

Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español

Por PALOMA SEVILLA GARCÍA*

RESUMEN

Se estudia la fauna de quirópteros del Cuaternario español, a partir de los restos reconocidos en 11 yacimientos distribuidos por toda la península Ibérica. Estos yacimientos abarcan cronológicamente desde el Pleistoceno Inferior hasta el Holoceno inicial.

Se reconoce la presencia en estos yacimientos de 3 familias, 8 géneros y 15 especies de quirópteros, que se describen y estudian sistemáticamente. Para este estudio se revisan los diferentes criterios de identificación utilizados habitualmente, especialmente aquellos basados en la observación de dientes aislados, que constituyen la mayor parte del material examinado. Se concluye que la morfología dental es un criterio de gran importancia diagnóstica, mientras que los criterios métricos presentan una validez limitada.

En este sentido se observan interesantes diferencias de tamaño entre los ejemplares estudiados de algunas especies y sus representantes actuales, que pueden ser relacionadas con factores climáticos. También se interpretan como influidos por el clima los cambios, respecto a las condiciones actuales, en la distribución de las especies. El conocimiento de la ecología de los representantes actuales de las especies estudiadas permite extraer, a partir del estudio de la distribución de los fósiles, conclusiones paleoecológicas y, en particular, paleoclimáticas de gran interés.

La distribución estratigráfica y geográfica de las diferentes especies estudiadas es comparada con la reconocida en otros yacimientos europeos, lo que permite sacar conclusiones de índole paleobiogeográfica.

ABSTRACT

In this paper the fauna of Spanish Quaternary bats is studied. 11 localities distributed throughout the Iberian Peninsula present bat remains and have been considered in this study. These localities range in age from the Lower Pleistocene up to the Early Holocene.

Three families of bats, eight genera and fifteen species were recognised, and are described and studied from the systematic point of view. In this study the different criteria used for the identification of bat remains are analysed, specially those that are based on isolated teeth, as this is the state of the majority of the remains studied. Dental morphology shows up to be of great diagnostic importance whereas as metric criteria are of poor utility.

Nevertheless, interesting differences have been observed in the size of some of the species studied when compared to present day specimens of these same species. These differences can be related to climatic factors. Changes in the distribution of some of these species during the Quaternary have been observed as well, equally related to climatic changes. The knowledge of the ecological needs of certain recent species enables paleoecological, especially paleoclimatic, interpretations when these species are found in a locality.

The stratigraphic and geographic distribution of Quaternary bat remains in Spain is compared with that of other European localities, obtaining interesting paleobiogeographic conclusions.

* Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

1.1. Introducción

Los Quirópteros o murciélagos constituyen, después de los roedores, el orden de mamíferos con mayor número de especies. Los Quirópteros se diferenciaron tempranamente, en el Paleoceno o incluso en el Cretácico. Los fósiles más antiguos conocidos proceden del Eoceno Inferior de EE.UU. (JEPSEN, 1966) y de Francia (RUSSELL *et al.*, 1973). Del Eoceno Medio de Messel, Alemania, hay varias especies descritas (RUSSELL y SIGE, 1970; SIGE y RUSSELL, 1980; SMITH y STORCH, 1980).

A pesar de la temprana diferenciación del orden, se sabe poco de la historia evolutiva de los murciélagos. Uno de los motivos de ello es que los fósiles más antiguos conocidos son ya murciélagos perfectamente diferenciados, por lo que arrojan poca luz sobre su posible antecesor terrestre y los cambios que precedieron a la aparición de la forma especializada que los murciélagos poseen. Otro motivo importante es la fragilidad del esqueleto de estos animales, que reduce sus restos prácticamente a mandíbulas y dientes aislados, dificultando enormemente su estudio. Finalmente, un último motivo es la escasez de restos, pues de Quirópteros, en comparación con otros grupos de micromamíferos, se reconocen muy pocas formas fósiles (véase JEPSEN, 1970).

La escasez de formas conocidas es debida en parte a la evolución conservadora del grupo, responsable de la amplia distribución estratigráfica de sus especies fósiles (véase SIGE y LEGENDRE, 1982), la cual hace que se reduzca el número de especies reconocibles en el tiempo.

Otro factor que contribuye a la escasez de especies fósiles es la baja representación de restos de Quirópteros en yacimientos, incluso en aquéllos en que los restos de otros micromamíferos son muy abundantes. Sin embargo, en determinadas condiciones se puede producir una gran acumulación de restos de murciélagos, lo cual da origen a yacimientos interesantes para el estudio de este grupo. Un buen número de especies de murciélagos son coloniales, pudiendo agruparse en los refugios formando colonias a veces muy numerosas que llegan a superar incluso el millar de individuos. Tanto en regiones templadas como tropicales, estos refugios son principalmente cuevas, por lo que los rellenos de cuevas y fisuras kársticas constituyen el lugar más común de hallazgo de murciélagos fósiles. El número sorprendentemente alto de Quirópteros en algunos yacimientos fluviales, como Carrascosa del Campo (SEVILLA, en prep.), puede deberse a que dichos restos procedan de una colonia arborícola, aunque estos ejemplos constituyen más bien casos excepcionales.

La escasez de restos, su estado fragmentario y el carácter conservador de la historia de los murciélagos son los motivos de que muy pocos especialis-

tas en paleontología se centren en el estudio de Quirópteros fósiles.

Este trabajo constituye la primera monografía dedicada a los Quirópteros fósiles del Cuaternario español. Con él pretendemos conocer las especies presentes en España durante el Cuaternario, sus características morfológicas, biométricas, su diversidad y distribución, comparando nuestros datos con los datos conocidos de Europa Central y Oriental y con la fauna actual. Los resultados obtenidos en un estudio de este tipo son de gran interés tanto en el aspecto sistemático como en el biogeográfico y el paleoecológico, pues aportan nuevos caracteres, útiles para la realización de revisiones sistemáticas, y permiten también detectar cambios en la distribución geográfica de las especies en el Cuaternario, relacionables con los cambios climáticos y paisajísticos de este período.

1.2. Antecedentes

Los primeros murciélagos fósiles se describieron probablemente a mediados del siglo pasado (LARTET, 1851; GERVAIS, 1859). A finales del siglo XIX aparecen nuevas descripciones de murciélagos fósiles (FILHOL, 1891; DEPERET, 1892; GAILLARD, 1897, 1899; TROUËSSART, 1898). Ya en los comienzos del siglo XX aparecen las primeras revisiones de murciélagos fósiles (REVILLIOD, 1917-1922) y en 1937 DAL PIAZ (1937), en Italia, describe el Megaquiróptero más antiguo conocido.

Estos trabajos solían limitarse, sin embargo, al estudio de una serie de ejemplares en muy buen estado de conservación, generalmente mandíbulas, que constituían los holotipos de especies, sin que en ellos se hiciera mención alguna de los aspectos referentes a la variabilidad intraespecífica. Este tipo de trabajos se mantiene hasta mediados del siglo XX, momento en el que comienza a considerarse la variabilidad, facilitándose tablas de medidas y descripciones correspondientes a más de un ejemplar por especie.

En la actualidad existen algunos especialistas en Quirópteros fósiles en Polonia, Checoslovaquia, Hungría, República Federal de Alemania y Francia. Estos especialistas (siete en total) no sólo estudian restos bien conservados, sino que también trabajan con dientes aislados, estado frecuente en la mayor parte del material de yacimientos del Terciario y en buena parte de los del Cuaternario. Sin embargo, el buen estado de conservación del material procedente de los yacimientos de Europa oriental —algunos de ellos, como Beremend, en Hungría, de una riqueza excepcional—, es el motivo de que en esta parte de Europa el estudio de Quirópteros fósiles se siga centrando especialmente en mandíbulas y cráneos casi completos, mientras que en los yacimientos de Europa Occidental este tipo de material es menos frecuente, por lo que aquél se centra fundamentalmente en dientes aislados.

En contraste, en España el interés por los mur-

ciélagos fósiles ha sido hasta el momento muy escaso. La revisión bibliográfica de citas y descripciones de murciélagos en yacimientos pone en evidencia el escaso conocimiento de esta fauna, pues los pocos datos existentes se reducen prácticamente a géneros y especies indeterminados, excepción hecha de las determinaciones a nivel específico.

Así, la primera cita de murciélagos fósiles en España se debe a BATE (1928), que cita la presencia de *Nyctinomus teniotis* y *Myotis* cf. *myotis* en Gibraltar. Hasta 1950 no se vuelve a citar un nuevo resto de Quiróptero en España: se trata de dos restos de *?Nyctinomus* aff. *teniotis* en el yacimiento pleistoceno de Castelldefels (VILLALTA y CRUSAFONT, 1950). En 1968 ADROVER (1968) describe la fauna del Mioceno de Buñol, en donde aparecen restos de *Tadarida* sp. En 1972 este mismo autor cita la presencia en el Mioceno de Navarrete de *Tadarida helvetica*, *Tadarida* sp. y *Vespertilionidarum* div. sp., y LÓPEZ MARTÍNEZ (1972), la de 3 especies en el Higuérón; PÉREZ RIPOLL (1977) describe los restos de dos especies de murciélagos (*Myotis myotis* y *Miniopterus schreibersi*) en el yacimiento de Cova Negra, perteneciente al Pleistoceno Superior y situado en Valencia. En ese mismo año ALBERDI *et al.* (1977) describen la fauna de la Cueva de El Congosto en Madrid y señalan la presencia de *Rhinolophus mehelyi*, *R. euryale* y *Myotis myotis*, aunque advierten que con gran probabilidad estos restos son actuales o "pseudofósiles". En 1978 RUIZ BUSTOS (1978) cita la presencia de *Rhinolophus ferrumequinum* en el yacimiento de Las Yedras, incluido en nuestro estudio.

A partir de 1980 aumentan ligeramente las citas de Quirópteros fósiles en España. Así, en 1980 LÓPEZ MARTÍNEZ (1980) describe *Pipistrellus* sp. y *Vespertilionidae* indet. en el yacimiento sedimentario de Aridos, constituyendo la primera cita de murciélagos en este tipo de yacimiento dentro del Cuaternario español. También en 1980, SESÉ BENITO (1980) realiza un estudio de la fauna de micromamíferos del yacimiento de Escobosa, del Mioceno Medio; la fauna de Quirópteros de este yacimiento consta de tres especies de *Rhinolophus* (*R. delphinensis*, *R. griensis* y *Rhinolophus* sp.), así como una especie de *Megaderma* (*M. gaillardii*). En 1982 REUMER (1982), en un trabajo sobre la fauna del Pleistoceno de Menorca, cita y figura un ejemplar de *Rhinolophus* sp. hallado en Son Bou, yacimiento del Pleistoceno Medio-Superior. SIGE y LEGENDRE (1982), en una revisión de la fauna de Quirópteros fósiles de la cuenca mediterránea, citan en el yacimiento kárstico del Plioceno, Layna, la presencia de *Rhinolophus delphinensis* y *Vespertilionidarum* div. sp. En Pinilla del Valle, ALFÉREZ *et al.* (1982) citan la presencia de Quirópteros de familia y género indeterminado. En 1983, SEVILLA (inédito) estudia la fauna de Quirópteros fósiles del yacimiento musteriense de Las Grajas, describiendo un total de diez especies: *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *Myotis myotis*, *M. emarginatus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. savii*, *P. kuhlii*, *Plecotus austriacus*, *Eptesicus serotinus* y *Mi-*

nopterus schreibersi. La fauna del yacimiento kárstico de Salobreña es descrita en 1984 por AGUILAR *et al.* (1984), los cuales citan como especies presentes *Rhinolophus* div. sp., *Tadarida* sp., *Myotis boyeri* y *Myotis* div. sp. También se cita la presencia de *Chiroptera* indet. en el yacimiento villafranquense de Casablanca (GIL y SESÉ, 1984). Posteriormente, para este mismo yacimiento ESTEBAN AENLE (1985) incluye dentro de la fauna del yacimiento diversas especies indeterminadas de *Myotis*, además de *Myotis* cf. *myotis*, *Miniopterus* sp., *Rhinolophus* sp., *Miniopterus* aff. *schreibersi* y *Rh. cf. paramehelyi*. En 1985 MARTÍNEZ SÁNCHEZ (1985) cita la presencia de una especie indeterminada de *Myotis* en el Mioceno inferior de Fuenmayor.

Esta revisión pone en evidencia la necesidad de realizar en España estudios como el que nos ocupa, pues mientras en Europa el conocimiento de las especies fósiles ha llegado a un nivel que permite ya la realización de revisiones generales (JULLIEN, 1976; LEGENDRE, 1983; RABEDER, 1974; SIGE y LEGENDRE, 1982), en España esta fauna es prácticamente desconocida, a pesar de ser un país con buenos y abundantes yacimientos paleontológicos.

1.3. Símbolos y siglas empleados

Yacimientos:

La Unión (LU - ☉)
Las Yedras (LY - ▲)
Prádena (PR - ▼)
Guardo (GU - ✱)
El Higuérón (EH - ▲)
Atapuerca (AT - ☆)
Las Grajas (LG - ■)
Cueva del Agua (CA - ✱)
La Carihuela (CAR - ✱)
El Reguerillo (RE - ✱)
La Sarsa (SR - □)
Material actual (●, ○)

Edades:

Pleistoceno Inferior ▼
Pleistoceno Medio ■
Pleistoceno Superior ▲
Holoceno □

Elementos dentarios y óseos:

I — incisivo
C — canino
P — premolar
M — molar
s — superior
i — inferior
H — húmero

(Las series dentarias completas de cada especie son siempre del lado izquierdo y pertenecen a ejemplares actuales, en los que se han punteado los elementos recuperados en estado fósil).

(Las escalas siempre representan 1 mm).

2. MARCO ZOLÓGICO

El orden de los murciélagos, Chiroptera, presenta unas 950 especies actuales descritas, y aún hoy día se siguen describiendo nuevas especies. La clasificación de los murciélagos está basada principalmente en los estudios de G. S. Miller. La sistemática propuesta en su obra titulada "Familias y géneros de murciélagos", publicada en 1907, sigue siendo vigente en la actualidad, con ligeras modificaciones.

Los Quirópteros están divididos en dos subórdenes: Megachiroptera y Microchiroptera. Los Megaquirópteros presentan una sola familia, los Pteropodidae, que se encuentran distribuidos en las regiones tropicales y subtropicales de África, Asia e Indoaustralia, aunque como fósiles se conocen también en Europa (Oligoceno Medio, Italia). Los Microquirópteros presentan diecisiete familias agrupadas en cuatro superfamilias: Emballonuroidea, Rhinolophoidea, Phyllostomoidea y Vespertilionoidea.

Aunque en cuanto a distribución los murciélagos se encuentran excluidos tan sólo de las regiones polares y algunas islas aisladas, parecen ser, sin embargo, un grupo primariamente tropical (KOPMAN, 1970). Así, de las cuatro superfamilias de microquirópteros, únicamente Rhinolophoidea y Vespertilionoidea incluyen familias con distribución en regiones templadas, y de aquéllas, sólo cuatro están presentes en Europa: los Rhinolophidae dentro de Rhinolophoidea y los Vespertilionidae, Molossidae y Miniopteridae dentro de los Vespertilionoidea.

Estas cuatro familias están representadas en España por un total de 26 especies. La familia Rhinolophidae comprende un único género, *Rhinolophus*, con 69 especies, de las cuales cinco se distribuyen por Europa. En España se encuentran cuatro de estas cinco especies:

Rhinolophus ferrumequinum
Rhinolophus mehelyi
Rhinolophus euryale
Rhinolophus hipposideros

Las especies de este género son poco antrópicas. Se refugian en cuevas y árboles, y en invierno, ya se trate de colonias o de individuos aislados, lo hacen exclusivamente en las primeras.

La familia de los Vespertilionidos es la que comprende mayor número de especies dentro de los murciélagos. Abarca 39 géneros, de los cuales siete incluyen Europa en su área de distribución. Estos siete géneros son: *Myotis*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Barbastella* y *Plecotus*.

De las 94 especies descritas dentro del género *Myotis*, once se distribuyen en Europa, y todas ellas, excepto dos, en España:

M. myotis
M. blythi
M. bechsteini
M. emarginatus
M. nattereri

M. capaccinii
M. daubentonii
M. nathalinae
M. mystacinus

Aunque no ocurre así con todas, algunas especies de *Myotis* soportan bastante bien la presencia humana. *Myotis mystacinus* y *M. daubentonii* se asocian normalmente a lugares próximos a cursos de agua o estanques.

Existen cuatro especies de *Pipistrellus* en Europa, de unas 48 especies descritas en el mundo. Las cuatro especies se encuentran en España:

Pipistrellus savii
Pipistrellus kuhli
Pipistrellus nathusii
Pipistrellus pipistrellus

De las cuatro, *P. pipistrellus* es la especie más frecuente en los hábitat humanos. Las restantes son bastante menos antrópicas y menos abundantes.

Los tres *Nyctalus* europeos, género del cual sólo se conocen dos especies más en todo el mundo, están presentes en España:

Nyctalus noctula
Nyctalus leisleri
Nyctalus lasiopterus

Son murciélagos de bosque, y rara vez se encuentran en cuevas, en cuyo caso ocupan la entrada de las mismas. La presencia humana suele afectarles hasta el punto de abandonar definitivamente un refugio visitado por el hombre.

Dos de las 33 especies conocidas de *Eptesicus* se encuentran en Europa y una, en España: *Eptesicus serotinus*. Es una especie frecuentemente asociada a ambientes humanos, aunque busca refugios menos accesibles que *Pipistrellus pipistrellus*.

Barbastella, con dos especies en todo el mundo, está representada en España por una: *Barbastella barbastellus*. Es una especie fundamentalmente de bosque, aunque también se la puede encontrar en cuevas, formando a veces grandes colonias.

Por lo que se refiere a *Plecotus*, género del que existen cinco especies en todo el mundo, en España se encuentran las dos especies que viven en Europa:

Plecotus auritus
Plecotus austriacus

Son murciélagos de bosque y de cueva, que forman grupos no muy numerosos.

El género *Vespertilio*, que cuenta con una especie europea, no se encuentra representado en España.

La familia Miniopteridae recientemente definida por MEIN y TUPINIER (1977) comprende un único género, *Miniopterus*, con once especies en el mundo. De éstas, una se distribuye en Europa y en España: *Miniopterus schreibersi*. Es el llamado "murciélago troglodita", ya que habita siempre en cuevas, donde puede formar colonias de varios millares de individuos.

La mitad de los géneros distribuidos en Eurasia, dentro de la región paleártica, se encuentran presentes en España; y de las especies distribuidas en esta misma región sólo la cuarta parte vive en nuestro país.

Como fósiles, Rinolofidos, Vespertilionidos y Molossididos se conocen en Europa desde el Eoceno Superior, mientras que los Miniopteridae más antiguos conocidos proceden del Mioceno (SIGE y LEGENDRE, 1982).

En la actualidad los murciélagos están siendo objeto de numerosos estudios en el campo de la fisiología, especialmente la relacionada con el vuelo, la termorregulación y la ecolocación, ya que en estos aspectos constituyen un material de estudio muy interesante. También son de interés actual diversos aspectos de la ecología de los murciélagos, tales como el impacto humano en el retroceso de sus especies, como transmisores de enfermedades y como control natural de plagas en cultivos. Los estudios sistemáticos y anatómicos, tan necesarios desde el punto de vista paleontológico, son, por el contrario, escasos, y con frecuencia son los mismos paleontólogos necesitados de ellos quienes tienen que llevarlos a cabo.

3. YACIMIENTOS

3.1. Introducción

En la cuenca mediterránea, los yacimientos cuaternarios con Quirópteros corresponden casi exclusivamente a rellenos de cuevas y fisuras kársticas. El yacimiento de Aridos, en Madrid (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1980), constituye hasta el momento la única fuente de datos existente en España de un yacimiento fluvial de esta edad y con Quirópteros. Nuestro estudio se centra en la fauna de murciélagos recogida en once yacimientos españoles que abarcan desde el Pleistoceno Inferior hasta el Holoceno inicial (Figura 1). Dichos yacimientos son los siguientes:

Pleistoceno Inferior:

La Unión (Murcia)

Las Yedras (Granada)

Pleistoceno Medio:

Prádena (Segovia)

Guardo (Palencia)

El Higuero (Málaga)

Las Grajas (Burgos)

Atapuerca (Burgos)

Cueva del Agua (Granada)



FIGURA 1. Localización geográfica de los yacimientos estudiados. 1. La Unión. 2. Las Yedras. 3. Prádena. 4. Guardo. 5. El Higuero. 6. Las Grajas. 7. Atapuerca. 8. Cueva del Agua. 9. La Carriuela. 10. El Reguerillo. 11. La Sarsa. (▼: Pleistoceno Inferior; ■: Pleistoceno Medio; ▲: Pleistoceno Superior; □: Holoceno)

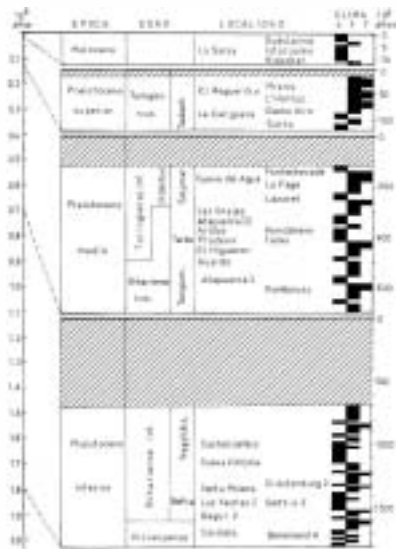


FIGURA 2. Cronología del Cuaternario según FEJFAR y HEINRICH (1983) y situación cronestratigráfica de los yacimientos estudiados

Pleistoceno Superior:
La Carihuela (Granada)
El Reguerillo (Madrid)

Holoceno Inicial:
La Sarsa (Valencia)

3.2. Cronología

El marco cronológico que relaciona los yacimientos estudiados aquí está basado en el propuesto por LÓPEZ MARTÍNEZ (1984). Sobre él hemos introducido algunas modificaciones que detallaremos a continuación.

La cronología del Cuaternario presenta gran heterogeneidad según se hayan utilizado criterios procedentes de la evolución de la industria lítica, distintos criterios faunísticos o florísticos, o bien dataciones absolutas. A falta de una cronestratigrafía formal, lo cual ha dado pie a que algunos autores eliminaran el Cuaternario como Era geológica, la mayor parte de los datos convergen en una sucesión de períodos de significado fundamentalmente

paleoclimático, con grandes variaciones geográficas (SUC y ZAGWYN, 1983).

Nosotros utilizaremos aquí solamente las divisiones mayores del Cuaternario, es decir Pleistoceno Inferior, Medio, Superior y Holoceno. El límite inferior del Pleistoceno, situado en series marinas y datado en $-1,8$ millones de años, corresponde aproximadamente en series continentales a las primeras faunas con *Allorophaiomys* (Villanyense Superior-Bihariense). El límite entre el Pleistoceno Inferior y Medio es muy impreciso (POMEROL, 1973). Actualmente se sitúa alrededor de -700.000 años y corresponde a series continentales de faunas de transición denominadas "Cromerienses" o "fases de Nagyhársányhegy y Templomhegy" (Bihariense Medio/Superior), que tienen en común la ausencia de *Allorophaiomys pliocaenicus* y de *Arvicola*. El límite entre Pleistoceno Medio y Superior se sitúa, también de forma variable, alrededor de -120.000 años y coincide aproximadamente en toda Europa con la aparición de las especies actuales de *Arvicola*, *A. terrestris* y *A. sapidus*. Por último, el límite Pleistoceno

no-Holoceno se sitúa en -12.000 años, y no se han propuesto distinciones faunísticas en series continentales, sino criterios florísticos (aparición de especies arvenses). Estos criterios han sido recogidos recientemente en la síntesis editada por HEINRICH (1983).

En España hay un número elevado de especies endémicas en las faunas continentales, lo cual dificulta la correlación. La presencia de inmigrantes centroeuropeos (*Allophaiomys*, *Pliomys*) y la evolución de líneas específicas (*Arvicola*, *Allocrietus*, *Microtus*) han permitido (LÓPEZ, MICHAUX y VILLALTA, 1976; LÓPEZ MARTÍNEZ, 1980, 1984) elaborar una secuencia regional que puede ser correlacionada y referida a la escala cronológica europea.

Dado que el interés biocronológico de los Quirópteros, por sus particularidades tafonómicas, resulta menor que el de otros micromamíferos, nosotros hemos obviado en este trabajo los problemas biocronológicos.

No obstante, hemos debido adaptar los criterios expuestos anteriormente para incluir en el esquema los nuevos yacimientos inéditos o mal conocidos (Prádena, Guardo), después de haber estudiado e identificado los Roedores que contienen. Asimismo, debemos retomar algunos problemas de datación planteados anteriormente por nosotros, principalmente el de la edad del yacimiento de Las Grajas (SEVILLA, 1983).

Con respecto a las fases climáticas clásicas que sirven de referencia en la cronología del Cuaternario, hemos de indicar que sus denominaciones (Mindel, Riss, etc.) y sus posiciones previamente fijadas han sido alteradas y finalmente retiradas de la cronostratigrafía del Cuaternario, aunque pueda haber autores que continúen empleándolas. WEGANK (1983) recoge al menos veinte periodos fríos y áridos, separados por fases más cálidas y húmedas, durante los últimos dos millones de años, detectados por criterios geoquímicos (O^{18}/O^{16}) y paleontológicos. Este autor distingue al menos 8 períodos glaciares en el Cuaternario. De ellos, tres corresponden al Pleistoceno inferior (situados alrededor de -1,6, -1,3 y -0,9 millones de años), cuatro al Pleistoceno Medio (-600, -450, -300 y -230 mil años, denominados Mindel o Elster, los dos primeros, y Riss o Saale los dos segundos) y, por último, un solo período glacial, denominado Würm o Weichsel, corresponde al Pleistoceno Superior (entre -80 y -12 mil años). Utilizaremos este esquema paleoclimático en el estudio de los Quirópteros fósiles porque nuestros resultados son aplicables a la reconstrucción del clima.

3.3. La Unión

La primera cita del yacimiento se debe a Valenzuela (VALENZUELA, 1970). En 1978 PONS MOYÁ y MOYÁ SOLÁ (1978) describen la fauna de carnívoros del yacimiento, facilitando la siguiente lista faunística para la brecha principal:

Rhinolophus sp.
Oryctolagus sp.
Eliomys sp.
Elephas sp.
Dicerorhinus etruscus
Equus stenonis
Equus sp.
Cervus sp.
Cervido indet.
Bóvido indet.
Canis etruscus
Cuon rosii
Hyaena brevirostris
cf. *Jansofelis*
Felis (Lynx) sp.
Felis aff. *toscana*
Machairóntido indet.

La fauna de micromamíferos en otra brecha—de edad más reciente, según los autores— es la siguiente:

Crociodura kornfeldi
Myotis baranensis
Myotis cf. *emarginatus*
Rhinolophus euryale praeglacialis
Rhinolophus cf. *hipposideros*
Prolagus calpensis
Oryctolagus cf. *lacostii*
Apodemus cf. *sylvaticus*
Eliomys quercinus sp.
Arvicola mosbachensis

Estos autores proponen provisionalmente una edad de Pleistoceno Medio inicial para Cueva Victoria.

En 1981, ALCALDE *et al.* (1981) describen la fauna de tres rellenos kársticos de "Cueva Victoria", identificando las siguientes especies de roedores:

Allocrietus bursae ssp.
Allophaiomys chalinei
Apodemus mystacinus
Castillomys crusafonti
Eliomys sp.

Estos autores indican que esta microfauna no permite precisar más allá de una edad de Pleistoceno inferior final.

En 1981 CARBONELL *et al.* (1981) sitúan los rellenos en el interglacial Gunz-Mindel. Sin embargo, con el estudio de los roedores de Cueva Victoria, AGUSTÍ (1982) concluye que el material de los rellenos corresponde a la fase Beftia, del Pleistoceno inferior.

Nuestro material de Quirópteros de La Unión procede de los tres rellenos: La Unión 1, La Unión 2 y la Unión 3. El total de restos es de 66, incluyendo cráneos, maxilares, hemimandíbulas, húmeros y algún diente aislado. Los restos son de color oscuro, casi negro, y su estado de conservación es bueno; los dientes aislados constituyen tan sólo el 7,57 % del material recogido.

Estos 66 restos representan solamente a dos especies: *Myotis myotis* y *Rhinolophus mehelyi*. La primera de las especies es la más frecuente: 76,47 % en LU-3, 100 % en LU-2 y el 55,55 % en LU-1.

3.4. Las Yedras.

"Las Yedras" es el nombre por el que se conoce un yacimiento localizado en Granada, en la Sierra de Alfacara. En 1977, LÓPEZ MARTÍNEZ y RUIZ BUSTOS (1977) describen por vez primera la fauna de mamíferos hallada en este relleno kárstico, atribuyéndole una edad del Pleistoceno Inferior final o Pleistoceno Medio inicial. La fauna de vertebrados descrita por estos autores en Las Yedras es la siguiente:

Bufo aff. *regularis*
Bufo bufo
Lacértidos
Colúbridos
Anguido
Aves indet.
Crocodyrus sp.
Quiróptero indet.
Allophaiomys cf. *pliocenicus*
Apodemus cf. *flavicollis*
Eliomys sp.
Dicerorhinus etruscus
Equus sp.
Cérvido indet.
Bóvido indet.
Ursus sp.
Carnívoro indet.

Posteriormente, en 1978, RUIZ BUSTOS (1978) realiza un estudio descriptivo de la fauna de micromamíferos de Las Yedras. Su composición faunística, similar a la de La Carihuela, yacimiento del Pleistoceno Superior, conduce al autor a proponer para Las Yedras una edad próxima a la de aquella. Estos micromamíferos son:

Crocodyrus leucodon
Erinaceus europaeus
Rhinolophus ferrumequinum
Lepus capensis
Oryctolagus cuniculus
Alloricetus bursae
Microtus arvalis
Microtus brecciansis
Microtus aff. *ratticeps*
Pitymys duodecimcostatus
Arvicola sp.
Apodemus flavicollis
Eliomys querinus

Sin embargo, la fauna de La Carihuela está todavía sin estudiar, por lo que la comparación con este yacimiento es poco fiable. Asimismo, ninguna especie presente en Las Yedras indica claramente una edad del Pleistoceno Superior, pues todas las especies presentes están ya citadas en el Pleistoceno Medio, además de presentar especies típicas del

Pleistoceno Medio, tales como *Alloricetus bursae* y *Microtus brecciansis*. Otros motivos conducen a pensar en la heterogeneidad de las muestras, ya que es poco probable la coexistencia de *A. pliocenicus* con *M. arvalis*. Los murciélagos estudiados aquí corresponden a la fura descrita en 1977 por LÓPEZ MARTÍNEZ y RUIZ BUSTOS (1977) y, por tanto, pertenecen al Pleistoceno Inferior final.

Además de *Rhinolophus ferrumequinum*, ya citado en Las Yedras (RUIZ BUSTOS, 1978), hemos localizado en este yacimiento dos especies más: *Myotis myotis* y *Myotis nattereri*. *M. nattereri* está representado por dos dientes aislados; *M. myotis*, por un canino; y *R. ferrumequinum*, por una mandíbula con los tres molares. Los restos son de color marrón oscuro y no presentan agrietamientos ni otro tipo de alteraciones.

3.5. Prádena

Es el nombre de una cueva de dimensiones considerables, también conocida como Cueva de los Enebralejos, localizada en Prádena, provincia de Segovia. En esta cueva se han hallado restos de enterramientos prehistóricos. Nuestro material procede de un relleno kárstico cuya fauna es inédita. El relleno era del típico color rosado, no muy compacto, y fue atacado con ácido acético al 10 % sucesivas veces para liberar los restos de fauna, tal y como lo describen KUMMEL y RAUP (1965). La identificación de los restos de micromamíferos, muy abundantes y componentes casi exclusivos de la brecha, permitieron elaborar la siguiente lista faunística de micromamíferos, todavía inédita:

Crocodyrus sp.
Talpa sp.
Sorex sp.
Myotismyotis
Myotis bechsteini
Barbastella barbastellus
Alloricetus bursae
Microtus brecciansis
Arvicola aff. *sapidus*
Pitymys sp.
Apodemus sylvaticus
Eliomys querinus

La talla de *Alloricetus bursae* y la morfología del M_3 de *Microtus brecciansis* permitió establecer para los restos una edad de Pleistoceno Medio (cf. LÓPEZ MARTÍNEZ, 1980; AYARZAGUENA y LÓPEZ MARTÍNEZ, 1976).

Los restos de Quirópteros, todos ellos piezas dentarias aisladas, de color claro y muy frágiles debido al ataque ácido, resultaron ser muy escasos. Se encontraron tan sólo tres dientes, pertenecientes cada uno de ellos a una especie distinta: *Barbastella barbastellus*, *Myotis myotis* y *Myotis bechsteini*.

3.6. Guardo

El yacimiento de Guardo 1 se encuentra en unas canteras abandonadas próximas a la localidad de

Villanueva de Arriba, cerca de Guardo, Palencia. Las calizas del Cretácico afloran en la zona y fueron explotadas tiempo atrás, pero hoy día se encuentran abandonadas. En ellas son abundantes las fisuras con relleno de "tierra rosa", todas ellas prácticamente estériles paleontológicamente. El material de Quirópteros de nuestro estudio procede de un relleno no muy grande, desigualmente compactado y de color pardo. Una parte del relleno, fuertemente concretionada, tuvo que ser atacada con ácido acético, mientras que el resto se disgregó fácilmente con sólo lavarlo con agua. La fauna de micromamíferos, según LÓPEZ y SANCHIZ (1982) es la siguiente:

Leporidae indet.
Alloccretus bursae durancensis
Pitymys sp. 1

Nuestra nueva colección incluye las siguientes especies:

Alloccretus bursae
Pliomys sp.
Microtus brecciensis
Pitymys sp.
Apodemus sylvaticus
Eliomys quercinus

Esta fauna permite situar el yacimiento dentro del Pleistoceno Medio. Los restos de Quirópteros, treinta en total, pueden considerarse bastante abundantes para el volumen de la muestra recogida (unos 50 kg). Éstos pertenecen a cinco especies, de las cuales la más abundante es *Miniopterus schreibersi* (56,41 %); le sigue en abundancia *Myotis myotis blythi* (28,20 %); *Rhinolophus ferrumequinum* está representado por tres restos (7,69 %); *Myotis bechsteini*, por dos restos (5,12 %); y, finalmente, *Myotis nattereri*, por un resto (2,56 %). El color de los restos varía de blanquecino a anaranjado. Su estado de conservación es variable: el material procedente de ataques ácidos es más frágil que el que no ha sufrido dicho proceso de extracción. El 20,51 % del material está formado por maxilares o mandíbulas con dos o más piezas dentarias. El resto lo constituyen dientes aislados.

3.7. El Higerón

El yacimiento de El Higerón se encuentra al este de Málaga, en el municipio de El Rincón de la Victoria. Es un relleno kárstico de arcillas rojas de decalcificación, en un bloque de caliza jurásica. En 1972, LÓPEZ MARTÍNEZ (1972) describe el yacimiento y su fauna, citando la presencia de las siguientes especies de vertebrados:

Quelonio indet.
 Lacértido indet.
Crocodyrus russula
Sorex araneus
Talpa sp.
Plecotus auritus

Rhinolophus aff. ferrumequinum
Miniopterus schreibersi
Prolagus sardus
Cyctolagus cuniculus
Alloccretus bursae
Microtus brecciensis
Apodemus sylvaticus
 Sciuridae indet.
Eliomys quercinus
Cervus elaphus
Vulpes vulpes

El número de restos de Quirópteros de El Higerón asciende a 23 y en ellos están representadas seis especies. La más abundante es *Miniopterus schreibersi*, con un total de ocho restos (34,78 %). Le siguen en abundancia los cuatro restos del grupo *Myotis myotis blythi* (26,08 %) y *Rhinolophus ferrumequinum*, con otros cuatro restos. *Rhinolophus mehelyi* está representado por tres restos (13,04 %); *Rhinolophus euryale*, por un resto (4,34 %) y del grupo *R. euryale/mehelyi* hay otros dos restos más. Finalmente, existe un canino superior aislado de *Myotis emarginatus* (4,34 %). No se ha detectado la presencia de *Plecotus auritus* mencionada en 1972 (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1972).

Los restos son de color amarillo anaranjado, con diversas tonalidades, y excepto una mandíbula con dos piezas dentarias, el resto del material está constituido por dientes aislados. El 34,78 % de las piezas están intactas; las restantes se encuentran agrietadas, algo rotas o incluso con los bordes erosionados.

3.8. Las Grajas

Las Grajas es un yacimiento con ocupación humana localizado en Archidona, en la provincia de Málaga. En 1976, BENITO DEL REY (1976) publica un informe inicial sobre el yacimiento, que describe los utensilios recogidos, identificados como pertenecientes a la cultura musterense. Asimismo, este informe incluye una lista faunística provisional, citando la presencia de las siguientes especies:

Insectívora indet.
 Posiblemente, Quirópteros
Lepus timidus
Alloccretus sp.
Microtus (Stenocranius) sp.
Apodemus sylvaticus
Eliomys quercinus
Eliomys sp.
Equus caballus
Bos sp.
Cervus

Posteriormente, PITA MON (inédito) estudia cuatro especies de roedores presentes en el yacimiento (*Alloccretus bursae*, *Microtus brecciensis*, *Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*), y concluye que el yacimiento puede pertenecer bien al Pleistoceno Medio o bien al Pleistoceno Superior.

En 1983 SEVILLA (1983) estudia los Quirópteros de Las Grajas y facilita la siguiente lista faunística:

Erinaceus sp.
Talpa sp.
Sorex sp.
Crociodura cf. *russula*
Rhinolophus ferrumquinum
Rhinolophus euryale
Myotis myotis
Myotis emarginatus
Myotis cf. *bechsteini*
Pipistrellus pipistrellus
Pipistrellus savii
Pipistrellus kuhli
Plecotus austriacus
Eptesicus serotinus
Miniopterus schreibersii
Oryctolagus sp.
Allocricetus bursae
Microtus brecciansis
Arvicola cf. *sapidus*
Apodemus sylvaticus
Eliomys quercinus
Capra sp.
Cervus sp.

Esta autora concluye, mediante el análisis de la morfología y la talla de *A. bursae*, *M. brecciansis* y *Arvicola* cf. *sapidus*, que el yacimiento de Las Grajas es del Pleistoceno Medio medio.

La asociación faunística herpetológica de Las Grajas indica un clima de "Iberia seca" o meridional (SANCHIZ, inédito):

Discoglossus pictus
Bufo cf. *bufo*
Bufo calamita
Rana ridibunda
Lacerta cf. *lepidota*
Lacertidae indet.
cf. *Blanus cinereus*
Coronella sp.
cf. *Malpolon monspessulanus*
Coluber/Elaphe
Vipera, sp.

Nuestro estudio incluye un total de 210 restos de Quirópteros, que representan de once a trece especies. Los restos más abundantes son los del grupo de especies *M. myotis/blythi*, con un total de 125 restos (59,52 %), de los cuales la totalidad de los M_3 pertenecen a *Myotis myotis*. El siguiente grupo más abundante en número de restos, con 19 (9,04 %), es el del grupo de especies *Plecotus auritus/austriacus*, cuya presencia queda atestiguada por los caninos superiores característicos de sus ejemplares. *Rhinolophus ferrumquinum* está representado por 17 restos (8,09 %); *Myotis nattereri*, por 13 (6,19 %) y *Pipistrellus pipistrellus*, por 19 (9,04 %). Las especies minoritariamente representadas son *Nyctalus leisleri* (4 restos, 1,90 %), *Eptesicus serotinus*

(5 restos, 2,38 %), *Miniopterus schreibersii* (2 restos, 0,95 %), *Myotis bechsteini* (3 restos), *Myotis emarginatus* (1 resto) y *Rhinolophus* del grupo *euryale/mehelyi*, por un resto (0,47 %). El material está formado por piezas dentarias aisladas, excepto seis restos constituidos por fragmentos de mandíbulas o maxilas con dos piezas dentarias en sus alveolos. La coloración de los restos varía de anaranjado a marrón y un 50 % de los mismos presentan algún tipo de alteración (fracturas, agrietamientos o erosión).

3.9. Atapuerca

El yacimiento de Atapuerca se encuentra en la provincia de Burgos, entre las localidades de Ibeas y Atapuerca. Puede considerarse un complejo de yacimientos, constituido por la Sima de los Huesos y los agrupados en la llamada "Trincheras" (Tres Simas, Gran Dolina, Cueva de los Zarpazos y la Sala Intermedia). Es conocido desde antiguo (PÉREZ-ARCA, 1872) por el hallazgo de restos de homínidos preneanderthales. Los datos geológicos y paleontológicos conocidos hasta el momento se encuentran en AGUIRRE *et al.* (1987). Estos yacimientos han sido correlacionados estratigráficamente y divididos en varias unidades estratigráficas (Atapuerca I, II, III y IV), todas ellas pertenecientes al Pleistoceno Medio. Dentro de la extensa lista faunística facilitada en AGUIRRE *et al.*, (*op. cit.*), se cita la presencia de las siguientes especies de mamíferos:

Sorex sp.
Talpa sp.
Erinaceus cf. *europaeus*
Oryctolagus sp.
Allocricetus bursae
Mimomys savini
Mimomys sp.
Pliomys episcopalisi
Pliomys lenki
Pliomys cf. *lenki*
Pliomys sp.
Pitymys gregaloides
Pitymys grupo *gregaloides/avalidens*
Pitymys subterraneanus
Microtus brecciansis
Microtus sp.
Microtus agrestis
Arvicola chalinei
Arvicola sp.
Apodemus sp.
Eliomys quercinus
Hystrix cf. *vinogradovi*
Equus caballus cf. *steinheimensis*
Equus caballus cf. *germanicus*
Equus (Asinus) sp.
Dicerorhinus hemitoechus
Cervus elaphus
Megaceros giganteus cf. *antededens*
"Megaceros" sp.
Bison schoetensacki cf. *voigtstedtensis*

Dama cf. clactoniana
Crocota crocota
Ursus deningeri
Ursus spelaeus
Ursus prearctos
Ursus arctos
Ursus sp.
Panthera leo fossilis
Panthera gombaszoegensis

La edad de este conjunto de yacimientos comprende desde el Pleistoceno Medio inicial hasta las últimas fases del Bihariense e incluso del Oldenburgen inferior. El material de Quirópteros, un total de 166 restos, procede de los yacimientos de la Trincherá. Seis especies están representadas en Atapuerca, de las cuales las del grupo *Myotis myotisblythi* constituyen la fauna dominante, con 141 restos (84,93 %). *Miniopterus schreibersi* está representado por 19 restos (11,44 %); los del grupo *Rhinolophus euryale/mehelyi*, tan sólo por cinco restos (3,01 %); y, finalmente, un único resto representa a una especie de *Myotis* de gran tamaño.

Todo el material lo constituyen dientes aislados, a excepción de seis mandíbulas y un maxilar, cada uno de los cuales conserva por lo menos dos dientes. También forman parte del material cinco huesos. El color más frecuente en las piezas es el anaranjado, pero las procedentes de determinados niveles (TD3, TD1.1 y GD6D) presentan un color más oscuro y algunas son casi negras. El material se encuentra en bastante buen estado de conservación, aunque en el 33,13 % de las piezas se observa al menos alguna pequeña fractura.

3.10. Cueva del Agua

El material con esta referencia procede de un relleno kárstico de la llamada "Cueva del Agua", localizada en la Sierra de Alfaguara, en Granada. Los datos referentes a la fauna extraída del relleno fueron publicados por LÓPEZ MARTÍNEZ y RUIZ BUSTOS (1977), los cuales citan la presencia de las siguientes especies de vertebrados en la Cueva del Agua:

cf. Alytes
Lacértidos
Colubrinae
Anguido
Aves indet.
Talpa sp.
Crocidura sp.
Soricinae indet.
Neomys sp.
Myotis sp.
Quiróptero indet.
Lepus sp.
Oryctolagus cf. cuniculus
Alloccitatus bursae cf. pyrenaicus
Mimomys sp.
Pliomys lenki
Arvicola cf. sapidus
Microtus breccianensis

Pitymys (Meridiopitymys) grupo duodecimcostatus
Apodemus cf. sylvaticus
Eliomys quercinus granatensis
Equus sp.
Cérvido indet.
Capreolus sp.
Lynx sp. spelaea
Cánido indet.
Mustélido indet.
Ursus cf. deningeri

Estos autores datan el relleno como perteneciente al Pleistoceno Medio final.

El número de restos de Quirópteros hallados en la Cueva del Agua es tan sólo de treinta; sin embargo, representan a un buen número de especies: doce. Los restos más abundantes pertenecen al grupo de especies *Myotis myotisblythi* (25 restos, 50 %). Las especies del grupo *Plecotus auritus/austriacus* están representadas por cuatro restos (13,33 %); *Miniopterus schreibersi*, por tres (10 %); *Myotis nattereri*, por otros tres (10 %). Están representadas con único resto (3,33 %) las siguientes especies: *Rhinolophus euryale/mehelyi*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus lasiopterus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *Barbastella barbastellus*. Los restos presentan un color que varía de anaranjado a marrón oscuro. El 40 % muestra algún tipo de rotura o alteración. A excepción de una mandíbula y cuatro maxilares con dos o más piezas dentarias en sus alveolos, el material está constituido por dientes aislados.

3.11. La Carihueta

Es una cueva de dimensiones considerables, excavada en un escarpe de calizas del Lias Inferior. Se encuentra al este del municipio de Piñar, en Granada, a 1.000 metros de altitud. Su existencia se conoce desde antiguo por la gran cantidad de industria lítica hallada en la cueva, además de restos de *Homo sapiens neanderthalensis*. Este yacimiento ha sido objeto de diversas campañas de excavación. Spahni lo excavó en los años 1954 y 1955 y en 1970 publicó la presencia del hamster *Alloccitatus bursae* (SPAHNI, 1970), de gran tamaño. Pellicer la excavó en 1959, y desde 1969 a 1971 lo hicieron Irwin y colaboradores. En 1977 RUIZ BUSTOS y GARCÍA SÁNCHEZ (1977) publican la fauna recogida en una fisura exterior de la cueva y citan la presencia de las siguientes especies de micromamíferos:

Crocidura sp.
Sorex araneus
Erinaceus europaeus
Rhinolophus ferrumequinum
Rhinolophus hipposideros
Alloccitatus bursae
Pitymys duodecimcostatus
Pliomys lenki
Microtus nivalis
Microtus cf. dentatus

Microtus arvalis
Dicrostonyx andaluciensis
Arvicola sapidus
Apodemus cf. flavicollis
Eliomys quercinus

Estos autores concluyen, basándose en la fauna, que el material de La Carihuela proviene del Pleistoceno Superior, concretamente del Würm II. Datos más recientes de esta cueva se pueden encontrar en un informe (VEGA, inédito) en el que se amplía la lista faunística, que consiste en las siguientes especies:

Testudo sp.
Erinaceus europaeus
Sorex
Crociodura
Rhinolophus sp.
Myotis myotis
Myotis sp.
Plecotus sp.
Pipistrellus pipistrellus
Lepus capensis
Oryctolagus cuniculus
Alloccricetus bursae
Pliomys lenki
Microtus brecciensis
Microtus arvalis
Microtus nivalis
Dicrostonyx andaluciensis
Apodemus flavicollis
Eliomys quercinus quercinus
Eliomys quercinus lusitanicus
Equus caballus aff. *germanicus*
Equus hydruntinus
Dicerorhinus kirchbergensis
Cervus elaphus
Sus scropha
Capreolus sp.
Capra sp.
Bos primigenius
Bison sp.
Canis lupus
Vulpes sp.
Ursus sp.
Panthera sp.
Carnívora indet.

El material de Quirópteros estudiado procede de las excavaciones de Irwin y colaboradores en el llamado "Corte de Spahní" y se encuentra depositado en el Museo Arqueológico de Granada. Este corte presenta unos seis metros de potencia y la industria hallada en él ha sido clasificada como Musteriense. Los datos de termoluminiscencia obtenidos por Vega (inédito) dan para este corte una edad absoluta comprendidas entre 100.000-140.000 años B.P. para la base y de 28.000-15.000 años B.P. en el techo, lo que quiere decir que la secuencia del "Corte de Spahní" comprende casi la totalidad del Pleistoceno Superior.

Los restos de Quirópteros son muy abundantes en este yacimiento; entre mandíbulas, maxilares, dientes aislados y húmeros, se ha recogido un total de 697 restos, que representan a catorce especies. Los más abundantes son los correspondientes al grupo *Myotis myotis/blythi*, con 541 restos (77,61 %). Le siguen en abundancia los del grupo *Plecotus auritus/austriacus* con 40 restos (5,73 %); 31 restos (4,44 %) se han identificado como pertenecientes a *Myotis nattereri*; 24 (3,44 %), al grupo *Rhinolophus euryale/mehelyi*; 24 también, a *Miniopterus schreibersi*. *Rhinolophus hipposideros* está representado por 15 restos (2,15 %); *Rhinolophus ferrumequinum*, por 11 (1,57 %); *Barbastella barbastellus*, por 8 (1,14 %); *Myotis emarginatus* y *Myotis bechsteini*, por 1 (0,14 %). Por último, existe un resto atribuido a *Myotis* sp.

La coloración del material varía mucho según el nivel del que procede. Así, hay desde piezas de color blanquecino hasta otras de color negro, pasando por tonos anaranjados y marrones más o menos oscuros. Aunque el material no está en mal estado de conservación (sólo el 41,17 % presenta al menos una pequeña fractura), casi todo está constituido por piezas dentarias aisladas: sólo se han recuperado ocho mandíbulas y maxilares con dos o más dientes en sus alveolos, y cuatro húmeros.

3.12. El Reguerillo

"El Reguerillo" es el nombre por el que se conoce una cueva localizada en las proximidades de Patones, provincia de Madrid. Es una cavidad de gran extensión, con unos 10 km de longitud. En la llamada "Sala de los Osos" se han recogido abundantes restos de oso, procedentes del Pleistoceno Superior. Este material ha sido estudiado por TORRES (1974 y 1984), autor que facilita la siguiente lista faunística:

Capra ibex
Cervus elaphus
Lynx lynx
Crocuta crocuta
Ursus spelaeus

El material de Quirópteros procede de un relleno de arcillas pardas dentro de la Sala de los Osos. La extracción del material se realizó mediante lavado-tamizado del sedimento sin necesidad de ataque ácido. Se recuperaron restos de las siguientes especies:

Pliomys cf. progressus
(cf. *Microtus arvalis*)
Apodemus sylvaticus
Ursus sp.
Carnívoro indet.

Además de estas especies se recuperaron 99 restos de Quirópteros pertenecientes a seis especies. Los más abundantes pertenecen al grupo *Myotis myotis/blythi*, con 70 restos (70,70 %); le siguen

el grupo *Rhinolophus euryale/mehelyi* con 22 restos (22,22 %), *Minopterus schreibersi* con cinco (5,05 %) y *Myotis bechsteini* con dos (3,03 %). El 32,32 % del material presenta alguna fractura o erosión. Casi todo el material es de color claro, variando desde color hueso a anaranjado. Alguna pieza, sin embargo, tiene un color más oscuro, próximo al negro. Excepto cinco mandíbulas con dos o más dientes y dos húmeros, el material está constituido por piezas dentarias aisladas.

3.13. La Sarsa

El yacimiento de La Sarsa se encuentra localizado en las proximidades de Bocairente, en la provincia de Valencia. Es una cueva con suelos de ocupación humana, con abundantes restos culturales de la Edad del Bronce. Comprende cuatro niveles datados por el método del Carbono 14 como pertenecientes al V milenio a.C., y por tanto, al Holoceno. La fauna del yacimiento se encuentra sin publicar. Nuestro material contiene restos de las siguientes especies de micromamíferos:

Crocidura sp.
Myotis blythi

Rhinolophus euryale
Oryctolagus cuniculus
Pitymys duodecimcostatus
Microtus cabreræ
Arvicola sp.
Apodemus sylvaticus
Eliomyss sp.

Los Quirópteros están representados por dos restos: un cráneo con seis piezas dentarias, perteneciente a *Myotis blythi*, y una mandíbula con tres molares de *Rhinolophus euryale*. Los restos son de color pardo grisáceo.

3.14. Yacimientos europeos de comparación

El material de Quirópteros recogido en estos yacimientos españoles ha sido comparado con los datos publicados de otros yacimientos europeos con Quirópteros, de los que existen descripciones sistemáticas. Su localización geográfica se representa en la Figura 3.

Estos yacimientos son:

Pleistoceno Inferior
Koneprusy (Checoslovaquia)



FIGURA 3. Localización geográfica de los yacimientos europeos citados en el texto. 1. Koneprusy. 2. Beremend. 3. Ghar Dalam. 4. Hundsheim. 5. Deutsch-Altenburg y Mixnitz. 6. La Fage. 7. Le Lazaret y L'Hortus. 8. Tarkó, Istállóskó y Kiskohát. 9. Sütő. 10. Bacho Kiro. 11. Duza Sowa. 12. Sudstavice. 13. Fontéchevade. 14. Fuchstloch y Gaisloch. 15. Puspokirtőd (= Episkopia, Betfia)

Beremend (Hungría)
Ghar Dalam (Malta)
Hundsheim (Austria)
Deutsch Altenburg (Austria)

Pleistoceno Medio
La Fage (Francia)
Le Lazaret (Francia)
Hundsheim (Austria)
Deutsch Altenburg (Austria)
Tarkó (Hungría)
Ghar Dalam (Malta)

Pleistoceno Superior
L'Hortus (Francia)
Fontchevade (Francia)
Mixnitz (Austria)
Süttő (Hungría)
Bacho-Kiro (Bulgaria)

Holoceno
L'Hortus (Francia)
Duża Sowa (Polonia)
Tatra (Polonia)
Sudslavice (Checoslovaquia)
Kis-Kohat (Hungría)
Felnische Istállóskő (Hungría)
Ghar Dalam (Malta)

En la descripción sistemática del material fósil español se hace mención de algún otro yacimiento europeo en que se cita la presencia de Quirópteros, pero en los que no ha sido descrito el material.

4. METODOLOGÍA

4.1. Elección de caracteres

La clasificación vigente de los murciélagos está basada fundamentalmente en los caracteres morfológicos y métricos externos y del esqueleto, que se detallan en el apartado "Caracteres diagnósticos" de estudio sistemático y que han sido tomados de MILLER (1912) y CABRERA (1914). Sin embargo, sólo ocasionalmente se recuperan esqueletos fósiles completos o casi completos; la mayor parte de los fósiles de quirópteros son fragmentos esqueléticos, de los cuales los dientes suelen ser los mejor conservados. Estos poseen caracteres diagnósticos que permiten identificar los restos, llegando al rango específico o incluso subespecífico. Las agrupaciones sistemáticas obtenidas al clasificar los murciélagos por sus caracteres dentarios coinciden de forma notable con las obtenidas con caracteres externos y esqueléticos (SEVILLA y LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1986), por lo que la determinación de los dientes aislados y de los fragmentos mandibulares y maxilares recogidos en los yacimientos puede considerarse muy fiable.

Las epifisis distales de los húmeros, estrechamente relacionadas con el tipo de vuelo, presentan también caracteres diagnósticos que permiten su

determinación en el ámbito específico (FELTEN *et al.*, 1973).

Por tanto, es importante definir con la mayor precisión posible las distintas morfologías y el método de medida que servirán de instrumento para llevar a cabo la determinación de estos restos identificables.

En este capítulo se describirá la nomenclatura y los métodos empleados para clasificar los restos de murciélagos descritos en el capítulo dedicado a la sistemática.

4.2. Nomenclatura

4.2.1. Mandíbula

Las mandíbulas de los Quirópteros presentan una variabilidad interespecífica clara que permite su identificación. Los caracteres que varían de una especie a otra aparecen en la figura 4.

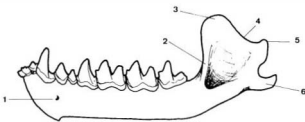


FIGURA 4. Nomenclatura de la mandíbula. 1: Foramen mentoniano 2: Cresta masetérica. 3: Proceso coronoidal. 4: Incisura sigmoidea anterior. 5: Proceso articular. 6: Proceso angular. (Modificado de RACHL, 1983.)

4.2.2. Numeración de los incisivos

Así como algunos murciélagos insectívoros conservan el número máximo de incisivos inferiores, ninguna especie fósil ni viviente conserva los tres incisivos superiores. Existen diversas teorías sobre cuál es el incisivo ausente. Según ANDERSEN (1912) y THOMAS (1908) es el I³, pues consideran que su ausencia está marcada por la presencia de un diastema entre el último incisivo y el canino. Por otro lado, MILLER (1907) considera que es el I¹ el incisivo ausente, argumentando que la separación de los premaxilares, que tiene lugar en varios grupos, como por ejemplo en los *Vespertilionidos*, tendería a hacer desaparecer los incisivos centrales. Sin embargo, los primeros incisivos son precisamente los que presentan siempre una mayor talla, por lo que la hipótesis más generalmente aceptada hoy día es la de Andersen y Thomas (SLAUGHTER, 1970).

En los *Rhinolophus*, que presentan dos incisivos inferiores, se ha considerado que es el I₁ el ausente, pues éstos presentan un desarrollo creciente en sentido distal, siendo los centrales los de menor tamaño.

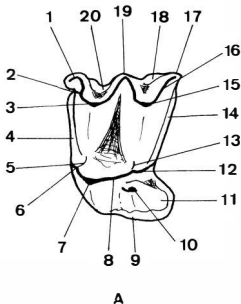
4.2.3. Numeración de los premolares

Ningún murciélago conocido conserva el número primitivo de cuatro premolares. El máximo número conservado es de tres. La opinión más generalizada es que el premolar ausente es el primero, tal y como propuso MILLER (1907), aunque existe poca evidencia directa de ello. Por el contrario, THOMAS (1908) considera que el primer premolar ausente es el P2, basándose para ello en la existencia en algunos murciélagos de un diastema entre el premolar anterior y los restantes. Otros autores simplemente numeran los premolares del 1 al 3 por comodidad; de este modo, sin embargo, se llama P3 al último premolar, que sin lugar a dudas es el P4, pues en algunas especies presenta metacónido.

Al no existir formas intermedias entre Mamíferos primitivos y Quirópteros, los estudios embriológicos serán los que clarifiquen la homología correcta de los incisivos y premolares, y entre tanto adoptaremos en este trabajo la numeración más difundida, que es la de Miller.

4.2.4. Nomenclatura dentaria

La nomenclatura más utilizada para la descripción de los dientes aislados de Insectívoros y Quirópteros es la propuesta por VAN VALEN (1966), con las modificaciones apropiadas para la morfología de los Quirópteros que pueden verse en RABEDER (1972), BRUIJN y RUMKE (1974) o MENU (1985). Los términos de las distintas estructuras dentarias empleados en la descripción del material estudiado en este trabajo aparecen en la Figura 5.



4.2.5. Húmero

Para la descripción de las epifisis distales de los húmeros se ha seguido la nomenclatura usada por JULLIEN (1969b), SIGE (1971) y FELTEN *et al.* (1973), que aparece en la Figura 6.

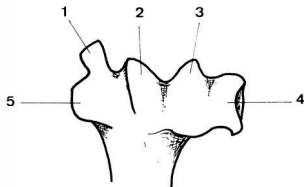


FIGURA 6. Nomenclatura de la epifisis distal del húmero. 1: proceso estilóide. 2: tróclea. 3: cóndilo. 4: epicóndilo. 5: epitroclea. (FELTEN *et al.*, 1973.)

4.3. Medidas

Un carácter importante a la hora de determinar restos de micromamíferos fósiles es la talla. Sin em-

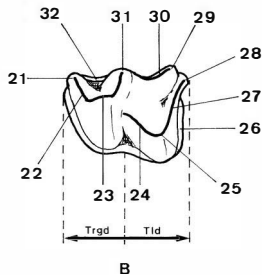


FIGURA 5. Nomenclatura dentaria. A: molares superiores. B: molares inferiores. 1: parastilo. 2: preparacresta. 3: paracoeno. 4: cíngulo anterior. 5: paralífo. 6: paracónido. 7: protocono. 8: postprotocresta. 9: cíngulo lingual. 10: hipocoeno. 11: talón. 12: metacónido. 13: metaílo. 14: cíngulo distal. 15: metacono. 16: postmetacresta. 17: metastilo. 18: cíngulo labial del metaílo. 19: mesostilo. 20: cíngulo labial del paralífo. 21: paracónido. 22: paralífo. 23: protocónido. 24: cresta oblicua. 25: hipocónido. 26: cíngulo distal. 27: postercrestida. 28: hipoconúlido. 29: entocónido. 30: entocrestida. 31: metacónido. 32: cíngulo lingual del trigónido. Trgd: trigónido. Tld: talónido.

bargo, si no se especifica claramente cómo se realizan las medidas del material, se reduce enormemente su utilidad al disminuir la posibilidad de comparación con otros datos. Este problema se agrava porque una misma medida se podría tomar de diversas maneras o las piezas a medir son difíciles de orientar. Tal es el caso de los insectívoros o de los quirópteros. Por este motivo, a continuación describiremos con detalle cómo se han realizado las medidas del material estudiado en este trabajo.

Las medidas craneales y mandibulares y las anchuras epifisarias de los húmeros se han medido con un calibre Somet y los dientes, con una lupa Wild-M8 con micrómetro incorporado y a 25 aumentos. Las medidas dentarias se han efectuado en vista oclusal (salvo las longitudes de los C^s y P⁴), para lo cual se ha orientado la pieza colocando la base de la corona en el plano horizontal, de manera que las cúspides no tapen, o tapen el mínimo posible, el cíngulo que bordea el cuello del diente.

4.3.1. Cráneo

Se pueden realizar diversas medidas en los cráneos de murciélagos que contribuyen a su identificación (véase TUPINIER, 1975). El material estudiado tan sólo comprende cráneos procedentes del yacimiento de La Unión. Sobre ellos se han efectuado las medidas que permite su estado de conservación, y que aparecen en la Fig. 7.

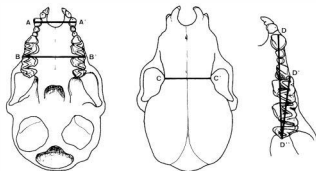


FIGURA 7. Medidas craneales. A-A': anchura rostral entre los caninos (AC). B-B': anchura rostral entre los segundos molares (AM). C-C': anchura de la constricción interorbital (CI). D-D': longitud canino-M3' (LCM). D'/D'': Longitud M1-M3' (LMM). (Modificado, de TUPINIER, 1975.)

4.3.2. Mandíbulas

De las medidas habitualmente tomadas en las mandíbulas de quirópteros (TUPINIER, 1975), se han tomado cuatro en la descripción del material de La Unión. Éstas se representan en la Fig. 8.

4.3.3. Dientes aislados

Aunque, en general, entre los micromamíferos

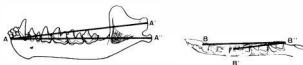


FIGURA 8. Medidas mandibulares. A-A': longitud sínfisis-condilar (LC). A-A'': longitud sínfisis-proceso angular (LA). B-B': longitud canino-M3' (SC). B''-B'': longitud M1-M3' (SM). (Modificado de TUPINIER, 1975.)

son las máximas longitudes y anchuras de los dientes las que se miden, en los insectívoros y quirópteros es frecuente realizar estas medidas desde puntos de referencia fijos que no siempre se corresponden exactamente con la máxima anchura o la máxima longitud, y ambas medidas no son necesariamente perpendiculares entre sí. Estos puntos de referencia varían de un autor a otro (SIGE, 1968; RABEDER, 1972; BRULIN y RUMKE, 1974; STORCH, 1974; RACHL, 1983), por lo que se describen a continuación los adoptados en este trabajo.

Longitudes (L). Se miden en la dirección de la serie dentaria y, como consecuencia, en algunas piezas dentarias no se corresponden exactamente con la medida tomada desde el punto más mesial al más distal (Fig. 9). En los caninos y cuartos premolares superiores se han mencionado las longitudes en vista labial para evitar el error generado al medir la longitud en vista oclusal; en los caninos y cuartos premolares inferiores se han medido en la mitad de su sección oclusal. En los pequeños premolares superiores de los Vespertilionidos se ha medido la longitud en la dirección de la cresta distal, ya que en algunas especies existe una gran variabilidad individual en el grado de compresión de la serie dentaria, que determina cambios en la orientación de estos dientes y que no puede deducirse cuando estas piezas se encuentran fuera de la maxila. En los molares superiores la longitud se mide desde el parastilo al metastilo; en los M², que al estar reducidos distalmente carecen de metastilo, la longitud se mide hasta el final de la postmetacresta en los Rhinolofidos y hasta el metacono en los Vespertilionidos y Minioptéridos. La longitud de los molares inferiores se mide desde el paracónido hasta el hipoconúlido.

Anchuras (A). En los incisivos, caninos y premolares se ha medido en vista oclusal la máxima anchura perpendicular a la longitud. En los molares las anchuras se miden desde puntos de referencia fijos, por lo que éstas no son perpendiculares a las longitudes. Así, la anchura de los molares superiores se ha medido desde el parastilo al punto más lingual de la base del protocono. En los molares inferiores se miden dos anchuras, la anchura del trigónido (A₁), que va desde el metaconúlido al punto más labial de la base del protocónido, y la anchura del talónido (A₂),

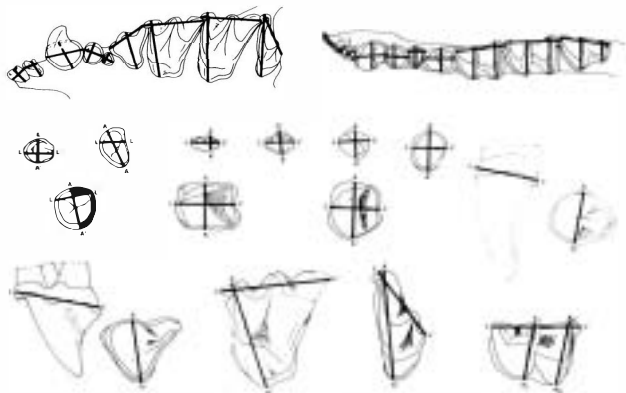


FIGURA 9. Medidas de los dientes de Quirópteros. L-L': longitud. A-A': anchura.

desde el entocónido al punto más labial de la base del hipocónido.

4.3.4. Húmero (H).

Para la determinación de los húmeros se suelen tomar dos medidas: la anchura epifisaria (Ae) y la longitud del húmero (LH) (Fig. 10). El estado fragmentario del material rara vez permite conocer la longitud total del húmero; las epifisis distales, por su parte, en ocasiones se encuentran sin dañar

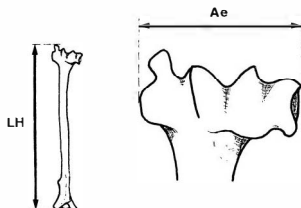


FIGURA 10. Medidas del húmero. LH: longitud total del húmero. Ae: anchura epifisaria

4.3.5. Error

El gran relieve de cúspides y crestas que presentan los dientes de los Quirópteros dificulta la operación de orientarlos adecuadamente para poder realizar mediciones homogéneas. Este hecho conlleva una mayor variabilidad de las medidas, imputable al procedimiento de medición y no a las características del ejemplar, lo cual supone, además, una reducción del valor diagnóstico de las medidas.

4.3.6. Comparación con otros materiales

Debido a las diferencias existentes entre los distintos autores respecto al método de medida, no siempre resultan comparables las medidas halladas en la literatura referente al tema con las del material estudiado. Por este motivo, en las tablas de medidas del capítulo 5 sólo se han incluido las efectuadas por la autora.

En algunas especies de murciélagos existe una clina geográfica en dirección este-oeste, de modo que en Europa oriental los ejemplares de una especie presentan tallas mayores que los de Europa occidental de la misma especie, dándose en España y Portugal las menores tallas de toda Europa. Por este motivo, en las tablas de medidas se ha incluido material comparativo de ejemplares procedentes tanto de Europa oriental como occidental, salvo en el caso de *Myotis bechsteini*, del que sólo se han podido medir ejemplares orientales. Esto es impor-

tante para interpretar correctamente las diferencias de talla entre el material de *M. bechsteini* fósil y actual. Excepto en el caso de esta misma especie, en las nubes de puntos sólo se han representado los ejemplares españoles.

4.4. Método de identificación

La identificación del material estudiado se ha basado fundamentalmente en caracteres morfológicos y, en menor grado, en caracteres métricos. Tanto los humeros como los dientes aislados presentan casi siempre caracteres con valor diagnóstico, que permiten incluso determinar la especie a que pertenecen.

4.4.1. Dientes aislados

En la mayoría de los yacimientos sólo se estudia el material de Quirópteros cuando se encuentra en un estado de conservación bueno, es decir, cuando se recuperan cráneos y mandíbulas completos o poco fragmentados y con los dientes en sus alveolos. Los dientes aislados permanecen habitualmente sin determinar, por considerarse que carecen de caracteres diagnósticos que permitan su identificación. Algunos autores, sin embargo, al no disponer de otro material, se han visto obligados a utilizar dientes aislados. Este es el caso de los paleontólogos que se ocupan de los murciélagos del Terciario, los cuales han demostrado que aún con tan reducido material se puede llegar a conocer la especie a que pertenece (SIGE, 1974, 1976, 1978, 1982; LEGENDRE, 1980, 1982). La validez sistemática de los caracteres dentarios ha sido demostrada por Legendre (LEGENDRE, 1983) y Sevilla y López Martínez (SEVILLA y LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1986). Recientemente MENU, (1985) ha demostrado en los Vespertilioninae que los caracteres morfológicos empleados en la identificación de los dientes aislados poseen valor filogenético y constituyen un instrumento prometedora para la revisión sistemática de dicho grupo. Los caracteres que permiten llevar a cabo la determinación específica de los dientes aislados se detallan a continuación.

Incisivos superiores: En los incisivos son de interés diagnóstico el desarrollo general de la pieza, el número de cúspides que presentan, su tamaño relativo y distribución en la corona, la separación de las cúspides por valles profundos o someros y el desarrollo del cíngulo.

Caninos superiores: Se pueden reconocer las distintas especies por la presencia o ausencia de talón, por el desarrollo del cíngulo, por la presencia y el número de surcos longitudinales labiales y linguales y por el grado de curvatura en vista labial.

Caninos inferiores: Se identifican a partir del grado de curvatura distal, del número de caras de la cúspide principal, de la presencia de cúspides accesorias, del desarrollo de la 'plataforma cingular' distal (*sensu* RABEDER, 1972) y del desarrollo del cíngulo.

Premolares pequeños (P2 y P3): Son las piezas más simples y difíciles de determinar debido a la falta de caracteres diagnósticos. Son de interés la talla, el grosor del cíngulo, el contorno (sujeto en cierta medida a variabilidad intraespecífica) y el desarrollo de estilos mesial y distal en los premolares inferiores.

Cuarto premolar superior: En los P⁴ el desarrollo del talón y del estilo mesial, la presencia de una cúspide cingular anterolingual y la continuidad del cíngulo son caracteres diagnósticos.

Cuarto premolar inferior: Los P₄ de diferentes especies difieren en el desarrollo del cíngulo y en su forma en vista labial, en la presencia de estilos linguales anterior y posterior y en la presencia de cresta anterior.

Molares superiores: presentan numerosos caracteres diagnósticos y junto con los molares inferiores suelen ser las piezas más fáciles de identificar. El desarrollo relativo de las crestas del ectoalolo, la presencia de paralofo y metalofo, la presencia de meta-cónulo y de para-cónulo, las alturas relativas de las cúspides, la presencia de talón con o sin hipocono y el desarrollo del cíngulo son los caracteres más importantes para identificar los molares superiores.

Molares inferiores: En éstos la nyctalodancia o la myotodancia (MENU y SIGE, 1971) son algunos de los caracteres diagnósticos más importantes. También son significativos el grosor del cíngulo en vista labial, la forma del paralofo y de la entocrestida y la altura y localización relativa de las cúspides. En los M₃ la reducción del talón y el desarrollo del hipoconúlido son también caracteres de interés diagnóstico.

La variabilidad de los caracteres diagnósticos dentarios en los principales Quirópteros ibéricos se puede encontrar en SEVILLA (1986). En la figura 11 se explican los términos descriptivos de la variabilidad de algunos caracteres de la morfología dentaria de los murciélagos empleada en este trabajo.

4.4.2. Húmero

Posee caracteres diagnósticos de nivel genérico claros, que residen básicamente en la forma y tamaño del proceso estiloide, en el desarrollo de la epitróclea y del epicóndilo y en la profundidad del paso de la tróclea al cóndilo y del cóndilo al epicóndilo (FELTEN *et al.*, 1973). La determinación de la especie se lleva a cabo fundamentalmente con criterios métricos, aunque en ocasiones no se puede discriminar entre dos especies próximas en talla. Tal es el caso de los humeros de *Myotis myotis* y *M. blythi*, de *Rhinolophus euryale* y *R. mehelyi*, y de *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhli* y *P. savii*.

4.4.3. Interdeterminación

En ocasiones no ha sido posible llegar en la identificación de la especie. Esto puede deberse a

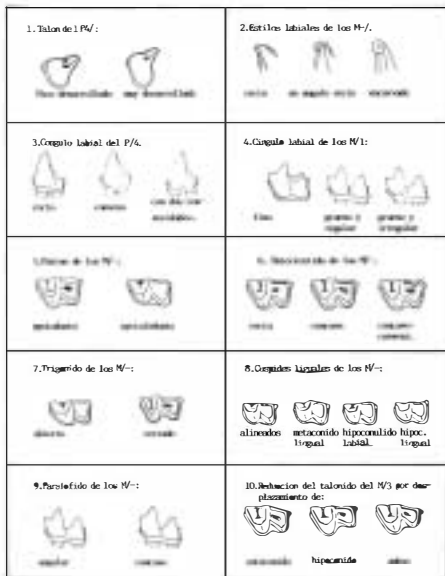


FIGURA 11. Terminología empleada en la descripción de la variabilidad de algunos caracteres morfológicos de los dientes de Quirópteros.

que, aunque los restos se correspondan plenamente con una especie conocida, la información disponible es insuficiente para asegurar su pertenencia a ésta. En tal caso se ha empleado el término *confer* (cf.). Si se han observado diferencias en algún aspecto, pero insuficientes para la descripción de una nueva especie, se ha descrito como *affinis* (aff.), como en el caso de *Eptesicus* aff. *serotinus*. Otro caso posible es que la morfología no se corresponda con la de ninguna especie actual presente en Europa y el Norte de África ni con la de las especies fósiles descritas en la bibliografía. En estos casos la especie queda indeterminada, como *Myotis* sp. I y *Myotis* sp. II.

Por último, la morfología observada puede corresponder a dos especies muy próximas morfológica y métricamente, y resulta imposible decidir si el material debe atribuirse a una u otra especie o si

comprende a ambas. En este caso, los elementos que no se han podido separar se han descrito como pertenecientes a un grupo de especies. Esto ocurre por ejemplo con los grupos de especies *Rhinolophus euryale/R. mehelyi*, *Myotis myotis/M. blythi* y *Plecotus auritus/P. austriacus*.

4.5. Sinonimias y distribuciones geográficas

Las listas de sinonimias que aparecen en el capítulo 5 tienen dos tipos de procedencia: las de los géneros y las de las especies anteriores a 1914 son las que aparecen en MILLER (1912) y CABRERA (1914); las de las especies posteriores a esta fecha corresponden a citas paleontológicas en las que se incluyen descripciones, medidas o figuras que permiten comprobar su identificación.

Las distribuciones geográficas de este mismo

capítulo se han elaborado a partir de los datos de MILLER (1912), VAN DEN BRINK y BARRUEL (1971), TUPINIER (1975), CORBET y OVENDEN (1982) y HILL y SMITH (1984).

5. SISTEMÁTICA

Orden *Chiroptera* BLUMENBACH, 1779
Suborden *Microchiroptera* DOBSON, 1875

Familia *Rhinolophidae* GRAY, 1866

Género *Rhinolophus* LACÉPÈDE, 1779

1799 *Rhinolophus* LACÉPÈDE, *Tab. des div. sousdiv. ordres et genres des mammifères*, pág. 15.

1836 *Rhinocepris* GERVAIS, *Dit. Pittoresque d'Hist. Nat.* IV(2), pág. 617.

1847 *Aquias* GRAY, *Proc. Zool. Soc. London*, pág. 15.

1857 *Rhinolophus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 26.

1866 *Phyllotis* GRAY, *Proc. Zool. Soc. London*, pág. 81.

1866 *Coellophyllus* GRAY, *Proc. Zool. Soc. London*, pág. 427.

1878 *Rhinolophus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 100.

1901 *Euryalus* MATSCHIE, *Sitz-Ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde*, pág. 225.

1904 *Euryalus* MATSCHIE y ANDERSEN, *Sitz-Ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde*, pág. 71.

1907 *Rhinolophus* MILLER, *Families and genera of Bats*, pág. 108.

1912 *Rhinolophus* MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 137, 138.

1914 *Rhinolophus* CABRERA, *Fauna Ibérica. Mammíferos*, págs. 75-77.

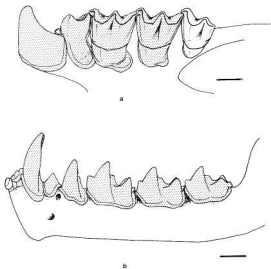


FIGURA 12. *Rhinolophus ferrumequinum*. Serie dentaria superior (a) e inferior (b)

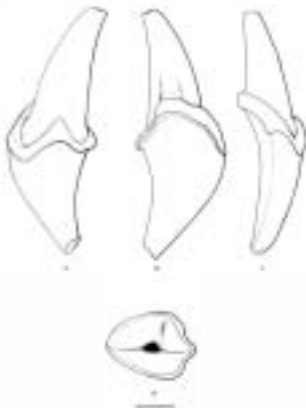


FIGURA 13. *Rhinolophus ferrumequinum*. C² izquierdo (CAR-488) Vistas labial (a), lingual (b), frontal (c) y oclusal (d).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico ancho, redondeado y cubierto en su parte superior por un grupo de excrecencias cutáneas que constan de la "herradura" horizontal y anterior, la "hoja" vertical y transversal y la "silla" medial. Cola bien desarrollada, que se extiende hasta el borde de la membrana interfemorales. Espolón fino. Orejas grandes, separadas y sin trago. Cráneo con caja cerebral grande; rostro inflado en la región nasal; premaxilares suspendidos libremente entre los maxilares. (Modificado de CABRERA, 1914).

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\frac{1123}{2133}$. Molares superiores, con

talón y sin hipocono; tercer molar superior, con post-paracresta sin reducir o muy poco reducida; molares inferiores, con cíngulo fino y de patrón nyctalodonto. (Original).

DISTRIBUCIÓN

Europa y África hasta Japón; por el sureste de Asia hasta Australia, Nueva Guinea, Islas Bismark y Filipinas.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO. (HONACKI *et al.*, 1982).

R. acuminatus PETERS, 1871
R. adami AELLEN y BROSSET, 1968
R. affinis HORSFIELD, 1823
R. alcyone TEMMINCK, 1852
R. anderseni CABRERA, 1909
R. arcuatus PETERS, 1871
R. blasii PETERS, 1867
R. borneensis PETERS, 1861
R. capensis LICHTENSTEIN, 1823
R. clivus CRETZSCHMAR, 1828
R. coelophyllus PETERS, 1867
R. cognatus ANDERSEN, 1906
R. cornutus TEMMINCK, 1835
R. creaghi THOMAS, 1896
R. darlingi ANDERSEN, 1905
R. deckenii PETERS, 1868
R. denti THOMAS, 1904
R. eloquens ANDERSEN, 1905
R. euryale BLASIUS, 1853
R. euryotis TEMMINCK, 1835
R. feae ANDERSEN, 1905
R. ferrumequinum (SCHREBER, 1774)
R. fumigatus RUPPELL, 1842
R. hildebrandti PETERS, 1878
R. hipposideros (BECHSTEIN, 1800)
R. imaizumii HILL y YOSHIKUYI, 1980
R. importunus CHASEN, 1939
R. inops ANDERSEN, 1905
R. keyensis PETERS, 1871
R. landeri MARTIN, 1838
R. lepidus BLYTH, 1844
R. luctus TEMMINCK, 1835
R. maclaudi POUSSARGUES, 1897
R. macrotis BLYTH, 1844
R. madurensis ANDERSEN, 1918
R. malayanus BONHOTE, 1903
R. marshalli THONGLONGYA, 1973
R. megaphyllus GRAY, 1834
R. mehelyi MATSCHIE, 1901
R. mitratus BLYTH, 1844
R. monoceros ANDERSEN, 1905
R. nereis ANDERSEN, 1905
R. osgoodi SANBORN, 1939
R. paradoxolophus (BOURRET, 1951)
R. pearsoni HORSFIELD, 1851
R. philippinensis WATERHOUSE, 1843
R. pusillus TEMMINCK, 1834
R. rex ALLEN, 1923
R. robinsoni ANDERSEN, 1818
R. rouxi TEMMINCK, 1835
R. rufus EYDOUX y GERVAIS, 1836
R. sedulus ANDERSEN, 1905
R. shamelii TATE, 1943
R. silvestris AELLEN, 1959
R. simplex ANDERSEN, 1905
R. simulator ANDERSEN, 1904
R. stheno ANDERSEN, 1905
R. subbadius BLYTH, 1844

R. subrufus ANDERSEN, 1905
R. swinyi GOUGH, 1908
R. thomasi ANDERSEN, 1905
R. toxopeus HINTON, 1925
R. trifoliatus TEMMINCK, 1834
R. virgo ANDERSEN, 1905
R. yunanensis DOBSON, 1872

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO:

R. cluzeli HUGUENEY, 1965
R. collongensis DEPERET, 1892
R. delphinensis GAILLARD, 1899
R. estramontis TOPAL, 1979
R. grivensis (DEPERET, 1892)
R. kowalskii TOPAL, 1979
R. lemanensis REVILLIOD, 1920
R. lissiensis MEIN, 1964
R. macrorhinus TOPAL, 1963
R. neglectus HELLER, 1936
R. postdelphinensis TOPAL, 1979
R. priscus REVILLIOD, 1920
R. pumilio REVILLIOD, 1920
R. schlosseri REVILLIOD, 1920
R. variabilis TOPAL, 1975

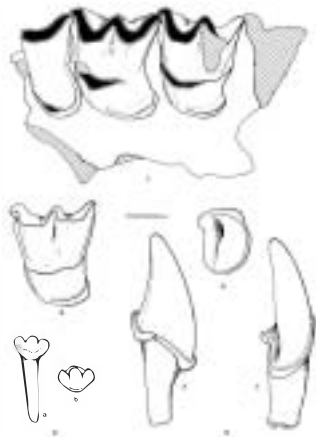


FIGURA 14. *Rhinolophus ferrumequinum*. 1: maxilar izquierdo con P¹.M² (LG-74). 2: M² izquierdo (CAR-569). 3: I₂ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-424). 4: C, derecho, vista labial (a), oclusal (b) y labial (c) (CAR-42)

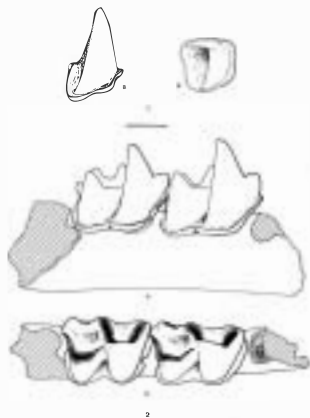


FIGURA 15. *Rhinolophus ferrumequinum*. 1: P₄ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-501). 2: fragmento mandibular derecho con M₁M₂, vista labial (a) y oclusal (b) (LG-75).

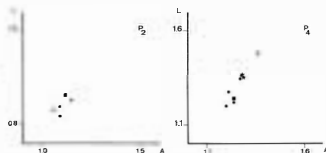
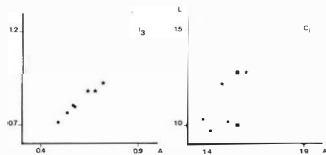


FIGURA 17. *Rhinolophus ferrumequinum*. Dispersión de las medidas de los I₃, C₁, P₂, y P₄. (● = *R. ferrumequinum* actual.)

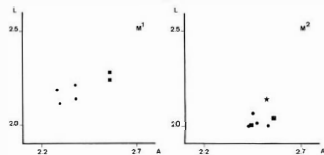
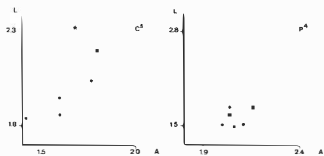


FIGURA 16. *Rhinolophus ferrumequinum*. Dispersión de las medidas de los C³ P⁴, M¹ y M². (● = *Rhinolophus ferrumequinum* actual.)

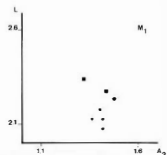
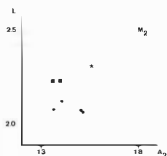


FIGURA 18. *Rhinolophus ferrumequinum*. Dispersión de las medidas de M₁ y M₂. (● = *R. ferrumequinum* actual.)

Rhinolophus ferrumequinum (SCHREBER, 1774)

- 1774 *Vespertilio ferrumequinum*, SCHREBER, *Säugethiere*, I, pág. 174.
- 1776 *Vespertilio equinus*, MÜLLER, *Natursyst. Suppl. u. Regist.* pág. 20.
- 1779 (*Vespertilio*) *perspicillatus*, BLUMENBACH, *Handb. d. Naturgesch.*, pág. 75.
- 1785 (*Vespertilio*) *ungula*, BODDAERT, *Elenchus Animalium*, I, pág. 71.
- 1798 *Vespertilio heppocrepis*, SCHRANK, *Fauna Boica*, I, pág. 64.
- 1803 *Rhinolophus major*, GEOFFROY, *Catal. Mamm. Mus. nat. d'Hist. Nat.*, pág. 56.
- 1813 *Rhinolophus unihastatus*, GEOFFROY, *Ann. Mus. d'Hist. Nat.* XX, pág. 257.
- 1857 *Rhinolophus ferrumequinum*, BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 31.
- 1878 *Rhinolophus ferrumequinum*, DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.* pág. 119.
- 1904 *Rhinolophus ferrumequinum obscurus*, CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 257.
- 1905 *Rhinolophus ferrumequinum obscurus*, ANDERSEN, *Proc. Zool. Soc. London*, II, pág. 116.
- 1910 *Rhinolophus ferrumequinum*, TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 4-5.
- 1912 *Rhinolophus ferrumequinum* SCHREBER, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 139-147.
- 1914 *Rhinolophus ferrumequinum obscurus*, CABRERA, *Fauna Ibérica, Mamíferos*, págs. 77-82.
- 1972 *Rhinolophus ferrumequinum* (SCHREBER, 1774), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, pág. 249, fig. 6.
- 1973 *Rhinolophus* cf. *ferrumequinum* (SCHREBER), RABEDER, *Myotis, Mitt. für Fledermausk.*, XI, págs. 6, 8, 10.
- 1973 *Rhinolophus ferrumequinum* (SCHREBER), RABEDER, *ibid.*, pág. 8.
- 1978 *Rhinolophus ferrumequinum* SCHREBER, 1974, RUIZ BUSTOS, *Estudios Geol.*, 34, pág. 323.
- 1979 *Rhinolophus ferrumequinum tarköensis* n. ssp., TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 9, págs. 92-94.
- 1981 *Rhinolophus ferrumequinum* SCHREBER, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 10, págs. 65-67, 69.
- 1982 *Rhinolophus ferrumequinum* (SCHREBER, 1774), WOLOSZYN, *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report*, pág. 41.

DISTRIBUCIÓN EN EUROPA

En Europa central y meridional y sur de Gran Bretaña (Fig. 19).



FIGURA 19. *Rhinolophus ferrumequinum*. a: distribución geográfica actual b: distribución en el Cuaternario.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Es el murciélago de herradura más grande de Europa. La lanceta de la expansión nasal no se estrecha abruptamente y la silla está comprimida en el centro de la vista frontal. La primera falange del cuarto dedo es más larga que la mitad de la segunda. El P⁴ está en contacto con el canino, el P² es diminuto, a veces incluso falta y está fuera de la serie dental. Longitud del antebrazo de 52 a 58 cm (Modificado de MILLER, 1912).

Material

El Higuérón: 1C₁
Guardo: 1M¹, 1M₁; 1M₂; 1M₃
Las Grajas: 2C²; 2P⁴; 2M¹; 2M²; 2C₁; 1P₂; 1P₄; 3M₁; 2M₂
La Carihuela: 1C²; 1M²; 3I₃; 2C₁; 3P₄; 1M₂
El Reguerillo: 1M²

Medidas

		n	min.	máx.	\bar{x}	s^2		
C ⁵	Las Grajas	L	2	2,20	2,28	2,24		
		A	1			1,80		
	La Carihuela	L	1			2,32		
		A	1			1,68		
	Actual	L	4	1,60	2,04	$1,826 \pm 0,067$	0,165	
		A	5	1,28	1,57	$1,468 \pm 0,047$	0,106	
P ⁴	Las Grajas	L	2	1,56	1,60	1,58		
		A	2	2,04	2,16	2,10		
	Actual	L	4	1,32	1,76	$1,520 \pm 0,072$	0,178	
		A	6	1,80	2,28	$2,010 \pm 0,065$	0,160	
	M ¹	Guardo	L	—			—	
			A	1			0,60	
Las Grajas		L	2	2,24	2,28	2,26		
		A	2			2,56		
Actual		L	4	1,80	2,19	$1,975 \pm 0,057$	0,140	
		A	4	2,28	2,52	$2,410 \pm 0,031$	0,076	
M ²	Las Grajas	L	2	2,00	2,04	2,02		
		A	2	2,44	2,56	2,50		
	La Carihuela	L	1			2,14		
		A	1			2,52		
	El Reguerillo	L	1			2,22		
		A	—			—		
Actual	L	4	1,76	2,14	$1,901 \pm 0,063$	0,155		
	A	4	2,29	2,52	$2,425 \pm 0,034$	0,084		
I ₃	La Carihuela	L	3	0,88	0,92	0,893		
		A	3	0,64	0,72	0,680		
	Actual	L	4	0,64	0,80	$0,710 \pm 0,026$	0,065	
		A	4	0,45	0,57	$0,530 \pm 0,018$	0,045	
	C ₁	El Higerón	L	1			1,06	
			A	—			—	
Las Grajas		L	2	1,00	1,28	1,14		
		A	2			1,56		
La Carihuela		L	2	1,22	1,28	1,25		
		A	2	1,48	1,60	1,54		
Actual	L	4	1,00	1,14	$1,053 \pm 0,025$	0,062		
	A	4	1,30	1,57	$1,425 \pm 0,043$	0,106		
P ₂	Las Grajas	L	1			0,96		
		A	1			1,12		
	Actual	L	4	0,68	0,95	$0,795 \pm 0,039$	0,096	
		A	4	0,99	1,23	$1,110 \pm 0,048$	0,120	

			mín.	máx.		on
P ₄	Las Grajas	L	1,24	1,24	1,24	
		A	1,24	1,24	1,24	
	La Carihuela	L	1,36	1,48	1,40	
		A	1,28	1,36	1,30	
	Actual	L	1,04	1,19	1,113 ± 0,020	0,050
		A	1,12	1,38	1,220 ± 0,040	0,100
M ₁	Guardo	L	—	—	—	
		A ₁	1,36	1,36	1,36	
		A ₂	—	—	—	
	Las Grajas	L	2,28	2,36	2,32	
		A ₁	1,28	1,28	1,28	
		A ₂	1,32	1,44	1,38	
	Actual	L	1,92	2,28	2,040 ± 0,057	0,140
		A ₁	1,35	1,71	1,468 ± 0,053	0,131
		A ₂	1,48	1,71	1,475 ± 0,053	0,130
M ₂	Guardo	L	2,24	2,24	2,24	
		A ₁	1,36	1,36	1,36	
		A ₂	1,48	1,48	1,48	
	Las Grajas	L	2,24	2,24	2,24	
		A ₁	1,24	1,32	1,28	
		A ₂	1,36	1,40	1,38	
	La Carihuela	L	2,32	2,32	2,32	
		A ₁	1,56	1,56	1,56	
		A ₂	1,56	1,56	1,56	
	Actual	L	1,84	2,23	1,990 ± 0,064	0,157
		A ₁	1,30	1,76	1,490 ± 0,061	0,151
		A ₂	1,39	1,80	1,518 ± 0,064	0,158
M ₃	Guardo	L	—	—	—	
		A ₁	—	—	—	
		A ₂	1,12	1,12	1,12	
	Actual	L	1,68	2,04	1,826 ± 0,062	0,154
		A ₁	1,28	1,66	1,433 ± 0,054	0,134
		A ₂	1,03	1,42	1,206 ± 0,058	0,143

DESCRIPCIÓN

C⁵: Muy robusto, de contorno trapezoidal y provisto de una única cúspide, curvada hacia atrás, que forma con la raíz un marcado ángulo. La corona consta de tres caras: la lingual, plana y provista de talón, es la de mayor superficie; la mesolabial es ligeramente convexa y la distolabial, ligeramente cóncava, está recorrida desde la base hasta el ápice por un surco profundo localizado en su parte más mesial. La arista de unión entre las caras lingual y distolabial presenta un agudo filo. Cingulo desprovisto de abultamientos y continuo en todo el contorno de la pieza;

su grosor es máximo en la cara lingual, en el borde anterior del talón.

P⁴: Contorno próximo a rectangular. Presenta una única cúspide, situada hacia el ángulo mesolabial. La cresta posterior dibuja una concavidad hacia el margen labial. Talón bien desarrollado, cuyo comienzo, en el margen distal, está marcado por una fuerte concavidad. El ángulo bordea la base de la corona excepto en el estilo distal, zona de contacto con el primer molar; carece de abultamientos y alcanza su máximo grosor en el talón, mientras que en la zona de contacto con el canino, a mitad del margen mesial, se afina hasta casi desaparecer.

M¹: Contorno subrectangular. Talón ancho y bien desarrollado, desprovisto de hipocono. Parastilo bien desarrollado y en ángulo con la paracresta; metastilo recto. Ectololo asimétrico, debido al ángulo más abierto que forman las crestas del paracono en comparación con las del metacono. Paracono menos alto y menos robusto que el metacono. Protocono desplazado hacia el margen anterior. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. Puede existir un pequeño cíngulo en la base mesial del protocono, que desaparece en su base mesiolingual, para reaparecer de nuevo en el comienzo del talón. El cíngulo del talón es continuo con el cíngulo distal.

M²: Contorno rectangular. Talón presente, pero mucho menos desarrollado que en el primer molar, debido al gran tamaño que tiene el cíngulo en esta parte. Parastilo bien desarrollado; metastilo ausente. Ectololo prácticamente simétrico. Metacono más alto y robusto que el paracono, pero la diferencia de desarrollo entre estas dos cúspides es menor que en el primer molar. Protocono desplazado hacia el margen anterior. La postprotocresta no se une al cíngulo distal en ninguno de los dos ejemplares; el cíngulo del talón sigue siendo continuo con el ángulo distal. A veces presenta un pequeño cíngulo en la base mesial del protocono.

I₃: Contorno ovalado, con una única raíz. Tres cúspides bien separadas, de las cuales la posterior es ligeramente menor que las otras dos. Tanto en la cara labial como en la lingual hay un pequeño cíngulo a la altura de la cúspide central.

C₁: Está formado por una única cúspide de contorno semicircular; la cara mesial es convexa y la distal, cóncava. La altura de la corona es apreciablemente mayor en la cara labial que en la lingual. La raíz, robusta, no forma ángulo con la cúspide. El cíngulo es continuo en todo el contorno de la pieza y se proyecta en el ángulo linguo-distal formando una ligera expansión; alcanza su mínimo grosor en el margen proximal, en la zona de contacto con el I₃. (El desgaste afecta en las piezas muy deterioradas no sólo al ápice de la corona, sino también a la arista lingual).

P₂: Contorno ovalado. Provisto de una única raíz y una única cúspide situada hacia el margen lingual de la corona. Dos leves angulosidades, una mesial y otra distal, separan la cara labial, convexa, de la lingual, ligeramente cóncava. El cíngulo es fino y rodea toda la base de la corona, sin desarrollar abultamientos ni ensanchamientos.

P₄: Contorno trapezoidal; con dos raíces, una mesial y otra distal. Una sola cúspide, que se alza en el centro de la corona. Ésta posee tres caras: la distal es suavemente cóncava; la anterolabial, algo convexa, y la anterolingual es cóncava en su parte más mesial y convexa hacia la parte distal. El cíngulo, continuo alrededor de la pieza, está ensanchado en el margen distal y en el ángulo mesiolingual, pero sin desarrollar estilos.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido, abierto, presenta cíngulo lingual. Protocónido y metacónido están muy próximos. El paralófidio presenta una escotadura profunda. La altura del paracónido es aproximadamente un tercio de la altura del protocónido y la del metacónido, algo mayor que la mitad de la altura del protocónido. El entocónido es a su vez más bajo que el metacónido. La entocrestida es curva. El hipocónulo está situado en una posición más labial que el entocónido. Las cúspides linguales no están alineadas. El cíngulo labial es fino y de grosor regular.

M₂: Nyctalodonto. El trigónido, menos abierto que en el primer molar, presenta un pequeño cíngulo lingual. El protocónido y metacónido están más separados. El paralófidio presenta una escotadura menos profunda que en el M₁. El protocónido es más bajo que en éste último y el paracónido supera al protocónido en 1/3 de la altura de éste. El entocónido es casi de la misma altura que el metacónido. Los restantes caracteres son equiparables a los del primer molar.

M₃: Nyctalodonto. Trigónido sin cíngulo lingual. Metacónido más de la mitad de alto que el protocónido; paracónido y entocónido de la misma altura y ambos algo más bajos que el metacónido. El talónido está reducido debido a la localización más labial del entocónido. El cíngulo en el margen distal del talónido no se encuentra reducido.

DISCUSIÓN

El amplio talón en los dientes superiores, desprovisto de hipocono en los molares; el cíngulo fino en los dientes inferiores junto con el patrón nyctalodonto de los molares, unido a su gran talla, permite atribuir sin reservas el material descrito a la especie *Rhinolophus ferrumequinum*, el murciélago grande de herradura.

A partir del Pleistoceno Medio, esta especie no presenta diferencias morfológicas en la dentición que la distingua de la especie actual (TOPAL, 1979). Las piezas dentarias que este autor señala en *R. ferrumequinum* como interesantes desde el punto de vista evolutivo son los caninos superiores y el desarrollo del talón en los dos primeros molares superiores, caracteres que lo diferencian de *R. macrorhinus* y *R. postdelphinensis*, las dos especies del grupo en el Plioceno y Pleistoceno Inferior. Los caninos superiores de nuestro material presentan, como en los ejemplares actuales, una concavidad distolabial de desarrollo variable debida a la presión del P², que se halla fuera de la línea dentaria. El talón tiene, asimismo, un desarrollo similar al observado en los ejemplares vivientes. El talón en M¹ y M² parece presentar un mayor desarrollo en los animales del Plioceno y del Pleistoceno Inferior que en los actuales; en el Pleistoceno Medio se va reduciendo a un tamaño similar al de la especie actual. El desarrollo del talón en nuestro material entra dentro de la va-

riabilidad observada en los ejemplares actuales. La única diferencia detectada se refiere a los dos primeros molares superiores. En éstos la postprotocresta se dirige al cingulo distal, pero no se une a éste. En los ejemplares actuales de la especie, lo más frecuente es que se una al cingulo distal, aunque en algunos se da la misma disposición que en nuestro material fósil.

En cuanto a la talla, según TOPAL (1979) no se observa en el grupo de *R. ferrumequinum* una pauta clara a lo largo del Plioceno y Pleistoceno. Sin embargo, en dos yacimientos del Pleistoceno Superior en Francia, Fontêchevade (SCHREUDER, 1959) y l'Hortus (JULLIEN, 1972a) se ha citado la presencia de *R. ferrumequinum* con una talla claramente mayor que la de la especie actual. En nuestro material se puede observar una talla claramente mayor sólo en los caninos superiores. Los molares inferiores son más largos, aunque con las mismas anchuras que en los ejemplares actuales cotejados. Las restantes piezas dentarias entran dentro de la variabilidad de la especie en la actualidad, aunque con tallas generalmente grandes.

La primera cita de *R. ferrumequinum* en Europa pertenece al yacimiento austriaco Deutsch-Altenburg 4, del Pleistoceno Inferior (RABEDER, 1973). En otros yacimientos europeos del Pleistoceno Inferior, tales como Hundsheim, Deutsch-Altenburg 2, 8 y 11 y Kóvesvárad (RABEDER, 1972, 1973; TOPAL, 1979), se ha citado la presencia de *Rhinolophus* cf. *ferrumequinum*.

A partir del Pleistoceno Medio las citas de esta especie en Europa se hacen más frecuentes. En Hungría está citada en Uppony, Tarkó y Horvölgy (TOPAL, 1979; JANOSSY, 1962). También está citada en Rumanía en Puspokfúrdó (KORMOS, 1937a), en Deutsch-Altenburg 3 (RABEDER, 1973) y Las Grajas, en España (SEVILLA, 1983). Del Pleistoceno Superior se citan restos de *R. ferrumequinum* en los niveles 7, 8/2, 9 y 12 A de Süttó (TOPAL, 1981), Bacho Kiro (WOLOSZYN, 1982), Fontêchevade (SCHREUDER, 1959), l'Hortus (JULLIEN, 1972a) y Las Yedras (RUIZ-BUSTOS, 1978). Esta especie se encuentra también presente en el material holoceno de l'Hortus (JULLIEN, 1972b) y en la Cueva de Duña Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983).

Rhinolophus ferrumequinum es una especie que en la actualidad no se refugia nunca en fisuras, sino que en invierno se cobija en cavidades subterráneas con temperatura estable y alta humedad (DE PAZ, 1984), casi siempre amplias (GASLER, 1975), que dichos quirópteros ocupan bien dispersándose por su interior o bien formando enjambres compactos de hasta cien o doscientos individuos. Cuando ocupan cavidades más pequeñas, se encuentran únicamente individuos aislados (SAINT-GIRONS *et al.*, 1969). Se les encuentra asociados durante la época de cría a *Myotis emarginatus*, y en otras épocas con *Rhinolophus euryale*, *R. hipposideros*, *R. mehelyi*, *Myotis myotis* y *Miniopterus schreibersi*. Ruprecht (RUPRECHT, 1979) señala la ausencia de esta especie en



FIGURA 20. *Rhinolophus hipposideros*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C² izquierdo, vista labial (a), oclusal (b) y lingual (c) (CAR-408). 3: P⁴ derecho, vista lingual (a), labial (b) y oclusal (c) (CAR-683)

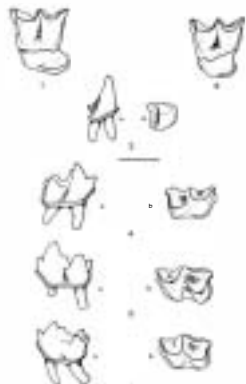


FIGURA 21. *Rhinolophus hipposideros*. 1: M¹ izquierdo (CAR-332) 2: M² izquierdo (CAR-689). 3: P⁴, derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-37). 4: M¹, derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-414). 5: M² izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-88). 6: M³ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-695).

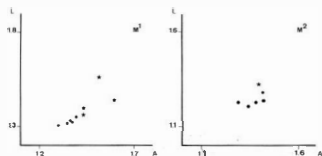
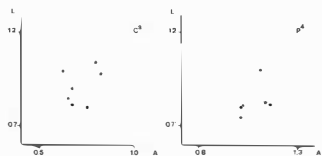


FIGURA 22. *Rhinolophus hipposideros*. Dispersión de las medidas de C², P⁴, M¹ y M². (● = *R. hipposideros* actual.)

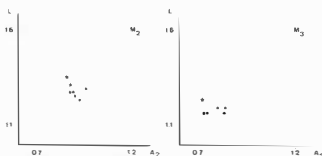
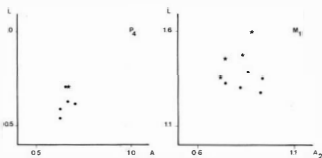


FIGURA 23. *Rhinolophus hipposideros*. Dispersión de las medidas de P₄, M₁, M₂ y M₃. (● = *R. hipposideros* actual.)



FIGURA 24. *Rhinolophus hipposideros*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

las egagrópilas de *Tyto alba*, aunque CHALINE (1974) la cita como especie posible de encontrarse en egagrópilas de rapaces.

Rhinolophus hipposideros (BECHSTEIN, 1800)

- 1789 *Vespertilio ferrum-equinum* BECHSTEIN. *Die Kleine Hufeisennase*, Bechstein. *Gemeinn. Naturgesch. Deutschlands I*, pág. 186.
- 1800 *Vespertilio hipposideros* BECHSTEIN, Thomas Pennant's *Allgemeine Uebersicht der vierfüßigen Thiere*, II, pág. 629.
- 1803 *Rhinolophus minor*, GEOFFROY, *Catal. Mamm. Mus. Nat. d'Hist. Nat., Paris*, pág. 57.
- 1808 *Vespertilio minutus*, MONTAGU, *Trans. Linn. Soc. London*, IX, pág. 163.
- 1813 *Rhinolophus bihastatus* GEOFFROY, *Ann. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, XX, pág. 259.
- 1857 ?*Rhinolophus hipposideros* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 29.
- 1861 *Rhinolophus minimus* HEUGLIN, *Nov. Act. Acad. Caes. Leop-Carol*, XXIX Abhandl. VIII, pág. 6.
- 1878 *Rhinolophus hipposideros* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 117.

- 1904 *Rhinolophus phasma* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat., Madrid*, II, pág. 252.
- 1910 *Rhinolophus hipposiderus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 9.
- 1912 *Rhinolophus hipposiderus* BECHSTEIN, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 147-155.
- 1914 *Rhinolophus hipposiderus minimus* (HEUGLIN), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 87-90.
- 1959 *Rhinolophus hipposiderus* TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, I(2), pág. 216.
- 1972 *Rhinolophus hipposiderus* (BECHSTEIN, 1800), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, pág. 249.
- 1973 *Rhinolophus cf. hipposiderus* (BECHSTEIN, 1800) RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk. XI, Bonn*, pág. 5.
- 1974 *Rhinolophus hipposiderus* (BECHSTEIN, 1800), STORCH, *Senckenberg. Lethaea*, 55, pág. 411.
- 1981 *Rhinolophus hipposiderus* BECHSTEIN, TOPAL, *Frag. Min. et Pal.*, 10, págs. 67, 69, 70.
- 1982 *Rhinolophus* sp., REUMER, *Proceedings B 85*(1), pág. 79, fig. 3.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

Región mediterránea y Europa Central. También se encuentra en el sur de Gran Bretaña y en el oeste de Irlanda. (Fig. 24).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Pequeño. Antebrazo: de longitud inferior a 43 mm. Longitud condilobasal del cráneo: próxima a los 15 mm. Longitud de la mandíbula: de unos 10 mm. Expansión nasal de bordes laterales rectos. proyección conectiva formando una cresta redondeada. P² dentro de la serie dental, de modo que el canino y el P² no están en contacto. Primera falange del cuarto dedo, ligeramente mayor que la mitad de la segunda. Longitud condilobasal: entre 14 y 15 mm. (Modificado de MILLER, 1914).

Material

La Carihuela: 2C^s; 1P⁴; 4M¹; 1M²; 4M₁; 2M₂; 1M₃.

Medidas

			min.	máx.		σn
C ^s	La Carihuela	L	0,98	1,04	1,010	
		A	0,80	0,83	0,815	
Actual		L	0,80	0,99	0,875 ± 0,026	0,064
		A	0,63	0,79	0,696 ± 0,023	0,057
P ⁴	La Carihuela	L			0,83	
		A			1,14	
Actual		L	0,81	0,90	0,845 ± 0,012	0,030
		A	0,95	1,17	1,046 ± 0,030	0,074
M ¹	La Carihuela	L	1,36	1,56	1,440 ± 0,037	0,074
		A	1,44	1,60	1,500 ± 0,033	0,066
Actual		L	1,26	1,42	1,345 ± 0,024	0,059
		A	1,30	1,39	1,350 ± 0,012	0,030
M ²	La Carihuela	L			1,32	
		A			1,40	
Actual		L	1,21	1,28	1,240 ± 0,011	0,029
		A	1,30	1,42	1,365 ± 0,015	0,037
P ₄	La Carihuela	L			0,71	
		A			0,67	
Actual		L	0,54	0,71	0,616 ± 0,022	0,056
		A	0,63	0,76	0,671 ± 0,020	0,049

			min.	max.		
M ₁	La Carihuela	L	1,36	1,60	1,475 ± 0,042	0,085
		A ₁	0,65	0,80	0,722 ± 0,030	0,060
		A ₂	0,72	0,88	0,797 ± 0,032	0,064
	Actual	L	1,30	1,39	1,358 ± 0,012	0,030
		A ₁	0,83	0,95	0,876 ± 0,017	0,043
		A ₂	0,83	0,95	0,890 ± 0,017	0,044
M ₂	La Carihuela	L	1,32	1,36	1,34	
		A ₁			0,83	
		A ₂	0,86	0,88	0,87	
	Actual	L	1,26	1,33	1,298 ± 0,008	0,020
		A ₁	0,85	0,95	0,893 ± 0,016	0,040
		A ₂	0,87	0,96	0,913 ± 0,012	0,031
M ₃	La Carihuela	L			1,24	
		A ₁			0,78	
		A ₂			0,72	
	Actual	L	1,17	1,28	1,198 ± 0,017	0,042
		A ₁	0,81	0,95	0,875 ± 0,020	0,051
		A ₂	0,72	0,83	0,768 ± 0,014	0,036

DESCRIPCIÓN

C⁵: Contorno trapezoidal, con una única cúspide de aspecto grácil y ligeramente curvado hacia atrás. La raíz forma con la corona un ángulo menos marcado que en *Rhinolophus ferrumequinum*. La corona, cuya altura es mayor en la cara lingual, debido a la presencia de un talón, posee tres caras; una lingual plana, otra mesiolabial ligeramente convexa, y la distolabial, cóncava. El filo que forman las caras lingual y distolabial es menos agudo que en *R. ferrumequinum*. El cingulo es continuo y presenta su máxima anchura en el ángulo anterior, y en el talón presenta un grosor bastante uniforme.

P²: Contorno próximo a rectangular. El margen mesial y el labial son casi rectos; el margen lingual es convexo, mientras que el distal dibuja una suave concavidad. La cúspide principal está localizada en el ángulo mesiolabial. La cresta posterior dibuja una fuerte concavidad hacia el margen labial. El cingulo, presente alrededor de casi todo el cuello del diente, se interrumpe a la altura del ángulo distolabial y a mitad del margen mesial, en donde surge una cresta de la base anterior de la cúspide principal, que se une al cingulo del talón. El cingulo se ensancha en el ángulo mesolabial, mientras que en el talón su anchura es regular.

M¹: Contorno subcuadrado. Talón ancho y bien desarrollado, desprovisto de hipocono. Parastilo presente y en ángulo. Metastilo recto. El mesostilo sobresale ligeramente de la línea que une el parastilo con el final de la postmetacresta. El ectolofa es prácticamente simétrico. Paracono bastante más bajo que el metacono. El protocono, provisto de una base abultada, se sitúa en el ángulo mesiolingual. El cingulo mesial surge de la base misma del parastilo, bordea la base del paracono en su margen mesial y se une a la preprotocresta. La postmetacresta se une directamente al cingulo distal. El cingulo del talón está aislado, lo que también ocurre con un pequeño cingulo mesiolingual.

M²: Contorno subrectangular. Talón presente, pero prácticamente reducido a un grueso cingulo distolingual. Parastilo menos desarrollado que en el primer molar; metastilo recto. Ectolofa prácticamente simétrico. Paracono sólo ligeramente menor que el metacono. Protocono en posición anterior. La postprotocresta se une al cingulo distal, quedando el cingulo del talón aislado. Existe, del mismo modo que en el M¹, un pequeño cingulo mesiolingual.

P₄: Triangular, con dos raíces, una mesial y otra distal. Con una sola cúspide, ligeramente desplazada hacia la parte mesial. La cara distal de la corona es cóncava, la mesiolabial, plana y la mesiolingual,

fuerntemente cóncava en su parte anterior y convexa en su parte más distal. El cíngulo, fino, bordea sin interrupción el cuello del diente y se ensancha en los ángulos mesiolingual y distolingual.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido, menos abierto que en el primer molar de *R. ferrumequinum*, presenta un pequeño cíngulo lingual. La distancia entre el protocónido y el metacónido es menor que la existente entre el paracónido y el protocónido o que la que separa el metacónido del paracónido. El paráfido presenta una marcada escotadura. Paracónido aproximadamente la mitad de alto que el protocónido. El metacónido sobrepasa la mitad de la altura del protocónido. Paracónido, metacónido y entocónido, alineados en vista oclusal. Hipocónúlido más labial que el entocónido. Entrocristida doblemente curva. El cíngulo labial es fino y de gros regular.

M₂: Nyctalodonto. El trigónido está más cerrado que en el primer molar, de modo que de las tres cúspides de éste, las más próximas son el paracónido y el metacónido. El cíngulo lingual apenas es perceptible. El metacónido sobrepasa ampliamente la mitad de la altura del protocónido; entocónido y paracónido aproximadamente de la misma altura. Los restantes caracteres, como en el primer molar.

M₃: Nyctalodonto. Trigónido aún más cerrado que en el segundo molar. Protocónido más bajo que en el *M₂*. Paracónido sólo ligeramente más bajo que el metacónido y algo más alto que el entocónido. El talónido está reducido debido a la localización más labial del entocónido. El cíngulo en el margen distal del talónido no se encuentra reducido

DISCUSIÓN

La morfología del material descrito corresponde a la de un *Rhinolophus* de pequeña talla, coincidiendo tanto en morfología como en talla con la especie *R. hipposideros*. En ninguno de los dos aspectos se diferencia el material fósil descrito de la especie actual, aunque los caninos y molares superiores parecen algo más robustos y los molares inferiores más largos y estrechos que los de la especie en la actualidad.

TOPAL (1975) describe en Osztramos 1 y 9, del Plioceno Medio, en Hungría, una especie pequeña de *Rhinolophus*, llamada *R. variabilis*. Presenta algunos caracteres diferentes con respecto a la especie actual, junto con algunos aspectos primitivos. Las piezas dentarias anteriores en *R. variabilis* son de mayor tamaño que en *R. hipposideros*; el canino superior es más fuerte y más ancho; el tamaño del P² es igual o mayor; el cíngulo anterior del P¹ más débil que en los ejemplares actuales, y su talón, más desarollado. Los molares superiores son asimismo algo mayores y algún M³ presenta una longitud menos reducida. Los dientes inferiores anteriores son también mayores, especialmente el canino y los pre-

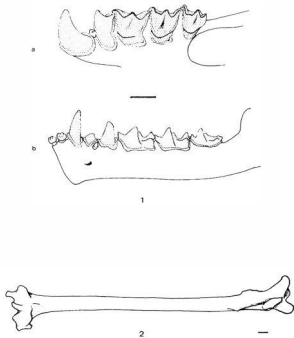


FIGURA 25. *Rhinolophus mehelyi*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: húmero izquierdo (RE-8)



FIGURA 26. *Rhinolophus mehelyi*. 1: C¹ derecho, vista lingual (a), labial (b) y oclusal (c) (CAR-356). 2: P⁴ izquierdo, vista oclusal (a), lingual (b) y labial (c) (RE-63). 3: M² izquierdo (CAR-413). *Rhinolophus euryale* mehelyi. 4: M³ izquierdo (CAR-36)

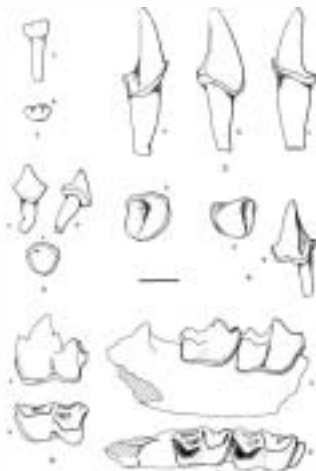


FIGURA 27. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. 1: I₃ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (RE-28). 2: C₁ derecho, vistas labial (a), distal (b), lingual (c) y oclusal (d) (CAR-530). 3: P₂ izquierdo, vistas labial (a), proximal (b) y oclusal (c) (RE-46). 4: P₄ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (AT-169). 5: M₁ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-297). 6: M₂M₃ derechos, vista labial (a) y oclusal (c) (RE-6).

molares; el canino inferior es más largo que ancho, con el margen posterior casi recto. El P₂ en todos los ejemplares fósiles de esta especie es mayor que en los individuos actuales. *R. variabilis* presenta la misma longitud en los molares inferiores que en *R. hipposideros*, pero A₁ es mayor y A₂ menor. En este trabajo Topal sugiere la posibilidad de que *R. variabilis* constituya el antecesor de *R. hipposideros*, pues las diferencias observadas son casi exclusivamente referentes a la talla. En este caso, la línea de *R. hipposideros* presentaría una tendencia hacia la disminución de talla. En el Pleistoceno Medio en Hungría, el material fósil de *R. hipposideros* no presenta diferencias con el material actual. El material holoceno de Kisköhát tampoco presenta diferencias de talla (KORDOS, 1973).

El único P₄ de nuestro material no presenta desgaste en la parte distal como muestra con frecuencia *R. variabilis*. Esto es indicativo de una mayor comprensión de la serie dentaria, que evita este tipo de desgaste y constituye un carácter más evolucionado.

R. hipposideros ha sido citado en el Pleistoceno Inferior en Europa en Hundsheim (RABEDER, 1972) y Ghar Dalam (STORCH, 1974). En el Pleistoceno Medio se encuentra en Hundsheim (RABEDER, 1972), Tarkó y Uppony (JANOSSY, 1962, 1968), en Ghar Dalam (STORCH, 1974) y en la isla de Menorca (REUMER, 1982). En el Pleistoceno Superior está presente en l'Hortus (JULLIEN, 1972a), en Fontéchevade (SCHREUDER, 1959) y en Süttö (TOPAL, 1981). Los datos holocenos de esta especie provienen de Duža Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983), Sudslavice (HORAČEK, 1979), Istállóskó (TOPAL, 1959), Kisköhát (KORDOS, 1975), y Ghar Dalam (STORCH, 1974).

R. hipposideros en la actualidad está asociado primariamente a zonas rocosas (KOWALSKI, 1981). En verano se pueden encontrar pequeñas colonias de hembras en cuevas y áticos con temperaturas elevadas. También se puede encontrar algún macho solitario, aunque la mayoría de los machos durante el verano se refugian más frecuentemente solos en huecos de rocas, cuevas y similares. En invierno las colonias están compuestas por individuos de ambos sexos, a veces hasta un centenar, y se encuentran siempre en cuevas con una

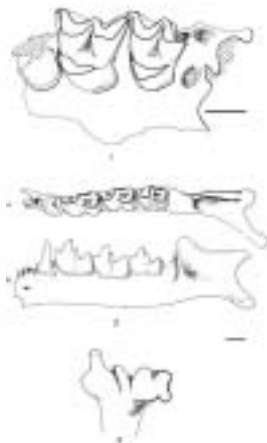


FIGURA 28. *Rhinolophus mehelyi* de la Unión. 1: maxilar izquierdo con M¹M² (LU-27) 2: mandíbula izquierda con P₄M₃ vista oclusal (a) y labial (b) (LU-66). 3: epifisis distal de húmero derecho (LU-13).

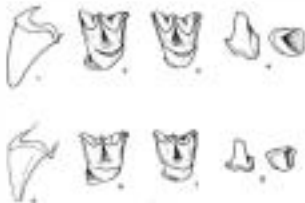


FIGURA 28. Diferencias en la morfología de la dentición de los C^1 (1-2), M^1 (3-5), M^2 (6-7) y P_1 (8-10) de *R. mellei* (1-5) y *R. euryale* (34-6).

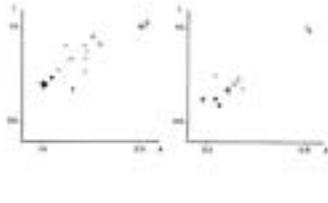
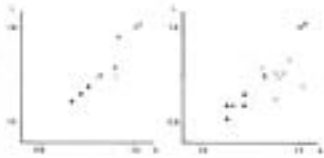


FIGURA 31. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. Dispersión de las medidas de P_1 , L_1 , C_1 y M_2 . (\square = *R. mellei* actual; \bullet = *R. euryale* actual.)

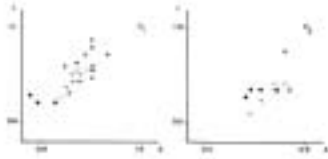


FIGURA 32. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. Dispersión de las medidas de P_2 , L_2 , C_2 y M_1 . (\square = *R. mellei* actual; \bullet = *R. euryale* actual.)

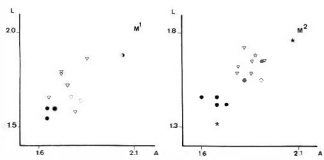


FIGURA 30. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. Dispersión de las medidas de C^2 , P^1 , M^1 y M^2 . (\square = *R. mehelyi* actual; \bullet = *R. euryale* actual.)

temperatura entre 2° y 14° C. Los *R. appropinquatus* no migran grandes distancias. Su comportamiento es fundamentalmente solitario, los individuos suelen encontrarse aislados, formando grupos tan sólo durante la cría y la lactancia, y aun así estos grupos son poco numerosos (DE MAZ, 1984). Es de las especies más frecuentes en las cuevas (ILLIUS, 1972) y se le ha encontrado asociado a *Rhinolophus blaszquezianus* y a *Myotis myotis* (CASCINO y SALAZ, 1978).

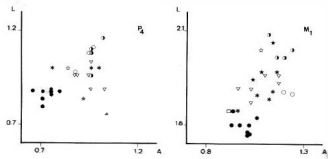


FIGURA 33. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. Dispersión de las medidas de P_3 , L_3 , C_3 y M_2 . (\square = *R. mellei* actual; \bullet = *R. euryale* actual.)

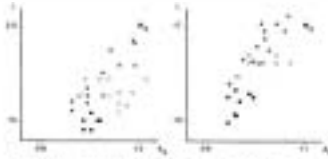


FIGURA 34. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. Dispersión de las medidas de P_4 , L_4 , C_4 y M_3 . (\square = *R. mellei* actual; \bullet = *R. euryale* actual.)

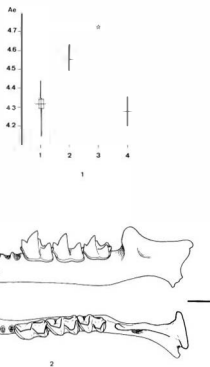


FIGURA 33. *Rhinolophus euryale/mehelyi*. 1: medidas de las anchuras de los humeros (1: *R. mehelyi* actual. 2: La Unión. 3: Atapuerca. 4: *R. euryale* actual). 2: *Rhinolophus euryale*, mandíbula de La Sarsa.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En el sur de Europa, desde Portugal hasta Grecia; hacia el norte, hasta Hungría y Francia central (Fig. 34).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Talla mediana. Longitud del antebrazo: entre 44,6 y 49 mm; longitud condilobasal del cráneo: entre 16,4 y 18 mm; mandíbula: de 12 a 13 mm de longitud; serie dentaria superior: entre 6,2 y 6,6 mm. Silla con los bordes laterales rectos y paralelos; proyección conectiva formando una punta alta y aguda; hoja ancha en la base y gradualmente estrechada hacia el ápice; el premolar maxilar grande (P^4): separado del canino por un pequeño espacio en el que se encuentra el diminuto P^2 . Longitud de la primera falange del cuarto dedo: ligeramente mayor que un tercio de la longitud de la segunda. Longitud condilobasal del cráneo: 16,4-18 mm; longitud del antebrazo: 44,6 a 49 mm. (Modificado de MILLER, 1912).

Material

Atapuerca: 1P₄

La Carihuela: 1M[♀], 1P₄

El Reguerillo: 1C[♂], 3P₄, 2H

La Sarsa: 1M₁ M₂ M₃.

Rhinolophus euryale BLASIUS, 1853

- 1853 *Rhinolophus euryale* BLASIUS, *Wiegmann's Archiv. für Naturgesch.*, 1 pág. 49.
- 1957 *Rhinolophus euryale* BLASIUS, *Saugethiere Deutschlands*, pág. 35.
- 1878 *Rhinolophus euryale* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 116
- 1910 *Rhinolophus euryale* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 5-7.
- 1912 *Rhinolophus euryale* BLASIUS, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 155-159.
- 1914 *Rhinolophus euryale* BLASIUS, CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 82-85.
- 1934 *Rhinolophus euryale praeglacialis* n. subsp., KORMOS, *Föld. Köz. (Geol. Mitteil.)*, 64, págs. 313-314.
- 1973 *Rhinolophus* cf. *euryale* (BLASIUS), RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.*, XI, pág. 6.
- 1979 *Rhinolophus* cf. *neglectus* HELLER, 1936, SULIMSKI *et al.*, *Acta Pal. Pol.*, 24(3), pág. 390.
- 1981 *Rhinolophus euryale* BLASIUS, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 10, págs. 66, 67.
- 1982 *Rhinolophus* cf. *euryale* BLASIUS, 1853, WOLOSZYN, *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria) Final Report*. pág. 41.



FIGURA 34. *Rhinolophus euryale*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

DESCRIPCIÓN

C²: Robusto, de contorno trapezoidal. La raíz forma un marcado ángulo con la corona. La cara lingual, casi imperceptiblemente cóncava, es la de mayor superficie y está provista de un pequeño talón. La cara mesiolabial es ligeramente convexa y menor que la distolabial, claramente cóncava y provista de un surco longitudinal junto a la unión con la mesiolabial. El filo posterior delimitado por la cara lingual y la distolabial no es tan agudo como en *R. ferrumequinum*. El cíngulo, desprovisto de abultamientos, es continuo y alcanza su máximo grosor en la parte más mesial y en la mitad anterior de su cara lingual, a partir de la cual se vuelve fino bruscamente. En esta zona se observa en vista oclusal una leve escotadura.

M²: Contorno vagamente triangular. Talón presente, pero prácticamente reducido a un mayor desarrollo del cíngulo en la base distal del protocono. Parastilo bien desarrollado, formando un ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y en línea con la postmetacresta. Las crestas anteriores del paracono y del metacono son más cortas que las respectivas crestas posteriores; esto, unido a la V más cerrada que dibujan las crestas del metacono, hace que el ectolofos sea marcadamente asimétrico. Metacono más alto y robusto que el paracono, diferencia que se acentúa con el desgaste. Protocono en situación anterior. La postprotocresta se une al cíngulo distal. El cíngulo del talón está aislado y no se une al cíngulo distal. Presenta un pequeño cíngulo aislado en la base anterolingual del protocono.

P₄: Base de contorno trapezoidal. La única cúspide se alza en el centro de la corona y tiene un aspecto grácil. La corona presenta dos caras: la anterior es convexa en las zonas lingual y mesial, pero en la parte labial presenta una ligera concavidad en su mitad anterior; la mitad posterior de dicha parte es, por el contrario, convexa. La cara distal es ligeramente cóncava. El cíngulo es fino y desaparece en la mitad distal de la cara lingual. En el margen anterior se observa en vista oclusal una plataforma cingular con un ángulo dirigido anterior y lingualmente. En vista labial, el cíngulo dibuja hacia las raíces dos convexidades de altura similar.

Mandíbula: La altura máxima del proceso coronoide es sólo algo mayor que la del proceso articular. Incisura sigmoidea superior, cóncava en su tercio anterior y recta en la parte restante. Proceso angular muy alargado. Cresta masetérica poco marcada. El foramen mandibular es posterior a la proyección del punto más alto del proceso coronoide. El foramen mentoniano se encuentra justamente debajo del alveolo del P₂. El mentón se prolonga ligeramente hacia abajo.

Húmero: Proceso estiloide: largo y afilado. La epitroclea está claramente ensanchada. El paso de la tró-

clea al cóndilo está marcado por un profundo surco. El cóndilo está separado del epicóndilo por un surco algo menos profundo que el que separa la tróclea del primero. El cóndilo y el epicóndilo están dirigidos hacia el exterior de la caña. La concavidad del paso del proceso estiloide a la epitroclea es somera.

Rhinolophus mehelyi MATSCHIE, 1901

- 1901 *Rhinolophus mehelyi* MATSCHIE, *Sitz-Ber. Ge-sellsch. Naturforsch. Freunde, Berlin*, pág. 225.
- 1904 *Rhinolophus carpetanus* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.* II, pág. 254.
- 1910 *Rhinolophus euryale mehelyi* y *R. carpetanus*, TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 7-8.
- 1912 *Rhinolophus mehelyi* MATSCHIE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 159-162.
- 1914 *Rhinolophus mehelyi carpetanus* (CABRERA), CABRERA, *Fauna Ibérica, Mamíferos*, pág. 85-87.
- 1974 *Rhinolophus mehelyi mehelyi* MATSCHIE, 1901, STORCH, *Senckenbergiana lethaea*, 55, pág. 414.
- 1974 *Rhinolophus mehelyi birzebbugensis* n. ssp. STORCH, *Senckenbergiana lethaea*, 55, págs. 414, 417, Fig. 14, 15.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En España meridional y central, sur de Francia, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Grecia, sur de Rumania y parte central de Bulgaria y Turquía europea, así como en puntos dispersos en Francia, Italia y Yugoslavia (Fig. 35).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Como *Rhinolophus euryale*, pero de mayor tamaño; expansión nasal: con la lanceta abruptamente estrechada y formando una punta aguda; antitrago relativamente ancho y bajo; cuarto dedo: con la primera falange claramente más larga que un tercio de la segunda; color generalmente más pálido que en *R. euryale*. Longitud del antebrazo: entre 48,6 y 51,4 mm. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

Material

- La Unión: 1M¹; 1M²; 1C; 4P₄; 4M₁; 4M₂; 3M₃; 3 Húmeros.
- El Híguerón: 1P₄
- Atapuerca: 1M²; 2P₄; 1 Húmero.
- Cueva del Agua: 1M²
- La Carihuela: 2C⁵; 1M²

			min.	máx.			
C ^a	La Carihuela	L	3	1,60 - 1,76	1,68		
		A	2	1,20 - 1,22	1,21		
Actual		L	7	1,32 - 1,57	1,454 ± 0,042	0,113	
		A	7	1,01 - 1,28	1,124 ± 0,032	0,087	
M ¹	La Unión	L	1		1,88		
		A	1		2,04		
Actual		L	7	1,48 - 1,71	1,610 ± 0,030	0,082	
		A	7	1,44 - 1,90	1,712 ± 0,052	0,138	
M ²	La Unión	L	—		—		
		A	1		2,00		
	Atapuerca	L	1		1,68		
		A	1		1,88		
	Cueva del Agua	L	1		1,65		
		A	1		1,92		
	La Carihuela	L	1		1,76		
		A	1		2,08		
	Actual		L	7	1,44 - 1,66	1,522 ± 0,031	0,084
			A	7	1,56 - 1,88	1,732 ± 0,039	0,105
C ₁	La Unión	L	1		0,96		
		A	1		1,12		
Actual		L	7	0,76 - 0,81	0,792 ± 0,005	0,015	
		A	7	0,86 - 1,19	1,010 ± 0,046	0,123	
P ₄	La Unión	L	4	0,96 - 1,16	1,075 ± 0,036	0,072	
		A	4	0,96 - 1,02	0,975 ± 0,012	0,025	
	El Higuero	L	1		1,06		
		A	1		1,02		
	Atapuerca	L	2	0,80 - 1,00	0,90		
		A	2	0,84 - 0,92	0,88		
	Actual		L	7	0,84 - 1,09	0,958 ± 0,035	0,094
			A	7	0,80 - 1,09	0,934 ± 0,039	0,105
	M ₁	La Unión	L	4	1,96 - 2,08	2,000 ± 0,024	0,048
			A ₁	4	1,06 - 1,12	1,085 ± 0,017	0,035
A ₂			4	1,12 - 1,24	1,180 ± 0,022	0,044	
Actual			L	7	1,56 - 1,90	1,727 ± 0,041	0,109
			A ₁	7	0,88 - 1,26	1,104 ± 0,049	0,132
			A ₂	7	0,92 - 1,33	1,140 ± 0,062	0,166
M ₂	La Unión	L	4	1,80 - 1,92	1,860 ± 0,030	0,060	
		A ₁	4	1,08 - 1,16	1,130 ± 0,015	0,030	
		A ₂	4	1,20 - 1,28	1,260 ± 0,017	0,034	
	Actual		L	7	1,48 - 1,66	1,588 ± 0,028	0,076
			A ₁	7	0,88 - 1,23	1,075 ± 0,048	0,129
			A ₂	7	1,00 - 1,32	1,162 ± 0,045	0,121

		n	mín.	-	máx.	s	on	
M ₃	La Unión	↓	3	1,58	-	1,76	1,673	
		A ₁	3	1,08	-	1,12	1,093	
		A ₂	3	0,92	-	1,02	0,980	
	Actual	↓	7	1,40	-	1,61	1,497 ± 0,029	0,077
		A ₁	7	0,84	-	1,19	1,017 ± 0,050	0,133
		A ₂	7	0,76	-	1,05	0,902 ± 0,039	0,105
H	La Unión	A _e	3	4,50	-	4,64	4,566	
	Atapuerca	A _e	1				4,72	



FIGURA 35. *Rhinolophus mehelyi*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

DESCRIPCIÓN

C^o: Como en *R. euryale*, pero sin surco longitudinal en la cara labial y, en general, de mayor talla, aunque las tallas de los *R. mehelyi* pequeños se solapan con las de los *R. euryale* grandes.

M¹: Contorno subcuadrado. Talón triangular y menos desarrollado que en *R. ferrumequinum*. Parastilo bien desarrollado, formando ángulo con el ectolofa;

metastilo menos desarrollado y recto. Las crestas anteriores del paracono y del metacono son más cortas que sus respectivas crestas anteriores y forman de este modo un ectolofa asimétrico. El paracono es ligeramente más bajo que el metacono. Protocono muy lingual y mesial. La postprotocresta se dirige hacia el cíngulo distal, uniéndose a él en el único ejemplar. El cíngulo mesial es continuo con la preprotocresta. Existe un pequeño cíngulo aislado en la base mesial del protocono. El cíngulo del talón es grueso y siempre está aislado del cíngulo distal, tanto si la postprotocresta se une a éste como si no.

M²: Como en *R. euryale*, pero se diferencia de éste en la forma del contorno distal del diente, que presenta una concavidad menos fuerte y más lingual que en *R. euryale*.

P₂: Como en *R. euryale*, pero con un aspecto más robusto. La plataforma cingular anterior es más ancha y redondeada que en *R. euryale*. El cíngulo presenta en vista labial las dos convexidades, pero la distal es más ancha y más baja que la proximal y la concavidad que las separa es menos profunda.

Mandíbula: Como en *R. euryale*, pero de mayor talla; foramen mentoniano: algo anterior al alveolo del P₂.

Húmero: Como en *R. euryale*, pero de mayor talla. El paso del proceso estiloides a la epitróclea, más profundo que en *R. euryale*.

Rhinolophus grupo *euryale/mehelyi*

Material

El Higerón: 1I₂; 1C; 1M₁; 2M₃

Las Grajas: 1M₃

Atapuerca: 1M₁

La Carihuela: 1P⁴; 3M³; 4C; 3M₁; 3M₂; 4M₃

El Reguerillo: 1P⁴; 1I₂; 4C; 2P₂; 5M₁; 5M₂; 4M₃

			fi	min.	max.	\bar{x}	cm
P ⁴	La Carihuela	L	1			1,00	
		A	1			1,36	
	El Reguerillo	L	1			1,26	
		A	1			1,52	
	<i>R. euryale</i>	L	6	0,99	1,14	1,066 ± 0,027	0,061
		A	4	1,19	1,35	1,287 ± 0,033	0,067
<i>R. mehelyi</i>	L	7	1,00	1,28	1,100 ± 0,034	0,091	
	A	7	1,14	1,53	1,357 ± 0,041	0,111	
M ³	La Carihuela	L	3	1,18	1,36	1,286	
		A	3	1,66	1,80	1,740	
	<i>R. euryale</i>	L	6	1,03	1,19	1,101 ± 0,026	0,066
		A	6	1,53	1,66	1,593 ± 0,022	0,054
	<i>R. mehelyi</i>	L	7	1,00	1,33	1,172 ± 0,040	0,108
		A	7	1,48	1,78	1,614 ± 0,041	0,109
L ¹	El Higerón	L	1			0,74	
		A	1			0,46	
	El Reguerillo	L	1			0,68	
		A	1			0,40	
	<i>R. euryale</i>	L	3	0,53	0,63	0,613	
		A	3	0,27	0,36	0,320	
<i>R. mehelyi</i>	L	7	0,60	0,71	0,657 ± 0,017	0,045	
	A	7	0,36	0,47	0,421 ± 0,014	0,039	
C ₁	El Higerón	L	1			0,76	
		A	1			1,04	
	La Carihuela	L	4	0,84	1,04	0,940 ± 0,036	0,072
		A	4	1,08	1,24	1,160 ± 0,028	0,056
	El Reguerillo	L	4	0,88	1,00	0,920 ± 0,023	0,046
		A	4	1,02	1,16	1,125 ± 0,030	0,060
<i>R. euryale</i>	L	3	0,72	0,81	0,763		
	A	3	0,85	0,94	0,903		
<i>R. mehelyi</i>	L	7	0,76	0,81	0,792 ± 0,005	0,015	
	A	7	0,86	1,19	1,010 ± 0,046	0,123	
P ₂	El Reguerillo	L	2	0,68	0,88	0,78	
		A	2	0,76	0,80	0,78	
	<i>R. euryale</i>	L	3	0,60	0,67	0,633	
		A	3	0,58	0,67	0,640	
	<i>R. mehelyi</i>	L	7	0,52	0,76	0,648 ± 0,031	0,083
		A	7	0,60	0,88	0,721 ± 0,038	0,102

		n	min.	max.	\bar{x}	sn	
M ₁	El Higuérón	L	1		2,00		
		A ₁	1		1,16		
		A ₂	—		—		
	Atapuerca	L	1		2,00		
		A ₁	1		0,92		
		A ₂	1		1,08		
	La Carihueta	L	3	1,84	2,04	1,92	
		A ₁	3	0,94	1,04	0,99	
		A ₂	3	1,04	1,14	1,08	
	El Reguerillo	L	5	1,68	1,88	1,768 ± 0,029	0,065
		A ₁	5	1,00	1,08	1,020 ± 0,013	0,030
		A ₂	5	0,96	1,16	1,088 ± 0,032	0,072
	<i>R. euryale</i>	L	8	1,61	1,80	1,671 ± 0,022	0,065
		A ₁	8	0,95	1,04	1,008 ± 0,013	0,031
		A ₂	8	0,99	1,04	1,006 ± 0,008	0,018
	<i>R. mehelyi</i>	L	7	1,56	1,90	1,727 ± 0,041	0,109
		A ₁	7	0,88	1,26	1,104 ± 0,049	0,132
		A ₂	7	0,92	1,33	1,140 ± 0,062	0,166
M ₂	La Carihueta	L	3	1,60	1,88	1,720	
		A ₁	3	0,92	1,04	1,973	
		A ₂	3	0,96	1,16	1,050	
	El Reguerillo	L	5	1,56	1,76	1,640 ± 0,029	0,066
		A ₁	5	0,88	1,08	0,968 ± 0,030	0,068
		A ₂	5	0,96	1,12	1,056 ± 0,026	0,059
	<i>R. euryale</i>	L	8	1,48	1,66	1,570 ± 0,018	0,053
		A ₁	8	0,96	1,04	1,012 ± 0,012	0,029
		A ₂	8	0,94	1,04	1,012 ± 0,016	0,036
	<i>R. mehelyi</i>	L	7	1,48	1,66	1,588 ± 0,028	0,076
		A ₁	7	0,88	1,23	1,075 ± 0,048	0,129
		A ₂	7	1,00	1,32	1,162 ± 0,045	0,121
M ₃	El Higuérón	L	2	1,51	1,53	1,520	
		A ₁	2	0,88	0,97	0,925	
		A ₂	1			0,790	
	Las Grajas	L	—			—	
		A ₁	1			0,88	
		A ₂	—			—	
	La Carihueta	L	3	1,60	1,72	1,68	
		A ₁	3	0,96	1,08	1,02 ± 0,022	0,044
		A ₂	3	0,86	0,96	0,90	
	El Reguerillo	L	4	1,40	1,68	1,560 ± 0,050	0,109
		A ₁	4	0,88	1,00	0,950 ± 0,025	0,051
		A ₂	4	0,72	0,90	0,840 ± 0,036	0,073
	<i>R. euryale</i>	L	8	1,30	1,52	1,388 ± 0,021	0,062
		A ₁	8	0,92	0,95	0,934 ± 0,005	0,012
		A ₂	8	0,71	0,76	0,742 ± 0,009	0,022
	<i>R. mehelyi</i>	L	7	1,40	1,61	1,497 ± 0,029	0,077
		A ₁	7	0,84	1,19	1,017 ± 0,050	0,133
		A ₂	7	0,76	1,05	0,902 ± 0,039	0,105

DESCRIPCIÓN

P^4 : Contorno poligonal de cinco caras. El margen labial es recto o bien dibuja una pequeña concavidad hacia la parte posterior; el proximal, el más largo, es recto, aunque puede estar marcada la zona de contacto con el P^2 por una leve concavidad. El paso del lado proximal al lingual es suave, sin marcar ningún ángulo. La parte distal consta de dos lados, de los cuales el distolingual corresponde al talón. Ambos lados se unen formando una concavidad angulosa. El cingulo es continuo en todo el contorno de la pieza, excepto en la zona del estilo distal. En la mitad lingual del margen mesial el cingulo forma una pequeña cúspide accesoria, tempranamente desgastada y a veces difícil de distinguir.

M^3 : Contorno triangular. Las tres raíces se disponen dos en el margen labial y una en el lingual. Talón ausente. Parastilo y crestas del paracono bien desarrollados; premetacresta algo reducida; postmetacresta muy reducida; metastilo ausente. En los ejemplares poco desgastados el paracono y el metacono presentan una altura similar; el desgaste, sin embargo, afecta más intensamente al paracono, de modo que en los ejemplares desgastados, el metacono es más alto que el paracono. Debido a la reducción de la parte posterior del diente, el protocono es menos mesial. La postprotocresta acaba en la base distal del metacono. Existe un pequeño cingulo aislado en la base anterior del protocono y otro en su base distal.

I_2 : Contorno ovalado y con una única raíz, ancha y central. Provisto de tres cúspides de desarrollo similar, alineadas longitudinalmente y separadas por valles anchos. El cuello, en vistas labial y lingual, es convexo. En la cúspide central presenta —en ambas caras, labial y lingual— un cingulo que se extiende lateralmente hacia las mitades centrales de las cúspides laterales.

C_1 : Contorno semicircular. La cara curva comprende los lados mesial, labial y lingual; la cara distal es ligeramente cóncava. La corona es algo más alta en su caralabial que en la lingual. Un cingulo fino bordea toda la base de la corona sin interrumpirse, aunque en la zona de contacto con I_2 se estrecha. No presenta cúspides accesorias ni abultamientos o ensanchamientos.

P_2 : Contorno ovalado. La única cúspide presente se encuentra desplazada hacia el margen lingual. La cara labial presenta mayor altura y su superficie es ligeramente convexa. El cingulo, fino, bordea sin discontinuidades ni abultamientos toda la base de la corona.

M_1 : Nyctalodonto. El trigónido, abierto, presenta un pequeño cingulo lingual difícil de distinguir en vista oclusal, especialmente en ejemplares desgastados. El protocónido y el metacónido están muy próximos. El parálofido presenta una escotadura profunda. La

altura del paracónido y del entocónido es aproximadamente un tercio de la del protocónido. La entocrestida es curva; el hipoconúlido es más labial que el entocónido. Las cúspides linguales están alineadas. El cingulo labial es fino y de grosor regular.

M_2 : Nyctalodonto. El trigónido, menos abierto que en el M_1 , presenta igualmente un pequeño cingulo lingual. El protocónido y el metacónido están más distantes que en el primer molar. El parálofido presenta una escotadura menos profunda que en el M_1 . Paracónido y entocónido miden aproximadamente un tercio de la altura del protocónido y el metacónido, casi dos tercios de la misma. Entocrestida curva e hipoconúlido más labial que el entocónido. El metacónido sobrepasa la línea que une el paracónido con el metacónido. El cingulo labial es fino y de grosor regular.

M_3 : Nyctalodonto. Trigónido sin cingulo lingual y algo menos abierto que en el M_2 . Metacónido algo más alto que el entocónido y algo más alto que la mitad del protocónido. Paracónido más bajo que el metacónido. Talónido reducido, fundamentalmente por la localización más labial del entocónido, aunque el hipoconúlido se encuentra ligeramente desplazado en sentido lingual.

DISCUSIÓN

Rhinolophus euryale y *R. mehelyi*, los dos murciélagos de herradura de tamaño intermedio, son

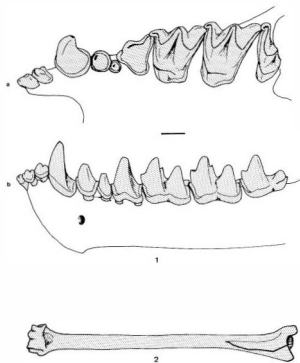


FIGURA 36. *Myotis myotis*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: húmero derecho.

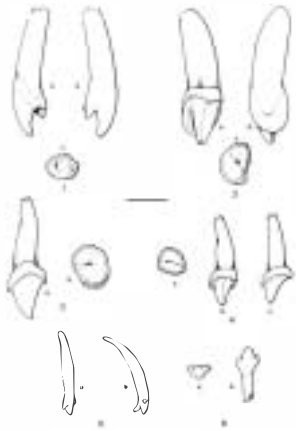


FIGURA 37. *Myotismys blythi*. 1: P¹ izquierdo, vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c) (CAR-15). 2: P² derecho, vista distal (a), proximal (b) y oclusal (c) (CAR-23). 3: P² derecho, vistas labial (a), y oclusal (b) (CAR-45). 4: P³ derecho, vista oclusal (a), distal (b) y labial (c) (CAR-4). 5 y 6: dientes de leche (CAR-230 y CAR-486)

muy similares en talla y morfología, lo cual dificulta su diferenciación. *R. euryale* es de una talla ligeramente inferior a *R. mehelyi*, pero su variabilidad incluye tallas que también entran dentro de la de la otra especie. Este solapamiento afecta también a sus denticiones, que no pueden separarse empleando únicamente criterios métricos. Morfológicamente, la dentición es también muy similar, y al hallarse los dientes aislados, sólo con algunos de ellos se puede distinguir entre las dos especies; tal es el caso de los caninos superiores, los dos primeros molares superiores y el cuarto premolar inferior (Fig. 29). Aun así, estas diferencias son sutiles y en ocasiones también resulta difícil atribuirlos a una especie u otra. Con los húmeros se presenta un problema similar (FELTEN *et al.*, 1973).

El material procedente de La Unión se puede atribuir a *R. mehelyi*. La talla de este material es más bien grande, pero entra dentro de la variabilidad de esta especie en la actualidad y se asemeja mucho a la subespecie descrita por STORCH (1974) en el Pleistoceno Inferior de Malta: *R. mehelyi birzebbuguensis*. Las anchuras de las epifisis de los húmeros

de *R. mehelyi* de La Unión son algo superiores a las de *R. mehelyi* en la actualidad, pero tanto la epifisis como la caña son proporcionalmente más gráciles.

La mandíbula de La Sarsa, por su talla y por la situación del foramen mentoniano, pertenece sin duda alguna a *R. euryale*.

Los primeros restos de *R. euryale* registrados proceden del Plioceno y corresponden a subespecies algo distintas de la actual: *R. euryale* cf. *neglectus* en Polonia (SULIMSKI *et al.*, 1979) y *R. e. praegialis* en Hungría (KORMOS, 1934). Rabeder (RABEDER, 1973) cita la presencia de *R. cf. euryale* en Deutsch-Altenburg 2, del Pleistoceno Inferior. En el Pleistoceno Medio, MEIN (1975) describe la presencia en La Fage de un *Rhinolophus* del grupo *euryale/mehelyi*, señalando varias diferencias morfológicas con respecto a las especies actuales. Así, según MEIN (1975), la base lingual de los caninos superiores presenta un lomo y el borde posterior es muy poco cóncavo, casi recto; el canino y el cuarto premolar superior no están en contacto y el P⁴ presenta un pequeño parastilo que hace que su margen mesial sea sinuoso en vez de recto como en las especies actuales. También se cita *R. euryale* en Las Grajas (SEVILLA, 1983).

En el Pleistoceno Superior, *R. euryale* está citada en L'Hortus (JULLIEN, 1972a), Süttö (TOPAL, 1981) y Bacho-Kiro (WOLOSZYN, 1982), y en el Holoceno, en L'Hortus (JULLIEN, 1972b), Kiskohát (KORDOS, 1975), Ghar Dalam (STORCH, 1974) y El Congosto (ALBERDI *et al.*, 1977).

Las citas de *R. mehelyi* son más escasas: en el Pleistoceno Inferior y en el Pleistoceno Medio en Ghar Dalam (STORCH, 1974), en el Pleistoceno Superior y Holoceno de L'Hortus (JULLIEN, 1972a y b), y en El Congosto (ALBERDI *et al.*, 1977).

R. euryale es una especie gregaria típicamente mediterránea. Se encuentra en cavidades con temperaturas estables y elevada humedad relativa. Puede encontrarse asociada a *R. mehelyi*, confundiendo ambas especies con frecuencia. Estas dos especies tienen una biología y unas costumbres similares a las de *R. hipposideros*, pero son más gregarias. *R. mehelyi* es una especie más termófila que *R. euryale*, que presenta una distribución más amplia.

Familia Vespertilionidae GRAY, 1821

Género *Myotis* KAUP, 1829

1829 *Myotis* KAUP *Entw. Gesch. u. Natürl. Syst. Europ. Thierwelt*, I, pág. 106.

1829 *Nyctactes* KAUP, *Entw. Gesch. u. Natürl. Syst. Europ. Thierwelt*, I, pág. 108.

1830 *Leuconoe* BOIE, *Isis*, pág. 256.

1839 *Vespertilio* KEYSERLING y BLASIUS, *Wiegmann's Archiv. für Naturgesch.*, 1839, I, pág. 306.

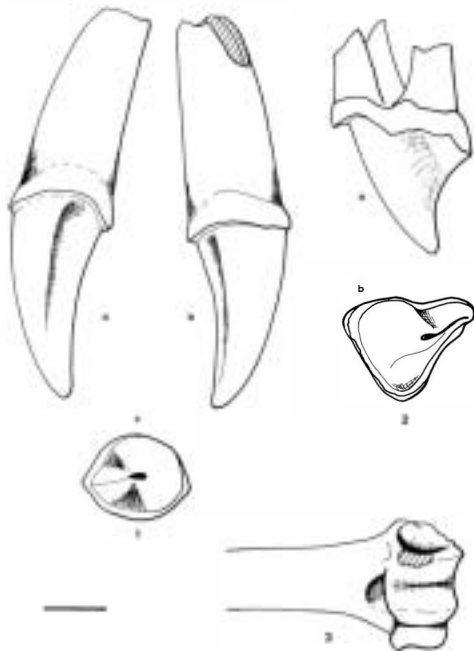


FIGURA 38. *Myotis myotis/blythi*. 1: C² derecho, vista lingual (a), labial (b) y oclusal (c) (CAR-17). 2: P⁴ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-95). 3: epifisis distal de húmero derecho.

1841 *Selysius* BONAPARTE, *Iconogr. Faun. Ital. I, Introd. alla Classe Mamm.*, pág. 3.
 1841 *Capaccinius* BONAPARTE, *Iconogr. Fauna Ital., I, Indice Distrib.*, pág. 1.
 1842 *Trilatitus* GRAY, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, X, pág. 258.
 1849 *Trilatitus* GERVAIS, *Dict. Univ. d'Hist. Nat.*, XIII, pág. 213.
 1857 *Vespertilio* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 78.

1866 *Trilatitus* GRAY, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 3, XVII, pág. 90.
 1867 *Pteropterus* PETERS, *Monatsber. K. preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, pág. 706.
 1878 *Vespertilio* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 284.
 1897 *Myotis* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6, LX, pág. 382.
 1907 *Myotis* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 201.

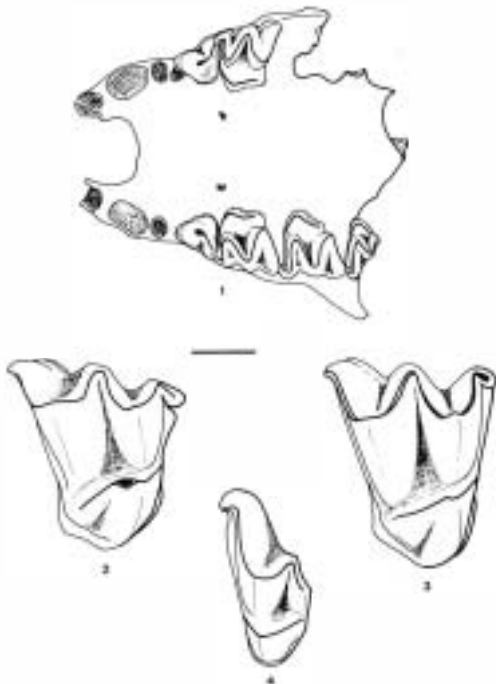


FIGURA 39. *Myotis blythi*. 1: rostro, vista ventral (SR-2). *Myotis myotis/blythi*. 2: M¹ derecho (CAR-173). 3: M² derecho (CAR-20). 4: M³ izquierdo (CAR-55).

1912 *Myotis* KAUP, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 166-169.

1914 *Myotis* KAUP, CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 91-93.

vistas de trago y de antitrago. Cráneo estrecho y alargado, con la caja cerebral medianamente elevada. Premaxilares completamente fusionados al cráneo. (Modificado de MILLER, 1912).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico medianamente ancho, sin excrecencias; frente poco elevada; orejas estrechas y largas, pro-

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\frac{2133}{3133}$. Molares superiores sin

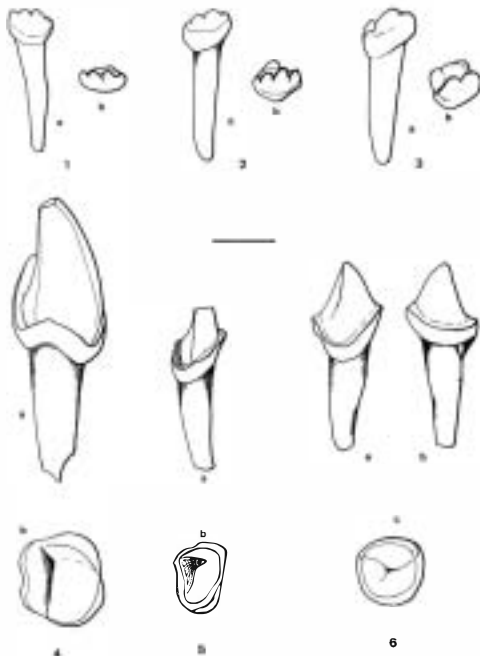


FIGURA 40. *Myotis myotis blythi*. 1: I₁ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (AT-37). 2: I₂ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-3). 3: I₂ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-2). 4: C₁ derecho, vista distal (a) y oclusal (b) (CAR-93). 5: P₂ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-62). 6: P₂ derecho, vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c) (CAR-12)

talón ni hipocono; paralofa y metalofa: presentes en algunas especies; tercer molar superior: con una reducción distal de mediana a intensa, pero siempre con tres comisuras; molares inferiores myotodontos: con cíngulo mediano a grueso.

DISTRIBUCIÓN

En Europa y Asia hasta Japón, Australia y Nue-

vas Hébridias; África; Azores; de Canadá hasta Argentina y Chile; Antillas Menores.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO. (HONACKI *et al.*, 1982)

M. abei YOSHIKURA, 1944
M. adversus (HORSFIELD, 1824)
M. aelleni BAUD, 1979

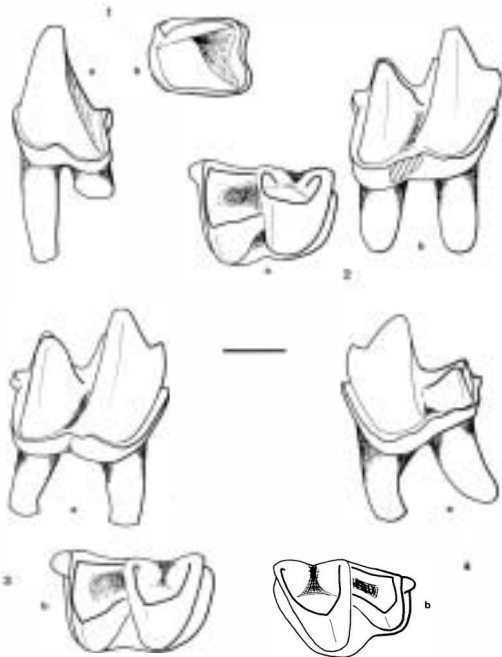


Figura 41. *Myotis myotis blythi*. 1: P₁ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-27). 2: M₁ derecho, vista oclusal (a) y labial (b) (CAR-46). 3: M₂ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-47). 4: M₃ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-103).

M. albescens (GEOFFROY, 1806)
M. altarium (THOMAS, 1911)
M. annectans (DOBSON, 1871)
M. atacemensis (LATASTE, 1892)
M. auriculus BAKER y STAINS, 1955
M. australis (DOBSON, 1878)
M. austroriparius (RHODES, 1897)
M. bechsteini (KUHLE, 1818)
M. blythi (TOMES, 1857)
M. bocagei (PETERS, 1870)

M. brandti (EVERSMANN, 1845)
M. browni TAYLOR, 1934
M. californicus (AUDUBON y BACHMAN, 1842)
M. capaccinii (BONAPARTE, 1837)
M. chiloensis (WATERHOUSE, 1840)
M. chinensis (TOMES, 1857)
M. cobanensis GOODWIN, 1955
M. dasycneme (BOIE, 1825)
M. daubentoni (KUHLE, 1819)
M. dominicensis MILLER, 1902

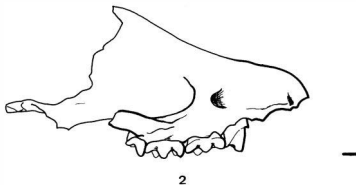
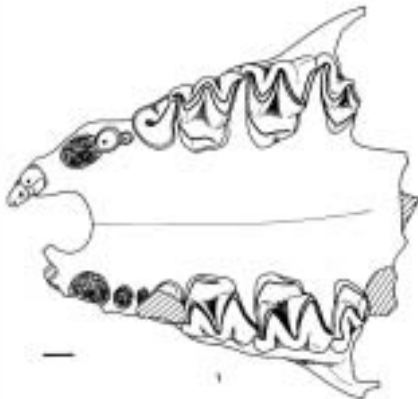


FIGURA 42. *Myotis myotis* de La Unión. 1: rostro, vista central (LU-40). 2: rostro, vista del lateral derecho (LU-39)

M. dryas ANDERSEN, 1907
M. elegans HALL, 1962
M. emarginatus (GEOFFROY, 1806)
M. evotis (ALLEN, 1864)
M. findleyi BOGAN, 1978
M. formosus (HODGSON, 1835)
M. fortidens MILLER y ALLEN, 1928
M. frater ALLEN, 1923
M. goudoti (SMITH, 1834)
M. grisescens HOWELL, 1909

M. hasseltii (TEMMINCK, 1840)
M. herrei TAYLOR, 1934
M. horsfieldii (TEMMINCK, 1840)
M. hosonoi IMAIZUMI, 1954
M. ikonnikovii OIGNEV, 1912
M. insularum (DOBSON, 1878)
M. jeannei TAYLOR, 1934
M. keaysi ALLEN, 1914
M. keenii (MERRIAM, 1895)
M. leibii (AUDUBON y BACHMAN, 1842)

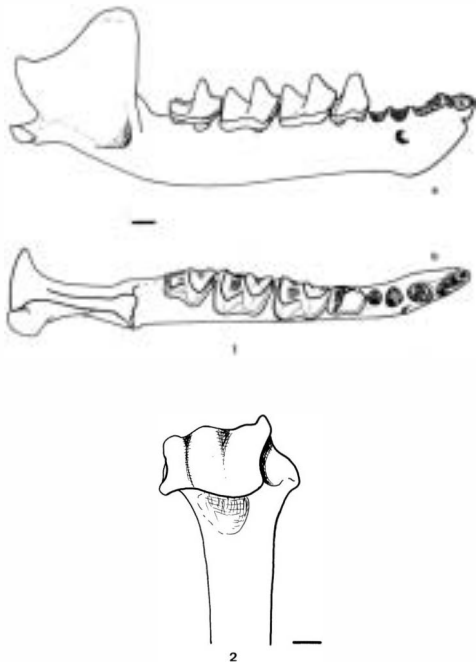


FIGURA 43. *Myotis myotis* de La Unión. 1: mandíbula derecha con P₄-M₃ (LU-26). 2: epifisis distal de húmero izquierdo (LU-53)

M. lesueuri ROBERTS, 1919
M. levis (GEOFFROY, 1824)
M. longipes (DOBSON, 1873)
M. lucifugus (LE CONTE, 1831)
M. macrodactylus (TEMMINCK, 1840)
M. macrotarsus (WATERHOUSE, 1845)
M. martiniquensis LA VAL, 1973
M. milleri ELLIOT, 1903
M. montivagus (DOBSON, 1874)
M. morrisi HILL, 1971

M. muricola (GRAY, 1846)
M. myotis (BORKHAUSEN, 1797)
M. mystacinus (KÜHL, 1819)
M. nathalinae TUPINIER, 1977
M. nattereri (KÜHL, 1818)
M. nesopolus MILLER, 1900
M. nigricans (SCHINZ, 1821)
M. oreias (TEMMINCK, 1840)
M. oxyotus (PETERS, 1867)
M. ozensis IMAIZUMI, 1954



FIGURA 44. M₃ izquierdos de *M. myotis* (a) y *M. blythi* (b)



FIGURA 45. Variabilidad en la forma del cíngulo labial de *M. myotis* (1 y 3) y de *M. blythi* (2 y 4).

- M. sicarius* THOMAS, 1915
- M. siligorensis* (HORSEFIELD, 1855)
- M. simus* THOMAS, 1901
- M. sodalis* MILLER y ALLEN, 1928
- M. stalkerii* THOMAS, 1910
- M. thysanodes* MILLER, 1897
- M. tricolor* (TEMMINCK, 1832)
- M. velifer* (ALLEN, 1890)
- M. vivesi* (MENEGRUX, 1901)
- M. volans* (ALLEN, 1866)
- M. welwitschii* (GRAY, 1866)
- M. yumanensis* (ALLEN, 1864)

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

- M. aemulus* HELLER, 1936
- M. antiquus* GALLARD, 1895
- M. baranensis* KORMOS, 1934
- M. boyeri* MEIN, 1964
- M. danutae* KOWALSKI, 1956
- M. delicatus* HELLER, 1936
- M. elegans* BAUDELLOT, 1972
- M. estramosensis* TOPAL, 1983
- M. exilis* HELLER, 1936
- M. gundersheimensis* HELLER, 1936
- M. helleri* KOWALSKI, 1962
- M. insignis* HELLER, 1936
- M. janossyi* TOPAL, 1983
- M. kretzoi* TOPAL, 1981
- M. misonnei* QUINET, 1965
- M. mixnitzensis* WETTSTEIN, 1923

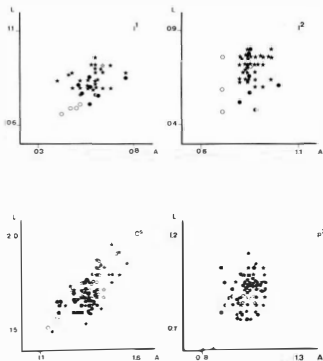


FIGURA 46. *Myotis myotis/blythi*. Dispersión de las medidas de l¹, l², C⁴ y P². (○ = *M. blythi* actual; ● = *M. myotis* actual).

- M. patriciae* TAYLOR, 1934
- M. peninsularis* MILLER, 1898
- M. pequinis* THOMAS, 1908
- M. peshwa* (THOMAS, 1915)
- M. planiceps* BAKER, 1955
- M. pruinus* HOSHIYUKI, 1971
- M. ricketti* (THOMAS, 1894)
- M. ridleyi* THOMAS, 1898
- M. riparius* HANDLEY, 1960
- M. rosseti* (OEY, 1951)
- M. ruber* (GEOFFROY, 1806)
- M. scotti* THOMAS, 1927
- M. seabrai* THOMAS, 1912

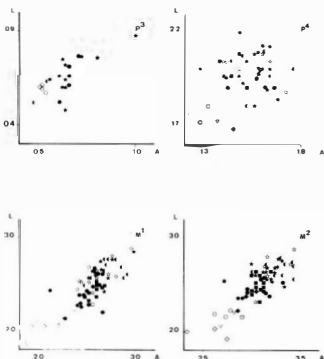


FIGURA 47. *Myotis myotis/blythi*. Dispersión de las medidas de P³, P⁴, M¹ y M². (○ = *M. blythi* actual; ● = *M. myotis* actual).

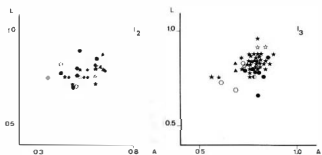
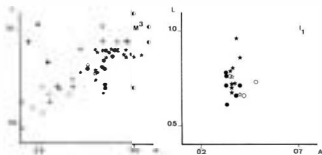


FIGURA 48. *Myotis myotis/blythi*. Dispersión de las medidas de M^3 , I_1 , I_2 e I_3 . (○ = *M. blythi* actual; ● = *M. myotis* actual.)

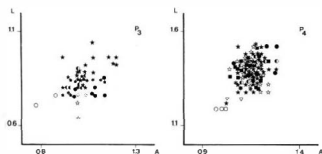
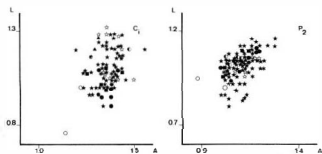


FIGURA 49. *Myotis myotis/blythi*. Dispersión de las medidas de C_1 , P_2 , P_3 y P_4 . (○ = *M. blythi* actual; ● = *Myotis myotis* actual.)

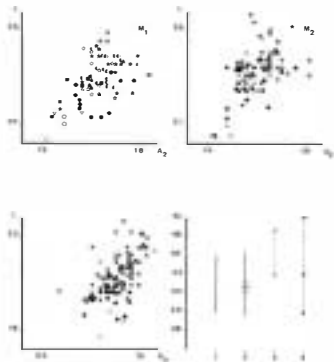


FIGURA 50. *Myotis myotis/blythi*. Dispersión de las medidas de M_1 , M_2 , M_3 y húmeros. (○ = *M. blythi* actual; ● = *M. myotis* actual. 1: ejemplares actuales de las dos especies; 2: La Unión; 3: Atapuerca; 4: La Carriñuela.)

- M. murinoides* (LARTET, 1851)
- M. podlesicensis* KOWALSKI, 1956
- M. praecox* HELLER, 1936
- M. paradaubentoni* TOPAL, 1983
- M. praeivus* HELLER, 1936
- M. rapax* HELLER, 1936
- M. salodorensis* REVILLIOD, 1922
- M. sanctialbani* GAILLARD, 1895
- M. schaubi* KORMOS, 1934
- M. steingeri* KORMOS, 1934
- M. wüsti* KORMOS, 1934

Myotis myotis (BORKHAUSEN, 1797)

- 1775 *Vespertilio murinus* SCHREBER, *Säugethiere*, I, pág. 165.
- 1797 *Vespertilio myotis* BORKHAUSEN, *Deutsche Fauna*, I, pág. 80.
- 1800 *Vespertilio myosotis* BECHSTEIN, *Pennant's Allgemeine Übersicht des Vierfüßigen Thiere*, pág. 632.
- 1801 *Vespertilio myotis* BECHSTEIN, *Gemeinn. Naturgesch. Deutschl.*, I, pág. 1154.
- 1857 *Vespertilio murinus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 82.
- 1878 *Vespertilio murinus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 309.
- 1897 *Myotis myotis* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6, XX, pág. 383.

- 1909 *Myotis myotis* MILLER, *Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli*, N.S. III, 3, pág. 1.
 1912 *Myotis myotis* BORKHAUSEN, MILLER. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 192-199.
 1914 *Myotis myotis* (BORKHAUSEN), CABRERA, *Fauna Ibérica Mamíferos*, págs. 93-97.
 1959 *Myotis myotis*, TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, pág. 217.
 1972 *Myotis myotis* (BORKHAUSEN, 1797), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, págs. 249, 250.
 1975 *Myotis cf. myotis* (BORKHAUSEN, 1797), MEIN, *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 13, pág. 60.
 1983 *Myotis myotis* (BORKHAUSEN, 1797), BOCHENSKI *et al.*, *Prz. Zool.*, 4, págs. 448, 449.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa central y meridional, y en el sur de Inglaterra (Fig. 51).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Es la más grande de las especies europeas que pertenecen al género *Myotis*. Las orejas, moderadamente largas, sobrepasan en unos 5 mm el extremo del hocico cuando se extienden hacia adelante. Espolón formado por una simple curva. El plagiopatagio se extiende hasta la base del dedo externo del pie. Uropatagio sin franja de pelos. Longitud del antebrazo: entre 57 y 64 mm; longitud condilobasal del cráneo: entre 22 y 23,6 mm.

Material

La Unión: 11¹; 1²; 1C³; 3P²; 8P⁴; 10M¹; 9M²; 8M³; 1₂; 1₃; 1C₁; 4P₂; 7P₃; 10P₄; 21M₁; 20M₂; 31M₃; 11 Húmeros.



FIGURA 51. *Myotis myotis*: a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario

Las Grajas: 14M₃
 Atapuerca: 6M₃
 La Carriuela: 21M₃
 El Reguerillo: 7M₃

Medidas

		mín.		máx.			
F	La Unión	L	0,76				
	A		0,60				
Actual	L	0,73	0,84	0,801 ± 0,017	0,043		
	A	0,52	0,70	0,588 ± 0,024	0,059		
F	La Unión	L	0,48				
	A		0,88				
Actual	L	0,52	0,84	0,703 ± 0,040	0,099		
	A	0,56	0,91	0,763 ± 0,044	0,111		
C ^a	La Unión	L	1,80				
	A		1,38				
Actual	L	1,64	1,82	1,768 ± 0,026	0,064		
	A	1,26	1,47	1,388 ± 0,030	0,074		

Medidas

			mín.	máx.		on
P ²	La Unión	L	0,84	0,88	0,866	
		A	0,92	0,96	0,946	
	Actual	L	0,77	0,91	0,845 ± 0,020	0,051
		A	1,04	1,19	1,111 ± 0,021	0,052
P ³	La Unión	L	0,52	0,64	0,58	
		A	0,48	0,56	0,52	
	Actual	L	0,56	0,84	0,708 ± 0,038	0,097
		A	0,63	0,77	0,693 ± 0,024	0,059
P ⁴	La Unión	L	1,80	2,08	1,990 ± 0,031	0,088
		A	1,44	1,84	1,611 ± 0,051	0,136
	Actual	L	1,75	2,17	2,020 ± 0,055	0,136
		A	1,38	1,82	1,576 ± 0,064	0,157
M ¹	La Unión	L	2,48	2,76	2,652 ± 0,029	0,094
		A	2,48	2,92	2,726 ± 0,042	0,135
	Actual	L	2,47	2,80	2,628 ± 0,043	0,107
		A	2,61	2,87	2,715 ± 0,044	0,111
M ²	La Unión	L	2,56	2,76	2,671 ± 0,020	0,061
		A	3,04	3,44	3,297 ± 0,041	0,125
	Actual	L	2,38	2,66	2,528 ± 0,037	0,092
		A	3,15	3,50	3,315 ± 0,052	0,129
M ³	La Unión	L	1,80	2,20	2,035 ± 0,039	0,113
		A	2,84	3,08	2,980 ± 0,027	0,077
	Actual	L	1,75	2,17	1,905 ± 0,057	1,141
		A	2,59	3,01	2,831 ± 0,051	0,125
I ₂	La Unión	L			0,80	
		A			0,64	
	Actual	L	0,71	0,84	0,776 ± 0,020	0,049
		A	0,47	0,56	0,533 ± 0,015	0,038
I ₁	La Unión	L			0,76	
		A			0,78	
	Actual	L	0,66	0,91	0,798 ± 0,031	0,078
		A	0,70	0,84	0,810 ± 0,020	0,051
C ₁	La Unión	L			1,20	
		A			1,48	
	Actual	L	0,98	1,26	1,111 ± 0,046	0,113
		A	1,38	1,47	1,420 ± 0,014	0,036
P ₂	La Unión	L	1,00	1,04	1,030 ± 0,008	0,017
		A	1,04	1,12	1,070 ± 0,016	0,033
	Actual	L	0,91	1,09	1,021 ± 0,024	0,059
		A	1,12	1,26	1,190 ± 0,023	0,057

Medidas

		#	min.	—	máx.	#	on
P ₃	La Unión	L 7	0,80	—	0,90	0,834 ± 0,015	0,041
		A 7	0,94	—	1,04	0,994 ± 0,011	0,031
	Actual	L 8	0,70	—	0,84	0,786 ± 0,019	0,048
		A 8	1,08	—	1,12	1,108 ± 0,006	0,016
P ₄	La Unión	L 10	1,32	—	1,48	1,404 ± 0,015	0,048
		A 10	1,08	—	1,28	1,160 ± 0,017	0,056
	Actual	L 8	1,40	—	1,54	1,481 ± 0,025	0,062
		A 8	1,19	—	1,33	1,246 ± 0,020	0,051
M ₁	La Unión	L 21	2,20	—	2,44	2,291 ± 0,015	0,073
		A ₁ 20	1,24	—	1,56	1,316 ± 0,016	0,076
		A ₂ 21	1,52	—	1,72	1,634 ± 0,013	0,062
	Actual	L 8	2,17	—	2,31	2,256 ± 0,017	0,043
		A ₁ 8	1,36	—	1,61	1,460 ± 0,036	0,090
		A ₂ 8	1,61	—	1,89	1,728 ± 0,039	0,096
M ₂	La Unión	L 29	2,32	—	2,68	2,437 ± 0,014	0,079
		A ₁ 30	1,36	—	1,76	1,556 ± 0,016	0,089
		A ₂ 29	1,58	—	1,92	1,715 ± 0,013	0,074
	Actual	L 8	2,33	—	2,45	2,376 ± 0,015	0,038
		A ₁ 8	1,47	—	1,75	1,603 ± 0,043	0,107
		A ₂ 8	1,68	—	1,89	1,756 ± 0,030	0,075
M ₃	La Unión	L 30	2,00	—	2,38	2,134 ± 0,015	0,083
		A ₁ 31	1,32	—	1,60	1,438 ± 0,013	0,074
		A ₂ 30	1,84	—	1,16	0,960 ± 0,011	0,065
	Las Grajas	L 13	1,88	—	2,12	1,993 ± 0,016	0,060
		A ₁ 14	1,24	—	1,52	1,337 ± 0,020	0,078
		A ₂ 12	0,72	—	0,92	0,823 ± 0,019	0,066
	Atapuerca	L 8	2,00	—	2,22	2,130 ± 0,030	0,074
		A ₁ 8	1,28	—	1,40	1,360 ± 0,016	0,040
		A ₂ 8	0,76	—	1,08	0,837 ± 0,043	0,106
	La Carihueta	L 19	1,96	—	2,32	2,102 ± 0,022	0,096
		A ₁ 21	1,36	—	1,58	1,448 ± 0,014	0,068
		A ₂ 19	0,59	—	1,00	0,877 ± 0,020	0,091
	El Reguerillo	L 7	1,96	—	2,32	2,114 ± 0,043	0,115
		A ₁ 7	1,32	—	1,40	1,360 ± 0,011	0,030
		A ₂ 7	0,72	—	0,94	0,825 ± 0,025	0,068
	Actual	L 8	1,89	—	2,10	2,048 ± 0,032	0,079
		A ₁ 8	1,40	—	1,68	1,450 ± 0,042	0,103
		A ₂ 8	0,63	—	0,87	0,796 ± 0,032	0,080
La Unión Medidas craneales		Cl 3	5,40	—	5,70	5,583	
		AC 3	6,00	—	6,65	6,350	
		AM 1				9,65	
		LM 7	5,95	—	6,15	6,078 ± 0,027	0,074
La Unión Medidas mandibulares		LC 15	17,45	—	18,70	18,250 ± 0,089	0,348
		LA 12	17,50	—	18,80	18,441 ± 0,097	0,339
		SC 1				10,4	
		SM 20	6,30	—	7,0	6,640 ± 0,033	0,150
H	La Unión	Ae 11	3,96	—	4,64	4,265 ± 0,062	0,208

DESCRIPCIÓN

M₂: Myotodonto. Trigónido más cerrado que en el segundo molar y sin cíngulo lingual. El metaconídeo es más alto que el entocónido y que el paracónido, que son de altura similar. La entocréstida es recta y está ligeramente reducida en longitud. El entocónido está situado más labialmente que en los molares anteriores y el hipocónido, más lingualmente, de modo que el talónido se encuentra reducido. Índice de reducción del talónido: igual o inferior a 0,45. El cíngulo es grueso e irregular.

Myotis blythi (TOMES, 1857)

- 1857 *Vespertilio blythi*, TOMES, *Proc. Zool. Soc. London*, 25, pág. 53.
 1885 *Vespertilio oxygnathus* MONTICELLI, *Ann. Acad. O. Costa de Aspir. Nat.*, I, pág. 82.
 1909 *Myotis oxygnathus* MILLER, *Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli, N.S.*, III, 3, pág. 1.
 1910 *Myotis myotis oxygnathus* TROUËSSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 32.
 1912 *Myotis oxygnathus* MONTICELLI, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 199-201.
 1972 *Myotis oxygnathus* (MONTICELLI, 1885), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, pág. 249.
 1973 *Myotis oxygnathus* (MONTICELLI, 1885), RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.* págs. 5, 6, 9, 10.
 1974 *Myotis blythi* (TOMES, 1857), STORCH, *Senskenbergiana Lethaea*, 55, págs. 419-422.
 1981 *Myotis blythi* TOMES, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 10, pág. 68.
 1982 *Myotis blythi oxygnathus* (MONTICELLI, 1885),

WOLOSZYŃ, *Excavation in the Bacho-Kiro Cave (Bulgaria). Final Report.* pág. 42.

1983 *Myotis cf. blythi* (TOMES, 1857), TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 11, pág. 52.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa meridional, principalmente en las zonas mediterráneas bajas, y en la mayoría de las islas mediterráneas. (Fig. 52).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Similar a *M. myotis*, pero más pequeño y con orejas más cortas y estrechas.

Material

La Sarsa: 2P⁴; 2M¹; 1M² (1 cráneo).

Myotis grupo *myotis/blythi*

MATERIAL

Prádena: 1P²

Las Yedras: 1C³

Guardo: 2C³; 2P²; 1P⁴; 1I₃; 1C₁; 3P₂; 1P₃

El Higerón: 1C³; 1I₃; 2C₁

Las Grajas: 15C³; 4P²; 4P⁴; 14M¹; 15M²; 4M³; 5C₁; 4P₂; 15P₄; 10M₁; 17M₂

Medidas

			min.	—	máx.		on
P ⁴	La Sarsa	L	1,80	—	1,92	1,86	
		A	1,16	—	1,32	1,24	
	Actual	L	1,68	—	1,89	1,755 ± 0,026	0,065
		A	1,19	—	1,40	1,280 ± 0,030	0,074
M ¹	La Sarsa	L	2,20	—	2,28	2,24	
		A	2,36	—	2,56	2,46	
	Actual	L	2,09	—	2,45	2,203 ± 0,049	0,121
		A	2,09	—	2,38	2,285 ± 0,036	0,090
M ²	La Sarsa	L				2,16	
		A				2,90	
	Actual	L	2,17	—	2,31	2,225 ± 0,018	0,045
		A	2,61	—	2,94	2,791 ± 0,042	0,104

		n	mín.	máx.			
C ⁵	Las Yedras	L	1		1,78		
		A	1		1,28		
	Guardo	L	2	1,64	1,76	1,70	
		A	2			1,36	
	El Higuerón	L	1			1,52	
		A	1			1,20	
	Las Grajas	L	15	1,60	1,72	1,624 ± 0,010	0,042
		A	15	1,20	1,40	1,324 ± 0,015	0,060
	Atapuerca	L	17	1,64	1,92	1,748 ± 0,017	0,072
		A	17	1,32	1,52	1,391 ± 0,010	0,045
	La Carihuela	L	38	1,50	1,96	1,734 ± 0,015	0,097
		A	32	1,56	1,16	1,382 ± 0,015	0,085
	El Reguerillo	L	1			1,72	
		A	1			1,40	
<i>M. myotis</i>	L	6	1,64	1,82	1,768 ± 0,026	0,064	
	A	6	1,26	1,47	1,388 ± 0,030	0,074	
<i>M. blythi</i>	L	6	1,47	1,75	1,620 ± 0,035	0,087	
	A	6	1,12	1,26	1,213 ± 0,021	0,052	
P ²	Prádena	L	1		0,86		
		A	1		0,92		
	Guardo	L	2	0,92	0,96	0,94	
		A	2	0,92	0,96	0,94	
	Las Grajas	L	4	0,80	1,00	0,910 ± 0,038	0,076
		A	4	1,00	1,04	1,020 ± 0,010	0,020
	Atapuerca	L	6	0,84	0,92	0,873 ± 0,011	0,027
		A	6	1,00	1,20	1,066 ± 0,027	0,067
	C. del Agua	L	2	0,77	0,79	0,780	
		A	2	1,00	1,09	1,045	
	La Carihuela	L	40	0,76	1,12	0,917 ± 0,013	0,084
		A	41	0,96	1,16	1,053 ± 0,007	0,049
	El Reguerillo	L	5	0,94	1,00	0,964	
		A	4	1,04	1,08	1,055	
<i>M. myotis</i>	L	6	0,72	0,91	0,845 ± 0,020	0,051	
	A	6	1,04	1,19	1,111 ± 0,021	0,052	
<i>M. blythi</i>	L	6	0,63	0,77	0,710 ± 0,018	0,046	
	A	6	0,77	0,91	0,835 ± 0,017	0,043	
P ³	La Carihuela	L	8	0,48	0,88	0,698 ± 0,043	0,114
		A	8	0,63	1,00	0,713 ± 0,045	0,121
	El Reguerillo	L	2	0,60	0,64	0,620	
		A	2	0,56	0,64	0,600	
	<i>M. myotis</i>	L	6	0,56	0,84	0,708 ± 0,038	0,097
		A	6	0,63	0,77	0,693 ± 0,024	0,059
<i>M. blythi</i>	L	6	0,52	0,63	0,573 ± 0,014	0,036	
	A	6	0,49	0,56	0,530 ± 0,012	0,031	

		n	min.	máx.	\bar{x}	on		
P ⁴	Guardo	L	1			2,02		
		A						
	Las Grajas	L	3	1,92	2,08	1,986		
		A	8	1,44	1,56	1,480 ± 0,024	0,048	
	Atapuerca	L	10	1,88	2,12	2,036 ± 0,019	0,063	
		A	7	1,40	1,72	1,542 ± 0,042	0,112	
	La Carihuela	L	24	1,80	2,20	1,982 ± 0,019	0,096	
		A	19	1,28	1,68	1,528 ± 0,024	0,105	
	El Reguerillo	L	3	2,00	2,12	2,040		
		A	8	1,44	1,60	1,560 ± 0,034	0,069	
	<i>M. myotis</i>	L	8	1,75	2,17	2,020 ± 0,055	0,136	
		A	6	1,38	1,82	1,576 ± 0,064	0,157	
	<i>M. blythi</i>	L	8	1,68	1,89	1,755 ± 0,026	0,065	
		A	8	1,19	1,40	1,280 ± 0,030	0,074	
	M ¹	Las Grajas	L	14	2,36	2,64	2,441 ± 0,022	0,085
			A	11	2,48	2,68	2,578 ± 0,017	0,057
		Atapuerca	L	14	2,40	2,88	2,578 ± 0,034	0,130
			A	13	2,40	2,96	2,615 ± 0,043	0,156
C. del Agua		L	2	2,27	2,43	2,350		
		A	2	2,13	2,40	2,265		
La Carihuela		L	9	2,41	2,88	2,650 ± 0,046	0,139	
		A	9	2,52	2,98	2,706 ± 0,046	0,140	
El Reguerillo		L	3	2,56	2,78	2,693		
		A	2	2,60	2,64	2,620		
<i>M. myotis</i>		L	6	2,47	2,80	2,628 ± 0,043	0,107	
		A	8	2,61	2,87	2,715 ± 0,044	0,111	
<i>M. blythi</i>		L	8	2,09	2,45	2,203 ± 0,049	0,121	
		A	6	2,09	2,38	2,285 ± 0,036	0,090	
M ²		Las Grajas	L	13	2,32	2,64	2,501 ± 0,025	0,093
			A	15	2,92	3,20	3,066 ± 0,017	0,067
		Atapuerca	L	7	2,32	2,88	2,640 ± 0,066	0,177
			A	6	3,04	3,44	3,226 ± 0,058	0,143
	C. del Agua	L	2	2,36	2,54	2,45		
		A	2	2,72	2,86	2,79		
	La Carihuela	L	13	2,48	2,78	2,646 ± 0,023	0,080	
		A	14	3,00	3,34	3,230 ± 0,028	0,103	
	El Reguerillo	L	2	2,54	2,64	2,590		
		A	2	3,20	3,24	3,220		
	<i>M. myotis</i>	L	8	2,38	2,66	2,528 ± 0,037	0,092	
		A	8	3,15	3,50	3,315 ± 0,052	0,129	
	<i>M. blythi</i>	L	8	2,17	2,31	2,225 ± 0,018	0,045	
		A	8	2,61	2,94	2,791 ± 0,042	0,104	

Medidas

		n	min.	+	máx.	\bar{x}	var.	
M ³	Las Grajas	L	3	1,76	+	1,84	1,800	
		A	4	2,52	+	2,68	2,580 ± 0,030	0,060
	Atapuerca	L	3	1,88	+	1,96	1,920	
		A	4	2,76	+	2,96	2,820 ± 0,041	0,082
	C. del Agua	L	1			2,04		
		A	1			2,45		
M ³	La Carihuela	L	21	1,72	+	2,04	1,910 ± 0,022	0,099
		A	20	2,56	+	3,04	2,812 ± 0,030	0,132
	El Reguerillo	L	3	1,96	+	2,04	2,00	
		A	3	2,84	+	2,96	2,92	
	<i>M. myotis</i>	L	6	1,75	+	2,17	1,905 ± 0,057	0,141
		A	6	2,59	+	3,01	2,831 ± 0,051	0,125
	<i>M. blythi</i>	L	6	1,69	+	2,03	1,821 ± 0,045	0,112
		A	6	2,45	+	2,66	2,570 ± 0,033	0,083
	Atapuerca	L	2	0,68	+	0,76	0,72	
		A	2	0,36	+	0,40	0,38	
	La Carihuela	L	7	0,68	+	0,96	0,802 ± 0,044	0,108
		A	7	0,36	+	0,40	0,368 ± 0,005	0,014
M ³	El Reguerillo	L	1			0,72		
		A	1			0,36		
	<i>M. myotis</i>	L	6	0,63	+	0,77	0,713 ± 0,019	0,047
		A	6	0,33	+	0,42	0,370 ± 0,014	0,036
	<i>M. blythi</i>	L	6	0,70	+	0,80	0,743 ± 0,014	0,036
		A	6	0,23	+	0,42	0,330 ± 0,024	0,060
	Atapuerca	L	3	0,76	+	0,80	0,773	
		A	3	0,52	+	0,60	0,573	
	La Carihuela	L	11	0,72	+	0,88	0,777 ± 0,013	0,042
		A	11	0,44	+	0,65	0,550 ± 0,067	0,067
M ³	El Reguerillo	L	2	0,80	+	0,82	0,810	
		A	2	0,60	+	0,64	0,620	
	<i>M. myotis</i>	L	6	0,71	+	0,84	0,776 ± 0,020	0,049
		A	6	0,47	+	0,56	0,533 ± 0,015	0,038
	<i>M. blythi</i>	L	6	0,70	+	0,84	0,780 ± 0,019	0,048
		A	6	0,35	+	0,63	0,495 ± 0,035	0,087

		n	mín.	–	máx.	s	on
Guardo	L	1				0,80	
	A	1				0,80	
El Higuero	L	2	0,79	–	0,83	0,81	
	A	2				0,69	
Atapuerca	L	3	0,80	–	0,92	0,880	
	A	3	0,72	–	0,84	0,786	
La Carihuela	L	30	0,76	–	0,96	0,838 ± 0,007	0,043
	A	30	0,56	–	1,12	0,789 ± 0,016	0,087
El Reguerillo	L	3	0,80	–	0,86	0,820	
	A	3	0,72	–	0,80	0,773	
<i>M. myotis</i>	L	8	0,66	–	0,91	0,798 ± 0,031	0,078
	A	8	0,70	–	0,84	0,810 ± 0,020	0,051
<i>M. blythi</i>	L	4	0,70	–	0,77	0,733 ± 0,011	0,028
	A	5	0,61	–	0,77	0,708 ± 0,027	0,067
Guardo	L	1				0,96	
	A	1				1,32	
El Higuero	L	2	1,20	–	1,26	1,23	
	A	2	1,30	–	1,32	1,31	
Las Grajas	L	5	1,00	–	1,08	1,048 ± 0,017	0,039
	A	5	1,28	–	1,44	1,360 ± 0,022	0,050
Atapuerca	L	11	1,04	–	1,32	1,160 ± 0,032	0,107
	A	11	1,04	–	1,50	1,360 ± 0,033	0,112
C. del Agua	L	2	1,04	–	1,16	1,10	
	A	2	1,28	–	1,36	1,32	
La Carihuela	L	48	0,90	–	1,36	1,111 ± 0,014	0,103
	A	49	1,12	–	1,56	1,360 ± 0,010	0,074
El Reguerillo	L	6	1,08	–	1,20	1,140 ± 0,020	0,050
	A	6	1,36	–	1,44	1,400 ± 0,013	0,032
<i>M. myotis</i>	L	6	0,98	–	1,26	1,111 ± 0,046	0,113
	A	6	1,38	–	1,47	1,420 ± 0,014	0,036
<i>M. blythi</i>	L	6	0,76	–	1,05	0,966 ± 0,042	0,105
	A	6	1,14	–	1,26	1,228 ± 0,019	0,047

Medidas

			min.	máx.			
P ₂	Guardo	L	3	0,92	1,04	1,00	
		A	3	1,04	1,12	1,086	
	Las Grajas	L	4	0,96	1,08	1,090 ± 0,038	0,076
		A	4	1,04	1,16	1,090 ± 0,025	0,051
	Atapuerca	L	7	0,96	1,06	1,014 ± 0,011	0,031
		A	7	1,08	1,18	1,134 ± 0,011	0,031
	La Carihuela	L	61	0,80	1,16	1,007 ± 0,011	0,086
		A	61	1,00	1,28	1,107 ± 0,008	0,064
	El Reguerillo	L	5	0,96	1,08	1,008 ± 0,020	0,046
		A	5	1,04	1,20	1,112 ± 0,028	0,064
	<i>M. myotis</i>	L	8	0,91	1,09	1,021 ± 0,024	0,059
		A	8	1,12	1,26	1,190 ± 0,023	0,057
	<i>M. blythi</i>	L	4	0,84	0,98	0,898 ± 0,021	0,053
		A	4	0,88	0,98	0,938 ± 0,014	0,035
P ₃	Guardo	L	1			0,76	
		A	1			0,96	
	Atapuerca	L	4	0,64	0,76	0,720 ± 0,024	0,048
		A	4	1,00	1,04	1,010 ± 0,008	0,017
	La Carihuela	L	26	0,76	1,04	0,871 ± 0,012	0,066
		A	26	0,92	1,20	1,041 ± 0,016	0,082
	El Reguerillo	L	4	0,76	0,84	0,810 ± 0,016	0,033
		A	4	0,96	1,12	1,040 ± 0,031	0,063
	<i>M. myotis</i>	L	6	0,70	0,84	0,786 ± 0,019	0,048
		A	6	1,08	1,12	1,108 ± 0,006	0,016
<i>M. blythi</i>	L	4	0,56	0,76	0,675 ± 0,025	0,063	
	A	4	0,77	0,98	0,881 ± 0,026	0,065	
P ₄	Las Grajas	L	15	1,32	1,52	1,394 ± 0,012	0,050
		A	15	1,04	1,24	1,142 ± 0,012	0,049
	Atapuerca	L	20	1,28	1,52	1,388 ± 0,014	0,064
		A	20	1,04	1,24	1,153 ± 0,010	0,047
	C. del Agua	L	2	1,31	1,36	1,335	
		A	2	1,09	1,18	1,135	
	La Carihuela	L	33	1,22	1,52	1,389 ± 0,012	0,070
		A	33	1,02	1,28	1,160 ± 0,009	0,053
	El Reguerillo	L	6	1,30	1,52	1,386 ± 0,032	0,079
		A	6	1,08	1,20	1,145 ± 0,014	0,036
	<i>M. myotis</i>	L	6	1,40	1,54	1,481 ± 0,025	0,062
		A	6	1,19	1,33	1,246 ± 0,020	0,051
	<i>M. blythi</i>	L	6	1,05	1,19	1,131 ± 0,025	0,062
		A	6	0,98	1,05	1,021 ± 0,012	0,031

		n	min.	+	máx.	\bar{x}	SE	
M ₁	Las Grajas	L	9	2,04	+	2,24	2,168 ± 0,025	0,077
		A ₁	10	1,12	+	1,36	1,278 ± 0,023	0,075
		A ₂	10	1,36	+	1,60	1,512 ± 0,024	0,079
	Atapuerca	L	10	2,14	+	2,40	2,258 ± 0,028	0,089
		A ₁	10	1,20	+	1,44	1,328 ± 0,023	0,075
		A ₂	10	1,52	+	1,76	1,592 ± 0,022	0,071
	C. del Agua	L	1				2,130	
		A ₁	2	1,22	+	1,25	1,235	
		A ₂	2	1,50	+	1,54	1,520	
	La Carihuela	L	21	2,08	+	2,48	2,299 ± 0,023	0,107
		A ₁	20	1,20	+	1,62	1,431 ± 0,024	0,109
		A ₂	22	1,40	+	1,77	1,624 ± 0,017	0,080
	El Reguerillo	L	2	1,32	+	2,36	2,340	
		A ₁	2	1,52	+	1,72	1,620	
		A ₂	2	1,76	+	1,80	1,780	
	<i>M. myotis</i>	L	6	2,17	+	2,31	2,256 ± 0,017	0,043
		A ₁	6	1,36	+	1,61	1,460 ± 0,036	0,090
		A ₂	6	1,61	+	1,89	1,728 ± 0,039	0,096
<i>M. blythi</i>	L	6	1,90	+	2,10	2,008 ± 0,025	0,063	
	A ₁	6	1,14	+	1,47	1,333 ± 0,049	0,122	
	A ₂	6	1,33	+	1,68	1,545 ± 0,053	0,130	
M ₂	Las Grajas	L	15	2,04	+	2,40	2,320 ± 0,023	0,092
		A ₁	17	1,24	+	1,60	1,437 ± 0,018	0,078
		A ₂	16	1,44	+	1,68	1,582 ± 0,019	0,066
	Atapuerca	L	10	2,28	+	2,56	2,408 ± 0,031	0,100
		A ₁	11	1,40	+	1,60	1,476 ± 0,020	0,067
		A ₂	9	1,56	+	1,72	1,646 ± 0,016	0,051
	C. del Agua	L	2	2,13	+	2,40	2,265	
		A ₁	2	1,27	+	1,36	1,315	
		A ₂	2				1,50	
	La Carihuela	L	11	2,20	+	2,62	2,398 ± 0,034	0,115
		A ₁	11	1,32	+	1,69	1,544 ± 0,029	0,098
		A ₂	10	1,58	+	1,84	1,686 ± 0,027	0,087
	El Reguerillo	L	4	2,40	+	2,64	2,510 ± 0,047	0,095
		A ₁	4	1,36	+	1,84	1,550 ± 0,088	0,177
		A ₂	4	1,56	+	1,78	1,665 ± 0,039	0,079
	<i>M. myotis</i>	L	6	2,33	+	2,45	2,376 ± 0,015	0,038
		A ₁	6	1,47	+	1,75	1,603 ± 0,043	0,107
		A ₂	6	1,68	+	1,89	1,756 ± 0,030	0,075
<i>M. blythi</i>	L	6	2,03	+	2,10	2,071 ± 0,011	0,029	
	A ₁	6	1,33	+	1,61	1,470 ± 0,036	0,090	
	A ₂	6	1,40	+	1,68	1,576 ± 0,048	0,119	
H	Atapuerca	Ae	2	4,40	+	4,84	4,62	
	La Carihuela	Ae	3	4,00	+	5,00	4,47	

DESCRIPCIÓN

*I*¹: Contorno ovalado, más largo que ancho. Provisto de 3 cúspides. La más mesial es la más desarrollada y ocupa algo más de la mitad de la corona. Las otras dos cúspides están localizadas en la parte distal de la corona, siendo la lingual mayor que la labial. Las caras mesial y labial están provistas de un cíngulo poco marcado.

*I*²: Contorno ovalado; más ancho que largo. Provisto de una cúspide principal localizada mesial y labialmente, y una pequeña cúspide accesoria localizada mesial y lingualmente. Un cíngulo neto bordea toda la pieza. El cíngulo en la cara mesial se levanta hacia el ápice de la cúspide.

*C*⁶: Contorno ovalado. Los ejes de la raíz y de la corona forman un pequeño ángulo entre sí. Las caras labial y lingual no están delimitadas mesialmente por una arista, pero sí distalmente, aunque ésta es roma. La cara labial es convexa en los dos tercios anteriores y en el tercio posterior presenta una concavidad de desarrollo variable. La cara lingual, en su parte anterior, es algo menos convexa que la labial y distalmente presenta una concavidad que ocupa de dos tercios a la mitad de la cara. El cíngulo es grueso y algo irregular.

*P*²: Contorno ovalado. Provisto de una sola raíz. La única cúspide se alza en el centro de la corona o se halla ligeramente desplazada hacia el margen mesial. Del ápice de la cúspide parte una arista hacia el cíngulo distal. Un cíngulo continuo y de grosor irregular bordea toda la pieza, estrechándose en la zona de presión con el canino.

*P*³: Contorno bastante irregular, que varía de subtriangular a ovalado. Pequeño, casi la mitad en tamaño que el *P*². Presenta una única raíz y una única cúspide situada en el margen mesial de la corona. Una arista une la cúspide al cíngulo distal. Presenta un cíngulo continuo de grosor irregular y enormemente reducido en la zona de contacto con *P*².

*P*⁴: Contorno triangular. La cara labial es convexa en su mitad mesial y cóncava en la mitad distal; la cara mesiolingual es más o menos recta y la distolingual es suavemente cóncava. Una única cúspide presente, muy robusta y localizada hacia el ángulo mesiolabial. La cresta posterior dibuja una concavidad hacia la cara labial. El cíngulo es continuo en todo el contorno de la pieza excepto en el ángulo distolabial. Presenta un pequeño engrosamiento en el ángulo mesiolabial.

*M*¹: Contorno subcuadrado. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y ligeramente incurvado. Ectolofio asimétrico, debido a la menor longitud de la preparacresta en relación con la de la postmetacresta. Metacono más alto que el paracono. Protocono desplazado hacia el margen mesial. Sin paralofo ni metalofo. Metacónulo presente. La postprotocresta

no se une al cíngulo distal. Este último se une al cíngulo lingual y desaparece en la base del protocono. Existe un cíngulo aislado en la base mesial del protocono. Hay, asimismo, cíngulo lingual en el paraflexo, a la altura de la preparacresta, y en el metaflexo, a la altura de la postmetacresta.

*M*²: Contorno subrectangular. Parastilo menos desarrollado que en el *M*¹ y también en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado que el parastilo y ligeramente incurvado. Ectolofio casi simétrico; únicamente la postmetacresta es ligeramente más larga. Metacono más alto que el paracono. Protocono igual de mesial que en el primer molar. Sin paralofo ni metalofo. Metacónulo presente. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. El cíngulo presenta las mismas características que en el *M*¹.

*M*³: Contorno triangular, con la parte posterior muy reducida. Provisto de tres raíces: una labial, otra lingual y la tercera, distal. Parastilo bien desarrollado; preparacresta algo alargada, postparacresta y premetacresta muy reducidas; postmetacresta y metastilo ausentes. Metacono reducido y más bajo que el paracono. El cíngulo mesial se prolonga en la preprotocresta; la postprotocresta acaba en la base del metacono. Existe un pequeño cíngulo aislado en la base mesial del protocono y otro en la base distal. Un reborde cíngular corre desde el parastilo al mesostilo.

*I*₁: Contorno alargado en sentido mesio-distal. Provisto de cuatro cúspides alineadas longitudinalmente. Las dos centrales son las que alcanzan mayor desarrollo y están separadas entre sí por un valle más profundo que los que las separan de las cúspides laterales. La cúspide más distal es muy pequeña. Existe un débil cíngulo labial.

*I*₂: Contorno ovalado; provisto de cinco cúspides, cuatro de ellas alineadas longitudinalmente. La quinta está situada en la base lingual de la tercera cúspide. Al igual que en el *I*₁, de las cuatro cúspides labiales las dos centrales son las más desarrolladas y están separadas por un valle más profundo; la más distal es, asimismo, la menos desarrollada. Existe también un débil cíngulo labial.

*I*₃: Contorno trapezoidal. Provisto de cuatro cúspides, de las cuales la más desarrollada es la mesiolabial; le siguen en desarrollo las dos cúspides linguales. La de menor desarrollo es la mediodistal. Existe un pequeño cíngulo labial en la parte de la cúspide mayor.

*C*₁: Contorno semicircular. Provisto de una única cúspide de tres caras. Las caras mesial y labial son convexas, y la distal es ligeramente cóncava. El cíngulo, grueso y algo irregular, es continuo excepto en el punto más mesial, que corresponde a la zona de contacto con el tercer incisivo. No presenta cúspides accesorias ni engrosamientos importantes.

P_2 : Contorno ovalado; provisto de una única cúspide, algo desplazada hacia el margen lingual de la corona. El cingulo es continuo, con un ligero engrosamiento mediomesial y otro mediocistal, puntos en los que a su vez se estrecha en vista oclusal. La anchura máxima del cingulo se localiza en los puntos más labial y más lingual.

P_3 : Contorno ovalado; de anchura similar a la del segundo premolar, pero mucho más corto. La única cúspide está más desplazada hacia el margen lingual que en el P_2 . El cingulo es continuo y de características similares a las del que ciñe el premolar anterior.

P_4 : Contorno rectangular o subrectangular; provisto de dos raíces, una mesial y otra distal, y de una única cúspide, algo desplazada hacia el margen mesial. La cara labial de la corona es ligeramente convexa; la distal, algo cóncava; y la lingual es cóncava hacia el margen mesial y convexa en su parte distal. Un cingulo grueso y algo irregular bordea toda la pieza. Hacia la mitad del margen lingual, el cingulo se estrecha hasta hacerse difícilmente visible en algunos ejemplares.

M_1 : Myotodonto. El trigónido, algo cerrado, carece de cingulo lingual. Protocónido y metacónido están más próximos entre sí que éste último y el paracónido. El paralóido es cóncavo y sin escotadura. El entocónido es más alto que el metacónido y éste, a su vez, más alto que el paracónido. El paracónido es aproximadamente la mitad de alto que el protocónido. La entocréstida es casi recta. La localización del hipocónulido es algo más labial que la del entocónido. Paracónido, metacónido y entocónido alineados. El cingulo es grueso y algo irregular.

M_2 : Myotodonto. El trigónido, más cerrado que en el M_1 , carece de cingulo lingual. La distancia entre el metacónido y el protocónido es mayor que la existente entre el metacónido y el paracónido. El entocónido es más alto que el metacónido y éste, a su vez, más alto que el paracónido. El paracónido es, aproximadamente, la mitad de alto que el protocónido. La entocréstida es casi recta. El hipocónulido es más labial que el entocónido. Paracónido, metacónido y entocónido alineados. El cingulo es grueso e irregular.

Dentición de leche: En el yacimiento de La Carihuela se han recuperado dos dientes de leche pertenecientes a *M. myotis*. Estos se caracterizan por ser trífidos. Uno de ellos presenta una raíz muy larga y curva, con tres cúspides muy divergentes, de desarrollo similar, aunque la central parece ligeramente mayor. Carece de cingulo y es muy similar a los D^2 observados en ejemplares actuales. El otro diente de leche parece mayor; la raíz está fragmentada y posee, asimismo, tres cúspides paralelas, de las cuales la central es mucho mayor que las laterales. Esta morfología se asemeja a la de los dientes de leche inferiores —excluidos los de los incisivos, que

presentan una morfología distinta— y posiblemente corresponda al canino o premolar.

Mandíbula: La altura del proceso coronoideo es muy superior a la del proceso articular. La incisura sigmoidea superior es convexa en su tercio anterior y cóncava en los dos tercios posteriores, acentuándose la concavidad hacia el proceso articular. El proceso angular es ancho y corto. La cresta maseterica está bien marcada. El foramen mentoniano está situado entre los alveolos del canino y del segundo premolar, aunque algo más próximo a éste último. El mentón no se prolonga prácticamente hacia abajo.

Húmero: Proceso estiloides muy reducido, pero visible en vista posterior. Epitróclea poco ensanchada. El paso de la tróclea al cóndilo es casi recto. El cóndilo está próximo al epicóndilo y el surco que separa a ambos es poco profundo. Los húmeros de *M. myotis* y de *M. blythi* no presentan diferencias morfológicas y el criterio métrico no sirve para atribuir a una u otra especie los húmeros aislados, salvo en casos extremos, debido al gran solapamiento de las distribuciones de las medidas del ancho epifisario (Ae) de ambas especies.

DISCUSIÓN

M. myotis y *M. blythi* son las dos especies más grandes del género *Myotis* en Europa y sus restos son relativamente abundantes durante el Cuaternario. Estas dos especies son muy características y fáciles de diferenciar de otras especies europeas de gran tamaño; sin embargo, entre ellas dos la separación es enormemente difícil debido a su casi total semejanza morfológica y al gran solapamiento de sus tallas, especialmente si lo que se trata de separar son dientes aislados. Los cráneos son sólo ligeramente distintos en talla, aunque el de *M. blythi* es más alargado y su cresta sagital está menos desarrollada; por otro lado, los premolares y el tercer molar son menores en *M. myotis*. Durante mucho tiempo la relación taxonómica entre las dos especies ha sido objeto de discusión, habiéndose considerado a *Myotis blythi* desde sinónimo de *M. myotis* —es decir, una subespecie de éste—, hasta una especie distinta de ésta y también de *M. blythi* de la India, su localidad típica. Lo más aceptado en la actualidad es que se trata de una especie distinta de *M. myotis* y una subespecie de *M. blythi*, siendo conocidos los ejemplares europeos como *M. blythi oxygnathus* (TOPAL y TUSNADY, 1963; TOPAL, 1971).

Cuando se consideran los dientes aislados, el único elemento posible de diferenciar es el M_3 , cuyo talónido se encuentra más reducido en *M. myotis* que en *M. blythi* (Fig. 44). Esta diferencia, señalada por TOPAL y TUSNADY (1963) y por KOWALSKI (1981), fue la empleada por MEIN (1975) como criterio para identificar como *M. cf. myotis* el material de una de las especies más frecuentes en la Fage. Este mismo

autor emplea como criterio diferenciador la forma del cingulo lingual en el P_4 en vista labial, pero nuestras observaciones de material actual de estas dos especies parecen indicar que la variabilidad en este carácter es semejante en ambas (Fig. 45). Por tanto, la reducción del talónido en el M_3 parece ser el mejor criterio, con unos valores inferiores a 0,45 en *M. myotis* y superiores en *M. blythi*. Casi todos los M_3 del material fósil estudiado presentan valores de *M. myotis* y en los pocos casos en que la reducción del talónido muestra valores superiores a 0,45, la longitud del M_3 es superior a la variabilidad de *M. blythi*, en cambio, entra en la de *M. myotis*, por lo que han sido igualmente atribuidos a ésta última.

El *Myotis* del yacimiento de La Unión ha sido identificado como *M. myotis* al no presentar diferencias morfológicas con esta especie y entrar sus medidas, a pesar de ser relativamente grandes, dentro de los límites superiores de variabilidad de la especie en la actualidad. El *rostrum* de La Sarsa, por el contrario, es sin duda alguna de *M. blythi*, pues su pequeña talla, y los M_1 , que no alcanzan los límites inferiores de variabilidad de *M. myotis*, entran plenamente dentro de los de la especie a que ha sido atribuida.

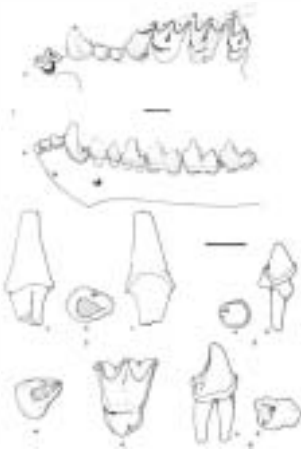


FIGURA 53. *Myotis bechsteini*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C_2^2 izquierdo, vista labial (a), oclusal (b) y lingual (c) (LG-26). 3: P_2 derecho, vista oclusal (a) y labial (b) (GU-27). 4: P_4^4 izquierdo (LG-7). 5: M_2^2 izquierdo (CAR-83). 6: P_4^4 derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (RE-59).

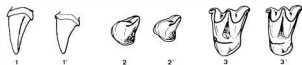


FIGURA 54. Diferencias en los C_2^2 (1 y 1'), P_2^2 (2 y 2') y M_2^2 (3 y 3') de *M. bechsteini* (1, 2, 3) y *M. nattereri* (1', 2', 3').

Tanto el resto del material, constituido por piezas dentarias aisladas, como los húmeros han sido descritos como pertenecientes al grupo de especies *Myotis myotis/blythi*.

Myotis cf. blythi de Osztromos 9 y 13 (Plioceno Medio) constituyen los restos fósiles más antiguos citados de esta especie (TOPAL, 1983). En el Pleistoceno Inferior de Deutsch Altenburg 2, 7 y 8, RABEDER (1973) cita la presencia de *Myotis oxygnathus* (sinónimo de *M. blythi*). En el Pleistoceno Medio, esta misma especie está citada en Hundsheim (RABEDER, 1973) y *Myotis cf. myotis*, en La Fage (MEIN, 1975). Los restos de estas especies en el Pleistoceno Superior son ya abundantes: *M. blythi* en Suttó (TOPAL, 1981) y Bacho-Kiro (WOLOSZYN, 1982); *M. myotis* en Cova Negra (PÉREZ-RIPOLL, 1977) y Fontchevade (SCHREUDER, 1959); y tanto *M. myotis* como *M. blythi* en L'Hortus (JULLIEN, 1972 a). En el Holoceno hay restos de *M. blythi* en Ghar Daliam (STORCH, 1974) y de *M. myotis* en Istalloskö (TOPAL, 1959), Sudslavice (HORACEK, 1979), Duža Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983) y El Congosto (ALBERDI *et al.*, 1977); de *Myotis* grupo *myotis/blythi* hay también restos en el Holoceno de L'Hortus (JULLIEN, 1972b).

En vista de que los datos más antiguos conocidos de las dos especies en Europa parecen corresponder a *M. blythi*, diversos autores han sugerido la posibilidad de que esta especie fuera la predominante durante el Pleistoceno Inferior y Medio, y de que *M. myotis* no apareciera hasta el Pleistoceno Superior (WOLOSZYN, 1982 y TOPAL, 1963). Sin embargo, la presencia de *Myotis myotis* en La Unión indica que, al menos en España, esta especie se encontraba ya en Europa desde el Pleistoceno Inferior. Las tallas en general elevadas de las piezas dentarias estudiadas, así como el grado de reducción del talónido de los M_3 , sugiere que *Myotis myotis* era muy abundante durante el Pleistoceno Medio y Superior y, posiblemente, formaba ya colonias mixtas con *M. blythi*, como en la actualidad, siendo ésta última aparentemente menos abundante.

M. myotis se distribuye actualmente tanto en zonas montañosas como en llanuras y asentamientos humanos. En verano forma colonias de cría en refugios de origen antrópico fundamentalmente. En invierno se lo puede encontrar, ya se trate de individuos aislados o de colonias, en cuevas y sótanos de temperatura elevada, alta humedad relativa y calma absoluta. Sus refugios de verano y de invierno suelen distar varios cientos de kilómetros. En las monta-

ñas, esta especie sobrepasa ligeramente el límite de los bosques. *M. myotis* forma enjambres compactos con individuos de su misma especie o con *Miniopterus schreibersi* durante la reproducción. *M. blythi* es muy semejante en cuanto a hábitos a *M. myotis* y ambas especies se pueden encontrar asociadas en un mismo lugar formando una colonia mixta. *M. blythi* parece presentar, sin embargo, una distribución preferentemente mediterránea (KOWALSKI *et al.*, 1981; DE PAZ, 1984).

Myotis bechsteini (KUHLE, 1818)

- 1818 *Vespertilio bechsteini* KUHLE, *Ann. Wetterau. Gesellsch. Naturk.* IV, pág. 30.
- 1857 *Vespertilio bechsteini* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 85.
- 1878 *Vespertilio bechsteini* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 308.
- 1900 *Myotis bechsteini* MEHELY, *Monogr. Chiropt. Hungariae*, pág. 184.
- 1912 *Myotis bechsteini* KUHLE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 179-184.
- 1914 *Myotis bechsteini* (LEISLER), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 98-100.
- 1959 *Myotis bechsteini*, TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, I 2, págs. 216-217.
- 1962 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), KOWALSKI, *Acta Zool. Cracov.*, VII, 9, págs. 152-153.
- 1963 *Myotis bechsteini robustus* n. ssp. TOPAL, *Ann. hist-natur. Mus. nat. Hung., Miner. Paleontol.*, 55, págs. 146, 148.
- 1964 *Myotis bechsteini* KUHLE, TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, págs. 111-112.
- 1973 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.*, XI, págs. 4, 6, 8, 9, 10.
- 1974 *Myotis bechsteini robustus* TOPAL, 1963, STORCH, *Senckenbergiana lethaea*, 55, págs. 418-419.
- 1975 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), MEIN, *Nouv. Arch. Hist. nat. Lyon*, 13, págs. 62-63.
- 1979 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), SULIMSKI *et al.*, *Acta Paleont. Polonica*, 3, pág. 391.
- 1981 *Myotis bechsteini* KUHLE, TOPAL, *Frag. Min. et Pal.*, 10, págs. 66-70.
- 1982 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), WOLOSZYN, *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report.*, págs. 41-42.
- 1983 *Myotis bechsteini* (KUHLE, 1818), BOCHENSKI *et al.*, *Prz. Zool.*, 4, pág. 449.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

Europa Central, norte de la Península Ibérica, norte de Italia y sur de Inglaterra (Fig. 55).



FIGURA 55. *Myotis bechsteini*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Tamaño algo mayor que *M. nattereri*. Al extenderlas hacia adelante, las orejas sobrepasan en 8 mm el extremo del hocico; el trago es más corto que en *M. nattereri*; pie aproximadamente la mitad de largo que la tibia; el plagiopatagio se extiende hasta la base del dedo más externo. Uropatagio sin franja de pelos. Longitud condilobasal del cráneo; entre 16 y 17 mm; longitud del antebrazo: alrededor de 40 mm.

Material

Prádena: 1P₂
 Guardo: 2P₂
 Las Grajas: 2P^{*}; 1C^{*}
 La Carhuela: 1M²; 1M₃
 El Reguerillo: 1P₄; 1M₁

Medidas

			min.	max.			
C ^s	Las Grajas	L	1		1,20		
		A	1		0,92		
Actual*		L	0,84	1,05	1,118 ± 0,014	0,044	
		A	0,91	1,19	0,886 ± 0,010	0,032	
P ⁴	Las Grajas	L	1		1,20		
		A	2	0,96	1,08	1,02	
Actual*		L	0,91	1,33	1,368 ± 0,011	0,034	
		A	0,91	1,01	0,971 ± 0,011	0,034	
M ²	La Carihuela	L	1		1,52		
		A	1		1,85		
Actual*		L	1,54	1,68	1,610 ± 0,015	0,046	
		A	1,89	1,99	1,940 ± 0,012	0,039	
P ₂	Prádena	L	1		0,75		
		A	1		0,71		
	Guardo	L	2	0,66	0,76	0,71	
		A	2	0,64	0,66	0,65	
Actual*		L	0,70	0,77	0,741 ± 0,009	0,028	
		A	0,63	0,70	0,675 ± 0,009	0,029	
P ₄	El Reguerillo	L	1		1,02		
		A	1		0,76		
Actual*		L	0,91	1,05	0,952 ± 0,015	0,046	
		A	0,73	0,80	0,764 ± 0,006	0,020	
M ₁	El Reguerillo	L	1		1,32		
		A ₁	1		0,84		
		A ₂	1		0,96		
	Actual*		L	1,40	1,54	1,442 ± 0,015	0,046
A ₁			0,91	1,05	0,970 ± 0,013	0,040	
		A ₂	1,01	1,12	1,064 ± 0,011	0,034	
M ₃	La Carihuela	L	1		0,88		
		A ₁	1		0,64		
		A ₂	1		0,64		
	Actual*		L	1,33	1,40	1,356 ± 0,010	0,031
A ₁			0,98	1,05	1,001 ± 0,007	0,022	
		A ₂	0,66	0,77	0,705 ± 0,013	0,041	

* (Datos de Europa Oriental)

DESCRIPCIÓN

C^o: Contorno ovalado. La raíz y la corona no forman casi ángulo. La mitad mesial de la corona es suavemente convexa. En la mitad distal, tanto la cara labial como la lingual son algo cóncavas. La cara labial presenta un surco longitudinal claro. El cíngulo, de grosor regular, es algo convexo en la cara labial y también en la lingual.

P⁴: Contorno triangular. Talón poco desarrollado y desprovisto de cúspide cingular anterior. En el ángulo mesiolabial y hasta la mitad del margen mesial presenta una plataforma cingular. Los márgenes mesial y lingual son suavemente convexos y el distal, suavemente cóncavo y sin escotadura que marque el final del talón. El cíngulo es continuo y sólo se interrumpe en el estilo distal.

M²: Contorno subrectangular. Parastilo: muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta. Metastilo: menos desarrollado y algo curvado. Ectolofos: asimétrico por la mayor longitud de la postmetacresta. Sin paralofo ni metalofo, pero con paracónulo. Paraflejo: con cíngulo en el distal. Protocono: con cíngulo bien desarrollado en su base mesial y cíngulo distal ancho y continuo con el distal del protocono.

P₂: Contorno ovalado, más ancho que largo. Provis- to de una única cúspide algo curvada en sentido dis-

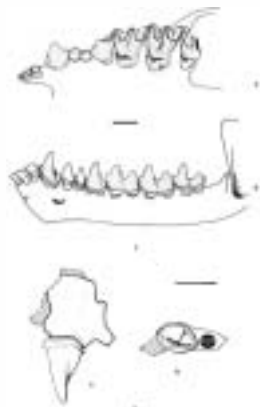


FIGURA 56. *Myotis nattereri*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 1: C^o izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-337).

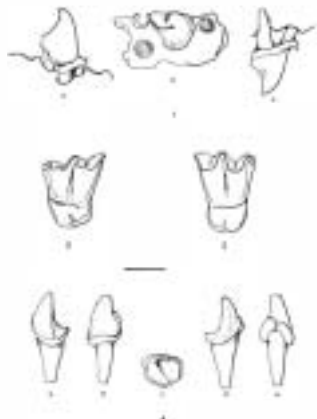


FIGURA 57. *Myotis nattereri*. 1: P⁴ derecho, vista lingual (a), oclusal (b) y labial (c) (CAR-75). 2: M¹ izquierdo (CAR-686). 3: M² derecho (CAR-687). 4: C, izquierdo, vista labial (a), distal (b), oclusal (c), lingual (d) y proximal (e) (CAR-673).

tal y de una única raíz. Cíngulo continuo alrededor de toda la pieza, sin estilos mesial ni distal.

P₂: Contorno entre pentagonal y rectangular, con una única cúspide, provista de tres caras: la labial y la lingual son convexas y la distal, cóncava. El cíngulo, grueso, es continuo en todo el contorno de la pieza y desarrolla en el ángulo mesiolingual una pequeña plataforma sin formar un estilo.

M₁: Myotodonto. El trigónido es regular y está provisto de un pequeño cíngulo lingual. La escotadura del paralófidio es angulosa. La entocréstida es recta. En vista oclusal se observa que el entocónido y el hipoconúlido se proyectan en la cavidad lingual, encontrándose las dos cúspides al mismo nivel. En vista lingual se observa que el metacónido supera en altura a las otras dos cúspides linguales. El cíngulo labial es grueso y algo irregular.

M₂: Myotodonto. El trigónido, regular, carece de cíngulo lingual. La escotadura del paralófidio es más angulosa que en el M₁. Entocréstida recta. El hipoconúlido se encuentra muy reducido, cosa que ocurre también en el talónido, pero en menor proporción; tanto el entocónido como el hipoconúlido se

encuentran algo desplazados y la entocréstida y postcréstida están algo reducidas en longitud.

DISCUSIÓN

Los dientes aislados de *Myotis bechsteini* presentan una morfología inconfundible de *Myotis*. Su talla es claramente inferior a la de las dos especies grandes del género y superior a la de los *Myotis* pe-

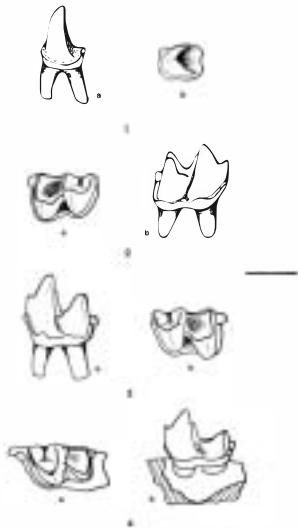


FIGURA 58. *Myotis nattereri*. 1: P₂ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-77). 2: M₁ derecho, vista oclusal (a) y labial (b) (CAR-118). 3: M₂ izquierdo, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-84). 4: M₃ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (CAR-634)



FIGURA 59. Diferencias en la morfología de los C¹ (1 y 1'), P¹ (2 y 2') y M¹ (3 y 3') de *M. emarginatus* (1, 2, 3) y *M. capaccinii* (1', 2', 3').

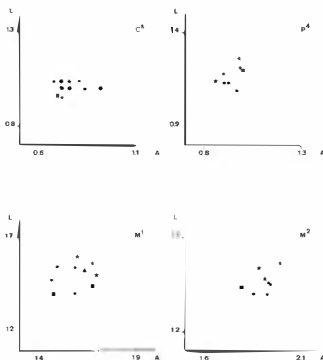


FIGURA 60. *Myotis nattereri*. Dispersión de las medidas de los C⁵, P⁴, M¹ y M². (● = *M. nattereri* actual).

queños. Sin embargo, es una especie muy heterogénea en medidas (KOWALSKI, 1962; WOLOSZYN, 1970), cuyos ejemplares más pequeños pueden entrar dentro de la variabilidad de otras especies de *Myotis* menores, especialmente dentro de la de *M. nattereri*. Morfológicamente, los dientes aislados de estas dos especies se pueden separar con cierta facilidad. Así, los premolares anteriores están proporcionalmente menos reducidos en *M. bechsteini*: la forma del borde mesial del P⁴, así como la del lingual del P₄, es distinta en ambas; también las diferencia la presencia de protocóniulo en los molares superiores de *M. bechsteini* y la protrusión lingual en el M₁ del entocóniulo e hipoconúlido, así como la gran reducción del hipoconúlido en el M₃ (Fig. 54).

M. bechsteini es una de las especies más abundantes en Europa durante el Pleistoceno, tanto que aparece representada por gran número de restos en numerosos yacimientos cuaternarios (TOPAL, 1959; RABEDER, 1973; MEIN, 1975). En España, por el contrario, su presencia parece ser bastante poco frecuente durante el Pleistoceno, tal como ocurre en la actualidad. En 1964, TOPAL (1964) describe en la Cueva de Vass Imre, del Pleistoceno Inferior, una subespecie, *M. bechsteini robustus*, caracterizada por presentar una media de medidas superior a la de la especie actual. La existencia de esta subespecie se prolongó hasta el Pleistoceno Medio (RABEDER, 1973 y MEIN, 1975). El material español es tan escaso que no permite confirmar si entre los restos estudiados está representada o no esta subespecie de mayor talla.

Los datos más antiguos registrados de *M. bechsteini* proceden del Plioceno Medio, concretamente del yacimiento polaco de Mala (SULIMSKI *et al.*, 1979). En el Pleistoceno Inferior esta especie es muy abundante, estando representada en Deutsch Altenburg 2, 4, 6, 7, 8 y 11 (RABEDER, 1973), en Koneprusy (KOWALSKI, 1962), Kövesvárad (TOPAL, 1963), Ghar Dalam (STORCH, 1974), Episkopia (KORMOS, 1914), Brasso (EHK, 1913), Suttó (KORMOS, 1937b), Oberpfalz (HELLER, 1930a), Moggaster Höhle (HELLER, 1930b), Gaisloch (BRUNNER, 1950) y Mixnitz (WETTSTEIN, 1921; RABEDER, 1973).

En el Pleistoceno Medio las citas son más escasas, pero sigue siendo, en los lugares donde se encuentra, una especie muy abundante. Así, por ejemplo, en La Fage (MEIN, 1975) es la especie con mayor número de restos. También se ha citado en Hundsheim (KORMOS, 1937a; RABEDER, 1972, 1973), en Deutsch-Altenburg (RABEDER, 1973) y en Las Grajas (SEVILLA, 1983). En el Pleistoceno Superior esta especie está citada en Bacho Kiro (WOLOSZYN, 1982) y en los niveles 3, 4/2, 7, 9, 12A y 12B de Suttó (TOPAL, 1981). Los restos holocenos en Europa siguen indicando una mayor abundancia de esta especie en tiempos pasados, encontrándose en Duża Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983), Istállóskő (TOPAL, 1959), Vass Imre (TOPAL, 1964) y Kiskohát (KORDOS, 1975).

M. bechsteini es en la actualidad una especie eminentemente arborícola que en caso de habitar en cuevas, cosa que ocurre rara vez, ocupa la entra-

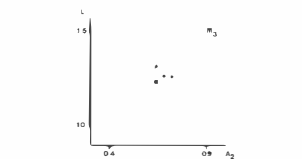


FIGURA 62. *Myotis nattereri*. Dispersión de las medidas de los M₃ (● = *M. nattereri* actual.)

da de las mismas (DAAN y WICHERS, 1964). Se encuentra relacionada fundamentalmente a regiones templadas y húmedas, en zonas de bosques de hoja caduca. Se sabe poco de su ecología y biología. Puede formar colonias de pequeño tamaño, aunque casi siempre es solitario. A veces se encuentra un único individuo de *M. bechsteini* en colonias de otros *Myotis* (DE PAZ, 1984) o con *Plecotus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *Eptesicus serotinus* (STEBBINGS, 1966). CHALINE (1974) lo incluye dentro de las especies posibles de encontrar en egagrópilas, aunque según RUPPRECHT (1979) se encuentra muy raramente en ellas.

Myotis nattereri (KUHLE, 1818)

- 1818 *Vespertilio nattereri*, KUHLE, *Ann. Watterau. Gesellsch. Naturk.*, IV, pág. 33.
- 1857 *Vespertilio nattereri*, BLASIUS, *Säugetiere Deutschlands*, pág. 88.
- 1878 *Vespertilio nattereri*, DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 88.
- 1900 *Myotis nattereri* MEHELY, *Monogr. Chiropt. Hungariae*, pág. 179.
- 1904 *Myotis escaleraei* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 279.
- 1910 *Myotis nattereri* y *M. escaleraei* TROUSSERT, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 29-30.
- 1912 *Myotis nattereri* KUHLE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 174-177.
- 1914 *Myotis nattereri* (KUHLE), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 103-105.
- 1962 *Myotis nattereri* (KUHLE, 1818), KOWALSKI, *Acta Zool. Cracov.*, VII, 9, págs. 150-151.
- 1973 *Myotis nattereri* (KUHLE, 1818) y *Myotis cf. nattereri* (KUHLE, 1818), RABEDER, *Myotis Mitteil. für Fledermausk.*, XI, págs. 4, 6, 8-10.
- 1975 *Myotis nattereri* (KUHLE, 1818), MEIN, *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 13, pág. 61.
- 1979 *Myotis nattereri* (KUHLE, 1818), SULIMSKI *et al.*, *Acta Paleont. Polonica*, 3, pág. 391.
- 1981 *Myotis nattereri* KUHLE, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 10, págs. 65, 67-70.

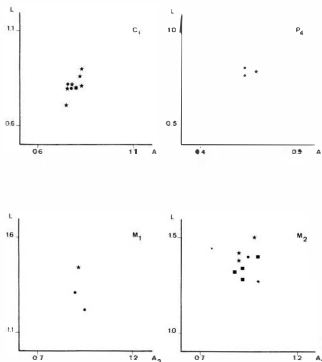


FIGURA 61. *Myotis nattereri*. Dispersión de las medidas de los C₁, P₄, M₁, y M₂. (● = *M. nattereri* actual.)

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

Europa occidental y central hasta el sur de Suecia y Finlandia, y Gran Bretaña, excluida Escocia (Fig. 63).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

De tamaño intermedio. Orejas largas que sobrepasan en 5 mm el extremo del hocico al extenderlas hacia adelante; trago más largo que en las restantes especies europeas del género; pie aproximadamente la mitad de largo que la tibia; el plagiopatagio se extiende hasta la base del dedo más exterior del pie; borde de la membrana interfemorales con pelos. Longitud del antebrazo alrededor de 38 mm; longitud condilobasal del cráneo de 14,0 a 14,6 mm. (Modificado de MILLER, 1912).

Material

Las Yedras: 1M¹; 1M₁

Guardo: 1C⁵

Las Grajas: 2C⁵; 1P⁴; 2M¹; 1M²; 4M₂; 3M₃

Cueva del Agua: 2C⁵; 1C₁

La Carihuela: 1C⁵; 3P⁴; 3M¹; 4M²; 1M³; 6C; 1P₄; 1M₁; 3M₂; 1M₃



FIGURA 63. *Myotis nattereri*. a: distribución geográfica actual b: distribución en el Cuaternario.

Medidas

			n	mín.	máx.		
Guardo	L	1	1			1,04	
	A	1				0,72	
Las Grajas	L	3		0,94	1,00	0,98	
	A	2				0,72	
C ⁵	C. del Agua	L	2			1,00	
		A	2		0,84	0,92	0,84
La Carihuela	L	1				1,04	
	A	1				0,76	
Actual	L	12		0,95	1,05	1,005 ± 0,009	0,034
	A	12		0,63	0,84	0,718 ± 0,017	0,062
Las Grajas	L	1				1,20	
	A	1				1,00	
P ⁴	La Carihuela	L	3		1,14	1,26	1,20
		A	3		0,86	1,00	0,94
Actual	L	12		1,09	1,33	1,199 ± 0,020	0,070
	A	12		0,80	0,97	0,886 ± 0,012	0,043

		n	min.	max.	\bar{x}	CV	
M ¹	Las Yedras	L	1		1,52		
		A	1		1,64		
	Las Grajas	L	2	1,40	1,44	1,42	
		A	2	1,48	1,68	1,58	
La Carihuela	L	3	1,50	1,60	1,553		
	A	3	1,60	1,70	1,660		
Actual	L	12	1,40	1,68	1,493 ± 0,022	0,077	
	A	12	1,47	1,68	1,585 ± 0,014	0,049	
M ²	Las Grajas	L	1		1,44		
		A	1		1,80		
	La Carihuela	L	3	1,48	1,56	1,526	
		A	4	1,83	2,00	1,910 ± 0,030	0,061
Actual	L	12	1,33	1,54	1,430 ± 0,014	0,051	
	A	12	1,82	2,06	1,953 ± 0,018	0,064	
M ³	La Carihuela	L	1		1,46		
		A	1		1,93		
	Actual	L	12	1,11	1,33	1,225 ± 0,019	0,068
A		12	1,71	1,99	1,837 ± 0,023	0,081	
C ₁	C. del Agua	L	1		0,80		
		A	1		0,80		
	La Carihuela	L	8	0,71	0,90	0,815 ± 0,023	0,058
		A	8	0,83	0,75	0,793 ± 0,013	0,033
Actual	L	12	0,63	0,81	0,744 ± 0,015	0,054	
	A	12	0,66	0,80	0,747 ± 0,011	0,041	
P ₄	La Carihuela	L	1		0,79		
		A	1		0,69		
	Actual	L	12	0,70	0,84	0,775 ± 0,010	0,038
A		12	0,63	0,70	0,670 ± 0,008	0,031	
M ₁	Las Yedras	L	1		1,40		
		A ₁	1		0,88		
		A ₂	—		—		
	La Carihuela	L	1		1,44		
		A ₁	1		0,80		
		A ₂	1		0,92		
Actual	L	12	1,22	1,33	1,274 ± 0,010	0,035	
	A ₁	12	0,90	1,08	1,013 ± 0,015	0,053	
	A ₂	12	0,91	1,05	1,003 ± 0,014	0,051	

			min.	máx.		
Las Grajas	L	4	1,28	1,40	1,335 ± 0,021	0,043
	A ₁	4	0,76	0,88	0,830 ± 0,025	0,051
	A ₂	4	0,88	1,00	0,930 ± 0,021	0,043
M ₂ La Carihuela	L	3	1,38	1,50	1,433	
	A ₁	3	0,79	0,86	0,830	
	A ₂	3	0,90	0,98	0,926	
Actual	L	12	1,22	1,43	1,335 ± 0,017	0,062
	A ₁	12	0,91	1,05	1,003 ± 0,014	0,051
	A ₂	12	0,95	1,12	1,045 ± 0,011	0,041
Las Grajas	L	3			1,24	
	A ₁	3	0,76	0,88	0,80	
	A ₂	3			0,64	
M ₃ La Carihuela	L	3			1,32	
	A ₁	3			0,76	
	A ₂	3			0,64	
Actual	L	12	1,08	1,33	1,252 ± 0,020	0,071
	A ₁	12	0,84	0,98	0,931 ± 0,011	0,039
	A ₂	12	0,63	0,77	0,701 ± 0,009	0,034

DESCRIPCIÓN

C⁸: Contorno ovalado. La raíz y la corona no forman casi ángulo. La cara labial es convexa en sus dos tercios anteriores y cóncava en el tercio posterior. La cara lingual es aplanada. El paso de la cara labial a la lingual, en la parte anterior de la corona, es suave; en la parte posterior está marcado por una arista poco afilada. El grosor del cíngulo es bastante regular excepto en la parte distal, donde, al contactar con el segundo premolar, se afina.

P⁴: Contorno trapezoidal. La cúspide principal se encuentra algo separada del ángulo mesiolabial, en donde la pieza presenta una plataforma cingular sin estilo. El margen mesial es algo cóncavo. El cíngulo es continuo en todo el contorno de la pieza, excepto en el estilo distal. Su grosor es muy irregular y presenta una expansión en el cíngulo mesiolabial, de desarrollo variable.

M¹: Contorno subcuadrado. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y ligeramente curvo. Ectolofa asimétrica debido a que la preparacresta y la postmetacresta son, respectivamente, más corta y más larga que las dos crestas centrales. Metacono considerablemente más alto que el paracono. El protocono está desplazado hacia el margen mesial. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. Metacónulo presente. En algunos ejemplares se observa con dificultad la presencia de un débil paralofa. El cíngulo distal se prolonga en el cíngulo lingual, que desaparece en la base del protocono. Existe un pequeño

cíngulo aislado en la base mesiolingual del protocono. Metaflexo provisto de cíngulo labial.

M²: Contorno subrectangular. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta. Metastilo menos desarrollado y ligeramente curvado. Ectolofa prácticamente simétrica. Metacono más alto que el paracono, pero la diferencia de altura entre ambas cúspides es menor que en el primer molar. La postprotocresta no se une al cíngulo distal, sino que acaba en el metacónulo. Al igual que en el primer molar, se observa en algún ejemplar la presencia de un débil paralofa. El cíngulo presenta las mismas características que en el M¹.

C₁: Contorno próximo a semicircular. Provisto de una raíz y de una cúspide principal muy robusta. Esta última consta de tres caras: la distal es cóncava, la labial es convexa y la lingual presenta un surco cóncavo en su zona más mesial, y en el resto es convexa. El cíngulo es continuo excepto en el punto más mesial, en donde existe una pequeña cúspide accesoria. El cíngulo es grueso y bastante regular.

P₄: Contorno rectangular. Una única cúspide se alza en el centro de la corona. Ésta posee tres caras: la distal es ligeramente cóncava; la labial, convexa; y la lingual es ligeramente cóncava en su tercio más proximal y hacia la parte distal se vuelve suavemente convexa. El cíngulo, grueso, continuo en todo el contorno de la pieza y de grosor regular, forma en vista oclusal, en el ángulo mesiolingual, una plataforma cuyo final suele estar marcado por una fuerte concavidad, pero sin desarrollar ni engrosamientos ni cúspides accesorias.

M₁: Myotodonto. El trigónido, regular, presenta un pequeño cíngulo lingual. Protocónido y metaconido están separados por una distancia similar a la existente entre el paracónido y el metaconido. La escotadura del paralófidio es medianamente profunda. Paracónido y entocónido: de similar altura y ligeramente más bajos que el metaconido; la altura de éste último equivale aproximadamente a dos tercios de la del protocónido. La entocrestida es recta; el hipocónulido está alineado con el entocónido. Las cúspides linguales están alineadas. El cíngulo labial es grueso e irregular, y suele presentar un ensanchamiento anguloso a la altura del protocónido y del hipocónido.

M₂: Myotodonto. El trigónido es cerrado y presenta un pequeño cíngulo lingual. La distancia entre el protocónido y el metaconido es mayor que la existente entre el metaconido y el paracónido. Escotadura del paralófidio, algo más profunda que en el M₁. Metaconido y entocónido: de una altura similar, superior a la del paracónido y algo mayor que la mitad de la del protocónido. Entocrestida recta. El hipocónulido está alineado con el entocónido. Las cúspides linguales están alineadas. El cíngulo presenta las mismas características que en el primer molar.

M₃: Myotodonto. El trigónido, cerrado, presenta un pequeño cíngulo lingual. La escotadura del paralófidio es de similar profundidad a la del M₂. Metaconido: aproximadamente dos tercios de la altura del protocónido y más alto que el paracónido, y éste, a su vez, más alto que el entocónido. Entocrestida: recta y algo reducida en longitud. Entocónido más labial, e hipocónido más lingual que en el segundo molar. El hipocónulido es más labial que el entocónido. El cíngulo presenta las mismas características que en los molares anteriores.

DISCUSIÓN

Este *Myotis* de tamaño intermedio es, al igual que *M. bechsteini*, bastante frecuente durante el Pleistoceno en Europa, y en España sus restos parecen más abundantes que los de esta otra especie. Aunque los *M. bechsteini* más pequeños entran dentro de la variabilidad en talla de *M. nattereri*, sus piezas dentarias aisladas presentan numerosos rasgos morfológicos que permiten separar ambas especies. Así, el camino superior de *M. nattereri* no presenta el surco longitudinal labial presente en *M. bechsteini*. En la primera especie, el P⁴ presenta un talón más estrecho y una plataforma cingular más corta que en *M. bechsteini*; el contorno lingual de los molares superiores es más redondeado en *M. nattereri* y más anguloso en *M. bechsteini*. El M³ está más reducido distalmente en la primera y en la segunda presenta paralofos y paracónulos. El P₄ es más corto y con escotadura medial en *M. nattereri* y sus M₃ presentan un hipocónido más alto.

Algunos dientes aislados de *M. nattereri* presen-

tan un tamaño similar a los de otras dos especies de *Myotis*, lo cual puede hacer que se produzcan confusiones a la hora de dilucidar su procedencia. Una es *Myotis emarginatus*, para la que MEIN (1975) señaló ya algunas diferencias. Éstas, junto con las observadas por la autora, son: *M. emarginatus* presenta un surco longitudinal en el canino superior; su P⁴ es más ancho y posee parastilo; los molares superiores tienen el paralofos, el metalofos y el parastilo más alargados; el M³ es claramente más pequeño; el P₄ es de contorno mucho más alargado, con las dos escotaduras mediales labial y lingual profundas y siempre con dos convexidades labiales; finalmente, los molares inferiores tienen el hipocónido más reducido.

La otra especie es *M. capaccinii*, que aparte de presentar una talla general menor, presenta en el P⁴ un talón más desarrollado y una cúspide cingular mesial; los molares superiores presentan paralofos y metalofos, y el M³ está menos reducido distalmente. Los molares inferiores son más gráciles y presentan un cíngulo más fino.

El material de *M. nattereri* del cuaternario español no parece diferir significativamente en talla de la especie actual, por lo que no pertenece a la especie *M. kretzoi* TOPAL (1981b) descrita en el Pleistoceno Medio de Europa oriental y que difiere de *M. nattereri* en que sus premolares son más cortos y sus molares, más largos. Sólo hemos observado una diferencia morfológica en algunos ejemplares con res-

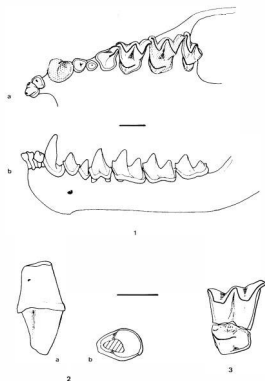


FIGURA 64. *Myotis emarginatus*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C² derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (EH-22). 3: M³ izquierdo (LG-103).

pecto a la especie actual, y es la presencia de un débil paralofo en los dos primeros molares superiores, carácter poco frecuente en *M. nattereri* actual.

Los *M. nattereri* más antiguos proceden del Plioceno Medio de Mala (SULIMSKI *et al.*, 1979) y parecen derivar de *M. praeivius* (HORÁČEK y HANÁK, 1984). En el Pleistoceno Inferior está citada en Brasó (WETSTEIN, 1921), Koneprusy (KOWALSKI, 1962) y Deutsch-Altenburg 2, 4, 6, 8 y 11 (RABEDER, 1973); también se encuentra el Pleistoceno Medio de Deutsch-Altenburg 3 (RABEDER, 1973) y en La Fage (MEIN, 1975). En el Pleistoceno Superior se la ha citado en Bacho-Kiro (WOŁOSZYN, 1982), donde parece ser algo más robusta que en la actualidad; en otros yacimientos de edad similar, tales como Sutó 7, 8/1, 9 y 12A (TOPAL, 1981a) y Mixnitz (RABEDER, 1973), no parece diferenciarse de la especie actual. Tampoco difiere en yacimientos holocenos en los que se la ha hallado, tales como Sudslavide (HORÁČEK, 1979) y Kiskohát (KORDOS, 1975).

Myotis nattereri es una especie relativamente rara en la actualidad en Europa (ČERVENÝ y HORÁČEK, 1980-81). Se refugia en huecos de árboles y cavidades de rocas, no lejos del agua (KOWALSKI, 1962; DE PAZ, 1984). En las cuevas se sitúa preferentemente en la entrada, por lo que no parecen molestarle los refugios fríos e iluminados (BEZEM, SLUITER y VAN HEERDT, 1964; DAAN y WICHERS, 1968; DAAN, 1973). Se encuentran tanto individuos solitarios, normalmente machos, como colonias medianamente numerosas. Parece ser una de las especies más frecuentemente cazadas por *Tyto alba* (RUPRECHT, 1979) y también se la encuentra en egagrópias de *Strix aluco* (LESINSKI, 1983).

Myotis emarginatus (GEOFFROY, 1806)

- 1806 *Vespertilio emarginatus* GEOFFROY, *Ann. Mus. d'Hist. Nat., Paris*, VIII, pág. 198.
- 1853 *Vespertilio ciliatus* BLASIUS, *Wegmann's Archiv. für Naturgesch.*, pág. 287.
- 1858 *Vespertilio ciliatus* BLASIUS, *Saugethiere Deutschlands*, pág. 91.
- 1878 *Vespertilio emarginatus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 303.
- 1900 *Myotis emarginatus* MÉHELY, *Monogr. Chiropt. Hungariae*, pág. 170.
- 1910 *Myotis emarginatus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 28.
- 1912 *Myotis emarginatus* GEOFFROY, MILLER *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 177-179.
- 1962 *Myotis emarginatus* (GEOFFROY, 1806) KOWALSKI, *Acta Zool. Cracov.*, VII, 9, pág. 151.
- 1972 *Myotis emarginatus* GEOFFROY, 1806, RABEDER, *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.*, 76, págs. 425-427.
- 1973 *Myotis emarginatus* y *Myotis cf. emarginatus* (GEOFFROY, 1806) RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.*, XI, págs. 5, 6, 9, 10.

1975 *Myotis emarginatus* (GEOFFROY, 1806), MEIN, *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 13, págs. 61-62.

1981 *Myotis emarginatus* y *Myotis cf. emarginatus* GEOFFROY, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, 10, págs. 66-70.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa central y meridional; en puntos dispersos de la mitad norte de la península Ibérica. (Fig. 65)



FIGURA 65. *Myotis emarginatus*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Tamaño similar a *Myotis nattereri*; las orejas sobrepasan 2 ó 3 mm el extremo del hocico al extenderlas hacia adelante y presentan una escotadura angular hacia la mitad del borde posterior; pie aproximadamente la mitad de largo que la tibia; el ptagio se extiende hasta la base del dedo más exterior del pie. Longitud condilobasal: alrededor de 15 mm; longitud del antebrazo: alrededor de 40 mm. (Modificado de MILLER, 1912.)

Material

El Higuera: 1C^s
Las Grajas: 1M²

		min.		máx.			
C ^s	El Higuerón	L	1		1,11		
		A	1		0,72		
	Actual	L	11	1,12	1,19	1,166 ± 0,008	0,029
		A	11	0,77	0,88	0,830 ± 0,009	0,030
M ²	Las Grajas	L	1		1,44		
		A	1		1,68		
	Actual	L	11	1,38	1,54	1,460 ± 0,016	0,056
		A	11	1,68	1,89	1,804 ± 0,022	0,073

DESCRIPCIÓN

C^s: Contorno ovalado, más largo que ancho. La raíz y la corona no forman ángulo en vista labial. La cara labial es convexa en algo más de la mitad anterior; distalmente se vuelve algo cóncava, para volverse convexa de nuevo en la parte distal; la cara lingual es aplanada. No presenta surcos longitudinales en ninguna de las dos caras. La arista distal es roma. El cíngulo, en vista labial, es más grueso mesial que distalmente. En la cara lingual es algo más fino. En el punto más mesial, donde se unen los cíngulos labial y lingual, presenta un pequeño abultamiento.

M²: Contorno rectangular. Parastilo bien desarrollado y en ángulo no muy cerrado con la preparacresta. Metastilo ligeramente curvo. Ectolofa simétrica, con la postmetacresta alargada distalmente. Metacono más alto que el paracono. Paralofo, metalofa y metacónulo presentes y bien desarrollados. El cíngulo lingual es fuerte y se interrumpe en la base más lingual del protocono. En el margenlabial presenta cíngulo a la altura de la postmetacresta.

DISCUSIÓN

Este material, atribuido a *M. emarginatus*, entra

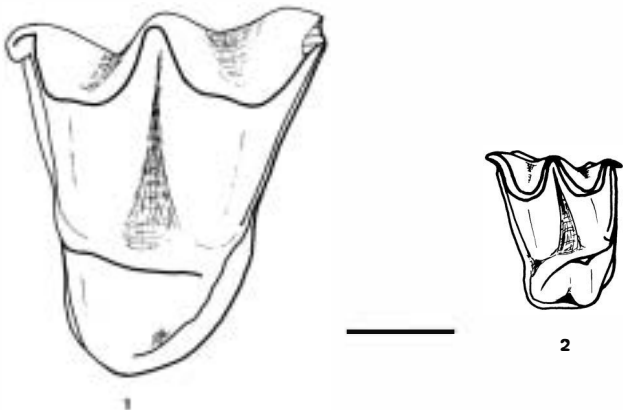


FIGURA 66. 1: *Myotis* sp. I, M² izquierdo (AT-84); *Myotis* sp. II, M¹ derecho (CAR-397).

plenamente dentro de la variabilidad, tanto de talla como morfológica, de la especie actual. A pesar de su escaso número, estos dos restos, procedentes de dos yacimientos andaluces, aportan un dato muy interesante para el estudio de los cambios de distribución de esta especie en el tiempo, que, sin duda alguna, era más amplia durante el Pleistoceno, pues los datos actuales más meridionales de la especie provienen de Ávila (GISBERT y MELENDRO, 1978).

Myotis helleri KOWALSKI, 1962 del Plioceno Medio y *M. steingeri* KORMOS, 1934 del Plioceno Superior son dos formas muy relacionadas con *M. emarginatus*, cuyos datos registrados más antiguos proceden del Pleistoceno Inferior y corresponden a los yacimientos de Episkopia y Nagyarsanyhegy (KORMOS, 1937b), de Hundsheim (KORMOS, 1937a; RABEDER, 1972, 1973) y de Deutsch-Altenburg 2, 7, 8 y 11 (RABEDER, 1973). En el Pleistoceno Inferior, *M. emarginatus* es morfológicamente idéntico a la especie actual, aunque su talla parece ser ligeramente inferior en Hundsheim (RABEDER, 1972). En el yacimiento del Pleistoceno Inferior de Konéprusy, *M. emarginatus* está representada por un único resto que coincide plenamente con la morfología y la talla de la especie en la actualidad.

A partir del Pleistoceno Medio, a *M. emarginatus* raramente se la encuentra en los yacimientos, y cuando esto ocurre, aparece representada por pocos restos. Así, en el Pleistoceno Medio ha sido citada en La Fage (MEIN, 1975) y en Las Grajas (SEVILLA, 1983); en el Pleistoceno Superior, en Baoussé Roussé (JULLIEN, 1979) y Sütő (TOPAL, 1981) y en el Holoceno, en Duża Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983).

Durante el verano, *M. emarginatus* suele habitar en refugios antropógenos, pero hiberna en cavidades y cuevas, escogiendo las partes más profundas de éstas (BEZEM *et al.*, 1964; DAAN y WICHERS, 1968). En general, los individuos de esta especie invernan aislados, aunque a veces lo hacen en pequeños grupos (DE PAZ, 1984), y en verano se suelen asociar a colonias de *Rhinolophus ferrumequinum* (DE PAZ, 1984). Sus restos pueden encontrarse en egagrópilas tanto de *Tyto alba* como de *Strix aluco*, pero son más bien raros (RUPRECHT, 1979; LESINSKI, 1988). Es una especie muy sensible a las perturbaciones climáticas y a la presencia hu-

mana.

Myotis sp. I

Material

Atapuerca: 1M²

Medidas

		M	
M ² Atapuerca	L	1	(2004)
	A	1	3,48

DESCRIPCIÓN

M²: Contorno triangular. Parastilo bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta. Metastilo algo fragmentado. Ectoloflo casi simétrico, con la preparacresta ligeramente más corta y la postmetacresta algo más larga que las dos crestas centrales. Las bases del paracono y metacono sobrepasan lingualmente la mitad del diente. Paraloflo, metaloflo y metacónulo ausentes. La postprotocresta acaba cerca del cíngulo distal, pero sin unirse a él. No presenta cíngulo labial. El cíngulo de la base mesial del protocono se interrumpe en la base lingual de éste, reaparece en la distal con un grosor considerable y se une al cíngulo distal.

DISCUSIÓN

La morfología de este molar es muy similar a la de las dos especies grandes del género *Myotis*, si bien su contorno es algo más triangular. Se asemeja mucho a la morfología de *Myotis ghardalensis* descrito por STORCH (1974) y procedente del Pleistoceno Inferior de Ghar Daïam (Malta), pero nuestro ejemplar sobrepasa ampliamente en talla a estas especies. Hasta el momento no hay datos en el Pleistoceno europeo de ninguna especie de *Myotis* con esta talla. Las futuras excavaciones que puedan realizarse en Atapuerca, yacimiento del que procede este ejemplar, quizás proporcionen más material de esta especie de gran tamaño.

Myotis sp. II

Material

La Carihuela: 1M¹

Medidas

		M	
M ¹ La Carihuela	L	1	1,38
	A	1	1,52

DESCRIPCIÓN

M¹: Contorno subcuadrado; parastilo bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo ligeramente curvado. Ectoloflo con las crestas de longitud creciente en sentido distal. Protocono sólo ligeramente desplazado hacia el margen mesial. Paraloflo presente; metaloflo ausente. Metacónulo bien desarrollado. La postprotocresta se dirige hacia el ángulo distolingual del contorno. El cíngulo lingual se interrumpe en la base del protocono. En el margen labial presenta un pequeño cíngulo mesial a la altura de la preparacresta y otro distal, más largo, a la altura de la postmetacresta.

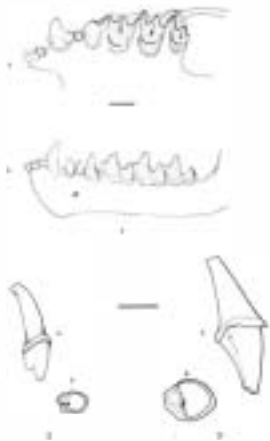


FIGURA 67. *Plecotus auritus/austriacus*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: I¹ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-215). 3: *Plecotus austriacus*, C⁴ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-60)

DISCUSIÓN

Este molar presenta una morfología similar a la de los *Myotis* de talla intermedia y se parece especialmente a *M. nattereri*. Sin embargo, se distingue de esta especie por su mayor talla, su contorno más rectangular y el fuerte desarrollo del metaconúlo y del paralofo, por la postprotocresta dirigida más lingualmente y por el menor desarrollo del parastilo que en *M. nattereri*. Los molares de *M. bechsteini*, algo mayores que los de *M. nattereri*, se diferencian más de los de este ejemplar, pues *M. bechsteini* presenta un contorno más triangular, el ectolofio es más asimétrico, la postprotocresta de sus M¹ se dirige distalmente, presenta un parastilo más desarrollado y el metaconúlo es casi inexistente.

Género *Plecotus* GEOFFROY, 1818

1818 *Plecotus* GEOFFROY, *Description de l'Égypte*, II, pág. 112.

1857 *Plecotus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 38.

1878 *Plecotus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 177.

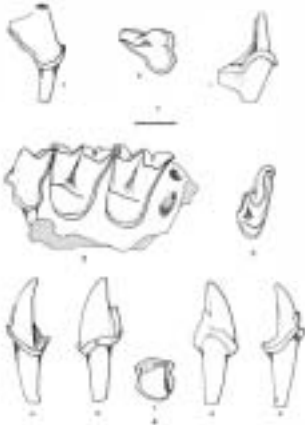


FIGURA 68. *Plecotus austriacus*. 1: P⁴ derecho, vista lingual (a), oclusal (b) y labial (c) (CAR-65). 2: P⁴M² izquierdos (CAR-1) *Plecotus auritus/austriacus* 3: M³ derecho (CAR-67) 4: C¹, izquierdo, vista labial (a), distal (b), oclusal (c), proximal (d) y lingual (e) (CAR-671).

1907 *Plecotus* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 224.

1912 *Plecotus* GEOFFROY, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, pág. 256.

1914 *Plecotus* GEOFFROY, CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, pág. 137.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico medianamente largo y estrecho; fosas nasales abiertas hacia arriba; orejas muy grandes, con el borde externo inserto detrás del ángulo de la boca y unidas entre sí sobre la frente. Patagio inserto en la base de los dedos del pie. Cráneo alargado, con la bóveda craneana redondeada y bullas auditivas muy grandes (modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\frac{2123}{3133}$. P⁴ con un estrecho

talón; molares superiores sin talón ni paralofo ni metalofo; M³ bastante reducido; molares inferiores

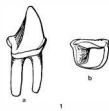


FIGURA 69. *Plecotus auritus austriacus*. 1: P₄ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-683). 2: fragmento de mandíbula con M₁-M₂-M₃ derechos, vista oclusal (a) y labial (b) (CAR-701).

myotodontos y con cíngulo grueso; M₃ bastante reducido (original).

DISTRIBUCIÓN

En Europa, en el norte de África y en Asia hasta Japón; desde el suroeste de Canadá hasta Méjico y en la isla de Cabo Verde.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO, (HONACKI *et al.*, 1982)

- P. auritus* (LINNEO, 1758)
- P. austriacus* (FISCHER, 1829)
- P. mexicanus* (ALLEN, 1916)



FIGURA 70. Diferencias en la morfología de los C¹ (1, 1'), P⁴ (2a, 2b, 2a', 2b') y M₃ (3, 4, 3', 4') de *P. austriacus* (1, 2a, 2b, 3, 4) y *P. auritus* (1', 2a', 2b', 3', 4').

- P. rafinesquii* LESSON, 1827
- P. townsendii* COOPER, 1837

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

- P. abeli* WETTSTEIN, 1923
- P. crassidens* KORMOS, 1930

Plecotus austriacus (FISCHER, 1829)

- 1829 *Vespertilio austriacus* FISCHER, *Synops. Mamm.*, pág. 117.
- 1829 *Vespertilio auritus aegyptius* FISCHER, *Synops. Mamm.*, pág. 117.
- 1911 *Plecotus wardi* THOMAS, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7, pág. 209.
- 1914 *Plecotus auritus* CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 138-141.
- 1940 *Plecotus auritus meridionalis*, MARTINO y MARTINO, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 5, págs. 493-498.
- 1956 *Plecotus auritus hispanicus* BAUER, *Bonn. Zool. Beitr.*, 4, págs. 312-314.
- 1958 *Plecotus auritus wardi*, TOPAL, *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hungar.*, 50, págs. 331-342.
- 1963 *Plecotus austriacus* FISCHER, 1829, BALCELLS, *Miscelanea Zool.*, 1, 5, págs. 147-160.

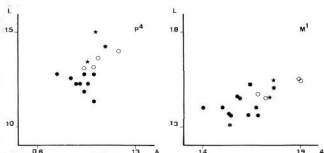
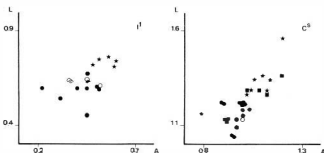


FIGURA 71. *Plecotus auritus/austriacus*. Dispersión de las medidas de I¹, C², P⁴ y M¹. (O = *P. auritus* actual, ● = *P. austriacus* actual).

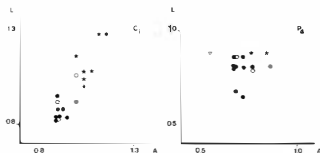
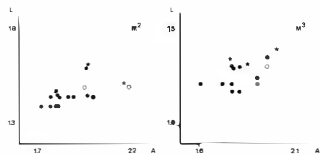


FIGURA 72. *Plecotus auritus/austriacus*. Dispersión de las medidas de M^2 , M^3 , C_1 y P_4 . (○ = *P. auritus* actual; ● = *P. austriacus* actual.)

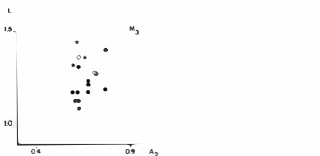
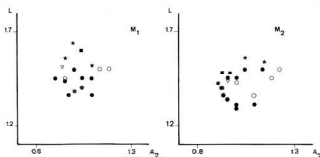


FIGURA 73. *Plecotus auritus/austriacus*. Dispersión de las medidas de M_1 , M_2 y M_3 . (○ = *P. auritus* actual; ● = *P. austriacus* actual.)



FIGURA 74. *Plecotus auritus*: a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.



FIGURA 75. *Plecotus austriacus*: a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa meridional y central, y en el sur de Inglaterra (Fig. 75).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Como en el género, con las bullas auditivas muy grandes, y el hueso penial de forma triangular; longi-

tud del antebrazo: entre 36,5 y 43 mm. (Modificado de BALCELLS, 1963.)

Material

Las Grajas: 8C^s, 1P⁴
Cueva del Agua: 1P⁴
La Carihuela: 8C^s, 2P⁴

Medidas

		n	mín.	máx.	media	desv. est.
Las Grajas	L	8	1,12	1,36	1,227 ± 0,027	0,078
	A	8	0,92	1,20	1,032 ± 0,031	0,090
C ^s La Carihuela	L	8	1,16	1,56	1,322 ± 0,037	0,107
	A	8	0,79	1,20	1,058 ± 0,040	0,115
Actual	L	7	0,91	1,26	1,140 ± 0,042	0,113
	A	7	0,90	1,04	0,984 ± 0,016	0,043
Las Grajas	L	1				
	A	1			1,00	
C. del Agua	L	1			1,42	
	A	1			1,15	
P ⁴ La Carihuela	L	2	1,34	1,50	1,420	
	A	2	1,06	1,10	1,080	
Actual	L	7	0,98	1,12	1,051 ± 0,018	0,050
	A	7	1,31	1,47	1,395 ± 0,020	0,054

DESCRIPCIÓN

C^s: Contornovagamente circular y ligeramente alargado en sentido mesiodistal. La raíz y la corona no forman casi ángulo. Un surco longitudinal marca el último tercio de la cara labial; en la mitad posterior de la cara lingual presenta otro surco más profundo. Ambos surcos delimitan una zona anterior de la corona, convexa, y en la que el paso de las caras labial a lingual no está marcado por una arista. Los dos surcos delimitan en sentido posterior un ángulo robusto y poco afilado. En vistas labial y lingual, el cíngulo presenta un grosor regular.

P⁴: Contorno subtriangular. Presenta una única cúspide, localizada hacia el ángulo mesiolabial del triángulo. La cresta posterior dibuja una suave concavidad hacia la cara labial. El cíngulo es continuo en todo el contorno de la pieza excepto en el estilo distal. En vista oclusal se estrecha a mitad de la cara mesial, en la zona de contacto con el segundo premolar, y puede presentar leves expansiones a los lados del estrechamiento mesial. En vista oclusal, el lado labial presenta una concavidad aguda.

Plecotus auritus (LINNEO, 1758)

- 1758 *Vespertilio auritus* LINNEO, *Syst. Nat.* I, pág. 32.
1818 *Plecotus auritus* GEOFFROY, *Description de l'Egypte*, II, pág. 118.
1825 *Vespertilio otus* BOIE, *Isis*, pág. 1206.
1826 *Vespertilio cornutus* FABER *Isis*, pág. 515.
1827 *Plecotus communis* LESSON, *Man. de Mammal.*, pág. 95.
1829 *Plecotus vulgaris* DESMAREST, *Faune Française*, pág. 18.
1840 *Plecotus megalotos* SCHINZ, *Europ. Fauna*, I, pág. 19.
1857 *Plecotus auritus* BLASIUS, *Saugethiere Deutschlands*, pág. 39.
1878 *Plecotus auritus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 178.
1910 *Plecotus auritus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 12.
1912 *Plecotus auritus* LINNAEUS, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 256-262.

- 1914 *Plecotus auritus* (LINNE), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 138-141.
 1959 *Plecotus auritus auritus* LINNE, TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, pág. 222.
 1962 *Plecotus auritus* (LINNAEUS, 1758), KOWALSKI, *Acta Zool. Cracov.*, VII, 9, págs. 149-150.
 1963 *Plecotus auritus* L., TOPAL, *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, 55, págs. 152-153.
 1972 *Plecotus auritus* cf. *sacrimontis* 1908, ALLEN, RABEDER, *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, 76, págs. 432-438.
 1972 *Plecotus auritus* (LINNE, 1758), JULLIEN, *Études Quaternaires*, 1, pág. 250.
 1981 *Plecotus auritus* LINNE, TOPAL, *Fragm. Min. et Paleont.*, 10, págs. 66-70.
 1982 *Plecotus* cf. *auritus* (LINNAEUS, 1758), WOLOSZYŃ, *Excavations in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report*, pág. 44.
 1983 *Plecotus* cf. *auritus* (L., 1758), BOCHENSKI *et al.*, *Prz. Zool.*, XXVII, 4, pág. 450.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En casi toda Europa, excepto en la mitad sur de la península Ibérica y en parte de Escocia. Hacia el norte, hasta el sur de Noruega, Suecia y Finlandia (Fig. 74).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Caracteres como en el género; bullas auditivas menores que en *P. austriacus*; hueso penial en forma de Y; longitud del antebrazo: de 35 a 42 mm. (Modificado de BALCELLS, 1963.)

Plecotus grupo *auritus/austriacus*

Material

Las Grajas: 2M¹; 2M²; 1C₁; 1M₁; 3M₂; 1M₃

Cueva del Agua: 1M¹; 1M²; 1C₁; 1M₂

La Carihueta: 5I¹; 2M¹; 2M²; 3M³; 6C₁; 2P₁; 5M₁; 2M₂; 3M₃

Medidas

		min.	max.		
	La Carihueta	L 5	0,71 - 0,76	0,736 ± 0,008	0,018
	A 5	0,48 - 0,60	0,548 ± 0,020	0,046	
I ¹	<i>P. auritus</i>	L 6	0,59 - 0,77	0,645 ± 0,024	0,061
	A 6	0,36 - 0,50	0,445 ± 0,018	0,046	
	<i>P. austriacus</i>	L 7	0,59 - 0,70	0,627 ± 0,018	0,048
	A 7	0,31 - 0,56	0,430 ± 0,035	0,095	
	Las Grajas	L 1	1,64 - 1,68	1,62	1,66
	A 2				
	C. del Agua	L 1		1,50	
	A 1			1,76	
M ¹	La Carihueta	L 2	1,46 - 1,54	1,50	
	A 2	1,74 - 1,76	1,75		
	<i>P. auritus</i>	L 6	1,33 - 1,54	1,401 ± 0,030	0,074
	A 6	1,47 - 1,90	1,626 ± 0,060	0,148	
	<i>P. austriacus</i>	L 7	1,31 - 1,47	1,395 ± 0,020	0,054
	A 7	1,50 - 1,68	1,597 ± 0,024	0,066	
	Las Grajas	L 2	1,48 - 1,60	1,54	
	A 2	1,80 - 1,96	1,88		
	C. del Agua	L 1		1,46	
	A 1			1,96	
M ²	La Carihueta	L 2	1,52 - 1,62	1,570	
	A 2	1,97 - 2,16	2,065		
	<i>P. auritus</i>	L 6	1,33 - 1,50	1,423 ± 0,054	0,022
	A 6	1,75 - 2,22	1,880 ± 0,071	0,175	
	<i>P. austriacus</i>	L 7	1,40 - 1,54	1,461 ± 0,014	0,038
	A 7	1,75 - 1,90	1,802 ± 0,020	0,054	

			n	min.	+	máx.		on
M ³	La Carihuela	L	3	1,32	+	1,40	1,36	
		A	3	1,76	+	2,00	1,87	
	<i>P. auritus</i>	L	6	1,13	+	1,36	1,213 ± 0,028	0,070
		A	6	1,68	+	1,95	1,976 ± 0,038	0,095
	<i>P. austriacus</i>	L	7	1,18	+	1,40	1,248 ± 0,028	0,076
		A	7	1,61	+	1,81	1,754 ± 0,023	0,063
C ₁	Las Grajas	L	1				0,72	
		A	1				0,92	
	C. del Agua	L	1				1,28	
		A	1				1,16	
	La Carihuela	L	6	0,80	+	1,28	0,940 ± 0,064	0,159
		A	6	1,00	+	1,12	1,053 ± 0,015	0,037
	<i>P. auritus</i>	L	6	0,68	+	0,86	0,726 ± 0,024	0,060
		A	6	0,80	+	1,00	0,880 ± 0,026	0,064
	<i>P. austriacus</i>	L	7	0,63	+	0,91	0,734 ± 0,037	0,098
		A	7	0,90	+	0,98	0,938 ± 0,013	0,037
P ₄	La Carihuela	L	2				0,88	
		A	2	0,76	+	0,84	0,80	
	<i>P. auritus</i>	L	6	0,63	+	0,81	0,738 ± 0,027	0,067
		A	6	0,63	+	0,86	0,730 ± 0,028	0,071
	<i>P. austriacus</i>	L	7	0,65	+	0,86	0,781 ± 0,026	0,071
		A	7	0,68	+	0,77	0,725 ± 0,011	0,031
M ₁	Las Grajas	L	1				1,60	
		A ₁	1				0,96	
		A ₂	1				1,04	
	La Carihuela	L	3	1,52	+	1,64	1,573	
		A ₁	5	0,80	+	0,94	0,872 ± 0,026	0,060
		A ₂	4	0,96	+	1,10	1,020 ± 0,025	0,050
	<i>P. auritus</i>	L	6	1,33	+	1,50	1,406 ± 0,022	0,055
		A ₁	6	0,90	+	1,13	1,006 ± 0,028	0,070
		A ₂	6	0,95	+	1,18	1,046 ± 0,027	0,068
	<i>P. austriacus</i>	L	7	1,36	+	1,54	1,472 ± 0,021	0,057
A ₁		7	0,77	+	1,12	1,000 ± 0,043	0,116	
A ₂		7	0,90	+	1,19	1,038 ± 0,033	0,088	

			min.	máx.		on
Las Grajas	L	3	1,40	1,48	1,453	
	A ₁	3	0,80	0,92	0,866	
	A ₂	3	0,92	0,96	0,933	
C. del Agua	L	1			1,42	
	A ₁	1			0,92	
	A ₂	1			0,90	
M ₂ La Carihueta	L	2	1,54	1,56	1,55	
	A ₁	2	0,92	1,14	1,03	
	A ₂	2	1,04	1,14	1,09	
<i>P. auritus</i>	L	8	1,26	1,50	1,380 ± 0,030	0,075
	A ₁	8	0,95	1,18	1,040 ± 0,028	0,071
	A ₂	8	0,98	1,22	1,050 ± 0,032	0,080
<i>P. austriacus</i>	L	7	1,31	1,54	1,442 ± 0,027	0,074
	A ₁	7	0,81	1,12	1,030 ± 0,039	0,105
	A ₂	7	0,93	1,12	1,047 ± 0,026	0,069
Las Grajas	L	1			1,24	
	A ₁	1			0,80	
	A ₂	1			0,68	
M ₃ La Carihueta	L	3	1,32	1,44	1,37	
	A ₁	3	0,80	1,00	0,88	
	A ₂	3	0,60	0,82	0,69	
<i>P. auritus</i>	L	6	1,12	1,40	1,258 ± 0,044	0,108
	A ₁	6	0,90	1,22	0,970 ± 0,046	0,115
	A ₂	6	0,59	0,77	0,691 ± 0,025	0,062
<i>P. austriacus</i>	L	7	1,13	1,26	1,187 ± 0,014	0,039
	A ₁	7	0,86	0,95	0,894 ± 0,011	0,030
	A ₂	7	0,59	0,70	0,642 ± 0,013	0,036

DESCRIPCION

I¹: Contorno ovalado. Provisto de dos cúspides, una anterior y otra posterior; la anterior es aproximadamente el doble de alta y de ancha que la posterior. Las dos cúspides están separadas en vista lingual por un surco muy poco profundo, prácticamente inexistente en vista labial. El cíngulo, continuo y de grosor regular, únicamente se estrecha un poco en la zona posterior, donde entra en contacto con el segundo incisivo.

M¹: Contorno subcuadrado, con tres raíces: dos labiales y una lingual. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y alineado con la postmetacresta. Ectolofa asimétrico, debido a la diferente longitud de las crestas, que aumenta en sentido posterior, de modo que la más corta es la preparacresta y la más larga, la postmetacresta. Metacono considerablemente más alto que el paracono. Protocono desplazado hacia el margen mesial. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. El cíngulo mesial se une con la preprotocresta. Toda la base del protocono está bordeada

por un cíngulo que se une distalmente al cíngulo distal y que mesialmente surge casi en el punto donde el cíngulo mesial se une a la preprotocresta. A la altura del metacono se desarrolla en sentido distal un cíngulo labial claramente perceptible.

M²: Contorno rectangular. Provisto de tres raíces: dos labiales y una lingual. El parastilo está muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta; el metastilo está menos desarrollado que el parastilo, pero más que el metastilo del primer molar. El ectolofa sería simétrico de no ser por la mayor longitud de la postmetacresta. Metacono considerablemente más alto que el paracono. Protocono anterior, pero menos que en el primer molar. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. El cíngulo presenta las mismas características que en el M¹.

M³: Contorno triangular. Provisto de tres raíces: una labial, otra lingual y una última medio-distal. Parastilo muy desarrollado; preparacresta muy alargada, postparacresta y premetacresta reducidas, de longitud similar. Postmetacresta y metastilo ausentes. Metacono reducido y mucho más bajo que el para-

cono. El cíngulo mesial se une a la preprotocresta; la postprotocresta desaparece en la base misma del metacono. Al igual que en los molares anteriores, la base del protocono está bordeada por un cíngulo, que aparece en el margen mesial en la zona de unión del cíngulo mesial con la preprotocresta y desaparece distalmente en la base del metacono. Un cíngulo se desarrolla desde el parastilo al mesostilo.

C₁: Contorno trapezoidal. La cúspide principal consta de tres caras: la distal es cóncava; la labial es convexa; y la lingual, que es la de menor superficie, es muy cóncava en su mitad anterior, y pronunciadamente convexa en la mitad posterior. El cíngulo es continuo excepto en el punto más mesial del canino, a la altura de la arista entre las caras labial y lingual, donde desarrolla una cúspide accesoria. En la cara lingual, el cíngulo es más grueso que en la labial. En vista oclusal se observa que el cíngulo se expande en el ángulo distolingual, pero sin desarrollar una cúspide accesoria.

P₄: Contorno trapezoidal. La única cúspide se alza en el centro de la corona. Ésta presenta tres caras: la distal es cóncava; la labial, convexa; y la lingual es cóncava en su mitad anterior y convexa en la mitad posterior. El cíngulo es continuo en todo el contorno de la pieza, y en él se observa, en vista oclusal, un ensanchamiento en el ángulo mesiolingual.

M₁: Myotodonto. El trigónido, abierto, puede presentar un pequeño cíngulo lingual. El protocónido y el metacónido están situados más próximos entre sí que las restantes cúspides del trigónido. El paralófidio presenta una escotadura profunda. El paracónido, el metacónido y el entocónido son aproximadamente de la misma altura y sobrepasan la mitad de la altura del protocónido. La entocréstida es cóncava. El hipoconúlido es más lingual que el entocónido. Las cúspides linguales están alineadas. El cíngulo labial es grueso e irregular, y con frecuencia presenta una muesca entre el trigónido y el talónido.

M₂: Myotodonto. El trigónido, cerrado, puede presentar un pequenísimo cíngulo lingual. El protocónido y el metacónido se encuentran más separados que en el primer molar. El paralófidio presenta una escotadura profunda. Metacónido y entocónido presentan una altura similar. El paracónido es más bajo que ambos y, aproximadamente, la mitad de alto que el protocónido. La entocréstida es cóncava. El hipoconúlido está alineado con el entocónido. El cíngulo labial es grueso e irregular, y al igual que en el primer molar, puede presentar una muesca entre el trigónido y el talónido.

M₃: Myotodonto. Trigónido muy cerrado; en ocasiones, con un pequeño cíngulo lingual. El paralófidio presenta una escotadura profunda. De las cúspides linguales, el metacónido es claramente la más alta, aproximadamente dos tercios de la altura del protocónido; el paracónido es algo menor y el entocónido es la más baja. La entocréstida es cóncava y no está

reducida. El hipoconúlido es más labial que el entocónido. La postcréstida está reducida, debido a la localización más lingual del hipoconúlido. El cíngulo es grueso y también puede presentar una muesca entre el trigónido y el talónido.

DISCUSIÓN

Plecotus auritus y *P. austriacus* son dos especies muy similares que durante mucho tiempo fueron consideradas como una sola: *P. auritus*. Ya en 1958 Balcells confirma la presencia de la segunda especie, *P. austriacus*, en la península Ibérica, que, aparentemente, es más frecuente que *P. auritus*. En 1963 este mismo autor publica una monografía dedicada a las dos especies y señala que el mejor carácter para diferenciarlas es el báculo o hueso peniano. Asimismo, comenta el gran solapamiento de las medidas craneales, pero al mismo tiempo indica que el tamaño de las bullas auditivas constituye también un carácter distintivo. Entre las diferencias dentarias, señala que la longitud del canino superior es mayor en *P. austriacus* y que en esta misma especie la cúspide cingular anterior del P^4 está poco desarrollada o es inexistente, así como ciertas diferencias en la longitud relativa de los primeros y terceros molares. En 1962 HANAK (1962) publica otro trabajo dedicado a la diferenciación de las dos especies y señala como distintas las alturas relativas de P^2 y P^4 . Posteriormente, RUPRECHT (1965) añade dos caracteres craneales a la lista de diferencias: el arco zigomático y la altura de la rama mandibular, y STEBBINGS (1967) los revisa y añade que uno de los caracteres que más claramente establecen la diferencia es la forma del ángulo distal del canino superior, más redondeado en *P. auritus* y más agudo en *P. austriacus*. Este último autor comenta que con frecuencia se encuentran especímenes intermedios con caracteres mixtos de una y otra especie, y considera que los caracteres morfológicos deben tener preferencia sobre las medidas a la hora de determinar un ejemplar.

De todos estos caracteres, tan sólo son útiles para un material fósil como el nuestro los referentes a dientes aislados, es decir, el canino y el cuarto premolar superior. La diferencia de la reducción de los terceros molares es pequeña y por sí sola no es útil para separar las dos especies. Otro criterio hallado en la bibliografía paleontológica es el tamaño del hipoconúlido en el M_3 (MEIN, 1975). Sin embargo, este criterio parece poco útil, como ya ha señalado RABEDER (1973b) y hemos podido comprobar por observaciones personales. (Fig. 70).

Por este motivo, tan sólo se han separado los caninos superiores y los P^4 de las dos especies, correspondiendo todo el material estudiado a *P. austriacus*: todos los caninos presentan profundos surcos labiales y linguales, que delimitan un ángulo distal agudo, y los P^4 carecen de cúspide cingular bien desarrollada. Las restantes piezas dentarias se han descrito como del grupo *P. auritus/austriacus*.

P. austriacus carece de registro durante el Pleistoceno en Europa y sus primeros datos proceden del Holoceno de Duża Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983). La única excepción son los restos del Pleistoceno Medio de Las Grajas en España (SEVILLA, 1983). Por el contrario, los restos de *P. auritus* aparecen en Europa con bastante frecuencia y se conocen desde el Bihariense inicial, período al que corresponden los que, conjuntamente con *P. crassidens* (RABEDER, 1972), se hallaron en Betfia 2. En el Pleistoceno Inferior, *P. auritus* está citado en Episkopia y Brassó (KORMOS, 1937b), Koneprusy (KOWALSKI, 1962), Kővesvárd (TOPAL, 1963) y Hundsheim (RABEDER, 1972). En Deutsch Altenburg 2,4 y 11, RABEDER (1973a y b) describe una especie ligeramente mayor que *P. auritus*, *P. abeli*, que se diferencia de la especie actual en que el P⁴ presenta una cúspide cingular muy robusta y en que el M³ está muy poco reducido, el metacono sobresale del contorno de la corona y el hipocónulido del M₃ está muy desarrollado y separado del cingulo distal. Esta misma especie se encuentra en el Pleistoceno de La Fage, pero es considerada por MEIN (1975) una subespecie de *P. auritus*, del que también se diferencia por presentar una talla algo mayor. En los niveles del Pleistoceno Medio de Hundsheim (RABEDER, 1973) se encuentra también *P. abeli*, así como en Mixnitz, del Pleistoceno Superior (RABEDER, 1973). Un *P. auritus* más grande que el actual está también citado en l'Hortus (JULLIEN, 1972a) y Suttó (TOPAL, 1981), mientras que el material de esta especie procedente de Fuchsloch (BRUNNER, 1954), Tarkó (JANOSSY, 1962), Fontechévalde (SCHREUDER, 1959) y Bacho-Kiro (WOŁOSZYN, 1982) no parece distinguirse de *P. auritus* actual, al igual que el material holoceno de Istállóskó (TOPAL, 1959), Duża Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983) y Sudslavice (HORACEK, 1979). También hay restos de *Plecotus* grupo *auritus/austriacus* en l'Hortus (JULLIEN, 1972b) y cf. *Plecotus* en Pontones (LÓPEZ MARTÍNEZ y SANCHEZ, 1981).

El material español presenta una talla que entra dentro de la variabilidad de *P. austriacus* actual, aunque las medias de algunas piezas dentarias quizás sean algo superiores. En lo que sí difiere este material es en el grado de reducción del talónido del M₃, menor que en la especie actual y con un hipocónulido bien desarrollado.

P. auritus y *P. austriacus* son en la actualidad especies fundamentalmente arborícolas, aunque también pueden habitar ocasionalmente en cuevas, en cuyo caso se trata de individuos aislados que se colocan a la entrada (BEZEM *et al.*, 1964; DAAN, 1973) o en las galerías (GÄISLER, 1975). Se las ha encontrado asociadas a *Pipistrellus pipistrellus*, *Eptesicus serotinus*, *Myotis mystacinus* y *Myotis bechsteini* (STEBBINGS, 1966). Si bien pueden llegar a convivir, parece que entre ambas especies existe aislamiento ecológico, pues *P. auritus* se distribuye preferentemente en zonas con clima más oceánico y se muestra afín a los lugares con presencia humana, mientras que *P. austriacus* vive generalmente

en zonas de clima más continental y alejadas del hombre (HANAK, 1969). Los *Plecotus* son frecuentes en egagrópias de *Tyto alba* (RUPPRECHT, 1979) y también se encuentran sus restos en las de *Strix aluco* (LESINSKI, 1983).

Género *Eptesicus* RAFINESQUE, 1820

- 1820 *Eptesicus* RAFINESQUE, *Annals of Nature*, pág. 2.
- 1829 *Nephaeus* KAUP, *Entw.-Gesch. u. Naturliche Syst. Europ., Thierwelt*, I, pág. 103.
- 1839 *Vesperugo* KEYSERLING y BLASIUS, *Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, I, pág. 312.
- 1839 *Vesperugo* KEYSERLING y BLASIUS *Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, I, pág. 313.
- 1841 *Noctula* BONAPARTE, *Iconogr. Faun. Ital.*, I, XXI.
- 1857 *Vesperugo* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 51.
- 1866 *Pachyomys* GRAY, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 3.^a serie, XVII, pág. 90.
- 1878 *Vesperugo* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 184.
- 1892 *Adelonycteris*, ALLEN, *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pág. 466.
- 1897 *Vespertilio* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6.^a serie, XX, pág. 384.
- 1900 *Eptesicus* MEHELY, *Monogr. Chiropt. Hungariae*, pág. 219.
- 1907 *Eptesicus* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 207.
- 1912 *Eptesicus* RAFINESQUE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 224-226.
- 1914 *Eptesicus* RAFINESQUE, CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 129-130.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico ancho y corto; orejas cortas, con la base del borde interno en forma de lóbulo redondeado y el borde externo inserto junto al ángulo de la boca. Patagio inserto junto a la base de los dedos del pie. Quinto dedo de la mano al menos tan largo como el metacarpiano y la primera falange del tercero. Cráneo sin peculiaridades; el rostro, aplanado. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

DIAGNOSIS DENTARIA

$$\text{Fórmula dentaria} \frac{3123}{2123}. \text{ Caninos grandes y}$$

robustos, P⁴ con talón; molares superiores sin talón ni metalofoni paralofo; tercer molar superior muy reducido distalmente; molares inferiores myotodontos y con cingulo grueso; M₃ con talónido muy reducido e hipocónulido ausente o muy pequeño (original).

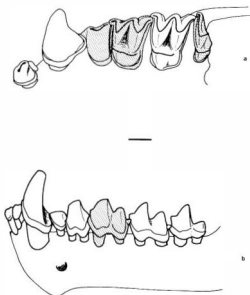


FIGURA 76. *Eptesicus serotinus*. Serie dentaria superior (a) e inferior (b).

DISTRIBUCIÓN

En Europa, África, de Asia hasta Australia, de Alaska a Argentina y en las Antillas.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO. (HONACKI *et al.*, 1982)

E. bobrinskoi KUZYAKIN, 1935
E. bottae (PETERS, 1869)
E. brasiliensis (DESMAREST, 1819)
E. brunneus (THOMAS, 1880)
E. capensis (SMITH, 1829)
E. demissus THOMAS, 1916
E. diminutus OSGOOD, 1915
E. douglasi KITCHENER, 1976
E. flavescens (SEABRA, 1900)
E. floweri (DE WINTON, 1901)
E. furinalis (D'ORBIGNY, 1847)
E. fuscus (BEAUVOIS, 1796)
E. guadeloupensis GENOWAYS y BAKER, 1975
E. guineensis (BOCAGE, 1889)
E. hottentotus (SMITH, 1833)
E. innoxius (GERVAIS, 1841)
E. kobayashii MORI, 1928
E. loveni GRANVIK, 1924
E. lynni SHAMEL, 1945
E. melckorum ROBERTS, 1919
E. nasutus (DOBSON, 1877)
E. nilssoni (KEYSERLING y BLASIUS, 1839)
E. pachyotis (DOBSON, 1871)
E. platyops (THOMAS, 1901)
E. pumilus GRAY, 1841

E. regulus (THOMAS, 1906)
E. rendalli (THOMAS, 1889)
E. sagittula MC KEAN *et al.*, 1978
E. serotinus (SCHREBER, 1774)
E. somalicus (THOMAS, 1901)
E. tatei ELLERMAN y MORRISON-SCOTT, 1951
E. tenuipinnis (PETERS, 1872)
E. vulturinus THOMAS, 1914

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

E. campanensis BAUDELLOT, 1970
E. noctuloides (LARTET, 1851)
E. praeglacialis KORMOS, 1930

Eptesicus aff. *serotinus* (SCHREBER, 1774)

- 1774 *Vespertilio serotinus* SCHREBER, *Säugethiere*, I, pág. 377.
 1857 *Vesperugo serotinus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 76.
 1878 *Vesperugo serotinus* DOBSON, *Cat. Chirop. Brit. Mus.*, pág. 191.
 1900 *Eptesicus serotinus* MEHELY, *Monogr. Chirop. Hungariae*, pág. 209.
 1904 *Vespertilio serotinus insularis* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 263.
 1904 *Vespertilio isabellinus* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 264.
 1904 *Vespertilio boscai* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 265.
 1910 *Eptesicus serotinus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 20-22.
 1912 *Eptesicus serotinus* SCHREBER, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 226-261.
 1914 *Eptesicus serotinus* (SCHREBER), CABRERA, *Fauna Ibérica, Mamíferos*, págs. 130-133.
 1959 *Eptesicus serotinus* TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, 2, págs. 216, 218, 220.
 1962 *Eptesicus* cl. *serotinus* (SCHREBER, 1774), KOWALSKI, *Acta Zool. Cracov.*, VII, 9, pág. 153.
 1973 *Eptesicus serotinus* (SCHREBER, 1774), RABEDER, *Myotis*, *Mitteil. für Fledermausk.*, XI, pág. 5.
 1979 *Eptesicus serotinus* (SCHREBER, 1774), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, pág. 251.
 1981 *Eptesicus serotinus* SCHREBER, TOPAL, *Fragm. Min. et Pal.*, págs. 66, 68, 69, 70.
 1982 *Eptesicus serotinus* (SCHREBER, 1774), WOLOSZYŃ, *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria)*. *Final Report*, pág. 45.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa continental excepto Escandinavia; también en el sur de Gran Bretaña (Fig. 79).



1



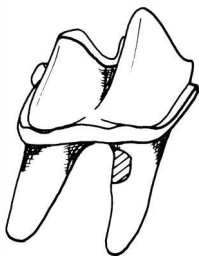
2



3



a



b

4

FIGURA 77. *Eptesicus* aff. *serotinus*. 1: P⁴ izquierdo (LG-70). 2: M² izquierdo (LG-71). 3: M¹ izquierdo (LG-72). 4: M¹ derecho, vista oclusal (a) y labial (b) (LG-73).

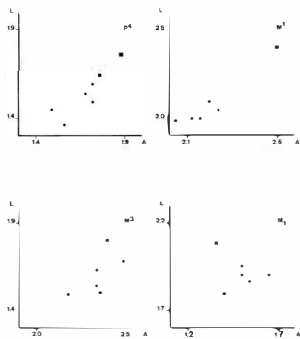


FIGURA 78. *Eptesicus aff. serotinus*. Dispersión de las medidas de P⁴, M¹, M³ y M₁. (● = *E. serotinus* actual.)



FIGURA 79. *Eptesicus serotinus*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Bastante grande; color del dorso: amarillo parduzco; el vientre es de coloración similar; carece de línea de demarcación en los lados del cuello. Longitud condilobasal del cráneo: superior a 19 mm; lon-

gitud del antebrazo: superior a 45 mm. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

Material

Las Grajas: 2P⁴; 1M¹; 1M³; 1M₁.

Medidas

			min.	max.		
P ⁴	Las Grajas	L	2	1,64 - 1,76	1,70	
		A	2	1,75 - 1,88	1,82	
	Actual	L	10	1,43 - 1,68	1,585 ± 0,024	0,077
		A	10	1,54 - 1,68	1,606 ± 0,017	0,055
M ¹	Las Grajas	L	1		1,40	
		A	1		2,60	
	Actual	L	10	2,03 - 2,31	2,124 ± 0,024	0,077
		A	10	2,04 - 2,38	2,227 ± 0,030	0,096
M ³	Las Grajas	L	1		1,80	
		A	1		2,40	
	Actual	L	10	1,54 - 1,75	1,629 ± 0,019	0,061
		A	10	2,19 - 2,55	2,383 ± 0,032	0,104
M ₁	Las Grajas	L	1		2,08	
		A ₁	1		1,24	
		A ₂	1		1,36	
	Actual	L	10	1,89 - 2,10	1,956 ± 0,020	0,064
		A ₁	10	1,29 - 1,64	1,458 ± 0,038	0,104
		A ₂	10	1,40 - 1,71	1,572 ± 0,027	0,087

DESCRIPCIÓN

P⁴: Contorno subrectangular; la cara labial es irregularmente cóncava; la proximal presenta una concavidad en la zona de contacto con el carino y luego, hacia la parte lingual, se vuelve convexa. El talón es uniformemente redondeado; su comienzo está marcado en la cara distal por una concavidad. La cresta posterior es fuertemente cóncava. El cíngulo es de grosor muy irregular y continuo excepto en el ángulo posterolabial. En el ángulo mesiolingual desarrolla una cúspide accesoria y en el mesiolabial, un engrosamiento.

M¹: Contorno subcuadrado, de aspecto muy robusto. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo bastante desarrollado y recurvado. Ectolofa asimétrica debido al mayor desarrollo de las crestas del metacono. Metacono mucho más robusto y alto que el paracono. Protocono desplazado hacia el margen mesial. La postprotocresta no se une al cíngulo distal. Metacónulo presente. Paralofa y metalofa ausentes. El cíngulo distal es continuo con el cíngulo lingual, que desaparece brevemente en la base lingual del protocono y vuelve a aparecer en la base mesial de éste, para desaparecer definitivamente en el punto de unión de la preprotocresta con el cíngulo mesial. Paraflexo y metaflexo provistos de cíngulo labial.

M³: Contorno triangular. Provisto de tres raíces: una labial, otra lingual y una tercera mediodistal. Parastilo muy desarrollado y en ángulo con la preparacresta. Esta última es aproximadamente el doble de larga que la del *M¹*. Postparacresta muy reducida; premetacresta más reducida aún que la postparacresta; postmetacresta y metastilo ausentes. Metacono muy reducido y más bajo que el paracono. El cíngulo mesial se une a la preprotocresta. La postprotocresta desaparece en la base del metacono. Un cíngulo bordea la base del protocono y surge mesialmente en la zona en que la preprotocresta se une al cíngulo mesial, y desaparece en la base del metacono, junto a la postprotocresta. Otro cíngulo se desarrolla desde el parastilo al mesostilo.

M₁: Myotodonto. El trigónido es abierto y presenta un pequeño cíngulo lingual. El paralófidio es cóncavo y sin escotadura. El protocónido y el metacónido se encuentran algo más próximos que éste último y el paraconido. Entocónido y metacónido de altura similar, que es, aproximadamente, la mitad de la del protocónido. Entocréstida recta. El hipoconúlido se encuentra alineado con el entocónido, así como con las restantes cúspides linguales. El cíngulo lingual es grueso e irregular.

DISCUSIÓN

El material descrito procede de una única localidad, Las Grajas, y corresponde plenamente en mor-

fología a la especie *E. serotinus*. Sin embargo, presenta una talla claramente mayor que la especie actual, sobre todo en los molares superiores, mientras que el talónido del *M₁* parece algo más estrecho. Esta diferencia de talla en la especie durante el Pleistoceno ya ha sido observada por JULLIEN (1977a) en el material de L'Hortus y por TOSCHI y LANZA (1959) y quizás sea debida a su relación con *Eptesicus praeglacialis*, descrito por KORMOS (KORMOS, 1930) en el Pleistoceno Inferior de Episkopia, del que muy probablemente desciende. *E. praeglacialis* es morfológicamente muy similar a *E. serotinus*, pero difiere en algunos caracteres mandibulares y en la talla, superior a la de la especie actual. El material de Las Grajas es bastante más pequeño que *Eptesicus praeglacialis*, pero mayor que *E. serotinus*.

E. praeglacialis está descrito en el Pleistoceno Inferior de Ghar Dalam (STORCH, 1974) mientras que en Koneprusy, de edad similar, KOWALSKI (1962) cita la presencia de *Eptesicus cf. serotinus*. En el Pleistoceno Medio se ha descrito *E. serotinus* en Hundheim (RABEDER, 1973) y Las Grajas (SEVILLA, 1983); y en el Pleistoceno Superior, en L'Hortus (JULLIEN, 1979), Suttó 4/1, 7, 9 y 12 (TOPAL, 1981) y Bacho Kiro (WOLOSZYN, 1982). También se ha citado en yacimientos holocenos, como Istalloskö (TOPAL, 1959), Sudslavice (HORACEK, 1979) y Duża Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983).

En los yacimientos, esta especie se encuentra siempre en porcentajes muy bajos, lo cual probablemente se debe a sus hábitos, ya que sus individuos suelen vivir aislados en los bosques y asentamientos humanos. Raramente se los encuentra en cuevas y en este caso, siempre en las zonas más externas y menos protegidas (DAAN, 1973). Se lo encuentra asociado a *Myotis myotis* y *Nyctalus noctula* (DE PAZ, 1984) y es, junto con *M. myotis*, de las especies más frecuentes en las egagrópilas de *Tyto alba* (RUPRECHT, 1979).

Género *Barbastella* GRAY, 1821

- 1821 *Barbastella* GRAY, *London Med. Repos.*, XV, pág. 300.
1825 *Barbastellus* GRAY, *Zool. Jour.*, II, pág. 243.
1839 *Synotus* KEYSERLING y BLASIUS, *Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, I, pág. 305.
1857 *Synotus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 42.
1878 *Synotus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 175.
1897 *Barbastella* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6.^a serie, XX, pág. 375.
1907 *Barbastella* MILLER, *Families and genera of Bats*, pág. 223.
1912 *Barbastella* GRAY, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, pág. 263.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico ancho y corto, con acentuadas prominencias laterales; orificios nasales abiertos hacia arriba. Orejas medianas, redondeadas y unidas por la base en el borde interno; el borde externo termina entre el ojo y el labio superior. Patagio inserto en la base de los dedos del pie. Cráneo alargado, con la caja craneal redondeada y el rostro cóncavo en la parte superior. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria - $\frac{2122}{2122}$ -. Canino superior apla-

nado y con dos surcos longitudinales; P⁴ con un amplio talón; molares superiores sin talón ni paralofo ni metalofo; M³ medianamente reducido; molares inferiores nyctalodontos con cingulo grueso en el trigónido y fino en el talónido.

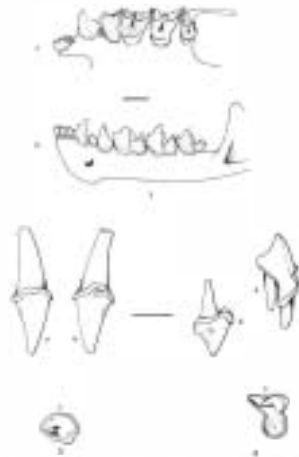


FIGURA 80. *Barbastella barbastellus*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C¹ derecho, vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c) (CAR-670). 3: P⁴ derecho, vista lingual (a), labial (b) y oclusal (c) (CAR-64)

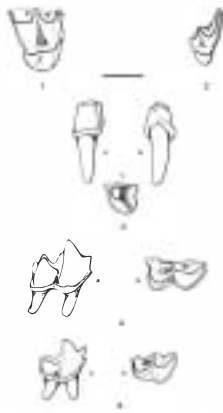


FIGURA 81. *Barbastella barbastellus*. 1: M¹ derecho (CAR-382). 2: M³ derecho (CAR-203). 3: C¹ izquierdo, vista distal (a), proximal (b) y oclusal (c) (CAR-711). 4: M¹ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-86). 5: M³ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (CAR-383).

DISTRIBUCIÓN

En Europa, norte de África, norte de la India, y por toda Asia hasta Japón.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO (HONACKI *et al.*, 1982)

- B. barbastellus* (SCHREBER, 1774)
- B. leucomelas* (CRETZSCHMAR, 1826)

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

- B. rostrata* TOPAL, 1970
- B. schadleri* WETTSTEIN, 1923

Barbastella barbastellus (SCHREBER, 1774)

- 1774 *Vespertilio barbastellus* SCHREBER, *Säugethiere*, I, pág. 377.
- 1776 *Vespertilio barbastelle* MULLER, *Natursyst. Suppl. u. Regist. Band*, pág. 17.
- 1836 *Barbastellus daubentonii* BELL, *Hist. Brit. Quadr.* I, pág. 63.

- 1838 *Barbastellus communis* GRAY, *Mag. Zool. and Bot.* II, pág. 495.
- 1857 *Synotis barbastellus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 43.
- 1878 *Synotis barbastellus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 176.
- 1897 *Barbastella barbastellus* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6.^a serie, XX, pág. 385.
- 1910 *Barbastella barbastellus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 11.
- 1912 *Barbastella barbastellus* SCHREBER, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 263-268.
- 1914 *Barbastella barbastellus* (SCHREBER), CABRERA, *Fauna Ibérica, Mamíferos*, págs. 134-137.
- 1923 *Barbastella schadleri* nov. spec., WETTSTEIN-WESTERHEIM, *Akad. Anz. Wiss., math.-natw. Kl.* 60, págs. 39-40.
- 1959 *Barbastella barbastellus*, TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, 2, págs. 216, 218, 221.
- 1972 *Barbastella barbastellus* (SCHREBER, 1774), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, 1, págs. 250-251, Fig. 4.
- 1973 *Barbastella schadleri* WETTSTEIN, RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.* XI, págs. 4, 5, 6, 9.
- 1982 *Barbastella* cf. *schadleri* (WETTSTEIN, 1923), WOLOSZYN, *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria) Final Report*, pág. 43.
- 1983 *Barbastella barbastellus* (SCHREBER, 1774), BOCHENSKI et al., *Prz. Zool.*, XXVII, 4, pág. 450.

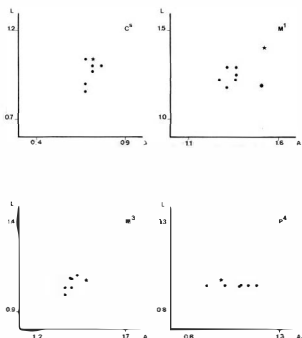


FIGURA 82. *Barbastella barbastellus*. Dispersión de las medidas de C², M¹, M³ y P⁴. (● = *B. barbastellus* actual.)

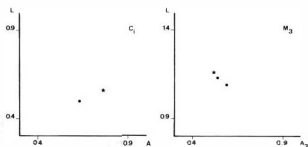


FIGURA 83. *Barbastella barbastellus*. Dispersión de las medidas de C¹ y M³. (● = *B. barbastellus* actual.)

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa central, y distribuciones dispersas en las penínsulas Ibérica, Itálica y Escandinava. También en parte de Gran Bretaña. (Fig. 84).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Neurocráneo alargado y redondeado; rostro débil, con la parte central superior aplanada y ligeramente cóncava. Orejas medianas, con la punta obtusa, unidas entre sí por la base de su borde interno y con el borde externo terminando entre el ojo y el labio superior. Patagio inserto en la base de los dedos del pie. Lóbulos postcalcáneos poco desarrollados. Longitud del antebrazo: entre 38 y 40 mm. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

Material

Prádena: 1M₂

Cueva del Agua: 1M¹

La Carihueta: 1C²; 1M¹; 1M³; 1C₁; 1M₃

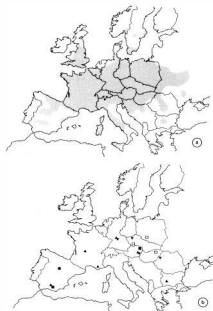


FIGURA 84. *Barbastella barbastellus*. a: distribución geográfica actual b: distribución en el Cuaternario.

		L	A	min.	máx.		on
C ⁵	La Carihuela	L	A			1,04	
						0,72	
Actual	L	A	0,86	1,04	0,961 ± 0,025	0,062	
			0,68	0,77	0,708 ± 0,013	0,032	
M ¹	C. del Agua	L	A			1,19	
						1,50	
Actual	L	A	1,18	1,29	1,241 ± 0,015	0,039	
			1,27	1,36	1,328 ± 0,013	0,034	
M ³	La Carihuela	L	A			1,08	
						1,48	
Actual	L	A	1,00	1,11	1,061 ± 0,015	0,038	
			1,36	1,43	1,391 ± 0,009	0,024	
M ₂	Prádena	L	A ₁			1,20	
			A ₂			0,68	
Actual	L	A ₁	1,13	1,22	1,175		
			0,77	0,86	0,815		
		A ₂	0,72	0,81	0,765		
M ₃	La Carihuela	L	A ₁			1,16	
			A ₂			0,72	
Actual	L	A ₁	1,09	1,13	1,110		
			0,63	0,77	0,700		
		A ₂	0,54	0,59	0,565		

DESCRIPCIÓN

C⁵: Contorno ovalado, con la cara distolingual aplanada. La raíz y la corona no forman casi ángulo. A mitad de la cara labial presenta un surco longitudinal; en la cara lingual presenta dos surcos, de los cuales el anterior es poco profundo; el posterior, de mayor profundidad, abarca, en la base del canino, casi toda la mitad lingual posterior. Mesialmente, las caras labial y lingual están separadas por una arista poco marcada; distalmente, están separadas por otra más aguda. El cíngulo, no muy grueso, es irregular.

P⁴: Contorno subtriangular. El margen labial es convexo-cóncavo-convexo; el proximal es convexo excepto en el lugar de contacto con el segundo premojar, en que aparece una pequeña concavidad; el margen distal consta de dos convexidades separadas por una escotadura que marca el comienzo del talón. La única cúspide presente está localizada en

el ángulo mesiolabial. La cresta posterior dibuja una suave concavidad. De la cúspide hacia el cíngulo se marcan dos aristas: una que se dirige al ángulo anterolabial y otra que se une al cíngulo en la zona donde comienza mesialmente el talón. El cíngulo bordea toda la pieza excepto en el ángulo distolabial y no presenta ni ensanchamientos ni abultamientos.

M¹: Contorno subcuadrado. Parastilo bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y levemente curvado respecto a la postmetacresta. Ectolofa asimétrica, debido a la mayor longitud de la postmetacresta. Metacono ligeramente más alto que el paracono. El protocono se encuentra desplazado hacia el margen mesial. La postprotocresta se dirige hacia el cíngulo distal y desaparece casi junto a éste. Paralofa y metalofa presentes, pero muy débiles y difíciles de observar. La presencia de metacono se insinúa con un pequeño surco en la muralla lingual del protocono. En la unión entre el cíngulo mesial y la preprotocresta sur-

ge un lino cingulo que bordea la base del protocono. En la cara lingual, el cingulo se interrumpe brevemente en la base misma del protocono; hacia la parte distal reaparece y se une al cingulo distal. El metafexo presenta cingulo lingual a la altura de la postmetacresta.

M²: Contorno triangular. Las tres raices se disponen una labialmente, otra lingualmente, y la tercera, mediodistalmente. El parastilo está muy desarrollado. La preparacresta está alargada, mientras que la postparacresta y la premetacresta están reducidas y presentan una longitud similar. Postmetacresta y metastilo ausentes. Metacono reducido y más bajo que el paracono. El cingulo mesial se une a la preprotocresta; la postprotocresta desaparece en la base del metacono. La base del protocono está rodeada por un cingulo fino que surge en el margen mesial a la altura de la unión de la preprotocresta con el cingulo mesial y desaparece distalmente en la base del metacono. No presenta cingulo entre el parastilo y el mesostilo.

C₁: Contorno triangular. La cúspide principal consta de tres caras: la distal es cóncava, la labial es convexa y la lingual es cóncava en su mitad anterior y convexa en su mitad posterior. El cingulo se interrumpe en el punto más mesial de la corona, donde desarrolla una cúspide accesoria de tamaño considerable. En el ángulo distolingual, el cingulo forma un pequeño engrosamiento. En el resto de la corona, el cingulo es uniforme y de escaso grosor.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido es muy abierto y presenta cingulo lingual. El protocónido y el metacónido están bastante más próximos que las otras cúspides del trigónido entre sí. El paralófidio presenta una escotadura, pero no muy profunda. El metacónido es más alto que el paracónido y éste último, a su vez, más alto que el entocónido. El metacónido sobrepasa los dos tercios de la altura del protocónido. La entocréstida es ligeramente cóncava. Paracónido, metacónido y entocónido están alineados y el hipocónido es un poco más labial que el entocónido. El cingulo labial es más bien fino e irregular.

M₂: Nyctalodonto. El trigónido está considerablemente más cerrado que en el primer molar y carece de cingulo lingual. Paracónido y metacónido se encuentran más próximos entre sí que el protocónido y el metacónido. El paralófidio presenta una escotadura más profunda que en el primer molar. El metacónido es aproximadamente la mitad de alto que el protocónido y más alto que el paracónido, y ambos más altos que el entocónido. La entocréstida es más cóncava que en el M₁ y está sin reducir. El talónido se encuentra reducido debido a que el entocónido se encuentra en posición más labial que de costumbre y el hipocónido, en posición más lingual. El hipocónido es algo más labial que el entocónido. El cingulo labial, de grosor irregular, presenta una muesca entre el trigónido y el talónido.

DISCUSIÓN

En el Pleistoceno europeo se han descrito, aparte de la especie presente en la actualidad en Europa, *B. barbastellus*, otras dos especies muy próximas a ella: *B. schadleri* WETTSTEIN y *B. rostrata* TOPAL. La primera de éstas fue descrita como algo más grande y robusta que *B. barbastellus* y con el foramen mentoniano en una localización algo distinta que en esta última (WETTSTEIN, 1923). Sin embargo, *B. schadleri* es considerada por diversos autores (KOWALSKI, 1962; RABEDER, 1973) como un sinónimo de *B. barbastellus*. La otra especie, *B. rostrata* (TOPAL, 1970) fue descrita basándose en diferencias en la talla de la dentición con respecto a *B. barbastellus*: presenta unos molares inferiores más largos y más anchos, mientras que los molares superiores son, por el contrario, más estrechos en proporción a su longitud.

El material español es escaso, pero no parece pertenecer ni a *B. rostrata* ni a *B. schadleri*, sino que coincide plenamente con la morfología y la talla que presenta *B. barbastellus* en la actualidad.

B. barbastellus y sus especies afines son relativamente frecuentes en el Cuaternario y las proporciones en que se encuentran varían mucho según el yacimiento de que se trate. Según TOPAL (1981), la presencia de *Barbastella* en una asociación fósil puede interpretarse en términos ecológicos: su descubrimiento puede esperarse en todos los depósitos de intervalos más fríos del Pleistoceno.

Los restos más antiguos registrados de *B. barbastellus* corresponden al Pleistoceno Inferior y proceden de los yacimientos de Gaisloch y Episkopia (BRUNNER, 1950), Konéprusy (KOWALSKI, 1962) y Deutsch-Altenburg 2, 6 y 7. En el Pleistoceno Medio se han encontrado restos de *B. barbastellus* en Hundsheim (RABEDER, 1972, 1973) y de *B. rostrata* en Tarkó (TOPAL, 1970). Los restos de *B. barbastellus* son muy frecuentes en el Pleistoceno Superior; así, dicha especie está citada en Fuchsloch (BRUNNER, 1954), Fontechévade (SCHREUDER, 1959), L'Hortus (JULLIEN, 1972a), Mixnitz (RABEDER, 1973) y Bacho Kiro (WOLOSZYN, 1982), mientras que en Suttó 7, *B. rostrata* es la especie presente (TOPAL, 1981). En el Holoceno, *B. barbastellus* está citada en Istalloskö (TOPAL, 1959), Sudslavice (HORACEK, 1979) y Duža Sowa (BOCHENSKI *et al.*, 1983).

B. barbastellus es una especie que se asocia en la actualidad a climas fríos. En las zonas de alta montaña, esta especie puede constituir el 90 % de la fauna de quirópteros, asociada frecuentemente a *Myotis myotis* y *Rhinolophus hipposideros* y nunca a especies más termófilas como *Rhinolophus ferrumequinum* o *Miniopterus schreibersi* (RABEDER, 1972). En lugares de climas fríos se la puede encontrar hibernando en galerías de las cuevas (GÄISLER, 1975) y en medios subterráneos con temperaturas bajas (DE PAZ, 1984), ya se trate de individuos aislados o de grandes colonias. En lugares de clima más benigno, muy raramente se la encuentra en cuevas,

sino más bien en árboles y abrigos abiertos (DAAN y WICHERS, 1968). La presencia esporádica de esta especie en L'Hortus ha sido interpretada por JULLIEN (1972a) como debida a la escasez de árboles en la zona durante los momentos en que se depositaron los niveles con *B. barbastellus*.

Género *Nyctalus* BOWDICH, 1825

- 1825 *Nyctalus* BOWDICH, *Excursions in Madeira and Porto Santo*, pág., 36.
 1829 *Pterygistes* KAUP, *Entw.-Gesch. u. Natürl. Syst. Europ. Thierwelt*, I, pág. 99.
 1839 *Vesperugo* KEYSERLING y BLASIIUS, *Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, I, pág. 312.
 1842 *Noctulinia* GRAY, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, X, pág. 258.
 1856 *Panugo* KOLENATI, *Allgem. deutsche Naturhist. Zeitung, Dresden, Neue Folge*, II, pág. 131.
 1857 *Vesperugo* BLASIIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 49.
 1878 *Vesperugo* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 183.
 1893 *Noctulinia* ALLEN, *Proc. U.S. National Museum*, XVI, pág. 30.
 1897 *Pterygistes* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6.ª Serie, XX, pág. 384.
 1907 *Pterygistes* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 207.
 1908 *Nyctalus* ANDERSEN, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 9.ª Serie I, pág. 434.
 1912 *Nyctalus* BOWDICH, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 242-243.
 1914 *Nyctalus* BOWDICH, CABRERA, *Fauna Ibérica Mamíferos*, págs. 123-124.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico corto y muy ancho; frente ancha y aplastada; orejas cortas y muy separadas entre sí, con la base del lóbulo redondeada y el borde externo inserto cerca de la boca. Trago corto y muy ancho. Patajo inserto junto al tobillo. Cráneo achatado, con el hocico corto y la escotadura anterior del paladar ancha (Modificado de CABRERA, 1914).

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\begin{matrix} 2123 \\ 3123 \end{matrix}$ Canino superior robusto

to, provisto de talón; P⁴ con talón; molares superiores sin talón, con paralofo y metalofo; M³ medianamente reducido; molares inferiores nyctalodontos, con cíngulo grueso; reducción del talónido en M₃ mínima.

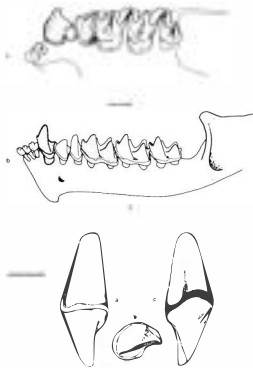


FIGURA 85. *Nyctalus leisteri*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C² izquierdo, vista labial (a), oclusal (b) e lingual (c) (LG-11).

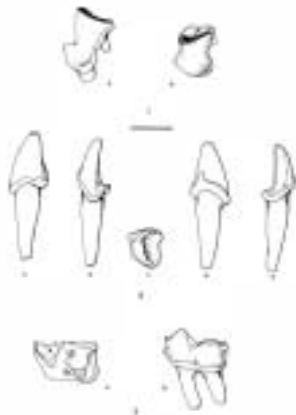


FIGURA 86. *Nyctalus leisteri*. 1: P⁴ derecho, vista lingual (a) y oclusal (b) (CA-10). 2: C² izquierdo, vista distal (a), labial (b), oclusal (c), proximal (d) e lingual (e) (LG-33). 3: M₁ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (LG-06).

DISTRIBUCIÓN

En el sur de Europa occidental; en las Azores; desde el norte de África hasta el norte de India; y en China, Corea y Japón.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

- N. aviator* (THOMAS, 1911)
- N. lasiopterus* (SCHREBER, 1780)
- N. leisleri* (KUHLM, 1818)
- N. montanus* (BARRET-HAMILTON, 1906)
- N. noctula* (SCHREBER, 1774)

Nyctalus leisleri (KUHLM, 1818)

- 1818 *Vespertilio leisleri* KUHLM, *Ann. Wetterau. Gesellsch. Naturk.* IV, pág. 46.
- 1818 *Vespertilio dasycarpus* KUHLM, *Ann. Wetterau. Gesellsch. Naturk.* IV, pág. 49.
- 1857 *Vesperugo leisleri* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 56.
- 1878 *Vesperugo leisleri* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 215.
- 1910 *Nyctalus leisleri* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 19.
- 1912 *Nyctalus leisleri* KUHLM, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 252-253.
- 1914 *Nyctalus leisleri* (KUHLM), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, pág. 127-129.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En Europa oriental y central, en puntos dispersos de Europa mediterránea; en Irlanda y en la mitad sur de Gran Bretaña (Fig. 88).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Es, de las especies pertenecientes al género presentes en Europa, la de menor tamaño. Porción basal del pelaje, claramente oscurecida. Longitud condilobasal del cráneo: entre 15 y 16 mm; longitud del antebrazo: entre 39 y 43 mm. (Modificado de MILLER, 1912 y CABRERA, 1914).

Material

Las Grajas: 2C³; 1C₁; 1M₁
Cueva del Agua: 1P⁴

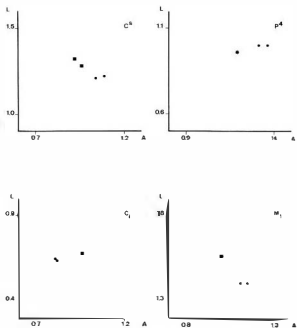


FIGURA 87. *Nyctalus leisleri*. Dispersión de las medidas de C³, P⁴, C₁ y M₁. (● = *N. leisleri* actual.)



FIGURA 88. *Nyctalus leisleri*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

		n	mín.	máx.	\bar{x}	SD
C ³	Las Grajas	L A	2 2	1,28 0,92	1,32 0,96	1,30 0,94
	Actual	L A	6 6	1,22 1,09	1,50 1,40	1,410 ± 0,041 1,220 ± 0,038
P ⁴	C. del Agua	L A	1 1			0,96 1,19
	Actual	L A	6 6	0,98 1,19	1,12 1,40	1,041 ± 0,024 1,323 ± 0,031
C _i	Las Grajas	L A	1 1			0,68 0,96
	Actual	L A	6 6	0,63 0,81	0,84 0,98	0,716 ± 0,025 0,926 ± 0,023
M ₁	Las Grajas	L	1			1,56
		A ₁	1			1,00
		A ₂	1			1,00
	Actual	L A ₁ A ₂	6 6 6	1,40 0,95 1,11	1,57 1,19 1,33	1,480 ± 0,020 1,080 ± 0,030 1,211 ± 0,027

DESCRIPCIÓN

C³: Contorno trapezoidal; raíz y corona de aspecto muy robusto y sin formar ángulo. La corona presenta tres caras aplanadas: una mesiolabial, otra distolabial y una última lingual. Carece de surcos longitudinales. El filo posterior presenta una angulosidad próxima al cuello, que se acentúa con el desgaste. El cingulo es de grosor irregular y se afina en el ángulo proximal y en el margen distal, en la concavidad que marca el contacto con el P².

P⁴: Contorno subrectangular. Los márgenes labial y distal son cóncavos; el proximal presenta dos convexidades y el lingual es redondeado. La cúspide principal se encuentra localizada en el ángulo mesiolabial. La cresta posterior marca una fuerte concavidad. El cingulo es continuo excepto en el ángulo distolabial; en la cara proximal, hacia la mitad lingual, desarrolla una cúspide accesoria de desarrollo considerable.

C_i: Contorno triangular. La cúspide principal consta de tres caras: la distal es aplanada, la labial es convexa y la lingual es cóncava en su parte más mesial y convexa en la distal. El cingulo, no muy grueso, se interrumpe en el punto más mesial de la corona, donde desarrolla una cúspide accesoria de tamaño considerable. En el ángulo distolingual el cingulo desarrolla una segunda cúspide accesoria.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido es cerrado y la distancia metacónido-protoconónido es similar a la distancia entre el metacónido y el paracónido. El paralófidio es cóncavo y sin escotadura. La cúspide lingual más alta es el entocónido; le sigue el metacónido, y el paracónido es la más baja de las tres. El metacónido sobrepasa la mitad de la altura del protoconónido. La entocrestada es curva. El hipoconónido está alineado con el entocónido; paracónido, metacónido y entocónido están alineados. El talónido, muy grande, presenta una fosa muy profunda. El cingulo no es demasiado grueso y presenta irregularidades.

DISCUSIÓN

La presencia de *N. leislerei* en Las Grajas y la Cueva del Agua constituyen los primeros datos sobre restos fósiles de esta especie en el Cuaternario de Europa. La morfología y la talla de los restos descritos corresponden plenamente a las de la especie actual, si bien el talón del canino superior parece estar algo menos desarrollado en el material fósil.

N. leislerei es una especie forestal prácticamente desconocida en la actualidad en la Península. Tanto en invierno como en verano se refugia en cavidades de árboles (DE PAZ, 1984). Puede llegar a desplazarse más de 400 km, según se ha constatado en

Europa. Parece constituir una presa poco frecuente de *Tyto alba* (RUPRECHT, 1979).

Nyctalus lasiopterus (SCHREBER, 1780)

1781 *Vespertilio lasiopterus* SCHREBER, *Säugethiere*, Läm. LVII. B.

1900 *Pterygistes maximus* MILLER, *Proc. Biol. Soc. Washington*, XIII, pág. 156.

1910 *Nyctalus maximus* TROUSSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 19.

1912 *Nyctalus maximus* FATIO, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 244-245.

1942 *Nyctalus lasiopterus* (SCHREBER, 1780), TATE, *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, 80, págs. 243-244.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico ancho y orejas pequeñas, con el trago corto. Longitud condilobasal del cráneo: entre 22 y 23 mm; longitud del antebrazo: de 64 a 86 mm. (Modificado de MILLER, 1912).

Material

Cueva del Agua: 1M²; 1M³

Medidas

		n	mín.	máx.	\bar{x}	SD
M ²	C. del Agua	L			2,36	
		A			2,90	
	Actual	L	4	2,24 - 2,38	2,312 ± 0,034	0,049
		A	4	2,87 - 3,22	3,067 ± 0,065	0,125
M ³	C. del Agua	L			2,13	
		A			1,50	
	Actual	L	4	1,82 - 2,27	1,992 ± 0,084	0,168
		A	4	2,87 - 2,81	2,787 ± 0,042	0,084

DESCRIPCIÓN

M²: Contorno rectangular. Parastilo bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y ligeramente curvado. El único ejemplar está muy desgastado, pero se puede observar que el ectolofio es asimétrico debido al tamaño creciente de las crestas en sentido distal. Presenta metalofio y metacónulo. El cingulo es fino, y

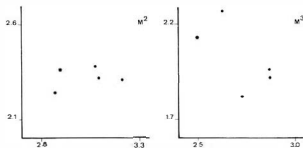


FIGURA 89. *Nyctalus lasiopterus*. 1: seriedadentaria superior. 2: maxilar izquierdo con M²M³ (CA-15). Dispersión de las medidas de M² y M³ (● = *N. lasiopterus* actual.)

continuo en la base lingual del protocono, aunque en ésta es más fino todavía. Sin cingulos linguales. Metaflexo labialmente recto

M³: Contorno triangular, con la parte posterior medianamente reducida. Las tres raíces se disponen del siguiente modo: una labial, otra lingual y la tercera mediodistal. Parastilo bien desarrollado. Preparacresta de longitud normal; postparacresta y preme-

tacresta algo reducidas en longitud. Postmetacresta y metastilo ausentes. Protocono con cingulo lingual mesial y distal. Sin cingulo en la parte de la preproto-cresta.

DISCUSIÓN

N. lasiopterus constituye una especie extremadamente rara en los yacimientos del Cuaternario europeo: tan sólo se la ha citado en Le Lazaret, del Pleistoceno Medio, donde constituye el único resto de Quiróptero hallado (JULLIEN y PILLARD, 1969) y en Baoussé Roussé, del Pleistoceno Superior (JULLIEN, 1976).

En España está representada por este único resto procedente de la Cueva del Agua, y aunque morfológicamente coincide con la especie actual, presenta alguna diferencia métrica: los molares parecen ser más largos y algo más estrechos que en el material de comparación estudiado de la especie actual.

Género *Pipistrellus* KAUP, 1829

1829 *Pipistrellus* KAUP, *Entw.-Gesch. u. Natürl. Syst. Europ. Thierwelt*, I, pág. 98.

1837 *Pipistrellus* BONAPARTE, *Iconogr. Faun. Ital.*, I, fasc. XX.



FIGURA 90. *Nyctalus lasiopterus*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

1838 *Romicia* GRAY, *Mag. Zool. and Bot.* II, pág. 495.

1839 *Vesperugo* KEYSERLING y BLASIUS, *Wiegmann's Archiv für Naturgesch.* I, pág. 312.

1856 *Hypsugo* KOLENATI, *Allgem. deutsche Naturhist. Zeitung, Dresden, neue Folge*, II, pág. 131.

1856 *Nannugo* KOLENATI, *Allgem. deutsche Naturhist. Zeitung, Dresden, neue Folge*, II, pág. 131.

1857 *Vesperugo* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 49

1878 *Vesperugo* DOBSON, *Catal. Chiróp. Brit. Mus.*, pág. 183.

1897 *Pipistrellus* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 6ª Serie, XX, pág. 384.

1899 *Euvesperugo* AÏCLOQUE, *Faune de France, Mammifères*, pág. 35.

1907 *Pipistrellus* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 204.

1914 *Pipistrellus* CABRERA, *Fauna Ibérica, Mamíferos*, pág. 110.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Hocico corto y ancho; frente poco elevada; orejas cortas y triangulares, con el borde externo inserto junto a la comisura de la boca. Patagio inserto en la base de los dedos del pie. (Modificado de CABRERA, 1914).



FIGURA 91. *Pipistrellus pipistrellus*. 1: serie dentaria superior (a) e inferior (b). 2: C³ derecho, vista lingual (a), oclusal (b) y labial (c) (LG-2). 3: P⁴ derecho, vista lingual (a), oclusal (b) y labial (c) (CA-27)

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\frac{2123}{3123}$. Canino superior aplanado y fuerte; P⁴ con talón de desarrollo medio; molares superiores sin talón, con paralofo y metalofo; reducción del M³ mediana; molares inferiores nyctalodontos o myotodontos con cíngulo de grosor intermedio; talónido del M₂ poco reducido.

do y fuerte; P⁴ con talón de desarrollo medio; molares superiores sin talón, con paralofo y metalofo; reducción del M³ mediana; molares inferiores nyctalodontos o myotodontos con cíngulo de grosor intermedio; talónido del M₂ poco reducido.

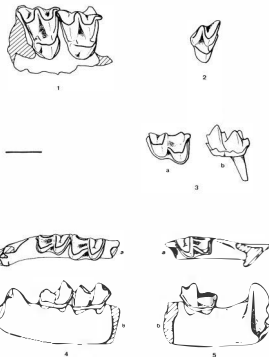


FIGURA 92. *Pipistrellus pipistrellus*. 1: fragmento de maxilar con M¹M² derechos (CA-27). 2: M³ derecho (CA-27). 3: M₁ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (LG-59). 4: fragmento mandibular con M₂M₃ derechos, vista oclusal (a) y labial (b) (LG-55). 5: fragmento mandibular con M₃ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (LG-58).

DISTRIBUCIÓN

En Europa; por Asia hasta Australia y Tasmania, en África y Madagascar; en el sur de Canadá y en Honduras.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GENERO (MEESTER y SETZER, 1971; HALL, 1981 No se han incluido las especies de Indoaustralia)

P. abramus TEMMINCK, 1840
P. aereo HELLER, 1912

P. affinis (DOBSON, 1871)
P. anchietai (SEABRA, 1900)
P. anthonyi TATE, 1942
P. arabicus HARRISON, 1979
P. ariel THOMAS, 1904
P. crassulus THOMAS, 1904
P. deserti THOMAS, 1902
P. eisentrauti HILL, 1968
P. endoi IMAIZUMI, 1959
P. hesperus ALLEN, 1864
P. inexpectatus ALLEN, 1959
P. kunhli (KÜHL, 1819)
P. maderensis (DOBSON, 1878)
P. marginatus (CRETZSCHMAR, 1826)
P. musculus THOMAS, 1913
P. nanulus THOMAS, 1904
P. nanus (PETERS, 1825)
P. nathusii (KEYSERLING y BLASIUS, 1839)
P. permixtus ALLEN, 1957
P. pipistrellus (SCHREBER, 1774)
P. rueppelli (FISCHER, 1829)
P. rusticus (TOMES, 1861)
P. savii (BONAPARTE, 1837)
P. subflavus (CUVIER, 1832)

Pipistrellus pipistrellus (SCHREBER, 1774)

1774 *Vespertilio pipistrellus* SCHREBER, *Säugethiere*, I, pág. 167.

1776 *Vespertilio pipistrelle* MÜLLER, *Natursyst. suppl. u. Regist. Band*, pág. 16.

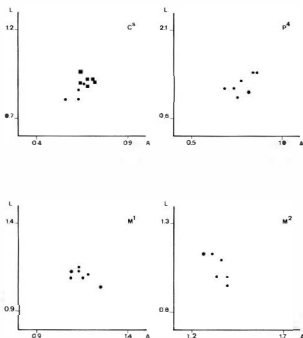


FIGURA 93. *Pipistrellus pipistrellus*. Dispersión de las medidas de C^s, P⁴, M¹ y M². (● = *P. pipistrellus* actual.)

- 1825 *Vespertilio pygmaeus* LEACH, *Zool. Journ.*, I, pág. 560.
- 1834 *Vespertilio brachyotos* BAILLON, *Mém. Soc. Royale d'Emulation d'Abbeville*, pág. 50.
- 1845 *Pipistrellus genei* BONAPARTE, *Atti della sesta Riunione degli Scienziati Italiani*, Milano, pág. 340.
- 1857 *Vesperugo pipistrellus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 61.
- 1878 *Vesperugo pipistrellus* DOBSON, *Catalog. Chirop. Brit. Mus.*, pág. 223.
- 1897 *Pipistrellus pipistrellus* MILLER, *Ann. and Mag. Nat. Hist.* 6ª Serie, XX, pág. 384.
- 1904 *Pipistrellus pipistrellus mediterraneus* CABRERA, *Mem. Soc. Españ. Hist. Nat.*, II, pág. 273.
- 1910 *Pipistrellus pipistrellus* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, págs. 1-15.
- 1912 *Pipistrellus pipistrellus* SCHREBER, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 204-212.
- 1914 *Pipistrellus pipistrellus* (SCHREBER), CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 111-114.
- 1959 *Pipistrellus pipistrellus* TOPAL, *Vertebrata Hungarica*, I, 2, págs. 220-221.
- 1972 *Pipistrellus pipistrellus* (SCHREBER, 1774), JULLIEN, *Etudes Quaternaires*, I, pág. 251.
- 1974 *Pipistrellus pipistrellus* (SCHREBER, 1774), STORCH, *Senckenbergiana lethaea*, 55, pág. 424.
- 1982 *Pipistrellus pipistrellus* (SCHREBER, 1775), WOLOSZYŃ, *Excavations in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report*. Pág. 43.

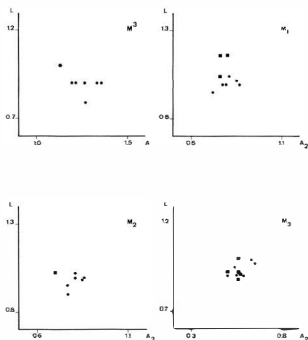


FIGURA 94. *Pipistrellus pipistrellus*. Dispersión de las medidas de M^3 , M_1 , M_2 y M_3 (● = *P. pipistrellus* actual)

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En toda Europa; hacia el norte, hasta el sur de Noruega y Suecia. (Fig. 95).

DIAGNOSIS

Es el representante más pequeño del género en Europa. I^1 más del doble de alto que el I^2 ; P^4 separado del C^5 por un diastema claro; el P^2 es visible en vista labial. P^2 más de la mitad de la del P_4 . Canino inferior robusto. Trago relativamente estrecho; pulgar corto; borde posterior del patagio normalmente oscuro. Longitud condilobasal del cráneo: de 11 a 12 mm; longitud del antebrazo: de 27,6 a 12 mm (Modificado de MILLER, 1912).

Material

Las Grajas: 8C³; 3M₁; 1M₂; 6M₃
 Cueva del Agua: 8C⁵; 3M₁; 1M₂; 6M₃; 1P⁴; 1M¹; 1M³.



FIGURA 95. *Pipistrellus pipistrellus*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario.

		n	mín.	máx.	\bar{x}	s^2	
C ⁵	Las Grajas	L	0,90	1,04	0,965 ± 0,017	0,049	
		A	0,64	0,92	0,760 ± 0,047	0,117	
	Actual	L	12	0,56	1,05	0,841 ± 0,030	0,107
		A	12	0,57	0,77	0,655 ± 0,015	0,053
P ⁴	C. del Agua	L			0,75		
		A			0,81		
	Actual	L	12	0,76	0,91	0,833 ± 0,015	0,055
		A	12	0,74	0,91	0,816 ± 0,014	0,051
M ¹	C. del Agua	L			1,13		
		A			1,09		
	Actual	L	12	1,08	1,19	1,135 ± 0,010	0,036
		A	12	1,12	1,28	1,205 ± 0,016	0,056
M ²	C. del Agua	L			1,13		
		A			1,27		
	Actual	L	12	0,99	1,19	1,079 ± 0,017	0,060
		A	12	1,30	1,54	1,415 ± 0,020	0,071
M ³	C. del Agua	L			1,00		
		A			1,13		
	Actual	L	12	0,90	1,05	0,945 ± 0,016	0,058
		A	12	1,21	1,43	1,327 ± 0,018	0,063
M ₁	Las Grajas	L		1,04	1,16	1,120	
		A ₁		0,68	0,72	0,700	
	Actual	A ₂		0,76	0,80	0,773	
		L	12	0,99	1,12	1,030 ± 0,011	0,040
	Actual	A ₁	12	0,69	0,84	0,744 ± 0,010	0,037
		A ₂	12	0,76	0,87	0,832 ± 0,009	0,032
M ₂	Las Grajas	L			1,02		
		A ₁			0,60		
	Actual	A ₂			0,70		
		L	12	0,94	1,08	1,018 ± 0,011	0,041
	Actual	A ₁	12	0,72	0,80	0,763 ± 0,006	0,023
		A ₂	12	0,78	0,87	0,831 ± 0,007	0,026
M ₃	Las Grajas	L		0,88	1,00	0,928 ± 0,017	0,039
		A ₁		0,58	0,70	0,640 ± 0,016	0,041
	Actual	A ₂		0,50	0,56	0,543 ± 0,009	0,024
		L	12	0,90	1,08	0,973 ± 0,016	0,057
	Actual	A ₁	12	0,61	0,77	0,720 ± 0,015	0,052
		A ₂	12	0,52	0,66	0,597 ± 0,049	0,049

DESCRIPCIÓN

C⁵: Contorno trapezoidal. La raíz y la corona casi no forman ángulo. La corona presenta tres caras; la lingual es aplanada, así como las otras dos, es decir, la mesiolabial y la distolabial pero éstas muestran una leve concavidad central. El paso de la cara labial mesial a la distal es suavemente convexo; por el contrario, el contacto entre las dos caras labiales con la lingual es brusco y está marcado por una arista mesial y otra distal. La arista distal presenta en vista lateral una angulosidad próxima al cingulo y que se acentúa con el desgaste. El cingulo es más grueso en la cara labial que en la lingual. En vista oclusal se observa en el margen distolingual una concavidad que corresponde a la zona de contacto con el P².

P⁴: Contorno poligonal de cuatro caras. Las caras labial y mesial son rectas. La cara lingual incluye un talón y es suavemente convexa; la cara distal presenta una concavidad que marca el final del talón. La cresta posterior es ligeramente cóncava. Un cingulo medianamente grueso bordea toda la pieza excepto en el ángulo distolabial. En la cara mesial, a la altura del comienzo del talón, el cingulo presenta una cúspide accesoria de tamaño considerable.

M¹: Contorno subcuadrado. Parastilo bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta; metastilo menos desarrollado y algo encurvado. Ectolofa asimétrica debido al tamaño creciente de las crestas en sentido posterior. Metacono algo más alto que el paracono. Protocono desplazado hacia el margen mesial. La postprotocresta no se une al cingulo distal. Metacono presente. Paralofo y metafo presentes. El primero se caracteriza porque en su primera mitad tiene dirección lingual y luego se tuerce en ángulo y adopta una dirección mesial, uniéndose a la preprotocresta en su parte más anterior. El cingulo distal se une al cingulo lingual, que desaparece en la base del protocono. Existe un cingulo aislado en la base mesiolingual del protocono, así como otro, lingual, en la mitad mesial del paraflexo y en la mitad distal del metaflexo.

M²: Contorno rectangular. Parastilo menos desarrollado que en el M¹; metastilo recurvado. Ectolofa prácticamente simétrica. Metacono algo más alto que el paracono. La postprotocresta no se une al cingulo distal. Metacono presente. Paralofo y metafo presentes. El cingulo presenta las mismas características que en el primer molar.

M³: Contorno triangular. Provisto de tres raíces: una labial, otra lingual y una tercera mediocentral. Parastilo bien desarrollado; preparacresta de desarrollo normal; postparacresta poco reducida y algo más larga que la premetacresta. Postmetacresta y metastilo ausentes. Metacono sólo ligeramente menos alto que el paracono. Paralofo presente. El cingulo mesial se prolonga en la preprotocresta. La postpro-

tocresta termina en la base del metacono. Existe un pequeño cingulo en la base mesial del protocono, que desaparece en la base lingual de éste y no reaparece en su base distal.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido es cerrado y carece de cingulo lingual. La distancia entre el protocónido y el metacónido es similar a la existente entre el metacónido y el paracónido. El paralófidio es cóncavo y sin escotadura. La cúspide lingual más alta es el entocónido. El paracónido y el metacónido son aproximadamente la mitad de altos que el protocónido. La entocrestida es curva; paracónido, metacónido y entocónido están alineados. El hipocónulido es algo más lingual que el entocónido. El cingulo es fino e irregular; puede presentar, a la altura del protocónido y del hipocónido, un pequeño ensanchamiento anguloso.

M₂: Nyctalodonto. El trigónido es más cerrado que en el M₁, y no tiene cingulo lingual. El paralófidio es cóncavo y sin escotadura. La cúspide lingual más alta es el entocónido; le sigue en altura el metacónido, y la más baja es el paracónido, cuya altura es aproximadamente la mitad de la del protocónido. La entocrestida es curva. El paracónido, el metacónido y el entocónido están alineados. El hipocónulido es algo más lingual que el entocónido. El cingulo presenta unas características similares a las del primer molar.

M₃: Nyctalodonto. El trigónido es más cerrado que en los dos molares anteriores y carece de cingulo lingual. El paralófidio es cóncavo y sin escotadura. Paracónido, metacónido y entocónido de altura similar, que equivale, aproximadamente, a la mitad de la del protocónido. Entocrestida curva y sin reducir en longitud. El talónido se encuentra reducido por estar el entocónido en posición más labial que de costumbre y el hipocónulido en posición más lingual. El hipocónulido es más lingual que el entocónido. El cingulo es de características similares al de los molares anteriores.

DISCUSIÓN

Al igual que las demás especies no cavernícolas, *Pipistrellus pipistrellus* se encuentra raramente en yacimientos cuaternarios. Está presente en España precisamente en la Cueva del Agua y en Las Grajas, dos yacimientos cuyo material incluye también otras especies de quirópteros no cavernícolas. El material descrito se corresponde plenamente con la morfología de la especie en la actualidad, y aunque la mayoría de sus medidas entran dentro de la variabilidad de la especie, los caninos parecen ligeramente más anchos y los molares superiores parecen algo más estrechos, como ya ha sido observado por WOLOSZYŃ (1982) en el material de Bacho-Kiro. El ma-

terial español es tan escaso que no permite concluir nada al respecto.

La única cita de *P. pipistrellus* en el Pleistoceno inferior procede de Ghar Dalam (STORCH, 1974), donde no parece presentar diferencias con la especie actual. En el Pleistoceno Medio tan sólo se cita la presencia de esta especie en un yacimiento español, Las Grajas (SEVILLA, 1983), y en el Pleistoceno Superior, en l'Hortus (JULLIEN, 1972a) y Bacho-Kiro (WOLOSZYN, 1982). En el Holoceno, las citas son igualmente escasas: Pontones (LÓPEZ-MARTÍNEZ y SANCHIZ, 1981) e Istalloskó (TOPAL, 1959). En este último yacimiento es la especie dominante en los dos niveles, constituyendo sus restos el 75 % y el 82 % de la fauna de quirópteros.

Las citas de otros *Pipistrellus* en el Pleistoceno son aún más escasas, y los *Pipistrellus* sp. descritos en Humdsheim (RABEDER, 1973) y Aridos (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1980) no corresponden a *P. pipistrellus*, pues presentan una talla aún mayor que las otras tres especies de *P. pipistrellus* europeos, mayores a su vez que *P. pipistrellus*.

Esta especie vive en la actualidad en lugares boscosos y en asentamientos humanos. En verano se refugia en construcciones humanas y en árboles (KOWALSKI, 1981). En regiones frías forma grandes colonias de hibernación, que se guarecen en cuevas, mientras que en regiones cálidas sólo ocasionalmente se la encuentra en cuevas, y en tal caso, siempre en la entrada (DAAN, 1973). Comparte sus refugios con *Plecotus* (STEBBINGS, 1966) y se encuentra frecuentemente en egagrópilas de *Tylo alba* (RUPPRECHT, 1979).

Familia *Miniopteridae* MEIN y TUPINIER, 1977

Género *Miniopterus* BONAPARTE, 1837

- 1837 *Miniopterus* BONAPARTE, *Iconogr. Faun. Ital.*, I, XX.
- 1857 *Miniopterus* BLASIUS, *Säugethiere Deutschlands*, pág. 45.
- 1866 *Miniopterus* GRAY, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 3.^a serie, XVII, pág. 91.
- 1878 *Miniopterus* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 347.
- 1892 *Miniopterus* WINGE, *Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera) fra Laboa Santa, Minas Geraes*, pág. 36.
- 1900 *Miniopterus* LAMPE, *Jahrb. Nassau Ver. Naturkunde, Jahrg. 53, Catal. Säugeth.-Samml.* pág. 12.
- 1907 *Miniopterus* MILLER, *Families and Genera of Bats*, pág. 227.
- 1912 *Miniopterus* BONAPARTE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, págs. 268-269.
- 1914 *Miniopterus* BONAPARTE, CABRERA, *Fauna Ibérica. Mamíferos*, págs. 141-142.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Cráneo con la caja cerebral muy alta y el rostro bajo y aplanado. Orejas cortas y separadas. (Modificado de MILLER, 1912.)

DIAGNOSIS DENTARIA

Fórmula dentaria $\frac{2133}{3133}$ Molares superiores

con talón sin hipocono. P² diminuto y a veces ausente; P³ grande, provisto de tres raíces; P⁴ con talón bien desarrollado. Molares superiores con paralofo y metalofo. P₃ con dos raíces; molares inferiores nyctalodontos; cíngulo grueso en el trigónido y fino en el talónido.

DISTRIBUCIÓN

En el sur de Europa, África, Madagascar, sur de Asia hasta Filipinas, Nueva Caledonia, islas Lealtad y Australia.

ESPECIES ACTUALES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

- M. australis* TOMES, 1858
M. fraterculus THOMAS y SCHWANN, 1906
M. inflatus THOMAS, 1903
M. medius THOMAS y WROUGHTON, 1909
M. minor PETERS, 1867
M. robustior REVILLIOD, 1914
M. schreibersi (KÜHL, 1819)
M. tristis (WATERHOUSE, 1854)

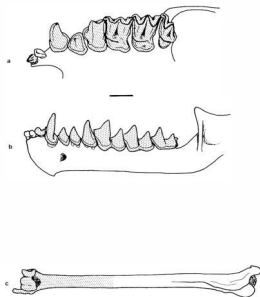


FIGURA 96. *Miniopterus schreibersi*. Serie dentaria superior (a) e húmero derecho (b).

ESPECIES FÓSILES ATRIBUIDAS AL GÉNERO

M. fossilis ZAPFE, 1950

Miniopterus schreibersii (KUHLE, 1819)

- 1819 *Vespertilio schreibersii* KUHLE, *Ann. Watterau. Gesellsch. Naturk.*, IV, pág. 185.
 1837 *Vespertilio ursinii* BONAPARTE, *Iconogr. Faun. Ital.*, I, XXI.
 1841 *Vespertilio orsinii* TEMMINCK, *Monogr. de Mamm.*, II, pág. 179.
 1857 *Miniopterus schreibersii* BLASIUS, *Saugethiere Deutschlands*, pág. 46.
 1878 *Miniopterus schreibersii* DOBSON, *Catal. Chiropt. Brit. Mus.*, pág. 348.
 1910 *Miniopterus schreibersii* TROUESSART, *Faune Mamm. d'Europe*, pág. 34.
 1912 *Miniopterus schreibersii*, KUHLE, MILLER, *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, pág. 269-275.
 1914 *Miniopterus schreibersii* (NATTERER), CABREIRA, *Fauna Ibérica Mamíferos*, págs. 142-144.
 1956 *Miniopterus schreibersii* KUHLE, 1819, KOWALSKI, *Acta Paleont. Pol.*, I, 4, págs. 358-359.



FIGURA 97. *Miniopterus schreibersii*: 1: I¹ derecho, vista labial (a) y oclusal (b) (GU-20). 2: C² derecho, vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c) (CAR-436). 3: P³ derecho (CAR-603). 4: fragmento de maxilar con P⁴ derecho, vista lingual (CAR-605). 5: M¹ derecho (CAR-460). 6: M² derecho (AT-162). 7: M³ derecho (AT-83).

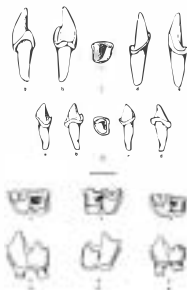


FIGURA 98. *Miniopterus schreibersii*. 1: C¹ derecho, vista proximal (a), distal (b), oclusal (c), labial (d) y lingual (e) (CAR-181). 2: P₂ izquierdo, vista labial (a), distal (b), oclusal (c), lingual (d) y proximal (e) (CAR-678). 3: M₃ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (CAR-296). 4: M₂ derecho, vista oclusal (a) y labial (b) (CA-8). 5: M₃ izquierdo, vista oclusal (a) y labial (b) (AT-90).

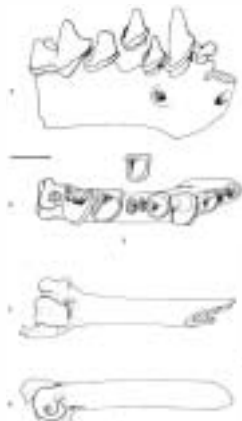


FIGURA 99. *Miniopterus schreibersii*. 1: fragmento mandibular derecho con I₂-M₄, vista labial (a) y oclusal (b) (GU-17). 2: fragmento de húmero derecho, vista exterior (a) y posterior (b) (CAR-705).

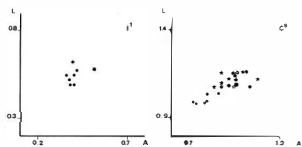


FIGURA 100. *Miniapterus schreibersi*. Dispersión de las medidas de I^1 , C^2 , P^2 y P^4 . (● = *M. schreibersi* actual.)

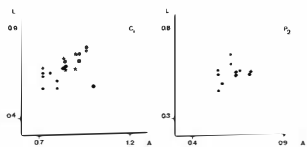


FIGURA 102. *Miniapterus schreibersi*. Dispersión de las medidas de C^1 , P^2 , P^3 y P^4 . (● = *M. schreibersi* actual.)

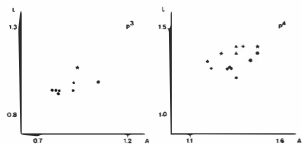


FIGURA 101. *Miniapterus schreibersi*. Dispersión de las medidas de M^1 , M^2 , M^3 e I_3 . (● = *M. schreibersi* actual.)

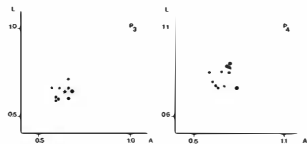
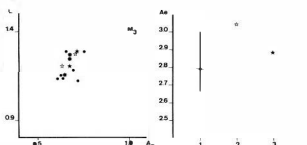
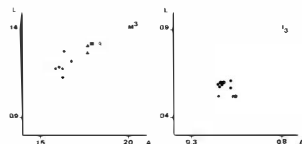
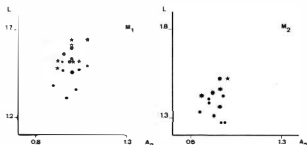
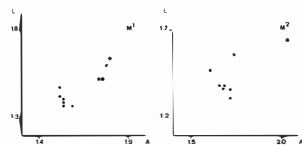


FIGURA 103. *Miniapterus schreibersi*. Dispersión de las medidas de M_1 , M_2 y M_3 . (● = *M. schreibersi* actual.) Anchuras epifisarias de los húmeros. (1: *M. schreibersi* actual; 2: Atapuerca; 3: La Carlhuela.)



- 1972 *Miniopterus schreibersi* (KUHLE) RABEDER, *Myotis, Mitteil. für Fledermausk.*, XI, págs. 6. 8
- 1972 *Miniopterus schreibersi* (KUHLE, 1819), JULLIEN, *Études Quaternaires*, pág. 250.
- 1974 *Miniopterus schreibersi* (KUHLE, 1819), STORCH, *Senckenbergiana lethaea*, 55, págs. 424, 426.
- 1981 *Miniopterus schreibersi* KUHLE, TOPAL, *Frag. Min. et Pal.*, 10, pág. 68.
- 1982 *Miniopterus schreibersi* (KUHLE, 1819), WOLOSZYN, *Excavations in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report*, pág. 44.

DISTRIBUCIÓN EUROPEA

En toda Europa meridional (Fig. 104).

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Cráneo con la frente alta y abombada y el rostro bajo y aplanado. Segunda falange del tercer dedo casi tres veces tan larga como la primera. Orejas cortas, separadas y de forma romboidal. Trago estrecho y obtuso. Longitud del antebrazo: alrededor de 43 mm. (Modificado de MILLER, 1912.)

Material

Guardo: 11¹; 4C²; 1P³; 2P⁴; 2M¹; 1M₂; 2I₃; 4C₁; 3P₂; 2P₃; 3P₄; 4M₁; 3M₂; 2M₃.

El Higuero: 2P⁴; 2M³; 1M₃.

Las Grajas: 1C²; 1M³; 1C₁.

Atapuerca: 5C²; 2P⁴; 1M¹; 1M²; 1M³; 1C₁; 1P₃; 1P₄; 3M₁; 2M₃; 1H.

Cueva del Agua: 1C₁; 2M₂; 1M₃.

La Carihuela: 6C²; 1P³; 2P⁴; 1M¹; 3C₁; 1P₂; 6M₁; 1M₂; 2M₃; 1H.

El Reguerillo: 11¹; 1C²; 1I₃; 2C₁.



FIGURA 104. *Miniopterus schreibersi*. a: distribución geográfica actual; b: distribución en el Cuaternario

Medidas

		■	■	mín. - máx.		■	■
Guardo	L	↑				0,58	
	A	↑				0,52	
El Reguerillo	L	↑				0,62	
	A	↑				0,40	
Actual	L	■	■	0,49	0,63	0,546 ± 0,014	0,042
	A	■	■	0,35	0,40	0,395 ± 0,010	0,029

		1	2	máx.	\bar{x}	des.	
C ⁵	Guardo	L	4	1,08	+ 1,20	1,130 ± 0,025	0,051
		A	3	0,92	+ 1,04	0,993	
	Las Grajas	L	1			1,08	
		A	1			0,96	
	Atapuerca	L	5	1,12	+ 1,16	1,144 ± 0,008	0,019
		A	5	0,96	+ 1,08	0,984 ± 0,016	0,048
	La Carihuela	L	6	1,08	+ 1,20	1,136 ± 0,016	0,040
		A	6	0,84	+ 1,00	0,904 ± 0,024	0,054
	El Reguerillo	L	1			1,08	
		A	1			0,88	
Actual	L	8	1,05	+ 1,12	1,087 ± 0,012	0,034	
	A	8	0,80	+ 0,91	0,837 ± 0,012	0,036	
P ³	Guardo	L	1			1,00	
		A	1			1,04	
	La Carihuela	L	1			1,08	
		A	1			0,92	
Actual	L	8	0,91	+ 1,05	1,006 ± 0,017	0,050	
	A	8	0,78	+ 1,05	0,955 ± 0,028	0,082	
P ⁴	Guardo	L	2	1,32	+ 1,36	1,34	
		A	2	1,44	+ 1,48	1,46	
	El Higuierón	L	2	1,36	+ 1,40	1,38	
		A	2			1,36	
	Atapuerca	L	2	1,12	+ 1,40	1,26	
		A	1			1,48	
	La Carihuela	L	2	1,36	+ 1,40	1,38	
		A	2	1,28	+ 1,40	1,34	
	Actual	L	8	1,28	+ 1,40	1,367 ± 0,015	0,044
		A	8	1,33	+ 1,47	1,391 ± 0,014	0,041
M ¹	Guardo	L	2	1,52	+ 1,64	1,58	
		A	2	1,76	+ 1,80	1,78	
	Atapuerca	L	1			1,60	
		A	1			1,78	
	La Carihuela	L	1			1,52	
		A	1			1,72	
Actual	L	8	1,43	+ 1,54	1,491 ± 0,013	0,039	
	A	8	1,52	+ 1,71	1,663 ± 0,019	0,055	
M ²	Guardo	L	1			1,64	
		A	1			2,04	
	Atapuerca	L	1			1,56	
		A	1			1,84	
Actual	L	8	1,40	+ 1,54	1,470 ± 0,012	0,035	
	A	8	1,61	+ 1,89	1,783 ± 0,026	0,076	

Medidas

			mín.	máx.			
M ³	El Higerón	L	2	1,27	1,31	1,29	
		A	2			1,77	
	Las Grajas	L	1			1,32	
		A	1			1,80	
Atapuerca	L	1			1,32		
	A	1			1,84		
Actual	L	8	1,19	1,26	1,233 ± 0,011	0,033	
	A	8	1,61	1,82	1,741 ± 0,019	0,054	
I ₃	Guardo	L	2	0,52	0,60	0,56	
		A	2	0,48	0,54	0,51	
	El Reguerillo	L	1			0,60	
		A	1			0,48	
Actual	L	8	0,56	0,63	0,608 ± 0,009	0,028	
	A	8	0,42	0,56	0,488 ± 0,013	0,039	
C ₁	Guardo	L	4	0,58	0,80	0,695 ± 0,039	0,079
		A	4	0,84	1,00	0,910 ± 0,035	0,071
	Las Grajas	L	1			0,72	
		A	1			0,92	
	Atapuerca	L	1			0,68	
		A	1			0,90	
	C. del Agua	L	1			0,68	
		A	1			0,84	
	La Carihueta	L	3	0,68	0,76	0,726	
		A	3	0,84	0,92	0,866	
	El Reguerillo	L	2	0,76	0,78	0,77	
		A	2	0,92	0,96	0,94	
Actual	L	7	0,57	0,70	0,641 ± 0,015	0,042	
	A	8	0,42	0,80	0,686 ± 0,054	0,154	
P ₂	Guardo	L	3	0,54	0,56	0,553	
		A	3	0,64	0,72	0,666	
	La Carihueta	L	1			0,56	
		A	1			0,72	
Actual	L	8	0,56	0,63	0,570 ± 0,007	0,022	
	A	8	0,54	0,66	0,617 ± 0,014	0,041	
P ₃	Guardo	L	2	0,60	0,64	0,62	
		A	2	0,66	0,68	0,67	
	Atapuerca	L	1			0,64	
		A	1			0,64	
Actual	L	8	0,56	0,66	0,620 ± 0,009	0,028	
	A	8	0,57	0,70	0,647 ± 0,013	0,039	
P ₄	Guardo	L	3	0,76	0,90	0,84	
		A	3	0,80	0,84	0,81	
	Atapuerca	L	1			0,88	
		A	1			0,80	
Actual	L	8	0,77	0,84	0,821 ± 0,008	0,025	
	A	8	0,71	0,84	0,797 ± 0,016	0,046	

Medidas

			mín.	+	máx.		on	
M ₁	Guardo	L	4	1,46	+	1,60	1,535 ± 0,025	0,051
		A ₁	4				0,88	
		A ₂	4	0,96	+	1,00	0,990 ± 0,012	0,017
		Atapuerca	L	3	1,60	+	1,64	1,613
	A ₁		3	0,84	+	0,92	0,893	
		A ₂	2				1,00	
		La Carihuela	L	6	1,48	+	1,64	1,533 ± 0,020
	A ₁		6	0,80	+	0,96	0,880 ± 0,020	0,051
		A ₂	6	0,92	+	1,08	0,993 ± 0,023	0,058
		Actual	L	6	1,38	+	1,54	1,445 ± 0,019
	A ₁		6	0,76	+	1,12	1,035 ± 0,037	0,107
	A ₂	6	0,90	+	1,12	1,055 ± 0,021	0,062	
M ₂	Guardo	L	3	1,36	+	1,52	1,440	
		A ₁	3	0,84	+	0,92	0,880	
		A ₂	3	0,92	+	0,96	0,946	
		C. del Agua	L	2	1,42	+	1,46	1,44
	A ₁		2	0,76	+	0,96	0,86	
		A ₂	2	0,86	+	0,96	0,91	
		La Carihuela	L	1			1,52	
	A ₁		1			0,92		
		A ₂	1			1,00		
		Actual	L	6	1,33	+	1,40	1,365 ± 0,012
	A ₁		6	0,80	+	1,08	1,007 ± 0,030	0,085
	A ₂	6	0,85	+	1,05	0,992 ± 0,020	0,059	
M ₃	Guardo	L	2	1,24	+	1,26	1,250	
		A ₁	2	0,72	+	0,76	0,740	
		A ₂	2			0,680		
		El Higuerón	L	—			—	
	A ₁		—			—		
		A ₂	1			0,68		
		Atapuerca	L	2	1,20	+	1,28	1,240
	A ₁		2	0,72	+	0,84	0,773	
		A ₂	2	0,64	+	0,72	0,680	
		C. del Agua	L	1			1,15	
	A ₁		1			0,69		
		A ₂	1			0,65		
La Carihuela		L	2	1,20	+	1,28	1,24	
	A ₁	2	0,78	+	0,80	0,79		
	A ₂	2	0,68	+	0,72	0,70		
	Actual	L	6	1,22	+	1,29	1,258 ± 0,008	0,023
A ₁		6	0,71	+	0,91	0,845 ± 0,020	0,058	
A ₂	6	0,61	+	0,77	0,735 ± 0,017	0,050		
H	Atapuerca	Ae	1			3,04		
	La Carihuela	Ae	1			2,88		

DESCRIPCIÓN

I¹: Contorno triangular. Provisto de dos cúspides: una mesial y otra distolingual. La cúspide mesial es la más desarrollada. Ambas cúspides están unidas por dos crestas. La cresta lingual es recta; la labial se dirige hacia el ángulo distolabial y en éste gira para acabar en la cúspide distolingual. Carece de cingulo.

C²: Contorno ovalado. La raíz y la corona no forman casi ángulo. Presenta cuatro surcos longitudinales: dos en la cara labial y dos en la cara lingual. La cara lingual, casi plana, está separada mesial y distalmente por aristas poco agudas. El cingulo, no muy grueso, es algo irregular.

P³: Contorno subtriangular. Provisto de tres raíces: dos labiales y una lingual. Presenta una única cúspide localizada hacia el margen labial. La cara labial es cóncava y la lingual es ligeramente convexa. Un cingulo fino y continuo bordea toda la pieza.

P⁴: Contorno trapezoidal. La cúspide principal se encuentra localizada hacia la mitad de la cara labial. La cresta posterior es corta y cóncava. La cúspide principal presenta una arista mesial que se dirige hacia el ángulo mesiolingual, donde el cingulo desarrolla una cúspide accesoria. El margen mesial es cóncavo; el lingual es convexo, y el distal presenta dos concavidades. Un cingulo fino rodea toda la pieza excepto en la mitad distal del margen labial.

M¹: Contorno subrectangular; provisto de un estrecho talón distolingual. El parastilo está bien desarrollado y en ángulo con la preparacresta. El metastilo, ligeramente curvado, está menos desarrollado. El ectolofio es asimétrico debido al menor desarrollo de las crestas del paracono y al alargamiento distal de la postmetacresta. Metacono más alto que el paracono. Protocono desplazado hacia el margen mesiolingual. Metacónulo presente. Paralofo y metalofo presentes, aunque este último es difícil de ver en algunos casos. En la unión entre el cingulo mesial y la preprotocresta surge un cingulo fino que bordea la base del protocono en sus caras mesial y lingual, bordea el talón, donde se engruesa, y se prolonga distalmente en el cingulo distal, donde vuelve a afinarse. Existe un pequeño reborde cingular labial próximo al metastilo.

M²: Contorno subrectangular. Está provisto de un talón distolingual más ancho y corto que en el primer molar. El parastilo y el metastilo presentan el mismo desarrollo que en el M¹. El ectolofio es asimétrico debido al mayor desarrollo de las crestas del metacono con respecto a las del paracono, especialmente la postmetacresta, alargada en sentido distal. Metacono más alto que el paracono. Protocono ligeramente menos mesial que en el M¹. Metacónulo presente. Paralofo y metalofo presentes, éste último algo más visible que en el primer molar. El cingulo presenta las mismas características que en el M¹, aunque alcanza menos desarrollo en el talón.

M³: Contorno triangular, con tres raíces: una labial, otra lingual y la tercera mediolabial. Parastilo más desarrollado que en los molares anteriores. La preparacresta sin alargar; postparacresta reducida y más corta que la premetacresta, esta última sin reducir. Postmetacresta y matastilo ausentes. Metacono reducido y más bajo que el paracono. Paralofo presente. El cingulo mesial se une a la preprotocresta; ésta acaba en metacono. En la base mesial del protocono existe un pequeño cingulo aislado que desaparece al llegar a la base lingual de aquél. No presenta cingulo entre el parastilo y el mesostilo.

I₃: Contorno ovalado. Provisto de tres cúspides alineadas en dirección longitudinal. La cúspide más mesial es la más pequeña; la central es la más desarrollada y está separada de la más distal por un profundo valle. Un cingulo lingual bordea la corona desde la cúspide más mesial a la más distal. En el margen labial presenta otro cingulo longitudinal poco marcado.

C₁: Contorno subrectangular. La cúspide principal consta de tres caras: una anterior y labial, convexa; la cara distal es cóncava, y la cara lingual es convexa excepto por un pequeño surco longitudinal situado en su parte más anterior. El cingulo es fino y continuo menos en su punto más mesial, donde desarrolla una cúspide accesoria. En el ángulo distolingual se engruesa ligeramente, pero no desarrolla una segunda cúspide accesoria.

P₂: Contorno casi ovalado, con las caras lingual y distal aplanadas. Presenta una única raíz. De la cúspide principal surge una arista en dirección mesiolingual, que se une a un engrosamiento cingular. La corona posee tres caras, de las cuales la distal es ligeramente cóncava, la mesiolabial es convexa y la mesiolingual es cóncava en el tercio anterior y convexa en los dos tercios restantes. El cingulo es continuo, pero se afina en la zona de contacto con el canino.

P₃: Contorno trapezoidal, provisto de dos raíces, una mesial y otra distal. La corona consta de tres caras: la distal es ligeramente cóncava; la mesiolabial, convexa, y la mesiolingual, cóncava en su tercio anterior y convexa en el resto. Al igual que en el P₂, de la cúspide principal parte una arista que se une a un engrosamiento cingular situado en el ángulo mesiolingual. Presenta otro engrosamiento cingular en el ángulo distolingual. El cingulo carece de discontinuidades.

P₄: Contorno triangular, con las caras distal y lingual planas y las caras mesial y labial formando una convexidad continua. La cúspide principal se encuentra algo desplazada hacia el margen mesial y consta de tres caras: la distal es cóncava; la mesiolabial, convexa, y la lingual es cóncava en su mitad mesial y convexa en la más distal. El cingulo es fino y continuo, y desarrolla un engrosamiento en el ángulo mesiolingual y otro en el distolingual.

M₁: Nyctalodonto. El trigónido, regular, presenta un cíngulo lingual. El protocónido y el metacónido están situados algo más próximos entre sí que el paracónido y el metacónido. El parafórido es cóncavo, sin escotadura. El metacónido y el entocónido presentan una altura similar, que no llega a los dos tercios de la altura del protocónido. El paracónido sobrepasa en altura el primer tercio del protocónido. La entocrestida es curva. El hipoconúlido es algo más labial que el entocónido. El entocónido, paracónido y metacónido se encuentran alineados. El cíngulo es fino y de grosor uniforme excepto en la base del protocónido, donde suele engrosarse.

M₂: Nyctalodonto. El trigónido es cerrado y presenta cíngulo lingual. La distancia entre el protocónido y el metacónido es similar a la existente entre el metacónido y el paracónido. El parafórido es cóncavo y sin escotadura. Paracónido aproximadamente la mitad de alto que el protocónido; metacónido y entocónido algo menos de dos tercios la altura del protocónido. La entocrestida es curva. El hipoconúlido es algo más labial que el entocónido. Entocónido, metacónido y paracónido se encuentran alineados. El cíngulo es fino y de grosor más regular que en el *M₁*, pues se engruesa algo menos en la base del protocónido.

M₃: Nyctalodonto. El trigónido es cerrado y presenta cíngulo lingual. La distancia existente entre el protocónido y el metacónido es mayor que la existente entre éste último y el paracónido. El parafórido es cóncavo y sin escotadura. El paracónido es más bajo que el entocónido y el metacónido, los cuales, a su vez, son, aproximadamente, la mitad de altos que el protocónido. Entocrestida curva y sin reducir. El talónido se encuentra algo reducido por la localización más lingual del hipoconúlido en relación con el segundo molar. Hipoconúlido más labial que el entocónido. El cíngulo es fino y más regular que en los dos molares anteriores.

Húmero: Proceso estiloides largo y con forma de pala en vista lateral. La epitroclea está poco ensanchada. El paso de la tróclea al cóndilo en casi recto, mientras que el cóndilo y el epicóndilo están separados por un fuerte estrangulamiento.

DISCUSIÓN

El material descrito corresponde a la morfología típica e inconfundible de *Miniapterus schreibersi*, pero presenta en general una talla algo mayor en los caninos y molares superiores; los caninos inferiores son algo más anchos y el húmero, más robusto. La única especie fósil descrita de *Miniapterus* es *M. fossilis* ZAPFE del Mioceno, con una talla similar a la de la especie en la actualidad. En el Plioceno de España y Europa existen restos inéditos de una especie de *Miniapterus* morfológicamente similar a la especie actual, pero de mayor talla. Por el contrario,

M. schreibersi del Plioceno de Podlesice parece presentar la misma talla que la especie en la actualidad (KOWALSKI, 1956). Es posible que *Miniapterus* presente una pauta de disminución de talla desde el Plioceno a la actualidad, pero la escasez de sus restos limita su conocimiento y utilidad bioestratigráfica.

M. schreibersi se conoce en Europa desde el Plioceno (HELLER, 1936; KOWALSKI, 1956), pero a juzgar por la escasa abundancia de restos encontrados en nuestro continente, su presencia en el Pleistoceno no parece excesivamente numerosa e incluso cabe que hubiera desaparecido de Europa central durante las glaciaciones (RABEDER, 1972). Esto parece deberse a su asociación a climas cálidos, por lo que diversos autores consideran que su presencia es indicativa de climas cálidos (RABEDER, 1972; MEIN, 1975; JULLIEN, 1972a).

En el Pleistoceno Inferior se ha citado la presencia de esta especie en Deutsch Altenburg 4 (RABEDER, 1973) y Ghar Dalam (STORCH, 1974). En el Pleistoceno Medio sigue presente en Ghar Dalam y en el nivel 3 de Deutsch Altenburg. También se ha citado su presencia en El Higerón (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1972) y Las Grajas (Sevilla, 1983). El material de L'Hortus del Pleistoceno Superior (JULLIEN, 1972a) parece no presentar diferencias craneales con la especie en la actualidad, pero sí en los húmeros, que son más robustos. Por el contrario, las restantes citas del Pleistoceno Superior, Cova Negra (PÉREZ RIPOLL, 1977), Suttó (TOPAL, 1980) y Bacho Kiro (WOLOSZYN, 1982), no mencionan diferencias con la especie actual. La presencia de *M. schreibersi* en yacimientos holocenos se ha mencionado únicamente en L'Hortus (JULLIEN, 1972b).

M. schreibersi es una especie que se encuentra en la actualidad en cuevas, tanto naturales como artificiales, durante todo el año. En verano pueden agruparse gran número de individuos, superando incluso el millar. Durante el invierno escoge lugares de temperaturas bajas y forma grupos menos numerosos, próximos al centenar de individuos. Se pueden encontrar asociados a *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus* y *Rhinolophus euryale* (DE PAZ, 1984).

6. ORIGEN DEL MATERIAL

Los murciélagos pueden ser presa de gran número de depredadores, desde arañas a serpientes, aves y mamíferos nocturnos, e incluso algunos murciélagos carnívoros. Sin embargo, sólo en casos excepcionales constituyen los murciélagos el alimento habitual de un predador. Estos casos excepcionales, más bien anecdóticos, se deben normalmente a la ocupación de un mismo refugio por parte del predador y de la presa. Existen ejemplos de este tipo de oportunismo en la bibliografía, en que el depredador es un reptil, un carnívoro o una rapaz nocturna (SILVA TABOADA, 1979; DWYER, 1964; BAUER, 1956; SCHEFER, 1974; RUPPRECHT, 1979; LESINSKI, 1983). En Europa sólo se ha informado de la depredación

de murciélagos por parte de rapaces nocturnas (*Tyto alba*, *Bubo bubo* y *Strix aluco*). El porcentaje habitual de murciélagos en la alimentación de estas especies es, sin embargo, bajísimo, inferior al 0,1 % (CHALINE, 1974; BRUNET-LECOMTE Y DELIBES, 1984).

Así, el origen que se atribuye a la mayoría de los yacimientos de microvertebrados (el acúmulo de egagrópias) tiene una probabilidad muy baja de ser el mismo que el de los yacimientos con quirópteros, aunque se haya sugerido en la bibliografía más de una vez (WOLOSZYN, 1982). También parece poco probable que los yacimientos de quirópteros se originen por depredación de carnívoros, a pesar de que algún autor (MELLET, 1974) la considere causa exclusiva o casi exclusiva de todos los yacimientos de microvertebrados.

Como señala BEHRENSMEYER (1978), a la intemperie los huesos se alteran con gran rapidez, debido fundamentalmente a los grandes cambios de temperatura y humedad que tienen lugar en la atmósfera, astillándose y fragmentándose hasta el punto de resultar irreconocibles. Esta alteración es mucho más intensa y rápida en los huesos pequeños, tales como los de los microvertebrados, y especialmente en los delicados huesos de los murciélagos.

Las acumulaciones de cadáveres de murciélagos en los suelos de las cuevas o en las fisuras que aquellos también habitan —que son el origen exclusivo o casi exclusivo de los yacimientos con restos abundantes— se producen como resultado de la muerte natural de los mismos y no de su depredación. Varios factores apoyan esta hipótesis. En primer lugar, los murciélagos se concentran en cuevas año tras año, formando a veces colonias de varios millares de individuos. Durante dos períodos al año la muerte les sobreviene dentro de la cueva, con la consiguiente acumulación de cadáveres en el suelo de la misma. Durante la hibernación los murciélagos mueren por congelación o por falta de reservas de grasa subcutánea suficientes como para permitirles sobrevivir todo el invierno, y ello afecta a individuos de todas las edades. Durante la época de cría (primavera-verano), se acumulan debajo de las colonias cadáveres procedentes de individuos juveniles que caen al suelo y son incapaces de volar. Los murciélagos son muy selectivos a la hora de elegir un refugio, escogiendo en las cuevas lugares con temperatura y humedad muy constante a lo largo del año, lo cual favorece la conservación de los cadáveres acumulados en el suelo, que con el tiempo van quedando cubiertos por sedimento y forman lo que podría ser el origen de un yacimiento fósil.

Otro factor que apoya esta hipótesis es el hecho de que en los yacimientos kársticos con murciélagos, de las especies presentes, todas cavernícolas, las que se encuentran en mayores proporciones son aquellas que se concentran formando colonias de numerosos individuos, mientras que las especies solitarias o de colonias de menor tamaño figuran siempre en número menor. Raramente se encuentran especies no cavernícolas, y en este caso están

representadas por muy pocos restos. Tal presencia no justificaría el suponer que el origen del yacimiento está en la depredación, ya que se ha observado a las especies arborícolas cobijarse a la entrada de cuevas en condiciones climáticas extremas, por la desaparición de su refugio habitual (JULLIEN, 1972a) o porque haya caído por una fisura y se haya unido al relleno entrando a formar parte de él (TOPAL, 1959). Por el contrario, en las egagrópias, las proporciones entre las distintas especies son muy diferentes a las halladas en las cuevas, encontrándose algunas especies no cavernícolas en porcentajes más altos (RUPRECHT, 1979).

El último factor decisivo que apoya el origen autóctono de los quirópteros en los yacimientos es que, al menos en el Cuaternario, los yacimientos con murciélagos son casi exclusivamente rellenos de cuevas.

7. RESULTADOS

El estudio de los Quirópteros procedentes de yacimientos del Cuaternario español ha permitido obtener una serie de resultados de carácter sistemático, bioestratigráfico, paleoecológico y tafonómico que se expondrán a continuación.

Los resultados de tipo sistemático se refieren al establecimiento de unos criterios morfológicos y métricos para la identificación de especies de Quirópteros a partir de sus restos dentarios, al reconocimiento de familias, géneros y especies actuales de Quirópteros en el Cuaternario español, y a la observación de diferencias morfológicas y métricas con respecto a las especies actuales.

En lo referente al primer tipo de resultados sistemáticos, el estudio de la morfología dentaria de todas las especies europeas de murciélagos permite asegurar que la validez de los criterios métricos como caracteres diagnósticos es limitada, mientras que la morfología de los dientes presenta caracteres de importancia diagnóstica, tales como el contorno en vista oclusal, el número de cúspides, el desarrollo relativo de las cúspides, su disposición en la corona, el desarrollo de las crestas y del cíngulo, que permiten reconocer a las especies a partir de sus dientes aislados. En este sentido se considera que las piezas más significativas de cada especie son los caninos superiores, los cuartos premolares superiores e inferiores y los molares, tanto superiores como inferiores.

La variabilidad morfológica intraespecífica es baja, y algo mayor en los caracteres métricos, no observándose en ninguno de los dos aspectos dimorfismo sexual. Las diferencias morfológicas y métricas entre las especies suelen ser suficientemente amplias como para permitir distinguir entre distintas especies, salvo en el caso de los pares de especies *Rhinolophus euryale*-*R. mehelyi*, *Myotis myotis*-*M. blythi* y *Plecotus auritus*-*P. austriacus*, en los que sólo se pueden diferenciar algunos elementos den-

tarios aislados. Así, entre *R. euryale* y *R. mehelyi* sólo es posible separar los caninos superiores, molares superiores y cuarto premolar inferior; de forma similar, *Myotis myotis* y *M. blythi* sólo se pueden separar por los terceros molares inferiores, que difieren en la talla y en el índice de reducción del talónido

$(\frac{A_2}{L})$. En cuanto a la otra diferencia mencionada

en la bibliografía, la forma del cíngulo del cuarto premolar inferior en vista labial (MEIN, 1975), se ha observado que presenta una amplia variabilidad en ambas especies, por lo que se ha desechado como criterio discriminativo. Por último, *Plecotus auritus* y *P. austriacus* se diferencian únicamente en la profundidad de los surcos del canino superior y en el desarrollo de la cúspide mesiolingual del cuarto premolar superior.

La utilización de los criterios morfológicos y métricos establecidos ha revelado la presencia en el Cuaternario de 15 especies actuales, correspondientes a 8 géneros y 3 familias. El material descrito presenta básicamente la misma morfología y talla que sus respectivas especies en la actualidad, aunque se han observado algunas diferencias interesantes que afectan, fundamentalmente, a la talla de los caninos superiores y, en menor grado, a la de los molares superiores, que tienden a acortarse a lo largo del Pleistoceno. La única especie que difiere claramente de su representante actual es *Eptesicus* aff. *serotinus*, con una talla decididamente mayor que *E. serotinus* actual, pero inferior a su predecesor del Pleistoceno inferior, *E. praeglacialis*.

Los resultados bioestratigráficos incluyen consideraciones acerca de la utilidad de los Quirópteros como indicadores de la biostratigrafía del Cuaternario, así como otras referentes a la distribución estratigráfica de esta fauna en el Cuaternario español. En cuanto al primer aspecto, hemos de señalar que dentro de las especies estudiadas en las poblaciones fósiles no se han observado diferencias significativas con respecto a las formas actuales. Los Quirópteros son, por tanto, un grupo que muestra una evolución muy conservadora, pues gran parte de la de especies actuales apenas han sufrido cambios morfológicos desde el Plioceno: son por ello un grupo poco apropiado para estudios bioestratigráficos.

Por lo que se refiere al segundo aspecto, la distribución de las distintas especies en los yacimientos cuaternarios considerados, los resultados de su estudio se reflejan en la Tabla 1. A partir de los datos obtenidos se puede constatar la presencia desde el Pleistoceno inferior de *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis* y *Myotis nattereri* en la península Ibérica. De éstas, *R. mehelyi* y *M. nattereri* ya estaban citadas en este mismo periodo en Europa y *M. myotis*, a partir del Pleistoceno Medio. Las restantes especies descritas en este trabajo están presentes desde el Pleistoceno Medio. De ellas, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Rhinolophus euryale*, *Myotis bechsteini*, *Myotis emarginatus*,

Eptesicus serotinus, *Barbastella barbastellus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *Miniopterus schreibersi* ya estaban representadas en Europa desde el Pleistoceno inferior. En cuanto a *Plecotus auritus* y *Myotis blythi*, cuya aparición en nuestro continente data del mismo periodo, hasta el Holoceno no se puede asegurar que figuren entre la fauna española de quirópteros, ya que su presencia podría quedar enmascarada por la de *Plecotus austriacus* y *Myotis myotis*, debido a la dificultad de diferenciación morfológica que existe entre estas especies (ver al respecto sus descripciones en el capítulo de sistemática). Esto, a su vez, puede ser el motivo de la ausencia de registro de *Plecotus austriacus* en Europa hasta el Holoceno. Un caso distinto es el de *Nyctalus lasiopterus*, que se conocía en el Pleistoceno Superior de la región del Mediterráneo occidental, y *Nyctalus leisleri*, del que no existía registro en el Cuaternario europeo, ambos identificados en el Pleistoceno Medio de España, pues se trata de especies arborícolas cuya presencia en yacimientos kársticos cabe esperar que sea excepcional o nula.

Antes de realizar interpretaciones paleoecológicas, es necesario conocer el sesgo debido a la procedencia del material estudiado. Como han hecho notar SIGE (1982) y SIGE y LEGENDRE (1982), los géneros y especies de murciélagos que fosilizan en yacimientos kársticos y fluviales son distintos. Es de esperar que la fauna representada en el primer tipo de yacimientos, al que pertenecen todos los estudiados en este trabajo, corresponda fundamentalmente a especies de murciélagos cavernícolas. Ahora bien, los representantes actuales del orden en Europa son en su gran mayoría especies que viven habitualmente, o cuando menos esporádicamente, en cuevas. De las 26 especies que se encuentran actualmente en la península Ibérica, 18 se pueden hallar en este tipo de medio (Tabla 2). De éstas, 15 se hallan entre las registradas como pertenecientes al Cuaternario español, y las tres ausentes (*M. emarginatus*, *M. capaccinii* y *M. daubentoni*) son bien especies marginales o bien poco frecuentes en cuevas. También se ha podido constatar la presencia de dos especies de hábitat casi exclusivamente arborícola (*Nyctalus leisleri* y *Nyctalus lasiopterus*). El número de especies identificadas en el Cuaternario no es significativamente diferente al actual, por lo que se concluye que la composición faunística de murciélagos en el Cuaternario español era ya igual a la actual, lo cual justifica que se realicen interpretaciones paleoecológicas a partir de los datos faunísticos recogidos.

Los resultados paleoecológicos obtenidos a partir del estudio de los Quirópteros fósiles, relacionados fundamentalmente con el paleoclima, tienen dos vertientes: una general y otra de ámbito más local. La primera consiste en la obtención de resultados paleoclimáticos deducidos a partir de cambios observados en la distribución geográfica de las especies a lo largo del Cuaternario, mientras que la más local permite conocer, a partir del estudio de las

TABLA 1. Distribución de las distintas especies de murciélagos en los yacimientos estudiados.

	P. Inferior		P. medio					P. superior		Hol.
	LA JUNCHA	LAS YEBRAS	PRADERA	GUARDO	LA JUNCHA	LAS GRUÑAS	ATRIQUECA	CUEVA DEL AGUA	LA CARHUELA	LA JUNCHA
<i>R. ferrumequinum</i>				X	X	X			X	X
<i>R. hipposideros</i>									X	
<i>R. mehelyi</i>	X				X		X	X	X	
<i>R. euryale</i>							X		X	X
<i>R. euryale/mehelyi</i>					X	X	X	X	X	
<i>M. myotis</i>	X					X	X		X	X
<i>M. blythi</i>										X
<i>M. myotis/blythi</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>M. bechsteini</i>			X	X		X			X	X
<i>M. nattereri</i>		X		X		X		X	X	
<i>M. emarginatus</i>					X	X				
<i>P. auritus</i>										
<i>P. austriacus</i>						X		X	X	
<i>P. auritus/austriacus</i>						X		X	X	
<i>E. aff. serotinus</i>						X				
<i>B. barbastellus</i>			X					X	X	
<i>N. leisleri</i>						X		X		
<i>N. lasiopterus</i>								X		
<i>P. pipistrellus</i>						X		X		
<i>M. schreibersi</i>				X	X	X	X	X	X	X

asociaciones de especies, el tipo de clima reinante en el momento de formación de un yacimiento concreto.

En lo referente a la comparación de distribuciones geográficas en el tiempo, los resultados obtenidos indican que la distribución de la mayoría de las especies en España durante el Cuaternario era la misma que se da en la actualidad. No obstante, se han observado diferencias en *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis bechsteini*, *Myotis emarginatus*, *Nyctalus leisleri* y *Nyctalus lasiopterus*, que parecen corresponder a una reducción del área de distribución a lo largo del Cuaternario. En los casos de *Myotis*, *Barbastella* y *Nyctalus*, especies arborícolas, dichas di-

ferencias podrían deberse a una regresión de las áreas boscosas en la península Ibérica. En cuanto a la reducción del área en el caso de *R. mehelyi*, la interpretación resulta más difícil. El registro en el Cuaternario indica que tanto *Rhinolophus euryale* como *R. mehelyi* se encontraban distribuidos por toda la Península; sin embargo, mientras en la actualidad *R. euryale* mantiene esta distribución, la de *R. mehelyi* se ha restringido a la banda central de la Península véase Fig. 31). El escaso conocimiento de la biología de *R. mehelyi* y de sus relaciones de competencia con *R. euryale* nos impide dar una explicación al cambio observado.

TABLA 2. Tipos de refugio, presencia en egagrópilas, dominancia y constancia de las especies ibéricas de quirópteros durante el Cuaternario español. Individuos aislados: raro (▽); frecuente (▼); colonias intermedias: raro (□); frecuente (■); Colonias grandes: raro (△); frecuente (▲).

	CUEVAS	EGAGRÓPILAS	EGAGRÓPILAS	EGAGRÓPILAS	EGAGRÓPILAS	GUARCO	EL HIGUERÓN	LAS GRAJAS	ATAPUERCA	EL AGUA	LA CARIHUELA	EL REQUERILLO	CONSTANCIA
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	■					7,69	26,08	8,09			1,57		57,14
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	▼	▼	▽								2,15		14,28
<i>Rhinolophus euryale/mehelyi</i>	■	■				26,08	0,47	3,01	3,33	3,44	22,22		71,42
<i>Myotis myotis/blythi</i>	▲	▲	△			28,28	26,06	59,52	84,93	50,00	77,61	70,70	100
<i>Myotis bechsteini</i>	▽	□	▽			5,12		1,42			0,14	2,02	28,57
<i>Myotis nattereri</i>	■		□			2,56		6,19		10,00	4,44		57,14
<i>Myotis emarginatus</i>	▽		▽				4,34	0,47			0,14		14,28
<i>Myotis capaccinii</i>	△												
<i>Myotis daubentoni</i>	▼	▼	□										
<i>Myotis mystacinus</i>	□	□	□	▽									
<i>Plecotus auritus/austriacus</i>	■	■	■	△				9,04		13,33	5,73		42,85
<i>Eptesicus serotinus</i>	▼		▲	△				2,38					14,28
<i>Barbastella bastastellus</i>	▼▲	■	■	▽						3,33	1,14		28,57
<i>Nyctalus noctula</i>			△	□									
<i>Nyctalus lasiopterus</i>			△	▽						3,33			14,28
<i>Nyctalus leisleri</i>			▲	▽				1,90		3,33			28,57
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	▼		▲	□				9,04		3,33			28,57
<i>Pipistrellus savii</i>			■										
<i>Pipistrellus nathusii</i>			▼	▼	□								
<i>Pipistrellus kuhli</i>				△									
<i>Miniopterus schreibersi</i>	▲					56,41	34,78	0,95	11,44	10,00	3,44	5,05	100
<i>Tadarida teniotis</i>			▽										

Los resultados paleoclimáticos de escala regional se han obtenido realizando evaluaciones cuantitativas de la paleofauna estudiada. Para realizar una evaluación correcta es necesario que en los yacimientos se hayan llevado a cabo muestreos de acuerdo con una metodología similar.

En el caso del presente estudio, no se puede pretender esta homogeneidad puesto que se han realizado los muestreos a partir de excavaciones de diversos tipos: arqueológica en los casos de Las Grajas, La Carihuela, La Cueva del Agua y El Requerillo, y mixta en Atapuerca. También se ha estu-

diado material recogido de forma selectiva u ocasional en algunos yacimientos, como en La Unión y Prádena. No obstante, se han calculado una serie de índices para los yacimientos que han proporcionado más de diez restos, a excepción de La Unión, del que se tiene constancia de que el material estudiado procede de un muestreo selectivo.

Estos índices deben considerarse como aproximativos por la desigualdad del muestreo. A este factor se suma, como en cualquier trabajo paleontológico, el factor conservabilidad, probablemente particular para los Quirópteros y no estudiado hasta

el momento, por lo que los índices calculados no son comparables con los obtenidos para faunas actuales.

Uno de los índices más usados en paleontología para realizar interpretaciones paleoecológicas es el de la diversidad de Shannon-Weaver, tal y como lo expone MARGALEF (1980), y viene dado por la siguiente fórmula:

$$H = -\sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i \quad \text{donde } P_i = \frac{n_i}{N}$$

H = diversidad

N = número total de restos

n_i = número de restos de la especie i

s = número de especies

Según MARGALEF (*op. cit.*) este índice es especialmente útil en el cálculo de la diversidad en comunidades fósiles, ya que es independiente del tamaño de la muestra y permite comparar la diversidad de muestras desiguales. Los valores de diversidad obtenidos se representan en la siguiente tabla:

TABLA 3. Diversidades de los yacimientos estudiados que han proporcionado más de diez restos

YACIMIENTOS	DIVERSIDAD	NUM DE RESTOS	NUM DE ESPECIES
Guardo	1,620	39	5
El Higuera	2,044	23	5
Las Grajas	2,083	210	10
Ataperca	0,754	166	4
Cueva del Agua	2,369	30	9
La Carihueta	1,383	697	11
El Reguerillo	1,116	99	4

Como puede verse en esta tabla, los valores obtenidos son muy diferentes y no existe una relación clara entre las variaciones de la diversidad y los demás factores asociados (localización, tipo de yacimiento, edad). Sin embargo, sí parece observarse una relación latitud-diversidad, de modo que los yacimientos más septentrionales parecen menos diversos que los meridionales. La diversidad de los murciélagos en la actualidad está muy condicionada por factores climáticos y disminuye drásticamente al aumentar la latitud (KOOPMAN, 1970).

Esta puede ser la causa de la baja diversidad de La Carihueta, de valor similar a la de los yacimientos septentrionales, ya que la presencia de *Dicrostonyx* indica condiciones climáticas extremadamente frías.

Otro índice de interés en nuestro estudio es el de la diversidad tal y como ha sido utilizado por GAISLER (1975) para comunidades de Quirópteros actuales. Según este autor, la dominancia viene dada por el porcentaje de representación de una especie en una muestra que incluye varias especies. Sólo se ha calculado la dominancia dentro de cada yacimiento y no las dominancias totales, debido, igualmente, a la

falta de homogeneidad del muestreo. No obstante, se observa que *Myotis myotis/blythi* domina en todos los yacimientos excepto en dos, en los que domina *Miniopterus schreibersi* (Tabla 2).

La constancia, calculada como en Gaisler (*op. cit.*), consiste en el porcentaje de representación de muestras en las que la especie aparece respecto al total de muestras estudiadas. Se consideran "Eucóncantes" las especies presentes en más del 75 % de los yacimientos, "Cónstantes" las que aparecen entre el 50 y el 75 % de los yacimientos, "Accesorias", entre el 25 y 50 % y, finalmente, "Accidentales" las que aparecen en menos del 25 % de los yacimientos. Los valores de constancia se encuentran asimismo en la Tabla 2. Especies eucóncantes son, por lo tanto, *Myotis myotis/blythi* y *Miniopterus schreibersi*; cónstantes, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale/mehelyi* y *Myotis nattereri*; accesorias serían *Myotis bechsteni*, *Plecotus auritus/austriacus*, *Barbastella barbastellus*, *Nyctalus leisleri* y *Pipistrellus pipistrellus*, mientras que la presencia de *Myotis emarginatus*, *Eptesicus serotinus* y *Nyctalus lasiopterus* puede considerarse accidental.

Estos valores podrían relacionarse con el medio ambiente habitual de las especies. Como puede verse en la Tabla 2, las especies más cónstantes, *Myotis myotis/blythi* y *Miniopterus schreibersi* son habituales en cuevas, mientras que las especies accesorias y accidentales como *Plecotus auritus/austriacus*, *Barbastella barbastellus*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus lasiopterus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *Eptesicus serotinus* bien tienen un hábitat más diversificado o bien son claramente arborícolas. Una asociación caracterizada por la ausencia de especies eucóncantes y cónstantes de carácter termófilo o por un índice de dominancia inusualmente bajo de éstas, asociada a la presencia de especies arborícolas accidentales en porcentajes relativamente altos en un yacimiento, puede interpretarse como indicativa de una fase fría, que habría reducido la presencia de especies termófilas en la región y obligado a protegerse en cuevas a especies más resistentes, habituadas a refugios menos protegidos como árboles y abrigos. Según esto, se podría interpretar que la asociación registrada en Las Grajas, la Cueva del Agua y La Carihueta (ver Tabla 2) se depositó durante una fase fría.

A partir del conocimiento de la ecología de especies actuales estenotópicas de Quirópteros se pueden realizar interpretaciones paleoclimáticas empleando la aparición de una especie de este tipo como indicadora o marcador de un determinado ambiente. Existen diversos ejemplos al respecto en la bibliografía y así, la presencia de *R. euryale* y *R. mehelyi*, de distribución mediterránea en la actualidad, se puede considerar indicadora de climas cálidos, al igual que *M. schreibersi*, de distribución claramente termófila, mientras que la presencia de *B. barbastellus* es indicadora de climas fríos (DE PAZ, 1982; KOWALSKI y RUPRECHT, 1981; TOPAL, 1981). Un caso extremo sería el de *Tadarida teniotis*, especie sub-

tropical que sólo tolera inviernos de heladas cortas, pues su capacidad de hibernación está limitada a un período muy corto al año y cuya presencia, extraordinaria en el Cuaternario europeo, indicaría unas condiciones climáticas muy benignas de tipo subtropical. No obstante, nosotros consideramos más conveniente la comparación de asociaciones de especies para este tipo de interpretaciones que la utilización de la única especie, cuyo registro puede venir condicionado por factores tafonómicos.

Los procesos tafonómicos que intervienen en el origen de los restos fósiles de murciélagos presenta unas características propias poco conocidas hasta el momento. Los procesos tafonómicos que tienen lugar en la formación de depósitos de estos organismos se desarrollan, salvo en casos excepcionales, en ambientes cerrados, es decir, en las cuevas y sistemas kársticos que constituyen su ambiente natural. Esto implica un número de variables tafonómicas menor y, por tanto, más susceptible de control que el de otro tipo de yacimientos y el de otros grupos. No obstante, hasta el momento no se ha realizado ningún estudio concreto sobre estos procesos, por lo que resultaría muy aventurado extraer conclusiones al respecto en este trabajo, teniendo en cuenta, además, la desigual procedencia del material estudiado mencionada anteriormente, aunque se han realizado observaciones sobre el estado de conservación que podrían resultar de utilidad en el futuro.

La realización de un estudio sobre la tafonomía de los yacimientos de murciélagos parece oportuna en este momento. Un proyecto como éste tendría, sin embargo, una dimensión, tanto temporal como metodológica, que desborda los objetivos planteados en este trabajo. No obstante, la autora ya ha iniciado un estudio de este tipo que por el momento se encuentra en sus fases preliminares.

8. CONCLUSIONES

1. El estudio de la fauna de Quirópteros de once yacimientos del Cuaternario español ha permitido reconocer la presencia de tres familias, ocho géneros y quince especies durante este período en España. Las especies identificadas son las siguientes:

Familia *Rhinolophidae*

Género *Rhinolophus*

- R. ferrumequinum*
- R. hipposideros*
- R. euryale*
- R. mehelyi*

Familia *Vespertilionidae*

Género *Myotis*

- M. myotis*
- M. myotis/blythi*
- M. bechsteini*
- M. nattereri*
- M. emarginatus*

Género *Plecotus*

- P. austriacus*
- P. auritus/austriacus*

Género *Eptesicus*

- E. serotinus*

Género *Barbastella*

- B. barbastellus*

Género *Nyctalus*

- N. leisleri*
- N. lasiopterus*

Género *Pipistrellus*

- P. pipistrellus*

Familia *Miniopteridae*

Género *Miniopterus*

- M. schreibersi*

2. Se confirma la presencia en el Cuaternario español de diez de estas especies y, por primera vez en España, se citan otras cinco: *R. hipposideros*, *M. nattereri*, *B. barbastellus*, *N. lasiopterus* y *N. leisleri*.

3. Se considera que las piezas dentarias más características y útiles para la discriminación taxonómica en los Quirópteros fósiles son los caninos, los cuartos premolares y los molares.

4. El estudio de las características dentarias de los pares de especies *Rhinolophus euryale/mehelyi*, *Myotis myotis/blythi* y *Plecotus auritus/austriacus* permite concluir que los únicos elementos de diferenciación específica entre los mismos son los caninos superiores, los molares superiores y los cuartos premolares inferiores en el caso de los *R. euryale/mehelyi*; los terceros molares inferiores en *M. myotis/blythi* y los caninos superiores y los cuartos premolares superiores en *P. auritus/austriacus*.

5. A partir del estudio de la posición estratigráfica de estas especies, se amplía la distribución conocida de cuatro de ellas:

- *Myotis myotis*, conocida desde el Pleistoceno Medio en el resto de Europa, se encuentra también en el Pleistoceno Inferior de España.
- *Nyctalus lasiopterus*, conocida desde el Pleistoceno Superior, amplía su distribución al Pleistoceno Medio.
- *Plecotus austriacus*, conocida únicamente en el Holoceno, se ha reconocido desde el Pleistoceno Medio en los yacimientos estudiados.
- *Nyctalus leisleri*, de la que no existía registro en el Cuaternario, se ha identificado desde el Pleistoceno Medio en España.

6. La composición faunística de los Quirópteros en el Cuaternario español es, a partir del Pleistoceno Medio, básicamente la misma que la de la fauna actual, representando estas especies el 68 % del total de las especies presentes en la actualidad en la península Ibérica, el 82,35 % de las especies cavernícolas y el 28,57 % de las arborícolas.

7. No se han observado en las especies estudiadas variaciones importantes en el tiempo, de ca-

rácter morfológico o métrico, por lo que se considera que los Quirópteros constituyen un grupo poco útil para estudios bioestratigráficos en el Cuaternario.

8. A partir del cálculo del índice de constancia de las especies estudiadas, se consideran euconstantes *Myotis myotisblythi* y *Miniopterus schreibersi*; constantes, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus euryale/mehelyi* y *Myotis nattereri*; accesorias, *Myotis bechsteini*, *Plecotus auritus/austriacus*, *Barbastella barbastellus*, *Nyctalus leisleri* y *Pipistrellus pipistrellus*, y accidentales *Myotis emarginatus*, *Eptesicus serotinus* y *Nyctalus lasiopterus*. Esto significa que se puede esperar la presencia de las primeras especies en la mayoría de los yacimientos, mientras que las citadas en último lugar es de esperar que muestren una presencia muy variable en ellos.

9. Las variaciones observadas en las distribuciones geográficas de estas especies, condicionadas por variaciones de tipo ambiental, permiten considerar a este grupo muy apropiado como indicador en estudios de biogeografía histórica y paleo-ecológicos; se propone la comparación de índices como la dominancia y la constancia en las asociaciones fósiles de Quirópteros como una metodología apropiada para estos estudios.

10. La utilización de la comparación de los índices de dominancia y constancia en asociaciones fósiles de Quirópteros como indicadores paleoclimáticos ha permitido establecer que el material de Quirópteros estudiado procedente de los yacimientos de Las Grajas, Cueva del Agua y La Carihueta se depositó en fases frías. Este tipo de resultado es contrastable con los obtenidos a partir de otros medios y asociaciones faunísticas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a las numerosas personas e instituciones que me han prestado ayuda a lo largo del desarrollo de este trabajo, sin la cual no hubiera sido posible realizarlo.

En primer lugar, a la Dra. Nieves López-Martínez, directora de este trabajo, a la que debo mi formación científica en el campo de la Paleontología. El interés con que ha seguido el desarrollo del presente trabajo a lo largo de estos años ha sido fundamental.

También son merecedoras de mi agradecimiento las personas que han colaborado en la recolec-

ción de material: Covadonga Carrascosa, Jayier Esteban, Fernando García, Javier Martínez, Luis Pablo Ortega, Ángeles Sacristán y Rosario Sánchez, o que lo han cedido de sus excavaciones: Dra. Nieves López-Martínez, Dr. Emiliano Aguirre, D. Enrique Gil, Dr. Gerardo Vega, Dr. Luis Benito del Rey, Dr. Antonio Ruiz Bustos, Dra. Dolores Asquerino y Dra. Kaja Rumke.

La realización de este trabajo tampoco hubiera sido posible sin la consulta de colecciones de Quirópteros y de bibliografía sobre el tema, tarea en la cual han colaborado numerosas personas e Instituciones, a las que estoy igualmente agradecida. D. Jesús Benzal, D. Rodrigo Fernández y D. Óscar de Paz me permitieron estudiar sus colecciones particulares; el Museo de Ciencias Naturales de Madrid, la Unidad de Zoología Aplicada en Alcalá de Henares, el Museo de Historia Natural de Budapest y el Instituto de Zoología Sistemática de Cracovia me permitieron estudiar asimismo las colecciones de murciélagos depositadas en estos centros.

También agradezco la hospitalidad de los Drs. Remmert Daams, Albert van der Meulen y Oldrich Fejfar, así como de Marián Álvarez Sierra, que me acogieron durante mis estancias en Groningen, Utrecht y Praga, y me ayudaron en la búsqueda bibliográfica. Asimismo, estoy agradecida a los Drs. György Topal de Budapest y Bronislaw Woloszyn de Cracovia, especialistas en murciélagos fósiles y actuales, por su interés en mi trabajo, habiéndome brindado la oportunidad de discutir sobre temas relacionados con su investigación.

Esta tesis se ha llevado a cabo en el Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, con ayuda de una beca del P.F.P.I. del Ministerio de Educación y Ciencia. El C.S.I.C., a través del Instituto de Geología Económica, me brindó la oportunidad de estudiar durante un mes las colecciones depositadas en el Museo de Historia Natural de Budapest mediante la concesión de una bolsa de estudios.

Dña. Isabel Corchón mecanografió con paciencia y esmero el manuscrito, y mis amigos y compañeros del Departamento, Marián Álvarez, María de Andrés, M.^a Eugenia Arribas, Covadonga Carrascosa, Margarita Díaz, Javier Esteban, Javier Martínez y Ángeles Sacristán, colaboraron en detalles.

Por último, y muy especialmente, deseo dar las gracias al Dr. Fernando García Joral, cuya ayuda, tanto científica como humana, ha sido imprescindible para acabar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ABROVER, R. (1968), "Los primeros micromamíferos de la cuenca valenciana, en Buñol. (Nota preliminar)". *Acta Geol. Hispánica*, 3, (3), 78-80.
- ABROVER, R. (1972), "Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (Provincia de Teruel, España)". (Nota preliminar) *Acta Geol. Hispánica*, 7(6), 176-177.
- AGUILAR, J. P., GRANDY, L. D. y THALER, E. (1984), "Les Rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le Pro-

- bième de la migration messinienne", *Paléobiologie Continentale*, XIV(2), 3-17.
- AGUIRRE, E., ARIAS, C., BONNABONNA, A., CIVIS, J., DABRIO, C., GÓY, J. L., LÓPEZ, L., MORALES, I., PÉREZ-GONZÁLEZ, A., PORTA, J. y ZAZO, C. (1982), "Plio-Pleistocene transition in the Iberian Peninsula." *I.G.C.P. Project 41. Final Report*, Moscú.
- AGUIRRE, E., CARBONELL, E. y BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (eds.). 1987 *El hombre de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*, Publicaciones de la Junta de Castilla-León. 439 págs.
- AGUSTI, J. (1982), "Los roedores (Mammalia) del Pleistoceno inferior de la «Cueva Victoria» (Murcia, España)", *Endins*, 9, 49-55
- ALBERNI, M. T., HOYOS, M. y GARCÍA CORDERO, J. C. (1977), "Estudio de las faunas y su situación en las Cuevas del Congosto y de Las Figuras, Alcorlo (Guadalajara)", *Speleon*, 23, 103-119.
- ALCALDE, G., AGUSTI, J. y VILLALTA, J. F. (1981), "Un nuevo *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno inferior del sur de España", *Acta Geol. Hispanica*, 16(4), 203-205.
- ALFÉREZ, F., MOLERO, G., MALDONADO, E., BUSTOS, V., BREA, P. y BUTRAGO, A. M. (1982), "Descubrimiento del primer yacimiento cuaternario (Riss-Würm) de vertebrados con restos humanos en la provincia de Madrid", *Colpa*, 37, 15-32
- ANDERSEN, K. (1912), *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. Vol. I, *Megachiroptera*, London, 854 págs.
- AYARZAGUENA, J. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1976), "Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciansis*", *Doñana, Acta Vertebrata*, 3(2), 181-204.
- BALCELLS, E. (1963), "Datos españoles de *Plecotus* y *Eptesicus* (Chir., Vespertilionidae)", *Miscelánea Zoológica* (V), 147-162.
- BATE, D. M. A. (1928), "Excavation of a Mousterian Rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar", *Jour. of the Royal Anthrop. Inst.*, LVIII, 92-109.
- BAUER, K. (1956), "Schleiereule (*Tyto alba* Scop.) als Fledermausjäger", *J. Ornithol.*, 97, 335-340.
- BEHRENSMEYER, A. K. (1978), "Taphonomic and ecologic information from bone weathering", *Paleobiology*, 4(2), 150-162.
- BENITO DEL REY, L. (1976), "Excavaciones realizadas en el yacimiento musteriense de la Cueva de Las Grajas, Archidona (Málaga)", *Notic. Arqueol. Hisp. Prehist.*, (5), 41-52.
- BEZEM, J. J., SLUITER, J. W. y VAN HEERDT, P. F. (1964), "Some characteristics of Hibernating Locations of various species of bats in South Limburg I", *Konink. Nederl. Akademie van Wetenschappen*, C 65(5), 325-350.
- BOCHENSKI, Z., MLYNARSKI, M., NADACHOWSKI, A. y WOLOS ZYN, B. W. (1983), "Upper Holocene fauna from the Duza Sowa Cave (preliminary notes)", *Przegląd Zoologiczny*, XVII, 4, 437-456.
- BRULIN, H. y RUMKE, K. (1974), "On a peculiar mammalian association from the Miocene of Oschiri (Sardinia) I and II", *Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, B, 77(1), 46-79.
- BRUNET-LECOMTE, P. y DELIBES, M. (1984), "Alimentación de la lechuza común *Tyto alba* en la cuenca del Duero, España", *Doñana, Acta Vertebrata*, 11(2), 213-229.
- BRUNNER, G. (1950), "Das Gaisloch bei Münzinghof (Mfr.) mit Faunen aus dem Altildiumium und aus jüngeren Epochen", *Neues Jb. Min., Abh.*, 91(B), 1-34.
- BRUNNER, G. (1954), "Das Fuchsloch bei Siegmansbrunn (Oberf.)", *Neues Jb. Abh.*, 100, 83-118.
- CABRERA, A. (1914), *Fauna Ibérica. Mammiferos*, Madrid, 441 p.
- CAMACHO, I. y SALAS, R. (1979), "Datos ecológicos comparativos entre murciélagos cavernícolas granadinos y los de otras regiones", *Doñana, Acta Vertebrata*, 6(1), 101-112.
- CARBONELL, E., ESTÉVEZ, J., MOYA-SOLA, S., PONS MOYA, J., AGUSTI, J. y VILLALTA, J. F. (1981), "Cueva Victoria (Murcia, España): lugar de ocupación humana más antiguo de la Península Ibérica", *Endins*, 8, 27-57
- CERVENY, J. y HORACEK, I. (1980-81), "Comments on the life history of *Myotis nattereri* in Czechoslovakia", *Myotis*, 18-19, 156-162.
- CORBET, G. y OVENDEN, D. (1982), *Manual de los Mamíferos de España y de Europa*, Barcelona, Ediciones Omega S.A., 236 págs
- CHALINE, J. (1974), *Les proies des rapaces*, Paris, Doin Editeurs, 141 págs.
- DAAN, S. (1973), "Activity during natural hibernation in three species of Vespertilionid Bats", *Netherlands Jour. of Zool*, 23(1), 1-71.
- DAL PIAZ, G. (1937), "I mammiferi dell'Oligocene Veneto *Archaeopteropus transiens*", *Mem. Ist. Geol. Univ. Padova* 11(6), 1-8.
- DAAN, S. y WICHERS, H. J. (1968), "Habitat selection of bats hibernating in a limestone cave", *Zeitschr. für Säugetierkunde* Bd., 33(5), 262-287
- DE PAZ, O. (1984), "Contribución al conocimiento de los murciélagos españoles y su protección", *Bol. Estación Central de Ecología*, XIII (26), 43-55.
- DEPERET, C. (1892), "La faune des Mammifères miocènes de La Grive-St-Alban (Isère)", *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, V, 94 págs.
- DWYER, P. D. (1964), "Fox predation on Cave-bats", *Austr. Jour. of Sc.*, 26(12), 397-398.
- EISK, J. (1913), "Die präglaziale Fauna von Brassó (vorläufiger Bericht)", *Föld. Kozl. Budapest*, 43, 136-150.
- ESTEBAN AENLE, F. J. (1985), *Estudio paleontológico de los Arvicolidos (Rodentia, Mammalia) del Plioceno Superior del yacimiento de Casablanca I (Almería, Castellón)*, Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense de Madrid, (inéd.).
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W. D. (1983), "Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa", *In: Wirbeltier-Evolution und Faunenwandel im Känozoikum*, Akad. Verlag Berlin, 61-110.
- FELTEN, H., HELFRICHT, A. y STORCH, G. (1973), "Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus", *Senckenbergiana biol.*, 54(4/6), 291-297
- FILHOL, H. (1913), "Études sur les Mammifères fossiles de Sansan", *Ann. Sci. Geol.*, t. 21, 1-305, 46 lám.
- GAILLARD, C. (1897), "Sur la découverte d'un Pteropide miocène à La Grive-St. Alban", *Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon*, T. VII.
- GAILLARD, C. (1899), "Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint-Alban", *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, T. 7(2), 1-79, 32 fg., 3 lám.
- GAISLER, J. (1975), "A Quantitative study of some Populations of Bats in Czechoslovakia (Mammalia: Chiroptera)", *Acta Sc. Nat. Brno*, 9(5), 1-44.
- GERVAIS, P. (1859), *Zoologie et Paléontologie françaises*, Paris, Bertrand, 1.ª edición, I. II
- GIL, E. y SESE, C. (1984), "Micromamíferos del nuevo yaci-

- miento villafranquense de Casablanca I (Almenara, prov. de Castellón)", *Estudios geol.*, 40, 243-249.
- GISSERT, J. y MELENDRÓ, J. (1978), "Datos sobre el *Myotis emarginatus* en la Península Ibérica", *Doñana, Acta Vertebrata*, 5, 113-114.
- HALL, E. R. (1981), *The Mammals of North America*, New York, John Wiley & Sons, Vol. I, 600 págs.
- HANAK, V. (1962), "Netopyrdlouchochý (*Plecotus austriacus* FISCHER, 1829) nový člen nasi savci fauny", *Cas. národ. Mus.* 131, 87-96.
- HANAK, V. (1969), "Ökologische Bemerkungen zur Verbreitung der Langohren (Gattung *Plecotus* GEOFFROY, 1818) in der Tschechoslowakei", *Lynx*, 10, 35-39.
- HELLER, F. (1930a), "Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdinger Höhle (Oberpfalz)", *Neues Jb. Min., Beil.-Bd.*, 63, Abt. B, 247-298.
- HELLER, F. (1930b), "Jüngst pleistozäne Knochenfunde in der Moggaster-Höhle (Fränk.-Schweiz)", *Centralblatt f. Min., Abt. B, Jg.* 1930, 154-159.
- HELLER, F. (1936), "Eine oberpläne Wirbeltier fauna aus Rheinhessen", *Neues Jb. Min., Beil.-Bd.*, 76, Abt. B, 99-160.
- HILL, J. E. y SMITH, J. D. (1984), *Bats. A Natural History*, British Museum (N.H.), 243 págs.
- HORACEK, I. (1979), "Notes on Quaternary mammalian faunas of the southern Bohemia-1. Sudslavica (Chiroptera)", *Actasci. nat. Mus. Bohem. merid.*, 19, 73-76.
- HORACEK, I. y HANAK, V. (1983-84), "Comments on the Systematics and phylogeny of *Myotis nattereri* (KÜHL, 1818)", *Myotis*, 21-22, 20-29.
- HONACKI, J. H., KNAMAN, K. E. y KOEPL, J. W. (1982), *Mammal Species of the World*, Allen Press Inc., 694 págs.
- JANOSY, D. (1962), "Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkó-Felsrische (NO-Ungarn, Bükkgebirge)", *Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hung.*, 54, 155-176.
- JANOSY, D., KRLOPP, E. y BRUNNACKER, K. (1968), "Die Felsrische Uppony I. (Nordungarn)", *Eiszeitalter und Gegenwart*, 19, 31-47.
- JEPSSEN, G. L. (1966), "Early Eocene bat from Wyoming", *Science*, 154, 1333-1339.
- JEPSSEN, G. L. (1970), "Bat origins and evolution", in: *Biology of Bats*, N. York y Londres, W.A. Wimsatt (ed.) Academic Press, Vol. I.
- JULLIEN, R. (1972a), "Les Chiroptères du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Vallfauñés, Hérault)", *Études Quaternaires*, 1, 247-265.
- JULLIEN, R. (1972b), "Les Chiroptères des couches paléochrétiennes de la grotte de l'Hortus (Vallfauñés, Hérault)", *Études Quaternaires*, 1, 267-269.
- JULLIEN, R. (1976), "Les Chiroptères", en: *La Préhistoire Française*, Paris, C.N.R.S., I., 427-429.
- JULLIEN, R. y PILLARD, B. (1969), "Les Insectivores et les Chiroptères découvertes sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret", en: *La Cabane acheuléenne du Lazaret*, Mem. Soc. Préhistorique de France.
- KOBY, F. D. y SPAHNI, J. C. (1956), "Découverte dans le Quaternaire espagnol d'un petit Hamster: *Allocricetus bursae* SCHAUB", *Schw. Paleont. ges.*, 543-545.
- KOOPMAN, K. F. (1970), "Zoogeography of Bats", en: B.H. Slaughter y D. W. Walton (eds.), *About Bats. A Chiropteran Symposium*, Southern Methodist University Press, Dallas, 339 págs.
- KOROSOS, L. (1975), "Untersuchung der Subfossilen Fledermaus-Population der Kis-Köhäter Höle", *Ann. Mus. Miskolc. Herman Ottó Nominati.*, XIII-XIV, 567-585.
- KORMOS, T. (1914), "Über die Resultate meiner Ausgrabungen in Jahre 1913", *Jahresberichte d. ungar. geol. Reichsanst.*, Budapest, Iq. 1913, 559-560.
- KORMOS, T. (1934), "Neuer Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberplänen der Villányer Gegend", *Föld. Közl. (Geol. Mitteil.)*, 64, 296-321.
- KORMOS, T. (1937a), "Revision der Kleinsäuger von Hundsheim in Niederösterreich", *Föld. Közl. Budapest*, 67, 23-37, 157-171.
- KORMOS, T. (1937b), "Zur Frage der Abstammung und Herkunft der quartären Säugtierfaunen Europas", *Festschrift Embr. Strand*, Riga, 3, 287-328.
- KOWALSKI, K. (1959), "Insectivores, Bats and Rodents from the early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczyce (Poland)", *Acta Paleont. Pol.*, 1, 331-394.
- KOWALSKI, K. (1962), "Bats of the early Pleistocene of Koneprusy (Czechoslovakia)", *Acta Zool. Cracov.*, 9, 145-156.
- KOWALSKI, K. y RUPRECHT, A. (1981), "Order Bats-Chiroptera", en: *Keys to Vertebrates of Poland*, Z. Pucek editor, Polish Scientific Publishers, Varsovia, 367 págs.
- KUMMEL, B. y RAUF, D. (1965), *Handbook of paleontological techniques*
- LARTET, E. (1851), *Notice sur la Colline de Sansan*, J.A. Portes, Auch, vol. 1, 47 págs.
- LEGENRE, S. (1950), *Étude du gisement de Port-la-Nouvelle*, Diplôme d'Études Approfondies, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 135 págs.
- LEGENRE, S. (1982), "Hipposideridae (Mammalia: Chiroptera) from the Mediterranean Middle and Late Neogene, and evolution of the genera *Hipposideros* and *Aseilia*", *Jour. of Vertebrate Paleont.*, 2(3), 372-385.
- LEGENRE, S. (1983), *Approche paléontologique des représentants actuels du groupe Tadarida (Mammalia, Chiroptera, Molossidae)* Thesis Doctoral, Universidad de Montpellier.
- LESINSKI, G. (1983), "The tawny owl *Strix aluco* L. hunts bats", *Przeegląd Zoologiczny*, XXVII, 3, 371-372.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1972), "Los micromamíferos del Cuaternario del Rincón de la Victoria", *Bolet. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 70, 223-233.
- 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*, Publ. Excma. Dip. Prov. de Madrid, 161-202.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1984), "El papel de la microfauna en la reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno", *1.ª Reunión de Paleoditistas*, Peñíscola, 14 págs.
- LÓPEZ, N.; MICHAUX, J. y VILLALTA, J. F. de(1976), "Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne), Nouveau remplissage de fissure de début du Pléistocène Moyen, *Acta Geologica Hispanica*, 11(2), 46-54.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. y RUÍZ BUSTOS, A. (1977), "Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno Medio en el karst de la Sierra de Alfaguara (Granada). Síntesis estratigráfica de este periodo en la región bética", *Estudios geol.*, 33, 255-265.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. y SANCHEZ, F. B. (1982), "Notas sobre los microvertebrados del yacimiento arqueológico de Pontones (Jaén)", *Trab. Prehist.*, 34, 134-138.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. y SANCHEZ, F. B. (1979), "Los primeros microvertebrados de la Cuenca del Duero: listas faunísticas preliminares e implicaciones bioestratigráficas y paleofisiográficas", *1.ª Reunión sobre la Geología de la Cuenca del Duero. Salamanca*, 1979, 341-353

- MARGALEF, R. (1980). *Ecología*, Barcelona, Ed. Omega, 3.^a reimprimión, 951 págs.
- MARTINEZ SANCHEZ, J. (1985). *Estudio paleontológico de los micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja)*, Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense de Madrid (inéd.).
- MEESTER, J. y SETZER, H. W. (1971). *The Mammals of Africa. Manual of identification*, Part. 2: Chiroptera, Washington, Smithsonian Inst. Press.
- MEIN, P. (1975). "Les Chiroptères (Mammalia) du gisement pléistocène moyen des Abimes de La Fage à Noailles (Corrèze)", *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 13, 57-67.
- MEIN, P. y TUPINIER, Y. (1977). "Formule dentaire et position systématique du Minioptère (Mammalia, Chiroptera)", *Mammalia*, 41(2), 207-211.
- MELLET, J. S. (1974). "Scatological origin of Microvertebrate Fossil Accumulations", *Science*, 185, 349-350.
- MENU, H. (1985). "Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilionines. le Partie: Étude des morphologies dentaires", *Palaeovertebrata*, 15(2), 71-128.
- MENU, H. y SIGE, B. (1971). "Nyctalodontie et Mytodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les Chiroptères entomophages", *C.R.S. Acad. Sc. Paris*, 272, 1735-1738.
- MILLER, G. S. (1907). "The Families and Genera of Bats", *Bull. U.S. Nat. Mus.* 57, 282 págs.
- MILLER, G. S. (1912). *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, Londres British Museum (Natural History), XV, 1019 págs.
- PÉREZ ARCAS, L. (1872). *Elementos de Zoología*, Madrid, Imprenta Fortanet, 570 págs.
- PÉREZ RIPOLL, M. (1977). "Los Mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia)", *Serv. Invest. Prehist. Dip. Prov. Valencia*, 53, 1-147.
- PITAMON, R. J. (1977). *Los roedores del Pleistoceno de la Cueva de Las Grajas (Archidona)*, Tesis de Licenciatura, Universidad de Salamanca. 136 págs. (inéd.).
- POMEROL, CH. (1973). *Stratigraphie et paléogéographie. Ere Cénozoïque. (Tertiaire et Quaternaire)*, Paris, Doin, editores, 269 págs.
- PONS MOYÀ, J. y MOYÀ SOLÀ, S. (1978). "La fauna de Carnívoros del Pleistoceno medio (Mindel) de la Cueva Victoria (Cartagena, España)", *Acta Geol. Hispánica*, XIII(2), 54-58.
- RABEDER, G. (1972). "Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Alpeleistozän von Hundsheim (Niederösterreich)", *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 76, 345-474.
- RABEDER, G. (1973a). "Fossile Fledermausfaunen aus Österreich" *Myotis, Mitteilungsblatt für Fledermauskundler*, XI, 3-14
- RABEDER, G. (1973b). "Plecotus und Barbastella (Chiroptera) im Pleistozän von Österreich", *Naturk. Jb. Stadt Linz*, 159-184.
- RACHL, R. (1983). *Die Chiroptera (Mammalia) aus dem Mittelpliozänen Kalken des Nördlinger Rieses (Süddeutschland)*, Tesis Doctoral, Universidad Ludwig Maximilian, Munich, 285 págs.
- REUMER, J. W. (1982). "Some remarks on the fossil Vertebrates from Menorca, Spain", *Proceedings*, B, 85(1), 77-87.
- REVLIIOD, P. (1917-22). "Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires", *Mem. Soc. pal. Suisse*, (1917) 43, 58 págs., (1920) 44, 63-129, (1922) 45, 133-195.
- RUÍZ BUSTOS, A. (1978). "Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (sierra de la Alfaguara, Granada)", *Estudios Geológicos*, 34, 323-330.
- RUÍZ BUSTOS, A. y GARCÍA SÁNCHEZ, M. (1977). "Las condiciones ecológicas del musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la Cueva de la Carigüela (Piñar, Granada)", *C. Prehist. Granadinos*, II, 7-17.
- RUPRECHT, A. (1965). "Methods of distinguishing *Plecotus austriacus* FISCHER, 1829 and new stations of this species in Poland", *Acta Theriologica*, X(14), 215-220.
- RUPRECHT, A. (1979). "Bats (Chiroptera) as constituents of the food of barn owls *Tyto alba* in Poland", *Ibis*, 121, 489-494.
- RUSSELL, D. E., LOUIS, P. y SAVAGE, D. E. (1973). "Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene", *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 95, 1-57.
- RUSSELL, D. E. y SIGE, B. (1970). "Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne)", *Palaeovertebrata*, 3(4), 83-182.
- SAINT-GIRONS, H., BROSET, A. y SAINT-GIRONS, M. C. (1969). "Contribution à la connaissance du cycle annuel de la chauve-souris *Rhinolophus ferrumequinum* (SCHREBER, 1774)", *Mammalia*, 33(3), 357-377.
- SANCHEZ, F. B. *Hepetofauna del yacimiento musteriense de la Cueva de Las Grajas (Málaga)*. Informe inédito.
- SCHAEFER, H. (1974). "Tausend Zweifarbfledermäuse (*Vespertilio murinus* L.) aus der Hohen Tatra Nachweis an Unterkiefeln", *Z. Säugetierk.*, 39, 1-9
- SCHREUDER, A. (1959). "La Grotte Fortéchevade: Les Micromammifères", *Arch. Inst. Paléont. hum. Paris*, 29, 230-240.
- SESÉ BENITO, C. (1980). *Los mamíferos del Mioceno medio de Escobosa de Calatayud (Soria)*, Tesis Doctoral, Univ. Complutense de Madrid, 388 págs. 10 láminas.
- SEVILLA, P. (1983). *Los Quirópteros de la cueva de Las Grajas (Archidona, Málaga)*, Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Madrid (inéd.).
- 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. (en prep.). Rhinolophoidea (Mammalia: Chiroptera) from the Upper Oligocene of Carrascosa del Campo (Central Spain). 11 págs., 4 tablas, 26 figs.
- SEVILLA, P. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1986). "Comparative systemic value between Dental and External/Skeletal Features in Western European Chiroptera", *VIIth. International Symposium on Dental Morphology*, Paris, 1986, 11 págs., 3 figs., 4 tablas.
- SIGE, B. (1968). "Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouziges I. Étude systématique", *Palaeovertebrata*, 1(3), 65-133.
- SIGE, B. (1974). "Présence d'un *Megaderma* (Mammalia, Chiroptera) dans le Pléistocène inférieur à Sète (Hérault)", *Géologie Méditerranéenne*, I(3), 97-104
- SIGE, B. (1976). "Les Megadermatidae (Chiroptera, Mammalia) miocènes de Beni Mellal, Maroc", *Géologie Méditerranéenne*, III(2), 71-86.
- SIGE, B. (1978). "La poche à phosphate de Ste. Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 8. Insectivores et Chiroptères", *Palaeovertebrata*, 8, 243-268.
- SIGE, B. (1982). "Contribution à l'étude des Micromammifères du gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). 4. Chiroptères", *Palaeovertebrata*, 12(3), 133-140.

- SIGE, B. y LEGENDRE, S. (1982), "L'Histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen: L'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluviolacustres", *Mém. Biospéologie*, X, 209-225.
- SIGE, B. y RUSSELL, D. E. (1980), "Compléments sur les Chiroptères de l'Éocène moyen d'Europe. Les genres *Palaeochiropteryx* et *Cecilionycteris*" *Palaeovertebrata, Mém. Jubil. R. Lavocat*, 91-126.
- SILVA-TABOADA, G. (1979), *Los murciélagos de Cuba*, I.A. Habana, Edit. Academia, 425 págs., 15 lám.
- SLAUGHTER, B. H. (1970), "Evolutionary Trends of Chiropteran Dentitions", en: B.H. Slaughter y D.W. Walton editores, *About Bats. A Chiropteran Biology Symposium*, Southern Methodist University Press, Dallas.
- SMITH, J. D. y STORCH, G. (1980), "New Middle Eocene bats from the «Grube Messel» near Darmstadt, W-Germany", *Senckenb. biol.*, 61, 153-167.
- STEBBINGS, R. E. (1966), "Bats associated with a *Plecotus* colony", *J. Zool. Lond.*, 150, 492-493.
- STEBBINGS, R. E. (1967), "Identification and distribution of bats of the genus *Plecotus* in England", *J. Zool. Lond.*, 153, 291-310.
- STORCH, G. (1974), "Quartäre Fledermaus-Faunen von der Insel Malta", *Senckenbergiana Lathaea*, 55(1/5), 407-434.
- SUC, J. P. y ZAGWYN, W. H. (1983), "Correlations in the Plio-Pleistocene between the Mediterranean and North West Europe", *XI INQUA Congress Abst.*, 1, p. 299.
- SULMSKI, A., SZYNKIEWICZ, A. y WOLOSZYN, B. (1979), "The Middle Pliocene Mammals from Central Poland", *Acta Paleontologica Polonica*, 24(3), 377-403.
- THOMAS, O. (1908), "The missing premolar of the Chiroptera", *Ann. Mag. Nat.-Hist.*, (8) 1(3), 346-348.
- TOPAL, G. (1959), "Die subfossile Fledermausfauna der Felische von Istállóskő", *Vertebrata Hungarica*, i, 2, 215-226.
- TOPAL, G. (1963), "The Bats of a Lower Pleistocene Site from Mt. Kővesvár near Répáshuta, Hungary", *Ann. Hist. Nat. Mus. Hungarici*, 55, 143-153.
- TOPAL, G. (1964), "The subfossil Bats of the Vass-Inre Cave", *Vertebrata Hungarica*, VI, 1-2, 109-120.
- TOPAL, G. (1970), "*Barbastella rostrata* n. sp. from the Middle Pleistocene of the Tarkó niche, North-East Hungary", *Discusiones paleontologicae*, 15, 5-18.
- TOPAL, G. (1971), "Taxonomic position of *Myotis dobsoni* (TROUJART, 1897) and some statistical Data to the Subspecific Examination of *Myotis blythi* (TOMES, 1857)", *Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hung.*, 63, 383-400.
- TOPAL, G. (1975), "A new fossil horseshoe Bat (*Rhinolophus variabilis* n. sp.) from the Pliocene sediments of Osztramos Hill, NE Hungary (Mammalia, Chiroptera)", *Fragm. Min. et Paleont.*, 6, 5-29.
- TOPAL, G. (1979), "Fossil bats of the *Rhinolophus ferrumequinum* group in Hungary (Mammalia, Chiroptera)", *Fragm. Min. et Pal.*, 9, 61-101.
- TOPAL, G. (1981a), "Bat remains from the Upper Pleistocene localities at Süttő, Hungary", *Fragm. Min. et Pal.*, 10, 65-70.
- TOPAL, G. (1981b), "New fossil Mouse-eared Bat, *Myotis kretzoi* sp. n. from the Middle Pleistocene of Hungary (Mammalia: Chiroptera)", *Fragm. Min. et Pal.*, 10, 59-64.
- TOPAL, G. (1983), "New and rare fossil Mouse-eared Bats from the Middle Pliocene of Hungary (Mammalia, Chiroptera)", *Fragm. Min. et Pal.*, 11, 43-54.
- TOPAL, G. y TUSNADY, G. (1963), "Data for the Craniometric Investigation of *Myotis myotis* BORK, and *Myotis oxynathus* MONTIC. in Hungary (Mammalia)", *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, 55, 543-549.
- TORRES, T. (1974), *La Cueva del Reguerillo y su relación con el Cuaternario regional*, Tesis de Licenciatura, E.T.S. de Ingenieros de Minas, T. 1, 223 págs., T-2, 296 págs.
- TORRES, T. (1984), *Úrsidos del Pleistoceno-Holoceno de la península Ibérica*, Tesis Doctoral, Univ. Politécnica de Madrid, E.T.S. de Ingenieros de Minas, 653 págs.
- TOSCHI, A. y LANZA, B. (1959), *Fauna d'Italia. Mammalia. Generalità. Insettivora, Chiroptera*, Bologna, Edit. Calderini, 485 págs.
- TROUJART, E. L. (1898), *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium*, Berlin.
- TUPINIER, Y. (1975), *Chiroptères d'Espagne. Systématique. Biogéographie*, Tesis Doctoral, Universidad Claude Bernard (Lyon), 202 págs.
- VALENZUELA, A. (1970), "Un karst fósil y depósitos minerales de origen cársico, al sureste de la zona Bética", *Comun. Primer Cong. Nac. de Espeleología*, 61-77.
- VAN DEN BRINK, F. H. y BARRUEL, P. (1971), *Guide des mammifères sauvages de l'Europe Occidentale*, Paris, Delachaux Niestlé, 263 págs.
- VAN VALEN, L. (1966), "Deltatheridia, a new order of Mammals", *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 132(1), 1-126.
- VEGA TOSCANO, G., *Proyecto: Cueva de La Carihueta (Pilar, Granada)*, Memoria de las Actividades Arqueológicas de 1985 (iné.).
- VILLALTA, J. F. y CRUSAFONT, M. (1950), "Un nuevo yacimiento pleistocénico en Castelldefels", *Estudios Geológicos*, VI, 275-285.
- WETTSTEIN-WESTERHEIM, O. (1923), "Die drei fossile Fledermäuse und die diluvialen kleinsäugerreste im Allgemeinen aus der Drachenhöhle bei Mixnitz in Steiermar", *Sitz. ber. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Wien*, 60, 7-8, 39-41.
- WIEGANK, F. (1983), "Beitrag zur Chronostratigraphie und Entwicklung der großsäugerfaunen im jüngerem Känozoikum von Europa auf geochronologischer und magnetostratigraphischer Grundlage", In: *Wirbeltier-Evolution und Faunenwandel im Känozoikum*, Akademie-Verlag, Berlin, 355-380.
- WOLOSZYN, B. W. (1970), "The Holocene Chiropteran fauna from the Tartra Caves", *Folia Quaternaria*, 35, 1-52.