

## ORIGINAL ARTICLE

# Contextualización en el registro paleontológico de *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) de su presencia en yacimientos íbero-baleares

José Antonio Garrido-García<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Estación paleontológica Valle del río Fardes – IGME Bco. del Pocico s/n. Fonelas, CP 18515-Granada (España).

\*Corresponding author:  
[chiribayle@gmail.com](mailto:chiribayle@gmail.com)

DOI: <https://doi.org/10.14709/BarbJ.12.1.2019.05>

**Keywords:** fossil data, Iberian Peninsula, Long-fingered bat, *Myotis capaccinii*, Pleistocene, postglacial expansion, refuge-area.

**Palabras clave:** área refugio, expansión postglacial, murciélago ratonero patudo, *Myotis capaccinii*, península Ibérica, registro fósil, Pleistoceno.

received: December, 5th 2018  
accepted: August, 5th 2019

## RESUMEN

*Myotis capaccinii* muestra un área de distribución anómala entre los murciélagos ibéricos, limitada a la costa mediterránea y sus cercanías. En este estudio, basado en una recopilación bibliográfica de su registro fósil, se analiza la posibilidad de que esto se deba a las variaciones corológicas generadas por las oscilaciones climáticas pleistocenas. Existe un fuerte contraste entre el registro fósil del conjunto Italia continental-Sicilia-Malta, continuo entre el Pleistoceno inferior y el Holoceno y procedente de 16 yacimientos, y el del área continental franco-ibérica, limitado a un yacimiento del Pleistoceno inferior, dos de la transición Pleistoceno medio-superior y otro del Holoceno. Tras descartar que estas diferencias se deban a sesgos metodológicos en el estudio de su registro fósil, se concluye que mostrarían los cambios de distribución de la especie en el Pleistoceno. Según estos datos, tras una primera fase de presencia en todo el Mediterráneo noroccidental (Pleistoceno inferior y medio), *M. capaccinii* habría desaparecido del área franco-ibérica el último periodo glacial, y las poblaciones actuales procederían de una expansión holocena desde la península italiana que habría ocupado sólo parte de su área de distribución potencial ibérica. Estas conclusiones contradicen las interpretaciones que se han hecho hasta ahora a partir de datos filogenéticos que indican un origen ibérico para las actuales poblaciones francesas e italianas, y sería necesario intensificar este tipo de estudios para obtener una imagen ajustada de la historia genética de la especie en la Región Mediterránea occidental.

## ABSTRACT

*Myotis capaccinii* shows an anomalous distribution area among the Iberian bats, limited to the Mediterranean coast and its surroundings. In this research, based on a bibliographic review of its fossil record, we analysed the possibility of explaining this anomaly in terms of the chorological variations related to the climatic oscillations of the Pleistocene. We detected a strong contrast between the fossil record of the continental Italy- Sicily- Malta area, continuous between Early Pleistocene and Holocene and coming from 16 sites, and the continental French-Iberian area, limited to two sites from the transition Middle-Late Pleistocene and another from Holocene. After discarding that differences between the Italic and French-Iberian areas are due to methodological biases in the study of its fossil record, we concluded that these differences would show the changes in the species distribution during the Pleistocene. According to these data, after a first period with presence of the species in the entire north-western Mediterranean region (lower and middle Pleistocene), it disappeared to the French-Iberian area during the last glacial phase. The current populations would come from a Holocene expansion from the Italian peninsula populations that would have occupied only part of its potential distribution area in the Iberian Peninsula. These conclusions contradict the interpretations that have been previously made from phylogenetic data that propose the Iberian origin of the Italian and French populations, and it would be necessary to intensify these phylogenetic studies to obtain a precise picture of the genetic history of *M. capaccinii* in the Western Mediterranean Region.

## INTRODUCCIÓN

Prácticamente todos los murciélagos ibéricos presentan dos patrones de distribución claramente definidos, con límites latitudinales que indican su asociación a climas cálidos (especies “sureñas”) o a hábitats forestales o montanos escasos o ausentes en el sur (especies “norteñas”). Sólo *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839) y *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) escapan de este esquema general, limitando sus poblaciones a la mitad oriental de la península (Fernández & Ibáñez 1989, Palomo et al. 2007).

*M. capaccinii* vive en todas las provincias costeras mediterráneas españolas (Palomo et al. 2007). Su escasa penetración en el interior (extremo nororiental del valle del Ebro, interior de Andalucía oriental y sureste de la Meseta Central; Fig. 1) se ha justificado por la alta continentalidad climática del centro peninsular (Benzal et al. 1991). Aunque para contrastar esta hipótesis sería necesario un estudio mediante modelos de distribución espacial que delimitara su nicho bioclimático (Guisan & Zimmerman 2000), una primera aproximación basada en la distribución de los valores de continentalidad en Europa (Rivas-Martínez et al. 2015) parece descartarla. Así, los *M. capaccinii* de la cuenca del Danubio soportan continentalidades más intensas que las existentes en la península Ibérica (Mitchell-Jones et al. 2002) y, ya en ella, las poblaciones del interior afrontan niveles similares a los del resto del centro peninsular (Fig. 1).

Por tanto, al menos en el área ibérica, *M. capaccinii* parece no realizar completamente el área de distribución potencial definida por su nicho bioclimático. Esta situación podría deberse a algún otro factor ecológico aún indeterminado o a razones derivadas de modificaciones históricas en su área de distribución. En cuanto a esta última posibilidad, los ciclos climáticos glaciares-interglaciares del Pleistoceno han modificado intensamente el área de distribución de las especies europeas y generado la diversidad y la estructura filogenética interna de estas en el continente (Schmitt 2007). El origen último de su distribución actual estaría en la propagación desde sus áreas-refugio tras el último periodo glacial, cuando la expansión de hábitats adecuados, la disposición de barreras biogeográficas y la capacidad de dispersión de cada especie o grupo filogenético definieron la rapidez del proceso de expansión y el área que ha acabado ocupando actualmente (Normand et al. 2011, Schmitt 2007).

En este trabajo se explora la posibilidad de que la distribución actual ibérica de *M. capaccinii* se deba a procesos que, estando relacionados con estos cambios corológicos, habrían impedido una expansión más amplia. Para ello, se analizará el papel que ha jugado el espacio ibérico en la evolución de la distribución espacio-temporal de su registro fósil.

## METODOLOGÍA

Este estudio se basa en una revisión bibliográfica de la información disponible sobre la presencia de *M. capaccinii* en el registro fósil. Se consideraron como “citas” las referencias a hallazgos de restos en un yacimiento y un nivel cronológico concreto. Por tanto, su presencia en distintas

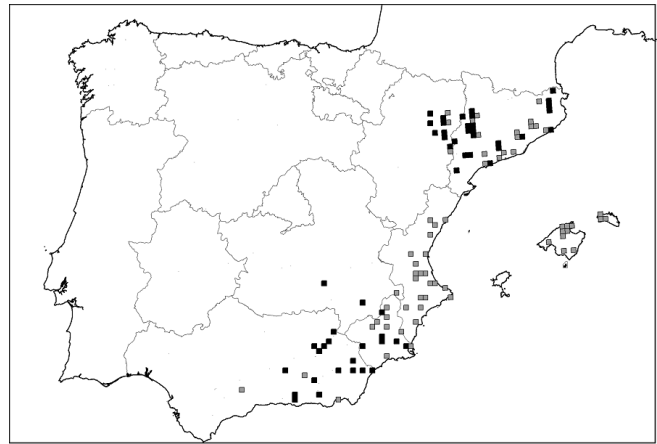


Fig. 1 - Distribución actual de *Myotis capaccinii* en el área ibero-baleár a nivel de cuadrículas UTM 10x10 km. A la información disponible en Palomo et al. (2007) [cuadrículas grises] se han añadido los datos aportados por Alcalde et al. (2008), Garrido-García et al. (2010), Flaquer et al. (2011), Lisón et al. (2010 y 2012) y De Paz et al. (2015) [cuadrículas negras].

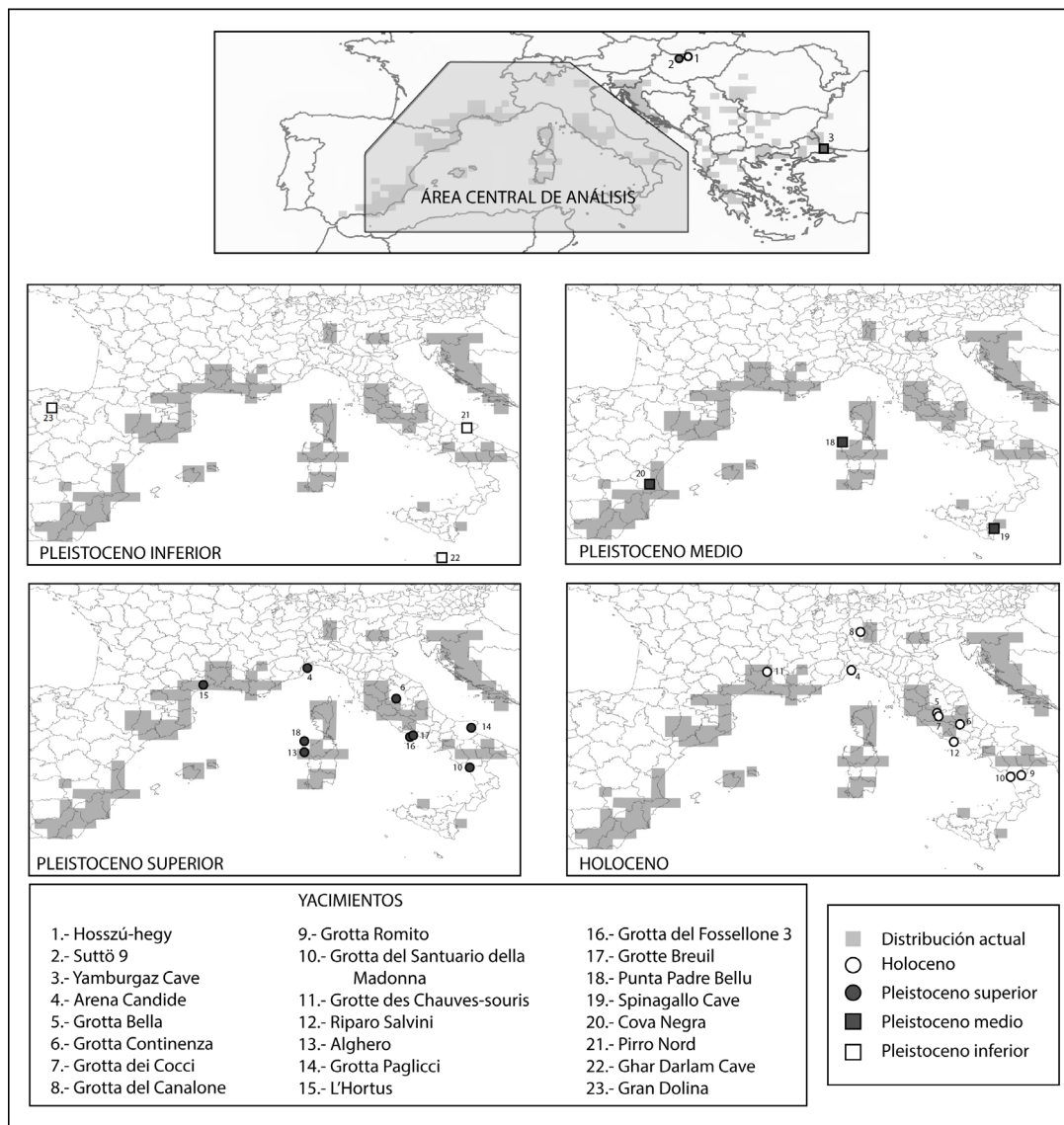
fases de formación de un yacimiento se calificó como citas diferentes.

Estas citas fueron integradas en una base de datos ACCESS que incluía (a) el nombre del yacimiento, (b) el área geográfica en el que se sitúa, (c) el nivel estratigráfico del que se obtuvieron los restos, (d) el máximo nivel de concreción en su datación, (e) el periodo cronológico en el que se sitúa, (f) el número de restos identificados, (g) la fracción que suponía respecto al total de restos de quirópteros identificados y (h) las referencias en las que se ha publicado el hallazgo.

A nivel cronológico se diferenciaron cuatro fases (Pleistoceno inferior, Pleistoceno medio, Pleistoceno superior y Holoceno), pero se mostró un nivel de definición más detallado para los últimos 300000 años usando los Estadios Isotópicos Marinos (MIS = Marine Isotopic Stages o Oxygen Isotopic Stages; Bassinot 2007, Kawamura et al. 2007). Los resultados fueron incluidos en una tabla general, en otra cronológica y en mapas que agrupan y muestran la distribución geográfica de las citas en cada uno de los cuatro periodos considerados.

El objetivo básico del análisis era delimitar áreas refugio y usar los cambios en la distribución espacio-temporal de citas para seguir los que habrían experimentado las poblaciones de *M. capaccinii*. En general, la reconstrucción de áreas de distribución en el pasado a través del registro fósil se enfrenta al carácter sesgado de este (Benton & Harper 2009, Gavin et al. 2014; véanse también Garrido-García 2008 y Garrido-García et al. 2017 para la situación concreta en la península Ibérica).

Una de las posibles fuentes de sesgo es que las características de la especie estudiada produzcan pocos fósiles o su detectabilidad sea limitada, reduciéndose así sus posibilidades de recuperación. Para analizar esta posibilidad, se estudió el nivel de presencia de *M. capaccinii* en los yacimientos respecto al del resto de los quirópteros usando como variable la distribución de valores del % de restos identificados de esta especie (NRI) sobre el total de restos de murciélagos obtenidos en el yacimiento.



**Fig. 2** - Distribución espacio-temporal de las citas obtenidas para el registro fósil de *M. capaccinii* situadas en relación con su distribución actual, obtenida del mapa de Mitchell-Jones et al. (2002), actualizado en la península Ibérica con los datos incluidos en la Fig. 1. En el mapa superior se incluyen todas las citas obtenidas fuera del área ibérico-franco-italica, y en los 4 mapas inferiores las obtenidas en esta última área diferenciados por periodo (Pleistoceno inferior, medio y superior, y Holoceno).

Otra fuente de sesgo son los posibles falsos negativos motivados por deficiencias en el esfuerzo dedicado al estudio de los quirópteros en los yacimientos ("ausencias metodológicas" *sensu* Lobo et al. 2010). La detección y recogida de los restos de quirópteros necesita del uso de cribado, y su determinación (basada en caracteres de la dentición, huesos craneales y postcraneales) exige cierta especialización (Sevilla 1988). Estos condicionantes llevarían a que técnicas inadecuadas de recogida de restos o la falta de medios, investigadores o interés impidan su estudio (Garrido-García 2008).

Aunque se tuvieron en cuenta en el análisis todas las citas, se trató de limitar este último sesgo centrandolo en un Área Central de Análisis en la que a priori se consideró que el nivel de desarrollo de la paleontología de quirópteros era similar (p. ej. Solà & Moyà 1979, Sevilla 1988, Tata & Kotsakis 2005, Salari & Di Canzio 2009, Hanquet 2011, Salari & Kotsakis 2011, Sevilla & Chaline 2011, Salari & Silvestri 2015, Salari 2016, García 2019) y que, teniendo en

cuenta los datos filogeográficos existentes, incluiría tanto el área refugio como las áreas de expansión postglaciar del clado al que pertenecen los *M. capaccinii* ibéricos (Vigliano 2012).

Esta Área Central de Análisis incluyó la península Ibérica, el territorio continental francés y el Área Itálica (Fig. 2). Esta última (península itálica, Sicilia y archipiélago maltés) se consideró un conjunto único por las fusiones que experimentó debido a las bajadas del nivel del mar durante las fases glaciares del Pleistoceno (Fogliani et al. 2015, Antonioli et al. 2015). En cuanto a las áreas ibérica y francesa, aunque han sido consideradas por separado en la recopilación de datos, en el análisis han sido consideradas también como un conjunto único (espacio franco-ibérico) porque se comportan como una unidad filogeográfica, tanto en el caso de *M. capaccinii* como en el de otras muchas especies (Taberlet et al. 1998, Schmitt 2007, Vigliano 2012). Finalmente, no se ha incluido en este trabajo el norte de África (donde también vive actualmente *M. capaccinii*; Dietz

et al. 2009) porque la especie no se ha detectado en el registro fósil y porque el conocimiento general de este para los quirópteros pleistoceno-holocenos se considera aún fragmentario (sólo 14 yacimientos; Stoetzel 2013). Además, no se han incluido ejemplares de esta área en los trabajos filogenéticos (Viglino 2012).

Para contrastar que, efectivamente, en estas tres subunidades del Área Central de Análisis se había realizado un esfuerzo de muestreo similar, se desarrolló una recopilación bibliográfica de los yacimientos en los que se habían obtenido murciélagos en cada una de ellas como *proxy* del uso adecuado de técnicas de detección y disponibilidad de los medios e investigadores necesarios para su estudio. La distribución numérica de yacimientos por área y periodo fue sometida a test de la  $\chi^2$  para determinar la existencia de diferencias significativas que, a su vez, fueron comparadas con las obtenidas para la distribución de yacimientos con presencia de *M. capaccinii*. Siguiendo las especificaciones generales del uso de los test de la  $\chi^2$  (Fowler & Cohen 1995), se consideraron como límites de niveles de significación  $p < 0,01$  (diferencias muy significativas) y  $p < 0,05$  (diferencias significativas) y se utilizó la corrección de Yates para test con sólo un grado de libertad.

## RESULTADOS

Se obtuvieron 34 citas procedentes de 29 yacimientos (Tabla 1). De este conjunto se excluyeron las dos referidas a Geula Cave (Israel; Heller 1970) y Covolo di Trene (Italia; Bon et al. 1991) por basarse en determinaciones dudosas. También se excluyó la de Cantera de Génova (Mallorca; Adrover 1967) por dudas fundadas sobre su datación: se le considera un yacimiento del Pleistoceno inferior (Sondaar et al. 1995), pero también existen niveles holocenos (Solà & Moyà 1979) y los restos de *M. capaccinii* carecen de contextualización estratigráfico-cronológica (Adrover 1967). La ausencia de datación también llevó a excluir los datos de 3 cavidades rumanas (Negrea et al. 1967).

Tras esta depuración, el registro fósil de *M. capaccinii* quedó limitado a 28 citas obtenidas en 23 yacimientos (Tablas 1 y 2, Fig. 2). Sólo seis de estas citas (21,42%) se sitúan fuera del Área Central de Análisis, procedentes de los yacimientos de Grotta del Canalone (Suiza), Alghero y Punta Padre Bellu (Cerdeña), Hosszú-hegy y Süttö 9 (Hungría) y Yarimbuz Cave (Turquía europea).

De las 22 citas procedentes del Área Central de Análisis, el 81,82% ( $n=18$ ) se situaban en el Área Itálica, con registros para el Pleistoceno inferior, Pleistoceno medio, Pleistoceno superior, y Holoceno. Por el contrario, para Francia y la península Ibérica sólo existen 4 citas datadas en el Pleistoceno inferior (Gran Dolina, España), Pleistoceno medio (Cova Negra, España), Pleistoceno superior (L'Hortus, Francia) y Holoceno (Grotte de la Chauve-souris; Francia).

La cita española de Gran Dolina se debe a restos recogidos en los niveles TD5 y TD6, cuyo rango temporal se extendería entre los  $902 \pm 149$  ka (datación obtenida en el nivel TD3-4, situado bajo el TD5; Álvarez-Posada et al. 2018) y los  $770 \pm 80$  ka (datación procedente de TD6; Duval et al. 2012). Procederían, por tanto, del extremo más reciente del

Pleistoceno inferior (García 2019). La otra cita ibérica (Cova Negra) procede de estratos sin datación directa (niveles X, XIc y XIId), pero situados entre otros niveles datados en 206 ka y 96 ka (Calatayud 1997, Villaverde et al. 2014). Este rango temporal se sitúa en su mayor parte en el tramo final del Pleistoceno medio e incluye el interglaciar Eemiense (MIS 5e; Kawamura et al. 2007). En cuanto a la cita francesa de L'Hortus (Jullien 1972), se sitúa en la base del Pleistoceno superior (Delson et al. 2000). Finalmente, la cita de Grotte de la Chauve-souris (Francia; Jeannet & Vital 2009) constituye un registro casi continuo de presencia de la especie en el Holoceno desde 9 ka BP hasta casi la actualidad.

En el Área Central de Análisis, la distribución de los yacimientos estudiados con una metodología adecuada para hallar restos de quirópteros (Tablas 2 y 3) indica que, mientras que el esfuerzo de muestreo ha sido mucho más elevado en la península Ibérica que en la Francia continental o el Área Itálica ( $\chi^2_2 = 22,095$ ;  $p < 0,01$ ) o en la suma de las áreas francesa e ibérica (espacio franco-ibérico) que en la itálica ( $\chi^2_1 = 32,886$ ;  $p < 0,01$ ), los yacimientos con presencia de *M. capaccinii* se concentran en el Área Itálica (16 frente a 4;  $\chi^2_1 = 6,051$ ;  $p < 0,05$ ).

En cuanto al nivel de presencia de *M. capaccinii* en los yacimientos, en las citas para las que se pudo obtener este dato ( $n=18$ ; Tabla 1) sus restos suponían entre el 0,005 y el 50 % del total de restos de murciélago identificados, aunque la media se situaba en el 8,41% y el intervalo de confianza al 95% entre el 1,99 y el 14,81%.

## DISCUSIÓN

### La historia de *M. capaccinii*: una aproximación filogeográfica

*M. capaccinii* habita actualmente en todos los países circunmediterráneos salvo Libia y Egipto, con extensiones al norte del área balcánica (Bulgaria, Serbia, Macedonia y Rumanía) y a Asia sudoccidental, hasta Uzbekistán e Irán (Dietz et al. 2009).

Las únicas tentativas efectuadas hasta ahora para determinar los procesos históricos que han definido su corología actual se derivan de datos filogenéticos, que permitirían determinar las posibles áreas-refugio y procesos de expansión post-glaciar usando la distribución geográfica de la diversidad haplotípica y de las relaciones de parentesco entre poblaciones (Taberlet et al. 1998, Schmitt 2007). El primer estudio (Bilgin et al. 2007) se limitó a las poblaciones turcas y balcánicas. Posteriormente, Bogdanowicz et al. (2015) añaden muestras itálicas y, finalmente, la tesis aún inédita de Viglino (2012) incluye más individuos italianos, de Cerdeña y una muestra ibérica.

Los resultados indican una clara subdivisión filogeográfica de *M. capaccinii* en la fachada norte mediterránea, generada por fases de aislamiento alopatrico durante los eventos glaciares pleistocenos. En su balance general, Viglino (2012; figuras 4.2 y 4.4) propone un área-refugio en Oriente Medio (origen de las poblaciones turcas), otra en Grecia (poblaciones balcánicas y del tercio norte italiano), y una tercera ibérica que, tras extenderse a través del norte de África, habría originado las poblaciones sardas y del sur

**Tabla 1:** Principales características de las citas obtenidas para el registro fósil de *M. capaccinii*. En la columna [Área] y en caso necesario se concreta aún más la localización con notas entre paréntesis (C = territorio continental, S = Sicilia, M. = Malta). A nivel cronológico se indica el nivel o niveles en los que aparecieron los restos [Nivel], el nivel máximo de concreción en la datación [Cronología 1] y el periodo del Pleistoceno-Holoceno en el que se situaría ([Cronología 2]) PLEIST\_INF = Pleistoceno inferior; PLEIST\_MED = Pleistoceno medio; PLEIST\_SUP = Pleistoceno superior; PLEIST\_NDET = Pleistoceno no determinado. También se indica el número de restos identificados de *M. capaccinii* [NRI\_C], el del conjunto de los murciélagos [NRI\_T] y el % que suponen los primeros sobre los segundos [%\_C]. En algunos casos, en NRI\_C se indica con “¿?” que los autores de estudio consultado no aportaban el dato.

Yacimiento	Área	Nivel	Cronología 1	Cronología 2	NRI_C	NRI_T	%C	Autores
Alghero	Cerdeña	¿?	Pleistoceno superior	PLEIST_SUP [MIS ¿?]				Kotsakis 1987
Arene Candide	Itálica (C)	P complex	25.6 a 18.6 ka BP	PLEIST_SUP [MIS 2]				Salari 2009
		M layers	11750-9980 a BP	HOLOCENO [MIS 1]	8	1248	0,6	Salari 2010a
Cova Negra	P. ibérica (C)	Niveles X, Xic y Xid	206 a 96 ka BP (Villaverde et al., 2014)	PLEIST_MED-SUP [MIS-7 a 5d]	3	5855	0,01	Calatayud 1997
Ghar Dalam Cave	Itálica (M)	¿?	Pleistoceno inferior	PLEIST_INF				Storch 1974, Tata & Kotsakis 2005
Gran Dolina	P. ibérica (C)	TD5-TD6	902 a 770 ka	PLEIST_INF	16	2711	0,005	García 2019
Grotta Bella	Itálica (C)	Età del Bronzo	Edad de Bronce	HOLOCENO [MIS 1]	5	10	50	Salari & Silvestri 2015, Salari 2016
Grotta Breuil	Itálica (C)	Layers 7-3	39-33 kaBP	PLEIST_SUP [MIS-3]	¿?	328	4,3	Salari & Di Canzio 2009, Salari & Kotsakis 2011
		Neolítico antiguo inicial	Neolítico 8-6,2	HOLOCENO [MIS 1]	10	42	23,8	Salari & Di Canzio 2009, Salari & Silvestri 2015, Salari 2016
Grotta Continenza	Itálica (C)	¿?	Pleistoceno superior	PLEIST_SUP [MIS ¿?]	¿?	88	22,7	Salari & Di Canzio 2009
		Mesolithic	Mesolítico 10,7 -8 ka BP	HOLOCENO [MIS 1]	15	82	18,3	Salari & Di Canzio 2009, Salari & Silvestri 2015, Salari 2016
Grotta dei Cocci	Itálica (C)							
		Neolítico antiguo evolutivo	Neolítico N	HOLOCENO [MIS 1]	10	207	4,83	Salari & Di Canzio 2009, Salari 2016
		Età del Bronzo	Edad de Bronce	HOLOCENO [MIS 1]	18	50	9	Salari 1998, Salari & Di Canzio 2009, Salari 2016
Grotta dei Pipistrelli	Itálica (S)	Breccia of wall of the talus	Pleistoceno ndet	PLEIST_NDET				Spena et al. 2017
Grotta del Canalone	Suiza	Holoceno antiguo	Holoceno antiguo	HOLOCENO [MIS 1]				Blant et al. 2004
Grotta del Fossellone 3	Itálica (C)	Space 3, L-1/Layers 19-1	20-30 ka BP	PLEIST_SUP [MIS 2]	1	52	1,92	Salari & Kotsakis 2011, 2017
Grotta del Romito	Itálica (C)	STR2	Neolithic	HOLOCENO [MIS 1]				López-García et al. 2014
Grotta Paglicci	Itálica (C)	¿?	34-26 ka BP	PLEIST_SUP (MIS-2 a 3)	¿?	38	2,6	Salari & Di Canzio 2009
Grotta Santuario della Madonna	Itálica (C)	¿?	Pleistoceno superior	PLEIST_SUP [MIS ¿?]	¿?	69	4,3	Salari & Di Canzio 2009
		Liv. L (mesolítico)	12.1-9 ka BP	HOLOCENO [MIS 1]	3	134	2,24	Salari & Di Canzio 2009, Salari 2010b
Grotte Chauves souris	Francia (C)	Casi todos los niveles	S IV EC-9,9 ka BP	HOLOCENO [MIS 1]				Jeannet & Vital 2009

Continuación tabla 1:

Yacimiento	Área	Nivel	Cronología 1	Cronología 2	NRI_C	NRI_T	%C	Autores
Hosszú-hegy	Hungría	levels 1 y 6	Holoceno	HOLOCENO [MIS 1]	2	322	0,62	Kordos 1983
L'Hortus	Francia (C)	¿?	Würm	PLEIST_SUP [MIS 2?]				Jullien 1972
Pirro Nord	Itálica (C)	"Allophaiomys fauna"	Pleistoceno inferior	PLEIST_INF	1	463	0,22	Tata & Kotsakis 2005, Petronio & Marcolini 2013, Salari et al. 2013
Punta Padre Bellu	Cerdeña	¿?	cf 125-95 ka BP (Sechi, 2013)	PLEIST_MED-SUP [MIS 5d-5e]				Van der Made 1999, Tata & Kotsakis 2005
Riparo Salvini	Itálica (C)	CUTS 22	13.3-12,4 ka BP	HOLOCENO [MIS 1]				Zhuowei et al. 2008, Salari & Kotsakis 2011
Spinagallo Cave	Itálica (S)	¿?	Pleistoceno Medio basal	PLEIST_MED				Kotsakis & Petronio 1980, Tata & Kotsakis 2005
Süttő 9	Hungría	---	Pleistoceno superior	PLEIST_SUP [ MIS ¿?]	1	33	3,03	Topál 1981
Yarimburgaz Cave	Turquía europea	¿?	Pleistoceno Medio	PLEIST_MED	21	756	2,78	Lindenau 2005

**Tabla 2:** Cuadro cronológico del registro fósil de *M. capaccinii* en el Área Central de Análisis. Se indican en gris otros yacimientos con registro de quirópteros en los que no se ha encontrado a esta especie (Sevilla 1988, Bon et al. 1991, Tata & Kotsakis 2005, López-García 2008, Marchal et al. 2009, Salari & Di Canzio 2009, Agustí et al. 2010, Salari 2010a, Pacheco et al. 2011, Hanquet 2011, López-García et al. 2011, Oppliger et al. 2011, Salari & Kotsakis 2011, Sevilla & Chalaine 2011, Crégut-Bonnure et al. 2014, Salari & Silvestri 2015, Salari 2016, Salari & Kotsakis 2017, García 2019). Se subrayan los situados en las provincias (España; Fig. 1) o departamentos (Francia; Arthur & Lemaire 2009) con presencia actual de *M. capaccinii*.

Área	Pleistoceno inferior	Pleistoceno medio	Pleistoceno superior	Holoceno
Área Itálica	Ghar Dalam	Spinagallo Cave	Arene Candide	Riparo Salvini
	Pirro Nord	Vento Cave; Slivia	Grotta Breuil	Grotta del Romito
	Slivia		Grotta Continenza	Arene Candide
			Grotta Fossellone 3	Grotta Bella
			Grotta Paglicci	Grotta Continenza
			Grotta Santuario della Madonna	Grotta dei Cocci
			Ghar Dalam; Monte Cuoco Cave; Cittareale Cave; Grotta di Pozzo; Grotta Barbara 1 & 2; Grotta del Fossellone 1 & 2; Grotta Sant'Agostino; Grotta della Volpe, Grotte di Veja (A); Riparo Mezzena, Riparo Zampieri; Covolo di Trene; Grotta Averla; Grotta del Broion; Grotta di Paina; S. Vito de Leguzzano I; Velika Jama; Grotta dell'Orso di Gabrovizza	Grotta Santuario della Madonna
				Ghar Dalam; Grotta Mora Cavorso (I & II); Grotta Regina Margherita; Grotta di Pastena; Grotta del Lago; Grotta Sant'Angelo; Grotta delle Mura; Grotta S. Maria di Agnano; Grotta Polesini; Grotta di Acquaviva; Grotta Lonza

Continuación tabla 2:

Área	Pleistoceno inferior	Pleistoceno medio	Pleistoceno superior	Holoceno
Francia continental	Les Valerots	L'Escale; Lunel Viel; Aldène; La Fage V, Grotte du Prince; Lazaret; Caune de l'Aragó; Grotte de l'Eglise; Abri Vaufray; Fontchévade, Baume Bonne; Payre	L'Hortus Cimay; Fontchévade; Gerde, Artenac; Combe Grenal; Pie Lombard; Santenay; Peyreignes; Bise 1; Grotte d'Espèche; Grotte de Espélugues; Grotte Rochefort; L'Adouste; Baume Moulou-Guercy; Bois-Roche; Moulin du Roc; Les Auzières 2; Grand Abri aux Puces;	Grotte des Chauves-souris Moulin du Roc; L'Hortus; Aven des Planes; Coulet des Roches
Península ibérica	Gran Dolina Sima Elefante La Unión; Las Yedras; Almenara-Casablanca; Chaparrai; Sierra de Quibas; Pontón de Oliva; Cueva Victoria	Cova Negra Prádena; Guardo; El Higuierón; Las Grajas; Las Yedras; Congosto; Áridos 1; Sima Elefante; Gran Dolina; Galería-Zarpazos; Sima de los Huesos; Mollet; Cova Rinoceront; La Salema; Son Bou; Cueva del Agua	La Carhuela; Cueva del Agua; Zafarraya; El Reguerillo; L'Àbric Romaní; Cova de Gegant; Cova Rinoceront; Gorham's Cave; Ibex Cave; Camino; Buena Pinta; Villacastín; PRESESA; Los Casares; Cueva Las Aguas; El Castillo; Los Batanes; Cueva Millán; Aitzbitarte; Amutxate; Las Caidas; Cueva de Covalejos; Ventalaperra; Laminak; Erralla; Labeko Koba; Lezetxiki; Cueva del Mirón; El Portalón; El Mirador; Estebanvela; Aguilón P7; Maltravieso; Cova Colomera; Xaragalls; Gals Carbonels; Teixoneres; Cova Negra; Cova de l'Arbreda; Cueva de Los Moros (Gabasa); Cova del Muscle; Cova d'Olopte B; Boquete de Zafarraya; Cueva de Nerja; Valvadara 1; Valvadara 3	Cova de La Sarsa; Buena Pinta; Cueva de los Torrejones; Cueva de La Ventana; El Mirador; Secús; Lecherines; Ekain; Laminak II; Urriagako Leizea; Cueva del Marizuelo; Cova del Guineu; Can Sadurní; Cova Colomera; Cova Bolumini; Cova dels Cendres; Cova d'Or; Cueva de Nerja; Valvadara 1; El Mirón

**Tabla 3:** Distribución temporal del número de yacimientos estudiados con metodología adecuada para obtener restos de quirópteros en el Área Itálica, Francia continental y península Ibérica. Entre paréntesis se indica el número de yacimientos con restos de *M. capaccinii*. Los yacimientos incluidos en el cálculo se citan en la Tabla 2.

Área	Pleistoceno inferior	Pleistoceno medio	Pleistoceno superior	Holoceno	Total
Área Itálica	3 (2)	3 (1)	28 (6)	19 (7)	53 (16)
Francia continental	1 (0)	12 (0)	22 (1)	6 (1)	41 (2)
Península ibérica	9 (1)	19 (1)	43 (0)	20 (0)	91 (2)
TOTAL	13 (3)	34 (2)	93 (7)	45 (8)	185 (20)

y centro de Italia, y constituiría el clado occidental de la especie.

Las numerosas muestras estudiadas constituyen un apoyo sólido para esta Hipótesis en lo referido a las áreas-refugio de Oriente Medio y Balcanes. Sin embargo, para el clado occidental tendría una base muy precaria, sin datos franceses o norteafricanos y con una sola muestra ibérica. Por tanto, la caracterización de este clado es aún deficiente y necesitaría estudios suplementarios.

### ¿Es el registro fósil de *M. capaccinii* adecuado para mostrar sus cambios de distribución en el Pleistoceno-Holoceno?

El registro paleobiológico es un complemento ineludible de la filogeografía, ya que los eventos paleoclimáticos y los cambios corológicos registrados gracias al primero son necesarios para explicar el origen histórico y evolución temporal de las estructuraciones genéticas obtenidas (Taberlet et al. 1998, Schmitt 2007). Sin embargo, el registro fósil es a menudo insuficiente para contrastar las hipótesis derivadas de los datos genéticos, haciendo necesario el uso de modelizaciones geoestadísticas que reconstruyan los cambios históricos del área de distribución potencial de la especie tratada (véase por ejemplo Razgour et al. 2015).

Buena parte de las deficiencias del registro fósil se deben a su carácter sesgado e incompleto. Estas carencias obligan entre otras cosas a tomar grandes precauciones en la reconstrucción de las áreas de distribución del pasado, evitando concluir erróneamente que una especie no habitó un área en un momento concreto debido a su ausencia en el registro fósil (falsos negativos; Lobo et al. 2010, Gavin et al. 2014). En el caso de *M. capaccinii*, el registro fósil disponible para el Área Central de Análisis no estaría afectado por estos falsos negativos.

Por una parte, sus restos son fáciles de determinar por su morfología y biometría dentaria o del extremo distal del húmero (Sevilla 1988, Lindenau 2005, Salari 2010b); y aunque el tamaño de estos se encuentre en el extremo inferior del rango biométrico del género *Myotis*, es similar al de los de *Myotis emarginatus* (É. Geoffroy, 1806) o *Myotis bechteinii* (Kuhl, 1817) (Popov 2004), especies fáciles de recuperar con las técnicas usuales de cribado y que aparecen frecuentemente en los yacimientos (p. ej. Sevilla 1988, Tata & Kotsakis 2005, Sevilla & Chaline 2011).

Otro posible origen de falsos negativos podría ser el supuesto carácter “marginal” de *M. capaccinii* (Sevilla 1988). Ciertamente, es “marginal” corológicamente al ocupar sólo una pequeña parte del espacio franco-ibérico y, como se ha visto en otras especies, esto podría generar un registro fósil limitado debido al escaso solapamiento entre el área de distribución y la de sustratos y contextos de fosilización adecuados (Garrido-García et al. 2017). Sin embargo, el área de distribución actual de *M. capaccinii* coincide con áreas kársticas (un excelente sustrato de fosilización) y concentra buena parte del registro fósil de los quirópteros y del esfuerzo en su investigación en España y Francia (Tablas 2 y 3; López-García & Sevilla 2012).

También podría aludirse a una “marginalidad demográfica” (unidades poblacionales pequeñas en

contextos poco proclives a la fosilización que producirían un registro escaso), que limitarían una de las principales vías de incorporación de quirópteros a los yacimientos: la muerte de animales en las colonias (López-García & Sevilla 2012). Sin embargo, debemos descartarlo porque *M. capaccinii* es casi estrictamente troglófilo (contexto de fosilización de excelente calidad) y en el espacio franco-ibérico llega a formar colonias de centenares de ejemplares, que entran en el rango de tamaño de las de Rhinolophidae y otros *Myotis* troglófilos que sí son frecuentes en el registro fósil de ambas áreas (Sevilla 1988, Dietz et al. 2009, Sevilla & Chaline 2011, García 2019). Y, por supuesto, su troglofilia haría su presencia más probable que la de especies arborícolas o fisurícolas que sólo usan las cavidades naturales ocasionalmente y que también se presentan en el registro (*Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Hypsugo*; Sevilla 1988). Finalmente, el presente estudio muestra que cuando aparece en el registro fósil, *M. capaccinii* tiene una presencia modesta, pero no puntual o muy escasa (media de 8,41% de los restos) y ocasionalmente puede llegar a ser importante (hasta el 50%).

Una tercera fuente potencial de falsos negativos serían las variaciones espaciales en la intensidad del estudio del registro fósil (escasez o ausencia de citas allí donde no se aplicaron las técnicas y esfuerzo necesarios para obtenerlas; Lobo et al. 2010). Al respecto, los resultados del presente trabajo demuestran que la intensidad de muestreo del registro fósil de los quirópteros del Pleistoceno-Holoceno en el Área Central de Análisis ha sido más elevada en el área Ibérica o en el espacio franco-ibérico.

En suma, esta situación nos lleva a proponer que el registro fósil es adecuado para mostrar con fiabilidad la historia de *M. capaccinii* en el Área Central de Análisis, constituyendo una base con la que se podrían contrastar los resultados filogeográficos cuando estos estén disponibles.

### La historia de *M. capaccinii* en el Mediterráneo noroccidental. Una Hipótesis basada en el registro fósil.

El principal hallazgo de este estudio es, precisamente, el fuerte contraste existente entre el esfuerzo de muestreo (mayor en el espacio franco-ibérico que en el área itálica) y la distribución del registro fósil de *M. capaccinii* (mayor en el área itálica que en el espacio franco-ibérico). En principio, estos resultados indican que, a nivel general, *M. capaccinii* ha tenido una mayor presencia en el área itálica que en el espacio franco-ibérico, pero también muestran diferencias en la trayectoria temporal.

En efecto, la presencia de *M. capaccinii* puede seguirse en el Área Itálica a lo largo de todo el Pleistoceno. Sólo parece posible la existencia de un falso negativo para el Pleistoceno Medio de la Italia continental (sólo se detecta entonces en Sicilia). Esta ausencia podría ser sólo aparente y derivada de que sólo se conocen dos yacimientos con murciélagos allí para este periodo (Vento Cave y Slivia), mientras que en el espacio franco-ibérico hay 31 (Tablas 2 y 3). Por el contrario, para el espacio franco-ibérico se cuenta con referencias en el Pleistoceno inferior (Gran Dolina) y medio, alcanzando la fase cálida Eemiense (MIS 5e), en torno a la cual se sitúan los yacimientos de L'Hortus y Cova Negra. Sin embargo, desaparece completamente del



registro durante el Pleistoceno superior y no se vuelve a citar hasta comienzos del Holoceno (Grotte Chauves souris).

Partiendo de estos resultados es posible plantear una Hipótesis acerca de su historia biogeográfica en la que (1) habría ocupado toda el Área central de Análisis tras su aparición en el Pleistoceno Inferior y hasta el Pleistoceno Medio, incluso posiblemente ocupando en la península Ibérica un área de distribución más amplia que en la actualidad a juzgar por la situación interior del yacimiento de Gran Dolina; (2) habría desaparecido del espacio franco-ibérico en el Pleistoceno superior, quedando limitado al área itálica; y (3) desde esta última habría reocupado Francia y la península Ibérica durante el Holoceno para generar el área de distribución actual.

## CONCLUSIONES

### Hacia una integración de filogeografía y registro fósil.

La Hipótesis planteada aquí descartaría la planteada por [Vigliano \(2012\)](#), que proponía que el origen de las poblaciones del actual clado occidental de *M. capaccinii* se situaría en un área-refugio funcional en la península Ibérica durante el último ciclo glacial (no existirían poblaciones en el área), resultando mucho más verosímil un área-refugio sud-itálica (con presencia bien documentada en el registro fósil del Pleistoceno superior). En otras especies de murciélagos (*Myotis crypticus*, [Juste et al.](#) [antes denominado clado *Myotis* spA dentro del “grupo *Myotis nattereri*”]) se han descrito modalidades similares de conexión filogeográfica entre el área itálica (área-refugio) y el espacio franco-ibérico (áreas de expansión post-glacial) sin expansión significativa hacia el norte ([Salicini et al. 2013](#), [Bogdanowick et al. 2015](#), [Juste et al. 2018](#)).

Por otra parte, también justificaría su limitada área de distribución en la península Ibérica como resultado de una ocupación muy reciente (holocena) en un contexto biogeográfico limitante. En este último sentido, nos encontraríamos dentro de la tendencia general detectada por [Normand et al. \(2011\)](#) para las especies que, no encontrando en el Holoceno condiciones adecuadas para extenderse a las latitudes centrales y norteñas europeas, se han mantenido en el área mediterránea. La complejidad territorial de esta genera barreras biogeográficas longitudinales que limitarían espacialmente y ralentizarían a nivel temporal la expansión desde las áreas-refugio a otras áreas de la región mediterránea. En este contexto, las barreras alpina y pirenaica podrían justificar un retraso en la expansión de *M. capaccinii* y, en consecuencia, habría impedido que ocupe por ahora toda su área de distribución potencial ibérica, alcanzando áreas tan interiores como la atestiguada para el Pleistoceno inferior (Gran Dolina).

## PERSPECTIVAS

La Hipótesis planteada aquí se sitúa en el contexto de multiplicidad de fenómenos que han acabado configurando la biota mediterránea, en la que se han solapado los condicionantes geográficos y paleoclimáticos ([Normand et al. 2011](#), [Salicini et al. 2013](#), [Bogdanowick et al. 2015](#)). Frente a los paradigmas simplistas que se manejaban al iniciarse los estudios filogeográficos en Europa, limitados a definir grandes áreas-refugio mediterráneas que sirvieron para recolonizar el resto del continente ([Schmitt 2007](#)), los avances posteriores nos muestran que estas penínsulas-refugio encerraban realidades espaciales más complejas, en las que la diversidad geográfica interna creó en realidad una multiplicidad de áreas-refugio de pequeña extensión, responsables de la alta diversidad filogeográfica interna actualmente observable en el territorio (p. ej. [Gómez & Lunt 2007](#)). Del mismo modo, el presente estudio muestra que esta complejidad se reproduciría a escala temporal, con territorios que se comportan como áreas-refugio para múltiples especies ([Schmitt 2007](#)), pero que en otras como la que nos ocupa resultan inadecuados para mantener poblaciones en el último periodo glacial y, por tanto, debe ser reocupada desde otra área-refugio próxima. En consecuencia, en la explicación de los resultados filogeográficos debería de huirse del uso de ideas preconcebidas que, aunque se hayan demostrado ciertas para otros casos de estudio, no tienen por qué serlo siempre.

Al contraste de esta Hipótesis (por ahora basada sólo en el registro fósil) contribuiría decisivamente la profundización en los estudios filogeográficos dedicados a *M. capaccinii*, incorporando más datos del área ibérica (sólo tratada de forma marginal en [Vigliano 2012](#)) y Maghreb (también poco conocida; [García-Mudarra et al. 2009](#)) y abordando el estudio de material francés (por ahora “terra incógnita”; [Vigliano 2012](#), [Bogdanowick et al. 2015](#)). De este modo se resolvería de forma adecuada la filogeografía del clado occidental y se contrastaría mediante la distribución geográfica de la diversidad haplotípica el papel de la península itálica habiendo tenido como área-refugio ([Schmitt 2007](#)).

Por otra parte, una mayor atención a la presencia de murciélagos en el registro fósil holoceno en la península Ibérica podría aportar información muy valiosa sobre el proceso de colonización de su área de distribución actual. Y finalmente, un estudio de los factores que definen el nicho ecológico y área de distribución potencial en el área ibérica nos indicaría si a la ausencia de realización del área de distribución potencial han podido contribuir otros factores como la competencia interespecífica con otros murciélagos o la existencia de diferencias regionales en la ecología de los ríos ibéricos que influirían en esta especie dependiente de medios acuáticos ([Dietz et al. 2009](#)).

Todos estos estudios contribuirán a conocer mejor la Historia Natural de *M. capaccinii* y, con ello, a reunir información para optimizar las actuaciones de conservación que requiere uno de los quirópteros más amenazados de la fauna española ([Palomo et al. 2007](#)).

## REFERENCIAS

- ADROVER, R. (1967). Nuevos micromamíferos en Mallorca. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, 13: 117-132.
- AGUSTÍ, J., SANTOS-CUBEDO, A., FURIÓ, M., DE MARFÁ, R., BLAIN, H.-A., OMS O. & SEVILLA, P. (2010). The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary International*, 243(1): 183-191. <https://doi.org/doi:10.1016/j.quaint.2010.11.016>
- ALCALDE, J. T., TRUJILLO, D., ARTÁCOZ, A. & AGUIRRE-MENDI, P. T. (2008). Distribución y estado de conservación de los quirópteros en Aragón. *Graellsia*, 64(1): 3-16. <https://doi.org/doi:10.3989/graeellsia.2008.v64.i1.51>
- ÁLVAREZ-POSADA, C., PARÉS, J. M., CUENCA-BESCÓS, G., VAN DER MADE, J., ROSELL, J., DE CASTRO, J. M. B. & CARBONELL, E. (2018). A post-Jaramillo age for the artefact-bearing layer TD4 (Gran Dolina, Atapuerca): new paleomagnetic evidence. *Quaternary Geochronology*, 45: 1-8. <https://doi.org/doi:10.1016/j.quageo.2018.01.003>
- ANTONIOLI, F., LO PRESTI, V., GASPARO MORTICELLI, M., BONFIGLIO, L., MANNINO, M. A., PALOMBO, M. R., SANNINO, G., FERRANT, L., FURLANI, S., LAMBECK, K., CANESE, S., CATALANO, R., CHIOCCI, F., MANGANO, G., SCICCHITANO, G. & TONIELLI, R. (2015). Timing of the emergence of the Europe-Sicily bridge (40-17 cal ka BP) and its implication for the spread of modern humans. *The geological Society*, London, Special Publications, 411(1): 111-144. <https://doi.org/doi:10.1144/SP411.1>
- ARTHUR, L. & LEMAIRE, M. (2009). Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Muséum National de d'Histoire Naturelle, Paris, France. 544 pp.
- BASSINOT, F. C. (2007). Oxygen isotope stratigraphy of the oceans. In: *Paleoceanography, physical and chemical proxies*. Encyclopedia of Quaternary Science, vol. 3. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 1740-1748 pp.
- BENTON, M. J. & HARPER D. A. (2009). Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Wiley-Blackwell, Printed in Singapore by Markono Print Media Pte Ltd, Singapore. 604 pp.
- BENZAL, J., DE PAZ, O. & GISBERT J. (1991). Los murciélagos de la Península Ibérica y Baleares. Patrones biogeográficos de su distribución. In: *Los murciélagos de España y Portugal*. ICONA, Madrid, Spain. 37-92 pp.
- BILGIN, R., KARATAS, A., ÇORAMAN, E. & MORALES J. C. (2007). The mitochondrial and nuclear genetic structure of *Myotis capaccinii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Eurasian transition, and its taxonomic implications. *Zoologica Scripta*, 37(3): 253-262. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1463-6409.2008.00326.x>
- BLANT, M., MORETTI, M., DELLA TOFFOLA, R. & PIERALLINI, R. (2004). La fauna olocenica del sud delle Alpi svizzere: chiroterri e mammiferi terrestri tra passato e presente (Grotta del Canalone, Monte Generoso, Ticino). *Bollettino della Società Ticinese di Scienze Naturali*, 92(1-2): 31-44.
- BOGDANOWICZ, W., HULVA, P., CERNÁ BOLFIKOVA, B., BUS, M. M., RYCHLICKA, E., SZTENZEL-JABLONKA, A., CISTRONE, L. & RUSSO, D. (2015). Cryptic diversity of Italian bats and the role of the Apennine refugium in the phylogeography of the western Palaearctic. *Zoological journal of the Linnean Society*, 174(3): 635-648. <https://doi.org/doi:10.1111/zoj.12248>
- BON, M., PICCOLI, G. & SALA, B. (1991). I giacimenti quaternari di vertebrati fossili nell'Italia nord-orientale. *Memorie scienze geologiche (Padova)*, 43: 185-231.
- CALATAYUD, P. M. G. (1997). Estudio tafonómico de los quirópteros de Cova Negra (Xàtiva). Una confirmación del carácter corto y esporádico de las ocupaciones antrópicas. *Archivo de Prehistoria Levantina*, 22: 41-55.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., ARGANT, J., BAILON, S., BOULBES, N., BOUVILLE, C., BUISSON-CATIL, J., DEBARD, E., DESCLAUZ, E., FIETZKE, J., FOURVEL, J. B., et al. (2014). The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary international*, 339-340: 41-61. <https://doi.org/doi:10.1016/j.quaint.2013.10.058>
- DE PAZ, Ó., DE LUCAS, J., MARTÍNEZ-ALÓS, S. & PÉREZ-SUÁREZ, G. (2015). Distribución de los quirópteros (Mammalia, Chiroptera) en Madrid y Castilla-La Mancha, España Central. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biológica*, 109: 21-34.
- DELSON, E., TATTERSTALL, I., VAN COUVERING, J. A. & BROOKS A. S. (2000). *Encyclopaedia of Human Evolution and Prehistory*. Routledge, London, United Kingdom. 753 pp.
- DIETZ, C., VON HELVERSEN, O. & MILL, D. (2009). *Bats of Britain, Europe and Northwest Africa*. A&C Black, London, United Kingdom. 400 pp.
- DUVAL, M., FALGUERES, C. & BAHAIN, J.-J. (2012). Age of the oldest hominin settlements in Spain: contribution of the combined U-series/ESR dating method applied to fossil teeth. *Quaternary Geochronology*, 10: 412-417. <https://doi.org/doi:10.1016/j.quageo.2012.02.025>
- FERNÁNDEZ, R. & IBÁÑEZ, C. (1989). Patterns of distribution of bats in the Iberian peninsula. In: *European Bat Research 1987*. Charles University Press, Prague, Czech Republic. 357-361 pp.
- FLAQUER, C., PUIG, X., FÀBREGAS, E., GUIXÉ, D., TORRE, I., RÀFOLS, R. G., PÁRAMO, F., CAMRPODON, J., CUMPLIDO, J. M., JARILLO, R. R., LÓPEZ-BAUCELLS, A., FREIXAS, L. & ARRIZABALAGA, A. (2011). Revisión y aportación de datos sobre quirópteros de Catalunya: propuesta de lista roja. *Galemys*, 22(1):29-61.

- FOGLINI, F., PRAMPOLONI, M., MICALLEF, A., ANGELETTI, L., VANDELLI, V., DEUDIN, A., SOLDATI, M. & TAVIANI, M. (2015). Late Quaternary coastal landscape morphology and evolution of the Maltese Islands (Mediterranean Sea) reconstructed from high-resolution seafloor data. *Geological Society*, London, Special Publications, 411(1): 77-95. <http://doi.org/10.1144/SP411.12>
- FOWLER, J. & COHEN, L. (1995). Statistic for ornithologists. *British Trust for Ornithology Guides*, 22: 1-175.
- GARCÍA, J.G. (2019). Estudio de los quirópteros (Chiroptera, Mammalia) del cuaternario de Aragón y el norte de la península Ibérica. Tesis, Universidad de Zaragoza, Spain.
- GARCÍA-MUDARA, J. L., IBÁÑEZ, C. & JUSTE, J. (2009). The Straits of Gibraltar: barrier or bridge to ibero-moroccan bat diversity? *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(2): 434-450. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01128.x>
- GARRIDO-GARCÍA, J. A. (2008). Las comunidades de mamíferos del sureste de la Península Ibérica: elementos para un análisis histórico. *Galemys*, 20(1): 3-46.
- GARRIDO-GARCÍA, J. A., NIETO-LUGILDE, D., ALBA-SÁNCHEZ, F. & SORIGUER R. C. (2017). Agricultural intensification during the Late Holocene rather than climatic aridification drives the population dynamics and the current conservation status of *Microtus cabrae*, an endangered Mediterranean rodent. *Journal of Biogeography*, 45(2): 448-460. <https://doi.org/10.1111/jbi.13134>
- GARRIDO-GARCÍA, J. A., NOGUERAS MONTIEL, J., FIJO, A., JUSTE, J., MIGENS, E., QUEGLAS, J., RUIZ C. & IBÁÑEZ, C. (2010). Una década de estudio de los murciélagos cavernícolas en Andalucía: distribución, densidad y estado de conservación de los murciélagos de los géneros *Rhinolophus*, *Myotis*, *Plecotus*, *Barbastella* y *Miniopterus*, 1993-2005. Póster III Jornadas SECEMU, La Coruña, Spain.
- GAVIN, D. G., FITZPATRICK, M. C., GUGGER, P. F., HEATH, K. D., RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F., DOBROWSKI, S. Z., HAMPE, A., SHENG HU, F., ASHCROFT, M. B., BARTLEIN, P., BLOIS, J., et al. (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1): 37-54. <https://doi.org/10.1111/nph.12929>
- GÓMEZ, A. & LUNT, D. H. (2007). Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: *Phylogeography in southern european refugia: Evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. S. Weiss & N. Ferrand; Kluwer Academic Press, Dordrecht, Netherlands. 155-188 pp. [https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8\\_5](https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_5)
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N. E. (2000). Predictive distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3): 147-186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- HANQUET, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Tesis Université Paul Valéry - Montpellier III, Montpellier, France. 447 pp.
- HELLER, J. (1970). The small mammals of the Geula Cave. *Israel Journal of Zoology*, 19(1): 1-49.
- JEANNET, M. & VITAL J. (2009). La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France): L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. *Revue de Paléobiologie, Museum d'Histoire Naturelle de la Ville de Geneve*, 28(1): 139-173.
- JULLIEN, R. (1972). Les chiroptères du Wurmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunes, Hérault). *Etudes Quaternaires*, 1: 247-265.
- JUSTE, J., RUEDI, M., PUECHMAILLE, S. J., SALICINI, I. & IBÁÑEZ, C. (2018). Two new cryptic bat species within the *Myotis nattereri* species complex (Vespertilionidae, Chiroptera) from the Western Palaearctic. *Acta Chiropterologica*, 20(2): 285-300. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.2.001>
- KAWAMURA, K., PARRENIN, F., LISIECKI, L., UEMURA, R., VIMIEUX, F., SEVERINGHAUS, J. P., HUTTERLI, M., NAKAZAWA, T., AOKI, S., JOUZEL, J., et al. (2007). Northern Hemisphere forcing of climatic cycles in Antarctica over the past 360,000 years. *Nature*, 448: 912-916. <https://doi.org/10.1038/nature06015>
- KORDOS, L. (1983). A Hosszu-hegyi zomboli Holocen gerinces faunaja. *Magyar Allami Foldtani Intezet Budapest*, 14: 425-437.
- KOTSAKIS, T. (1987). Les chiroptères du Pléistocène supérieur des environs de Alghero (Sardaigne, Italie). *Geologia Romana*, 26: 103-108.
- KOTSAKIS, T. & PETRONIO, C. (1980). I chiropteri del Pleistocene superiore della grotta di Spinagallo (Siracusa, Sicilia). *Bollettino dei Servizio Geologico d'Italia*, 101: 49-76.
- LINDENAU, C. (2005). Middle Pleistocene bats (Mammalia: Chiroptera) from the Yarimburgaz Cave in Turkish Thrace. (Turkey). *Eiszeitalter und Gegenwart*, 55: 122-148.
- LISÓN, F., PICAZO, J. & LÓPEZ, M. (2012). Primera cita del murciélago ratonero patudo *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) en el Parque Natural Lagunas de Ruidera (Castilla-La Mancha). *Galemys*: 24: 65-66. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2012.N01>
- LISÓN, F., YELO, N. D., HAZ, A. & CALVO, J. F. (2010). Contribución al conocimiento de la distribución de la fauna quiropterológica de la región de Murcia. *Galemys*, 22(1): 11-28.

- LOBO, J. M., JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & HORTAL, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33(1): 103-114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M. (2008). Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior. Tesis Universidad Rovira i Virgili, Barcelona, Spain. 407 pp.
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M., BERTO, C., COLAMUSSI, V., DALLA VALLE, C., LO VETRO, D., LUZI, E., MALAVASI, G., MARTINI, F. & SALA, B. (2014). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene-Holocene sequence from Grotta del Romito (Calabria, southern Italy) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 409: 169-179. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.017>
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M., BLAIN, H. A., CUENCA-BESCÓS, G., ALONSO, C., ALONSO, S. & VAQUERO, M. (2011). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44(2-3): 253-269. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.10.001>
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M. & SEVILLA, P. (2012). La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. *Journal of bat research & conservation*, 5(1): 12-18. <https://doi.org/10.14709/Barbj.5.1.2012.02>
- MARCHAL, F., MONCHOT, H., COUSSOT, C., DESCLAUX, E., DESCHAMP, P., THIÉBAUT, C. BAHAIN, J.-J., FALGUÈRES, C. & DOLO, J.-M. (2009). Neanderthals paleoenvironment in Western Europe: the contribution of Les Auzières 2 (Méthamis, Vaucluse, France). *Comptes Rendus Palevol*, 8(5): 493-502. <https://doi.org/10.1016/j.crvp.2009.03.004>
- MITCHELL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRSTUFEK, B., REIJNDERS, P. J. H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, C., THISSEN, J. B. M., VOHRALIK, V. & ZIMA, J. (2002). The atlas of European mammals. T. & AD. Poyser, Calton, Scotland. 496 pp.
- NEGREA, A., BOTOSANEANU, L. & NEGREA, S. (1967). Documents pour servir à la connaissance de la faune de mammifères des grottes du Banat (Roumanie). *International journal of speleology*, 2-4: 341-353.
- NORMAND, S., RICKLEFS, R. E., SKOV, F., BLADT, J., TACKENBERG, O. & SVENNING, J. C. (2011). Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1725): 3644-3653. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2769>
- OPPLIGER, J., JEANNET, M., MORALA, A., STUDER J. & BESSE, M. (2011). Les micromammifères (Chiroptera, Soricomorpha et Rodentia) du gisement tardiglaciaire et holocène du Moulin du Roc (St-Chamassy, Dordogne, France): implications paléo-environnementales. *Revue de Paléobiologie*, 30(1): 123-132.
- PACHECO, F.G, SANTIAGO, A., GUTIÉRREZ, J. M., LÓPEZ-GARCÍA, J. M., BLAIN, H.-A., CUENCA-BESCÓS, G., VAN DER MADE, J., CÁCERES, I. & GARCÍA. (2011). The Early Pleistocene paleontological site in the Sierra del Chaparral (Villaluenga del Rosario, Cádiz, Southwestern Spain). *Quaternary International*, 243(1): 92-104. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.05.034>
- PALOMO, L. J., GISBERT, J. & BLANCO, J. C. (2007). Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. TRAGSA-SECEMU-SECEM-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain. 586 pp.
- PETRONIO, C. & MARCOLINI, F. (2013). Mammal biochronology at the end of Late Villafranchian (Early Pleistocene): Pirro faunal unit. *Palaeontographica, Palaeozoology - Stratigraphy*, 298(1-6): 183-191. <https://doi.org/10.1127/pala/298/2013/183>
- POPOV, V. V. (2004). Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria). *Geodiversitas*, 26(3): 403-491.
- RAZGOUR, O., SALICINI, I., IBÁÑEZ, C., RANDI, E. & JUSTE, J. (2015). Unravelling the evolutionary history and future prospects of endemic species restricted to former glacial refugia. *Molecular Ecology*, 24(20): 5267-5283. <https://doi.org/10.1111/mec.13379>
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., RIVAS-SÁENZ, S., PENAS, A. & DIAZ, T. E. (2015, June 29). Computerized bioclimatic map of the World: Continentality of Europe and Mideast. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, Madrid. Documento web.
- SALARI, L. (1998). Analisi delle faune del sito di Grotta dei Cocci (Narni, Umbria). Considerazioni paleoclimatiche e culturali. Tesis Università "La Sapienza". Roma, Italy.
- SALARI, L. (2009). Nota preliminare sui chiroterri tardopleistocenici della Caverna delle Arene Candide (Finale Ligure, Savona). In: 6º Convegno Nazionale di Archeozoologia, Parco dell'Orecchiella, 21-24 maggio 2009. Abstract. Ed.: AIAZ-Università de Pisa, Pisa, Italy. 15 pp.
- SALARI, L. (2010a). Lateglacial bats from the "M" layers of the Arene Candide Cave (Liguria, Italy). *Revista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 116(1): 119-138. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/5944>
- SALARI, L. (2010b). I chiroterri del Tardoglaciale e Olocene antico della Grotta del Santuario della Madonna a Praia a Mare (Calabria, Italia meridionale). *Atti dei Museo Civico di Storia Naturale di Trieste*, 54: 147-164.

- SALARI, L. (2016). Micromammiferi di alcune grotte dell'Appennino centrale tra il Mesolitico e l'età del Bronzo. *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara*, 12(1): 71-80. <https://doi.org/10.15160/1824-2707/1308>
- SALARI, L. & DI CANZIO, E. (2009). I chiroteri del Pleistocene superiore e Olocene antico di alcune grotte dell'Italia centro-meridionale. *Bollettino dei Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 33: 3-25.
- SALARI, L. & KOTSAKIS, T. (2011). Late Pleistocene and Holocene bats of Latium (Central Italy). *Il Quaternario, Italian Journal of Quaternary Sciences*, 24(1): 121-129.
- SALARI, L., KOTSAKIS, T. & PETRONIO, C. (2013). Early Pleistocene bats from Pirro Nord (Apulia, Southern Italy). *Palaeontographica Abteilung a -Stuttgart-*, 298(1-6): 55-72.
- SALARI, L. & KOTSAKIS, T. (2017). Late Pleistocene bat assemblage with *Eptesicus nilssonii* from Grotta del Fossellone (Southern Latium, Central Italy). *Alpine and Mediterranean Quaternary*, 30(2): 125-136.
- SALARI, L. & SILVESTRI, L. (2015). Holocene bats (Mammalia, Chiroptera) from five caves of Central Apennines (Italy). *Journal of bat research & conservation*, 8 (1): 27-41. <https://doi.org/10.14709/BarBJ.8.1.2015.06>
- SALICINI, I., IBÁÑEZ, C. & JUSTE, J. (2013). Deep differentiation between and within Mediterranean glacial refugia in a flying mammal, the *Myotis nattereri* bat complex. *Journal of Biogeography*, 40(6): 1182-1193. <https://doi.org/10.1111/jbi.12062>
- SCHMITT, T. (2007). Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4: 11. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-11>
- SEVILLA, P. (1988). Estudio paleontológico de los quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i evolució*, 22: 113-233.
- SEVILLA, P. & CHALINE, J. (2011). New data on bat fossils from Middle and Upper Pleistocene localities of France. *Geobios*, 44(2-3): 289-297. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.01.002>
- SOLÀ, S.M. & MOYÀ, J.P. (1979). Catálogo de los yacimientos con fauna de vertebrados del Plioceno, Pleistoceno y Holoceno de las Baleares. *Endins*, 5-6: 59-74.
- SONDAAR, P. Y., MCMINN, M., SEGUÍ, B. & ALCOVER, J. A. (1995). Interès paleontològic dels jaciments càrstics de les Gimnèsies i les Pitiüses. *Endins*, 20: 155-170.
- SPENA, M. T., AGNELLI, P., DI MAITA, J., GRASSO, R., REITANO, A., SANTORO, C. & SALARI, L. (2017). Pleistocene bats (Mammalia, Chiroptera) from Grotta dei Pipistrelli (southeastern Sicily, Italy). Preliminary report. *Journal of bat research & conservation*, 10 (1). <https://doi.org/10.14709/BarBJ.10.1.2017.06>
- STOETZEL, E. (2013). Late Cenozoic micromammal biochronology of northwestern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392: 359-381. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.026>
- STORCH, G. (1974). Quartäre fledermaus-faunen von der insel Malta. *Senckenbergiana lethaea*, 55: 407-434.
- TABERLET, P., FUMIGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & COSSON, J.-F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular ecology*, 7(4): 453-464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- TATA, C. & KOTSAKIS, T. (2005). Italian fossil chiropteran assemblages: a preliminary report. *Geo.Alp*, 2: 53-60.
- VAN DER MADE, J. (1999). Biogeography and stratigraphy of the Mio-Pleistocene mammals of Sardinia and the description of some fossils. *Deinsea*, 7(1): 337-360.
- VIGLINO, A. 2012. Study of variability and genetic structure of European populations of *Myotis emarginatus* and *Myotis capaccinii* (Chiroptera, Vespertilionidae). Tesis Università di Bologna, Italy. 158 pp.
- VILLAVERDE, V., GUILLEM, P. M., MARTÍNEZ-VALLE, R. & ETXEA A. (2014). Cova negra. In: Los cazadores recolectores del Pleistoceno y del Holoceno en Iberia y el estrecho de Gibraltar. Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca, Burgos, Spain. 361-369 pp.
- ZHUOWEI, T., KOTSAKIS, T. & MURIALDO, L. (2008). Tardiglacial micromammals of Riparo Salvini (Latium, Central Italy). *Geologia Romana*, 41: 125-132.