) with those of extant horseshoe bats from Southwestern European populations (Fig. 5), which allowed us to assign the cranial remains to the species *R. euryale* (Fig. 3a,b,c). The distal epiphyses of the humeri present a straight styloid process with convex edges by contrast with that of *R. mehelyi*, which is quadrangular; both morphology and size of the distal epiphysis (Fig. 3e, Table 3) supports the assignment to *R. euryale* (Dupuis, 1986; Felten et al., 1973).

R. euryale currently inhabits the Mediterranean region of Europe, as well as some parts of northern Africa and the near East (Dietz et al., 2009). Given its preference for roosting in caves, this species is linked to karstic areas; for nursery colonies it generally chooses roosts at an altitude of less than 800 m. a.s.l. and therefore with a milder, more favourable climate (Dietz et al., 2009). It has been recorded in present-day Spain at a maximum altitude of 1360 m. a.s.l. (Palomo et al., 2007), but in the Pyrenees the altitudinal range for nursery roosts of this species is 509–792 m. a.s.l. (Alcalde et al., 2008). Although the species has been associated with forests, recent studies have indicated that the significant factor in the choice of foraging areas by these bats is the existence of edge habitats (Goiti et al., 2003, 2008).

Rhinolophus ferrumequinum (Greater horseshoe bat, Table 1, Table 2, Fig. 4a and b).

This taxon is only rarely represented in the association. The large size of the remains (Table 3) allows them to be assigned unequivocally to this species, as it is the largest extant horseshoe bat in Europe (Dietz et al., 2009; Palomo et al., 2007; Sevilla, 1988); the molar measurements confirm the assignment of the cranial remains to *R. ferrumequinum* (Figs. 4a and 5). This taxon presents the dental formula of the genus, although p3 is very tiny and appears labially displaced outside the tooth row (Sevilla, 1988; Topal, 1979) (Fig. 4a).

R. ferrumequinum has a broader distribution throughout Europe and Asia than *R. euryale*, although the epicentre of its distribution is also the Mediterranean basin; in central Europe it only occupies environments with a mild climate (Dietz et al., 2009). The greater horseshoe bat generally inhabits temperate plains and Mediterranean mountains (Dietz et al., 2009); its altitudinal range in Aragon has been recorded as 149–1597 m. a.s.l. (Alcalde et al., 2008). It chooses its roosts in places with a presence of mixed habitats for foraging: deciduous forest alternating with meadows and shrubberies (Dietz et al., 2009). In the south of Europe, it is generally associated with medium-sized horseshoe bats, together with *M. schreibersii*, *M. emarginatus* and *M. capaccinii* (Dietz et al., 2009).

Rhinolophus sp. (Horseshoe bat specimens, Table 1, Table 2).

Some recovered material is too fragmented or deteriorated to be assigned unequivocally to either of the two horseshoe bats identified in the association, or it comprises bones which could not be compared to previous descriptions in the literature or to extant specimens for comparative anatomy.

4.1.2. *Vespertilionidae*

Miniopterus schreibersii (Schreibers' bent-winged bat, Table 1, Table 2, Fig. 4c).

The size of the scapula corresponds to a medium-sized bat. The general morphology is different from that of horseshoe bats, having a long straight lateral border which forms an angle of approximately 60° with the spine. The coracoid process projects medially (unlike in *Myotis* and *Plecotus*); the external edge of the supraspinal fossa at the junction

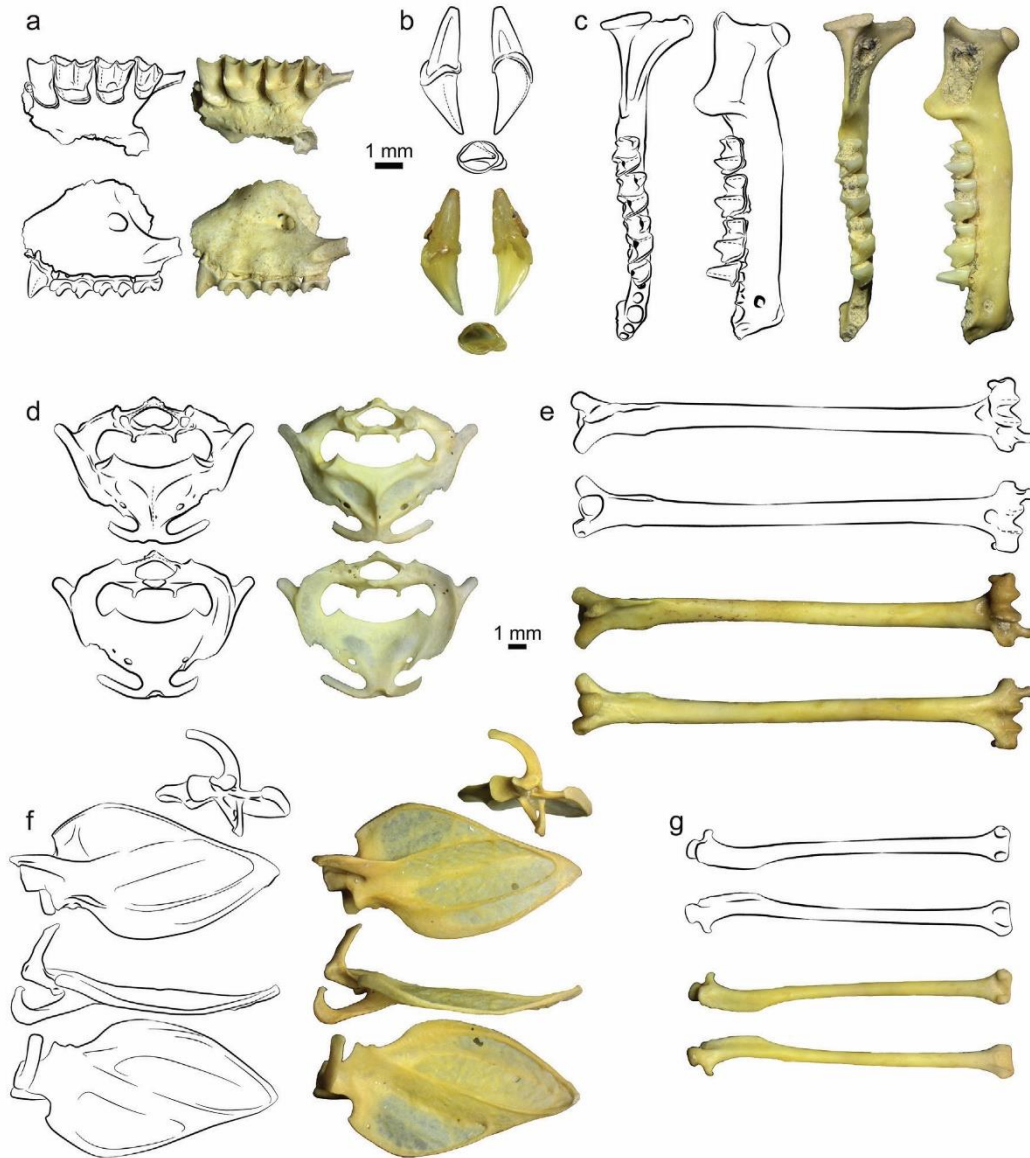


Fig. 3. *Rhinolophus euryale* fossil specimens from Los Batanes Cave; a: mx with P4-M3 (L) 2017/1144 in occlusal (top) and labial (bottom) view; b: C (L) 2017/1145 in labial (top left), lingual (top right) and occlusal (bottom) view; c: md with p4-m3 (L) 2017/1146 in occlusal (left) and labial (right) view; d: p ring 2017/1147 in anterior (top) and posterior (bottom) view; e: hu (L) 2017/1149 in external (top) and internal (bottom) view; f: sca (L) 2017/1148 in external (top), dorsal (second bottom), internal (second bottom) and ventral (bottom) view; g: fe (R) 2017/1150 in posterior (top) and anterior (bottom) view.

of the spine and the superior scapular border is rounded (instead of angulated as in other vespertilionids); and the superior border shows a wide, triangular lamella projecting ventrally. For all these reasons we assign the remnant to *Miniopterus*; there is no other species of this genus currently living in Iberia.

M. schreibersii today inhabits the Mediterranean region of Europe, as well as some parts of northern Africa and the near East (Dietz et al., 2009). Its habitat preferences include all the Mediterranean landscapes, and it shows a strong preference for roosting in caves (Dietz et al., 2009; Palomo et al., 2007). Its altitudinal range is quite wide in Spain at present; it has been recorded at heights as great as 1599 m. a.s.l. (Alcalde et al., 2008).

***Myotis* sp.** (Small mouse-eared bat specimens, Table 1, Table 2, Fig. 4d).

The size of the distal epiphyses of both humeri (Table 3) matches with the smallest forms of Vespertilionidae. The morphology of the proximal edge between the trochlea and the condyle (Fig. 4d) is straight or slightly concave as in *Myotis* spp. by contrast with *Plecotus* spp., which presents a convex edge (Dupuis, 1986; Felten et al., 1973). Possible taxa to which the remains might be assigned are *M. nattereri*, *M. capaccinii*, *M. emarginatus*, *M. daubentonii* (although data in the previous literature indicate slightly larger distal epiphyses for this species), *M. mystacinus* (data in the literature indicate slightly smaller distal epiphyses) (Dupuis, 1986; Felten et al., 1973) and *M. alcathoe* (Dietz et al., 2009).

The above-mentioned species of small-sized *Myotis* present a notable variety of extant distribution and habitat preferences. Although most of them inhabit all of Europe, the species *M. capaccinii* and *M. emarginatus*

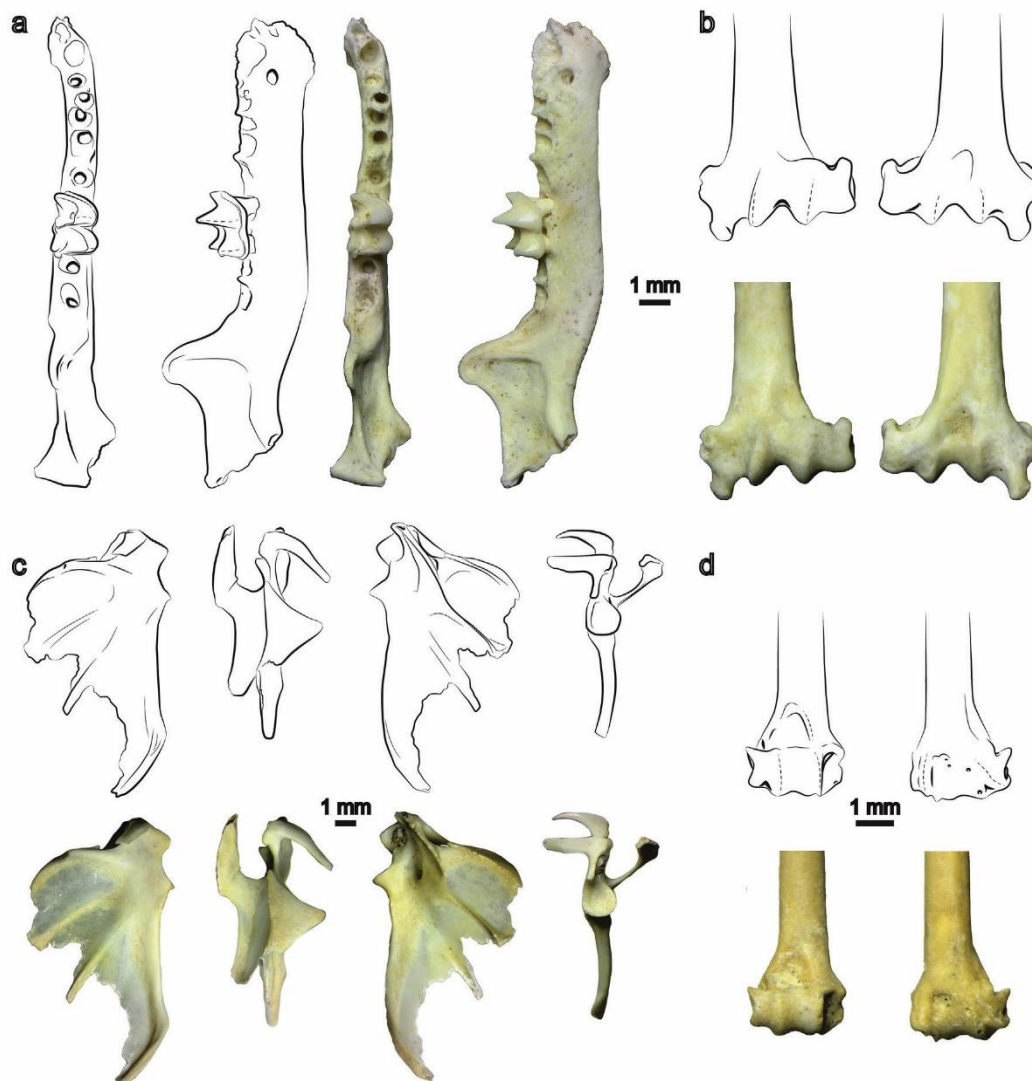


Fig. 4. *Rhinolophus ferrumequinum* fossil specimens from Los Batanes Cave; a: md with m2 (R) 2017/1151 in occlusal (left) and labial (right) view; b: dep hu (L) 2017/1152 in external (left) and internal (right) view. cf. *Miniopterus schreibersii* fossil specimen from Los Batanes Cave; c: sca (L) 2017/1153 in ventral (left), internal (second left), in dorsal (second right), and in external (right) view. *Myotis* sp. fossil specimens from Los Batanes Cave; d: dep hu (R) 2017/1154 in external (left) and internal (right) view.

are mainly restricted to the Mediterranean area of influence (Dietz et al., 2009), the former being a markedly thermophilic taxon (Palomo et al., 2007). As regards their foraging areas, they mostly prefer more or less closed forests (*M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. alcathoe*, *M. emarginatus*), although some also employ open landscapes (*M. nattereri*) or are conditioned by other factors such as the presence of water bodies (*M. daubentonii*, *M. capaccinii*) (Palomo et al., 2007; Dietz et al., 2009).

4.2. Characterization of the taphocenosis

The composition of the whole small-vertebrate assemblage is mainly dominated by bats, but other groups of animals are also represented here (NR = 49): rodents (*Apodemus* sp. MNI = 1; *Eliomys quercinus*, MNI = 1), shrews (*Crocidura russula*, MNI = 1) and birds (MNI = 8).

The majority of the small bone remains have a fair coloration from white to beige, but just under a fifth of the total specimens have darker, orange-brown tones or present small areas with black staining

(Fig. 6a,b,c). Almost half of the sample shows strong surface weathering, generally linked to a fairer surface colour, whereas a small amount of the remains (15%) shows dissolution marks on the surface, and some specimens show both types of alteration (Fig. 6d,e,f). The *Rhinolophus* sample presents a notable differential loss of skeletal elements. Considering the relative abundance of elements ($Ri = Ni / (MNI \times Ei) \times 100$; Andrews, 1990; Bennàsar, 2010), the best-preserved elements are the humeri and radii, the only bones with a survival percentage above 50% (Table 4). The composition of the sample in terms of age groups based on tooth wear is as follows: a minimum of five individuals of *R. euryale* were subadults (the teeth show no wear), whereas at least two individuals were adults whose teeth show rounded cusps in one case, and dentine fields in the other; the only mandible of *R. ferrumequinum* preserved belonged to an old adult individual as dentine fields are observed in the molar (Fig. 6g,h,i). No teeth are preserved for the remaining seven individuals, but all the limb bones preserved are completely fused, suggesting that they belonged to individuals old

Table 2

List of the recovered material for each bat taxon; Elem: element; Lat (laterality), n: number of assigned specimens. Anatomical abbreviations in paragraph 3.3.

Taxa	Elem	Lat	n	Taxa	Elem	Lat	n
<i>R. euryale</i>	bu	R	7	<i>R. euryale</i>	dep ra	R	4
		L	2			L	2
	mx	R	1		pep ra	L	6
		L	1		diap ra	–	3
	C	R	1		ti	R	3
		L	1		pep ti	L	1
	M1	R	1		fe	R	5
		L	2		pep fe	R	3
	P4	L	1			L	2
	md	R	3		dep fe	R	1
		L	4		md	R	1
	md b	R	1		m1	R	1
		L	2		hu	R	1
	fr md	R	2		dep hu	R	1
		L	1			L	2
	c	R	1		pep hu	L	1
		L	2		pep ra	R	2
	p4	R	1			L	1
	at	–	1		diap ra		2
	p ring	–	3		ti	L	1
esc	R	2	fr pelv		1		
	L	3	fr pep ra	L	1		
hu	R	3	pep metcp II	R	6		
	L	4		L	1		
pep hu	L	2	pep metcp IV	R	4		
dep hu	L	5		L	5		
dep + diap hu	L	1	pep metcp V	R	7		
diap hu	–	1		L	3		
ra	L	1		L	1		
	R	1	<i>M. schreibersii</i>	sca	L	1	
pep + diap ra	R	3	<i>Myotis</i> sp.	hu	R	2	
	L	5	Chiroptera indet.	fr clav	R	9	
				vert		12	

enough to fly (Adams, 2008; Dietz et al., 2007, 2009).

5. Discussion

5.1. Origin of the accumulation

Two hypotheses are considered here: (1) that the accumulation of the bat remains was due to the action of predators and the subsequent transport of their discards deep into the cave by a water flow, or (2) that the accumulation was produced by bats roosting in the cave followed by an *in situ* death.

The varying degrees of coloration and weathering shown by the fossil bones point to different time-spans of subaerial exposure and burial, which is a common phenomenon even among the bones of a single skeleton once it is accumulated (Fernandez-Jalvo and Andrews, 2016). The dissolution marks observed in some specimens may be caused either by digestion or by the environmental moisture of a water flow. The elements with the highest survival percentage in the assemblage are humeri and radii, the two largest and strongest bones in the bat skeleton. The differential lack of skeletal elements in the recovered assemblage may be explained as the effect of transport within the cave-system or of predation. However, bats are rarely hunted by birds, carnivorous mammals or lizards and cases of predation on horseshoe bats are even scarcer as this group is apparently more efficient at eluding predators (Dietz et al., 2009; Kowalski, 1995). The global composition expected for a small-vertebrate assemblage produced by predatory accumulation is a small number of bats represented in comparison with other small mammals such as rodents or with small birds, which is contrary to the small-vertebrate assemblage from Los Batanes. If the bats died in the cave, the dominance of bats in the assemblage could be explained by the continuous roosting of *R. euryale* in the site, and the occasional presence of the other taxa. In the light of the great predominance of bats within the assemblage, the most probable origin of

Table 3

Biometric characterization of the teeth and humeri of Los Batanes fossil bat assemblage, Elem: element, Meas: measurement, n: number of measured specimens; Min: minimum value of the sample (mm); Max: maximum value of the sample (mm); M: mean value (mm); SE: standard error (mm); SD: standard deviation (mm). Anatomical abbreviations in paragraph 3.3.

Taxon	Elem	Meas	n	Min	Max	M	SE	SD
<i>R. euryale</i>	P4	W	3	1.13	1.19	1.16	0.02	0.03
		L	3	1.20	1.67	1.37	0.15	0.27
	C	W	2	1.02	1.08	1.05	0.03	0.04
		L	2	1.44	1.49	1.46	0.02	0.03
	M1	W	1			1.83		
		L1	1			1.63		
		L2	1			1.17		
	M2	W	4	1.64	1.75	1.71	0.02	0.05
		L1	4	1.45	1.48	1.46	0.01	0.01
		L2	4	1.01	1.12	1.06	0.02	0.05
	M3	W	2	0.17	1.50	0.84	0.67	0.94
		L1	2	1.11	1.15	1.13	0.02	0.03
		L2	2	0.74	0.81	0.78	0.04	0.05
	m1	w1	8	0.77	1.06	0.92	0.03	0.09
		w2	8	0.85	1.08	0.95	0.02	0.07
		l	8	1.50	1.68	1.64	0.02	0.06
	m2	w1	9	0.84	1.12	0.98	0.03	0.09
		w2	9	0.90	1.11	1.00	0.02	0.07
		l	9	1.53	1.59	1.55	0.01	0.02
	m3	w1	6	0.82	1.01	0.93	0.03	0.08
w2		6	0.67	0.83	0.76	0.03	0.06	
	l	6	1.24	1.44	1.37	0.03	0.07	
<i>R. ferrumequinum</i>	hu	dep W	10	4.35	4.61	4.44	0.03	0.09
	m1	w1	1			1.47		
	w2	1			1.56			
	l	1			2.02			
m2	w1	1			1.49			
	w2	1			1.62			
	l	1			2.02			
<i>Myotis</i> sp.	hu	dep W	3	4.94	5.11	5.04	0.05	0.09
	hu	dep W	2	2.36	2.44			

the accumulation is the death of the animals that formed a colony within the cave. Most of the Mediterranean horseshoe bats recorded were subadult specimens, but with no obvious infants within the association it cannot be determined whether it was a nursery colony. The relatively high location of the cave points instead to a hibernating colony, which in these species of horseshoe bats usually involves a small cluster of individuals (Alcalde et al., 2008; Palomo et al., 2007).

5.2. Palaeoenvironmental framework

The two species of horseshoe bats recorded in Los Batanes currently inhabit the Pyrenees of Aragon although they have a discontinuous distribution (Alcalde et al., 2008). The bat species that constitute the fossil assemblage studied here are typically associated with each other when forming colonies in caves nowadays (Dietz et al., 2009; Palomo et al., 2007).

The bat association from Los Batanes Cave consists of a majority of Mediterranean-related species with foraging strategies generally linked to the presence of forest habitat or at least patchy arboreal cover. The other small mammals recorded in the site are today widespread throughout the Iberian Peninsula with relatively wide altitudinal ranges, and they currently show habitat preferences for both arboreal cover (*Apodemus* sp. and *E. quercinus*) and open landscapes (*C. russula*) (López-García, 2011; Palomo et al., 2007). Based on the association, and having the altitude of the site into account, the most plausible scenario for the period of accumulation was a temperate, mild climate and a landscape with a notable presence of forest but a generally mixed structure, where hedge habitats were prominent. In the light of the radiocarbon date obtained for Los Batanes assemblage (an age of about 15.5–15 ka BP) and according to the two ice re-advances detected in the Gállego Valley during the Lateglacial (one at about 17 ka BP, the other

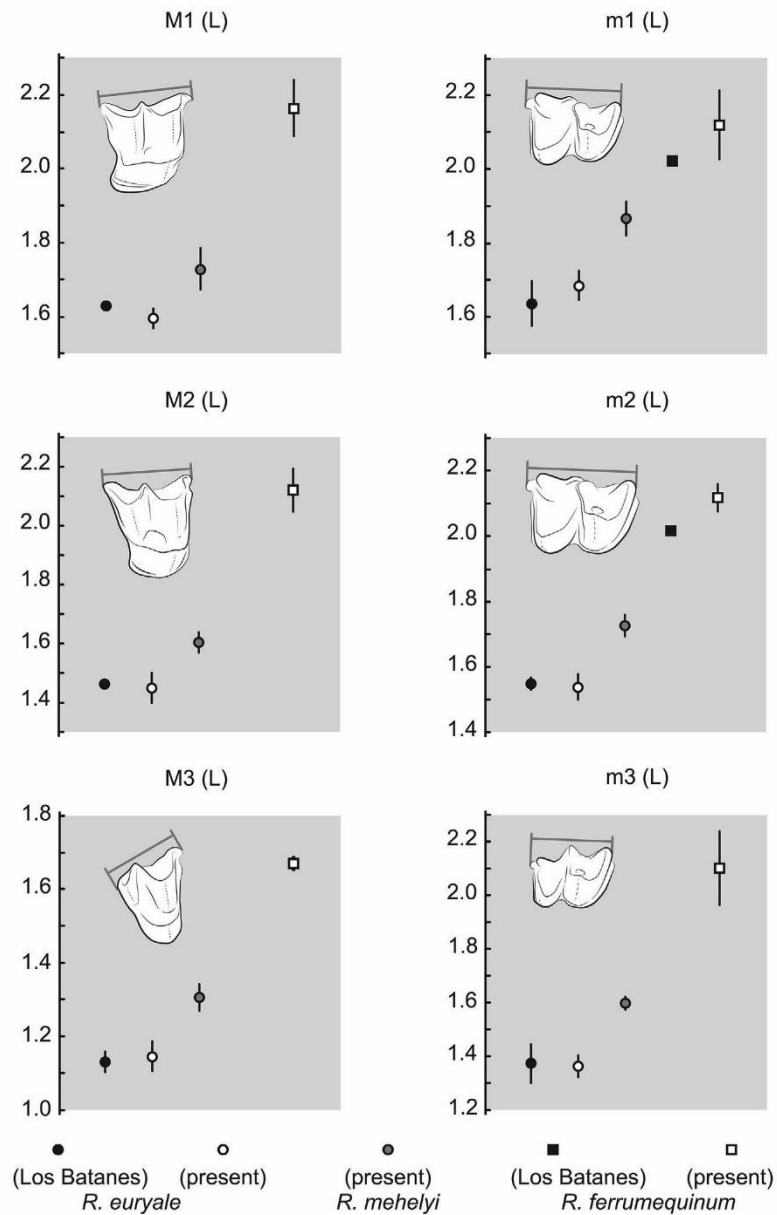


Fig. 5. Dot plots comparing the anteroposterior lengths (L) of upper and lower molars of the *Rhinolophus* specimens from Los Batanes and the extant specimens in the collections (see paragraph 3.2.). The circles and squares represent the mean value for each group, the lines represent the standard deviation, in mm. Anatomical abbreviations in paragraph 3.3.

at 14–11.7 ka BP, Palacios et al., 2015), it is reasonable to conclude that at the time the accumulation took place, the Gállego Valley was in a period of local ice-cover retreat soon after the first local re-advance of the Lateglacial. Finally, the recorded bat association suggests that the climate conditions in the area by that time were at least as mild as they are today.

5.3. Palaeobiogeography

The two *Rhinolophus* species found in Los Batanes were already present in Spain in the late Pliocene (Agustí et al., 2011) and have a regular but scanty record throughout the Iberian Quaternary (e.g. Sevilla, 1988; Galán et al., 2016a; Galán et al., 2016b), including some

localities in the Pyrenees and the pre-Pyrenees (Altuna, 1972; Blanco-Sancho, 1995; López-García, 2011; Oms et al., 2008; Pemán, 1994). However, none of the localities in the literature with a record of the two *Rhinolophus* species in the Pyrenees and the pre-Pyrenees is at such a great altitude as Los Batanes Cave. This new record provides reliable evidence that the distribution of *R. euryale* and *R. ferrumequinum* reached altitudes as high as 1025 m in the Iberian Pyrenees during the Lateglacial. In the case of the former species this is quite close to its extant altitudinal maximum in Spain (1360 m. a.s.l. according to Palomo et al., 2007). The fact that the altitudinal range of *R. euryale* was at least as great then as it is today can be interpreted as an indicator of the relative speed of this taxon in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it, even during a period of time

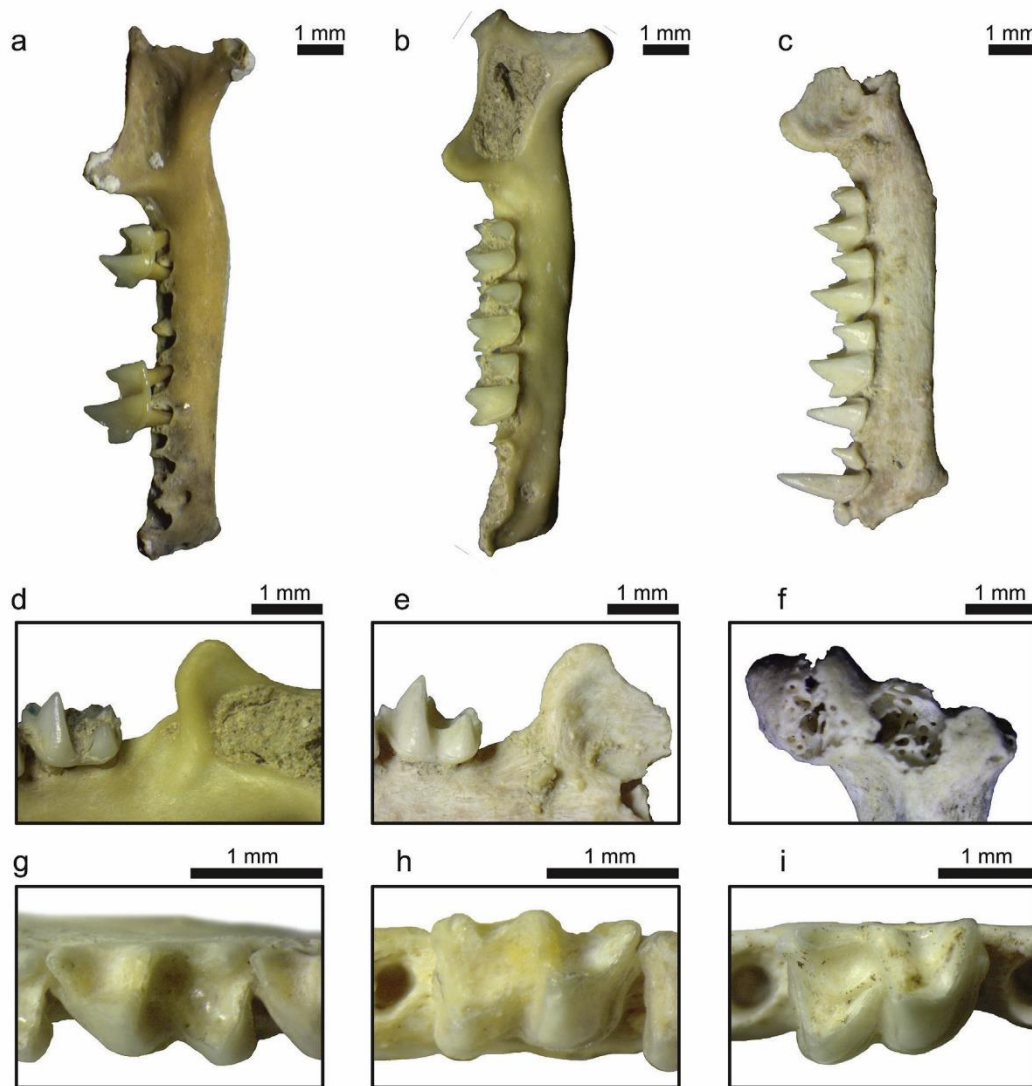


Fig. 6. Main taphonomic remarks. Bone coloration; a: orange-brown mandible of *R. euryale*; b: beige mandible of *R. euryale*; c: white mandible of *R. euryale*. Bone surface alterations; d: non-altered bone and enamel in a *R. euryale* mandible; e: bone surface affected by weathering, but not the enamel, in a *R. euryale* mandible; f: surface weathering and dissolution marks in a distal epiphysis of *R. euryale* humerus. Tooth-wearing; g: subadult specimen of *R. euryale*, the m2 shows no wear; h: adult specimen of *R. euryale*, the m2 shows notable wear on the occlusal surface; i: adult specimen of *R. ferrumequinum*, the m2 shows notable wear on the occlusal surface.

Table 4
Relative abundance of the main skeletal elements recovered at Los Batanes and assigned to genus *Rhinolophus*; Elem: element; Ri: relative abundance of the elements in the sample; Ni: minimum number of elements in the sample; Ei: number of elements in an individual. Anatomical abbreviations in paragraph 3.3.

Element (Cr)	Ni	Ei	Ri (%)	Element (PCr)	Ni	Ei	Ri (%)
bu	9	2	32.1	clav	9	2	32.1
mx	2	2	7.1	p ring	3	1	25.0
md	9	2	32.1	esc	5	2	17.9
teeth	9	16	4.0	pelv	1	2	3.6
				metcp (ii-v)	26	8	23.2
				hu	17	2	60.7
				ra	20	2	71.4
				fe	10	2	35.7
				ti	5	2	17.9

such as the Lateglacial which was mainly characterized by climate instability and alternations of local ice-cover retreats and re-advances (García-Ruiz et al., 2003; Palacios et al., 2015).

6. Conclusions

The late Pleistocene bat assemblage from the site of Los Batanes provides the highest Quaternary record of *R. euryale* and *R. ferrumequinum* in the Spanish Pyrenees and pre-Pyrenees, which is very close to present altitudinal limit of the first species. The clear Mediterranean affinity presented by the bat association together with the altitude of the site suggests that even in a period characterized by climatic instability as it was the Lateglacial, local climate conditions could be as mild as they are nowadays during the moments of ice-cover retreat. Finally, the presence of *R. euryale* in a site with this location and chronology could be an indicator of the relatively high speed of this

taxon in spreading into higher regions whenever climate conditions allowed it.

Further investigations into Quaternary mountain localities will improve the resolution of the bat fossil record and increase our understanding of the effect of climate fluctuations on the distribution of these horseshoe bat species.

Acknowledgements

We would like to thank the CEA (Speleological Centre of Aragon), particularly the speleologists Laureno Gómez and Mario Gisbert for their help regarding the speleological requirements during the excavation of the cave, and Mario Gisbert for the topography provided. We would also like to thank the IPE (Pyrenean Institute of Ecology), in particular Ricardo García González, who is in charge of the vertebrate collection. R. Glasgow corrected the English of the manuscript. The anonymous revision has greatly improved the quality of the work. The IEA partially subsidized the palaeontological activities, awarding us the grant “Ayudas a la investigación del IEA, 2014”. The Government of Aragon granted us permission to develop the project “Recovery of palaeontological remains, cataloguing and dating of the Pleistocene-Holocene deposits of Huesca Pyrenees caves”. J. Galán and C. Núñez-Lahuerta are the recipients of Ph.D. fellowships from the DGA, co-financed by the FSE of the European Union.

References

- Adams, R.A., 2008. Morphogenesis in bat wings: linking development, evolution and ecology. *Cells, Tissues, Organs* 187 (1), 13–23.
- Agusti, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfá, R., Blain, H.-A., Oms, O., Sevilla, P., 2011. The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): chronologic and paleoclimatic context. *Quat. Int.* 243 (1), 183–191.
- Alcalde, J.T., Trujillo, D., Artáczoz, A., Agirre-Mendi, P.T., 2008. Distribución y estado de conservación de los quirópteros en Aragón. *Graellsia* 64 (1), 3–16.
- Altuna, J., 1972. Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. *Munibe* 24, 1–464.
- Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press, London, pp. 231.
- Bafaluy-Zoriguel, J.J., 1997. Hombres sobre la importancia del Canal de Aragón y Cataluña para los quirópteros y medidas recomendadas para la conservación de los refugios. ANSAR. Monzón. Informe inédito.
- Bafaluy-Zoriguel, J.J., 1999. Los murciélagos en el área del Bajo Cinca. (Huesca, Zaragoza, Lleida). *CINGA, Anu. l'Institut d'Estudis del Baix Cinca* 3, 83–100.
- Bafaluy-Zoriguel, J.J., 2000. Mortandad de murciélagos por atropello en carreteras del sur de la provincia de Huesca. *Galemys* 12, 15–23.
- Bennàsar, M.L., 2010. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina. Ph.D. Thesis. Departament d'Història i Història de l'art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, pp. 646.
- Blasco-Sancho, M.F., 1995. Hombres, fieras y presas: estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del paleolítico medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). Ph.D. Thesis. Universidad de Zaragoza, Spain.
- Canudo, J.I., 2017. The collection of type fossils of the natural science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage* 1–8.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010. Expected trends and surprises in the lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and balearic Islands. *Rev. Palaeobot. Palynology* 162 (3), 458–475.
- Clot, A., Evin, J., 1986. Gisements naturels Pléistocènes et Holocènes des cavités des Pyrénées Occidentales Françaises: inventaire et datages 14C. *Munibe* 38, 185–194.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., González-Morales, M.R., García-Pimienta, J.C., 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the mousterian to the bronze age in el mirón cave (Cantabria, Spain). *J. Archaeol. Sci.* 36 (4), 947–955.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., García-Pimienta, J.C., Morales, M.G., López-García, J.M., 2010. Late quaternary small mammal turnover in the Cantabrian region: the extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia, mammalia). *Quat. Int.* 212 (2), 129–136.
- Dietz, C., Dietz, I., Siemers, B.M., 2007. Growth of horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) in temperate continental conditions and the influence of climate. *Mamm. Biology-Zeitschrift für Säugetierkd.* 72 (3), 129–144.
- Dietz, C., von Helversen, O., Nill, D., 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord: biologie, caractéristiques, protection. Delachaux et Niestlé, Paris, pp. 400.
- Dodélin, B., 2002. Identification des Chiroptères de France à partir des restes osseux. Fédération française de spéléologie, La Ravoire.
- Dorado, M., Valdeolillos, A., Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J., Bustamante, I., 2002. Climatic changes since the Lateglacial/Holocene transition in La Mancha Plain (South-central Iberian Peninsula, Spain) and their incidence on Las Tablas de Daimiel marshlands. *Quat. Int.* 93, 73–84.
- Dupuis, I., 1986. Les Chiroptères du Quaternaire en France. Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I, Paris, pp. 561.
- Felten, H., Helfricht, A., Storch, G., 1973. Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenberg. Biol.* 54 (4/6), 291–297.
- Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J.S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G., Riquelme, J.A., 2007. The Holocene and upper Pleistocene pollen sequence of Carhuela cave, southern Spain. *Geobios* 40, 75–90.
- Fernandez-Jalvo, Y., Andrews, P., 2016. Atlas of Taphonomic Identifications: 1001 + Images of Fossil and Recent Mammal Bone Modification. Springer, pp. 359.
- Fletcher, W.J., Sánchez-Goñi, M.F., Peyron, O., Dormoy, I., 2010. Abrupt climate changes of the last deglaciation detected in a Western Mediterranean forest record. *Clim. Past* 6, 245–264.
- Fomin, S.V., Lobachev, V.S., 2000. Specific structural features of the pectoral arch and phylogenetic relations in some mammalian taxa. *Dokl. Biol. Sci.* 375 (1), 633–635.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Sauqué, V., Núñez-Lahuerta, C., 2016a. Fossil bats from the late Pleistocene site of the Aguilón P7 cave (Zaragoza, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 15 (5), 501–514.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2016b. The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): first results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *Comptes Rendus Palevol* 15 (6), 647–657.
- García-Ruiz, J.M., Valero-Garcés, B.L., Martí-Bono, C., González-Sampériz, P., 2003. Asynchrony of maximum glacier advances in the central Spanish Pyrenees. *J. Quat. Sci.* 18 (1), 61–72.
- Garin, I., García-Mudarra, J.L., Aihartza, J.R., Goiti, U., Juste, J., 2003. Presence of *Plecotus macbullaris* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Pyrenees. *Acta Chiropterologica* 5 (2), 243–250.
- Gil-García, M.J., Dorado, M., Valdeolillos, A. y Ruiz Zapata, B., 2002. Late-glacial and Holocene palaeoclimatic record from Sierra de Cabollera (northern Iberian Range, Spain). *Quat. Int.* 93, 13–18.
- Gil-Peña, I., Montes-Santiago, M.J., Malagón-Luesma, J., Barnolas-Cortinas, A., 1996. Mapa geológico de la Hoja nº 177 (Sabiñánigo), Primera edición. IGME Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA).
- Goiti, U., Aihartza, J.R., Garin, I., Zabala, J., 2003. Influence of habitat on the foraging behavior of the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale*. *Acta Chiropterologica* 5 (1), 75–84.
- Goiti, U., Garin, I., Almenar, D., Salsamendi, E., Aihartza, J.R., 2008. Foraging by Mediterranean horseshoe bats (*Rhinolophus euryale*) in relation to prey distribution and edge habitat. *J. Mammal.* 89 (2), 493–502.
- Guitter, F., Andrieu-Ponel, V., de Beaulieu, J.L., Cheddadi, R., Calvez, M., Ponel, P., Reille, M., Keller, T., Goeury, C., 2003. The last climatic cycles in Western Europe: a comparison between long continuous lacustrine sequences from France and other terrestrial records. *Quat. Int.* 111 (1), 59–74.
- Hughes, P.D., Gibbard, P.L., Ehlers, J., 2013. Timing of glaciation during the last glacial cycle: evaluating the concept of a global ‘Last Glacial Maximum’ (LGM). *Earth-Science Rev.* 125, 171–198.
- Jenrich, J., Löhr, P.-W., Müller, F., Vierhaus, H., 2012. Fledermäuse. Bildbestimmungsschlüssel anhand von Schädelmerkmalen. *Beiträge Naturkd. Osthessen* 48 (1), 102.
- Kowalski, K., 1995. Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios* 18, 251–256.
- López-García, J.M., 2011. Los micromamíferos del Pleistoceno superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Saarbrücken: Editorial Académica Española, pp. 364.
- López-García, J.M., Sevilla, P., 2012. La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. *Barbastella* 5 (1), 12–18.
- López-García, J.M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, À, Bennàsar, M.L., Burjachs, F., 2015. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 435, 244–253.
- Menu, H., Popelard, J.-B., 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilionines de l'Ouest Européen. *Le Rhinolophe* 4, 1–88.
- Menu, H., Sigé, B., 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *Comptes Rendus l'Académie Sci. Paris* 272, 1735–1738.
- Núñez-Lahuerta, C., Galán, J., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., Cuenca-Bescós, G., 2017. Avian remains from new upper Pleistocene and Holocene sites from the Spanish Pyrenees. *Quat. Int.* <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.06.007>.
- Oms, F.X., Bargalló, A., Chaler, M., Fontanals, M., García, M.S., López-García, J.M., Morales, J.L., Nievas, T., Rodríguez, A., Serra, J., Solé, A., Vergès, J.M., 2008. La Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida), una cueva-redil en el Prepireneu de Lérida. Primeros resultados y perspectivas de futuro. In: Final Proceedings, IV Congreso del Neolítico Peninsular, pp. 230–237 Alacant, Spain.
- Palacios, D., de Andrés, N., López-Moreno, J.I., García-Ruiz, J.M., 2015. Late Pleistocene deglaciation in the upper Gállego Valley, central Pyrenees. *Quat. Res.* 83 (3), 397–414.
- Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C., 2007. Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Pemán, E., 1994. Los Micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). *Kobie. Paleoantropol.* (21), 225–233.
- Popov, V.V., Ivanova, T.I., 2002. Comparative craniometrical analysis and distributional patterns of medium-sized horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) in Bulgaria. *Folia Zool. Praha* 51 (3), 187–200.

- Răduleț, N., 2003. Contributions to the morphological study of the coxal bone of 11 bat species (Mammalia: Chiroptera) from Romania. *Trav. Du. Mus. Natl. d'Histoire Nat. "Grigore Antipa"* 45, 373–380.
- Ramsey, C.B., Lee, S., 2013. Recent and planned developments of the program OxCal. *Radiocarbon* 55 (2–3), 720–730.
- Ríos-Aragües, L.M., Galera-Fernández, J.M., Baretino-Fraile, D., Barnolas, A., 1987. Mapa geológico de la Hoja nº 145 (Sallent), Primera edición. IGME Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA).
- Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., García-González, R., Gisbert, M., 2015. Bucardos y osos fósiles del Pirineo: recuperación de restos paleontológicos, catalogación y datación de los yacimientos del Pleistoceno-Holoceno de las cavidades el Pirineo oscense. *Lucas Mallada. Rev. Ciencias* 17, 247–289.
- Sauqué, V., García-González, R., Rabal-Garcés, R., Galán, J., Nuñez-Lahuerta, C., Gisbert, M., Cuenca-Bescós, G., 2017. Los Batanes (Huesca, Spain): a trap for Pyrenean wild goat during the late Pleistocene (Spain). *Quat. Int.* <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.09.011>.
- Sevilla, P., 1988. Estudio Paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontol. i Evolució* 22, 113–233.
- Topál, G., 1979. Fossil bats of the *Rhinolophus ferrumequinum* group in Hungary (mammalia: Chiroptera). *Fragm. Mineralogica Palaeontol.* 9, 61–101.
- Woutersen, K., Bafaluy-Zoriguel, J.J., 2001. Murciélagos del Alto Aragón. *Kees Woutersen Publicaciones*, Huesca, pp. 144.

