

ORIGINAL ARTICLE

Murciélagos, cuevas y registro fósil en medios mediterráneos: una aproximación cuantitativa

José Antonio Garrido-García^{1,*}

¹ Investigador Independiente. Avda. Álvaro de Bazán, 44, 4ºG, 18500, Guadix, Granada, Spain.

*Corresponding author:
 chiribayle@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-4290-7885>

DOI: <https://doi.org/10.14709/BarbJ.17.1.2024.01>

Palabras clave: chiroptera, cuevas, refugio, registro fósil, Cuaternario, tafonomía, sesgos metodológicos, diversidad

Keywords: Chiroptera, caves, shelter, fossil record, Quaternary, taphonomy, methodological biases, diversity

received: October, 22nd 2023
 accepted: March, 5th 2024

RESUMEN

La relación entre los murciélagos y las cuevas es fundamental para entender la composición de su registro fósil. Sin embargo, la dificultad de obtener datos cuantitativos sobre el uso actual de los refugios por parte de los murciélagos ha limitado su análisis. En este estudio se analiza conjuntamente por primera vez información cuantitativa sobre el uso actual de refugios y la presencia de las distintas especies de murciélagos en el registro fósil del Cuaternario ibérico. Los resultados muestran que la muerte de animales en las cavidades es la principal fuente de restos para el registro fósil y que, en gran medida, el nivel de uso que hace cada especie de las cavidades se corresponde con su abundancia en este registro fósil. Sin embargo, esta relación es compleja debido a que la troglofilia está sujeta a numerosos sesgos autoecológicos y derivados de interrelación entre especies y del impacto de los condicionantes ecológicos cambiantes que han caracterizado al Cuaternario. Y también tienen un papel relevante los sesgos derivados de la metodología de estudio de los yacimientos, que alteran la percepción que podemos obtener del fenómeno. Por ello, esta primera aproximación al problema debe refinarse mediante análisis más profundos basados en el trabajo conjunto de biólogos actualistas y paleobiólogos dentro de un contexto multidisciplinar en el que usemos todos los avances obtenidos sobre la biología de Chiroptera en las últimas décadas.

ABSTRACT

The relationship between bats and caves is fundamental to understanding the composition of their fossil record. However, the difficulty of obtaining quantitative data on the current use of shelters by bats has limited its analysis. In this study, quantitative information on the current use of shelters simultaneously with the presence of different bat species are analyzed for the first time considering the Iberian Quaternary fossil record. The results show that the death of animals in caves while they used them as shelter is the main source of remains for the fossil record and that, roughly, the level of use that each species makes of the caves corresponds to their abundance in this fossil record. However, this relationship is complex because the troglomorphy is subject to numerous autoecological biases and other biases derived from the interrelationship between species and the impact of the changing ecological conditions that have characterized the Quaternary. In addition, the biases derived from the methodology for studying of the sites play a relevant role, altering our perception of the phenomenon. Therefore, this first approach to the problem must be refined through deeper analyzes based on the joint work of actualist biologists and paleobiologists within a multidisciplinary context in which we use all the advances obtained on the biology of Chiroptera in recent decades.

INTRODUCCIÓN

La coincidencia espacio-temporal de un taxon con condiciones tafonómicas favorables para la acumulación y conservación de sus restos es fundamental en la formación y configuración del registro fósil. El estudio de esta interacción es imprescindible para interpretarlo correctamente como fuente de información sobre la evolución de la diversidad

biológica y los ecosistemas (Behrensmeyer et al. 2000, Benton & Harper 2020, Fernández-Jalvo & Andrews 2016).

Junto con la búsqueda de posaderos y lugares de cría inaccesibles a los depredadores, los problemas que genera el patagio para la termorregulación en Chiroptera han fomentado el torpor y la selección de refugios como estrategias de ahorro energético (Andrews 1990, Ransome 1990, Dietz et al. 2009, Wilson & Mittermeier 2019). La

estabilidad microclimática de las cuevas naturales las hace muy adecuadas como refugio, hasta el punto que las adaptaciones que requirió su aprovechamiento habrían sido claves en la evolución de Chiroptera (Dietz et al. 2009). Antes de la creación de minas, túneles o edificios, las especies troglófilas estrictas tenían en las cuevas su único refugio durante todo su ciclo anual, agrupando colonias mixtas de miles de animales, y su ubicación determinaba la distribución espacial de sus poblaciones y de los recursos tróficos a su alcance (Horáček et al. 2000, Horáček & Jahelková 2005). Además, son importantes para otras muchas especies, que como mínimo las usan como refugio alternativo en periodos concretos (Dietz et al. 2009).

Casi todas estas cuevas aparecen en áreas kársticas con condiciones geoquímicas muy favorables para la conservación de huesos y dientes, y estructuras que promueven su acumulación y conservación (Andrews 1990, Stratford 2011). Así, estos karst son óptimos para la formación del registro fósil de Chiroptera (grandes concentraciones poblacionales y condiciones tafonómicas adecuadas), y albergan la práctica totalidad del registro fósil cuaternario europeo (Sevilla 1988, Kowalski 1995, Trávníčková 2013, López-García & Sevilla 2014, Galán 2019).

La relación cuevas-Chiroptera es una de las principales premisa en el análisis de este registro fósil. Este se habría originado en su mayor parte por la muerte de ejemplares en las cavidades mientras las utilizan como refugio, y la abundancia relativa de cada especie se relacionaría con la intensidad de su uso (Sevilla 1988, 1989, Kowalski 1995, Calatayud 1997, Blant et al. 2004, Popov 2004, Horáček & Jahelková 2005, Salari & di Canzio 2009, Salari 2009, 2010, Sevilla & Chaline 2011, Salari & Kotsakis 2011, López-García & Sevilla 2014, Galán et al. 2016, Spena et al. 2017, Salari & Kotsakis 2017, Galán et al. 2019a, Galán et al. 2019b, Galán 2019, Salari et al. 2019, Galán et al. 2022).

Sin embargo, los escasos intentos de contrastar esta última hipótesis tienen validez limitada (Sevilla 1988, 1989, Salari & di Canzio 2009, Galán 2019, Galán et al. 2019b, Salari et al. 2019, Galán et al. 2022). La bibliografía actualista sobre Chiroptera muestra pautas generales de selección de refugios, pero sin el detalle necesario para cuantificar su nivel de uso (Arthur & Lemaire 2009, Dietz et al. 2009). Estos datos, inéditos en cuadernos de campo de los biólogos actualistas o en bases de datos de acceso limitado, han permanecido inaccesibles para los paleobiólogos, obligándoles en el mejor de los casos a analizar el problema combinando datos cuantitativos (presencia en el registro fósil) con cualitativos (apreciaciones generales sobre preferencias de refugios), con toda la pérdida potencial de información que esto implica (Sevilla 1988, 1989, Salari & di Canzio 2009, Galán 2019). La única excepción la encontramos en Blant et al. (2004), en el que se analiza la relación entre el registro fósil con el uso actual de las cavidades. Sin embargo, la representatividad de los resultados aparece limitada por el restringido ámbito geográfico del que proceden los datos (entorno inmediato de los yacimientos paleontológicos; < 300 km²).

Este estudio pretende aportar una primera aproximación a este problema en el ámbito mediterráneo, relacionando por primera vez datos cuantitativos sobre el uso relativo que

hacen los murciélagos de las cuevas con su presencia en el registro fósil del Cuaternario. Además, se analiza si esta relación se ha mantenido constante o ha sido modulada por los importantes cambios ecológicos registrados durante este periodo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Consideraciones generales

Se realiza un estudio de caso para la península Ibérica, teniendo en cuenta las características de los datos disponibles para el registro fósil y uso actual de cavidades, y manejando sus principales sesgos para dotarlos de calidad equiparable y utilizarlos en análisis conjuntos.

El primer sesgo es taxonómico. En Biología actualista, los Chiroptera se determinan usando el conjunto de sus rasgos anatómicos (Dietz et al. 2009), mientras el registro fósil sólo suele disponer de huesos y dientes, a veces muy fragmentados y únicamente utilizables si proceden de regiones anatómicas con caracteres aprovechables para la determinación (Felten et al. 1973, Sevilla & López-Martínez 1986, Menu & Popelard 1987, Kowalski 1995, Calatayud 1997, Dodelin 2002, López-García & Sevilla 2014). En consecuencia, como ocurre con otros grupos biológicos (Silvestro et al. 2018, Polly 2019, Benton & Harper 2020), las determinaciones de individuos actuales suelen alcanzar el nivel de especie, pero es frecuente que los fósiles sólo las permitan para grupos multiespecíficos anatómicamente indistinguibles mediante el estudio de caracteres dento-esqueléticos.

El problema se ha agravado con la descripción de criptoformas (Mayer & Von Helversen 2001, Mayer et al. 2007), en la que el análisis de sus diferencias anatómicas se centra en caracteres que permiten determinaciones *in vivo*, pero resultan deficientes para mostrar los utilizables para el registro fósil (Horáček & Jahelková 2005, Puechmaillie et al. 2014, Juste et al. 2019). Así, pasamos de considerar la determinación de muchas "especies" como asunto resuelto en paleobiología, a juzgarlo irrealizable al faltar criterios útiles para diferenciar las criptoformas que hoy sabemos que agrupan (Tata & Kotsakis 2005, Salari 2009, Salari & Kotsakis 2011, Salari & Silvestri 2015).

Puesto que la información utilizable del registro fósil y fauna actual se estructura en variables categóricas (= taxones), un análisis conjunto exigirá manejar categorías idénticas en ambas. Y esto sólo será posible reduciendo la definición taxonómica de los datos actuales para adaptarla a Unidades Taxonómicas Operativas (OTU) que reflejen el máximo nivel de determinación posible en los restos fósiles.

El segundo sesgo deriva de la calidad de los datos. Tanto los procedentes del registro fósil como los de fauna actual surgen de muestreos en los que, si no se aplica esfuerzo necesario, podrían generarse falsos negativos (no detección de especies presentes) (Lobo et al. 2010) o distorsiones en la abundancia relativa de cada OTU en la comunidad (Magurran 2004). Para evitar graves sesgos en el análisis, como condición previa debemos asegurar que este esfuerzo de muestreo es adecuado para aportar datos fiables

para ambas variables y es equiparable para analizarlas conjuntamente.

Caracterización del registro fósil: origen y tipificación básica de los datos

Los datos del registro fósil proceden de una revisión exhaustiva de la bibliografía sobre los Chiroptera del Cuaternario de la península Ibérica.

Como unidades muestrales se utilizarán tanto la *muestra* como la *cita*. La *muestra* es el conjunto de información recogida en un nivel estratigráfico determinado de un yacimiento según lo delimitan los investigadores que lo estudiaron: un yacimiento puede aportar tantas muestras como unidades estratigráficas con presencia de Chiroptera se establezcan. Por su parte, la *cita* es el dato de presencia de una OTU en una muestra determinada y, por tanto, cada muestra puede incluir varias citas. Se descartó usar el número de restos determinados (NRI) o el número mínimo de individuos (NMI) porque faltan en muchas publicaciones y porque están sujetos a numerosos sesgos, difíciles de contrarrestar sin un análisis caso por caso de la metodología de cada excavación y de los condicionantes tafonómicos que han dirigido la formación de cada yacimiento (Catalayud 1997, Chaix & Méniel 2001, Blant et al. 2004).

Caracterización taxonómica

Para simplificar el análisis se excluyen especies fósiles (escasas en el registro cuaternario ibérico; Sevilla 1988, 1989, Trávníčková 2013, Galán 2019) y *Vespertilio murinus* L., 1758 (con citas ibéricas, pero sin registro fósil; Lorente et al. 2010, Galán 2019). Por tanto, el listado incluyó 30 especies ibéricas actuales con presencia potencial en el registro fósil (Tabla 1).

Como punto de partida se estableció una clasificación basada en la sistemática de los Chiroptera europeos (Dietz et al. 2009) y las posibilidades de determinación de sus restos (Felten et al. 1973, Sevilla & López-Martínez 1986, Menu & Popelard 1987, Dodelin 2002). Esto permitió una diferenciación primaria de los grupos con cripto-especies sin criterios de determinación utilizables en el registro fósil. Para las demás especies se cuantificó la incidencia de problemas de determinación de restos (DP), definido cómo el % de citas dudosas aportadas en la bibliografía ("*género* cf. *especie*", "*especie a/especie b*"), y considerándose taxones problemáticos aquellos con DP>10%.

Como resultado, el listado de OTU indica el máximo nivel de determinación segura posible en la fauna fósil, y éste se aplicó también a los datos actuales para poder hacer un análisis comparativo con la primera. Además, este análisis simplificó el manejo los datos, considerando que las citas dudosas de OTU con DP<10 % podían adjudicarse a las especies incluidas en ellas.

Tipificación del uso de cavidades subterráneas

Una revisión de bibliografía general sobre las especies consideradas generó una clasificación cualitativa preliminar según la tipología de refugios naturales utilizados en Europa occidental (Dietz et al. 2009, Arthur & Lemaire 2009) (Tabla

1). Se excluyeron los refugios artificiales, al no tener sentido contemplarlos en un análisis del registro fósil.

Como resultado, se definieron 5 grupos de OTU (Tabla 2):

- Troglófilos estrictos (CV), sólo presentes excepcionalmente fuera de cavidades.
- Troglófilos facultativos (fCV) que pueden usar cavidades durante todo el año junto con otros tipos de refugio, o que sólo las usan en invernada.
- Troglófilos en OTU de taxonomía compleja (tCV) que incluyen especies troglófilas y otras que no lo son.
- Fisurícolas (FS) y arborícolas (TR) que usan las cavidades de forma muy marginal.

Tipificación cronológica

Cada muestra o cita se adjudicó a una Unidad Cronológica Operativa (OCU), coincidente con pisos estratigráficos pleistocenos, pero considerando el Holoceno una OCU única que agrupaba a sus pisos Groelandiense, Norgripiense y Megalayense (Silva Barroso et al. 2021; Tabla 2).

Para ello se tomaron como base dataciones radiométricas o magnetoestratigráficas aportadas para cada yacimiento. Sin embargo, muchos yacimientos holocenos y del Pleistoceno Superior sólo aportan dataciones relativas basadas en restos arqueológicos atribuibles a fases culturales concretas. Para integrarlas en la escala de OCU se usó bibliografía sobre prehistoria y protohistoria ibérica (Barandiarán et al. 2012, Almagro-Gorbea 2014, Sala Ramos et al. 2014).

Calidad del registro fósil

Un análisis de rarefacción permitió testar la capacidad del registro fósil para reflejar la diversidad global de la comunidad, y aportar un listado completo de taxones evitando la generación de falsos negativos al detectar incluso los más raros.

La diversidad de la comunidad se testó con curvas acumuladas de diversidad que reflejan su tasa de cambio al crecer el esfuerzo de muestreo. Este se consideró adecuado al alcanzar la gráfica un valor asintótico, indicando que la presencia relativa de cada taxon no cambiará significativamente añadiendo más citas (Magurran 2004). Como parámetro de diversidad se usó la H' de Shannon, obteniendo las curvas acumuladas con el programa PAST 4.08 (Hammer et al. 2001).

Por su parte, el testado de la capacidad del muestreo para detectar todas las especies presentes en la comunidad admite varias modalidades (Chao et al. 2016), aunque Roswell et al. (2021) recomiendan usar el parámetro Coverage (COV). Con un rango de valores entre 0 y 1, indica la fracción de individuos de la comunidad perteneciente a taxones detectados en los muestreos: cuanto más elevado es, menor es la fracción de individuos de taxones no detectados, estos contarán con poblaciones más reducidas y el muestreo captará mejor la composición de la comunidad (Roswell et al. 2021).

Tabla 1 - Listado de las especies consideradas en el estudio y de sus preferencias con respecto al uso de refugios naturales (CV = cavidades; FS = fisuras; TR = huecos en árboles). Entre () aparecen refugios usados de forma marginal, y entre [] cambios estacionales (r = reproducción; i = invernada).

Género	Especie	Refugio
<i>Rhinolophus</i>	<i>R. hipposideros</i> (Bechstein, 1800)	CV
	<i>R. ferrumequinum</i> (Schreber, 1774)	CV
	<i>R. euryale</i> Blasius, 1853	CV
	<i>R. mehelyi</i> Matschie, 1901	CV
<i>Myotis</i>	<i>M. mystacinus</i> (Kuhl, 1819)	FS
	<i>M. alcathoe</i> Von Helversen & Heller, 2001	TR
	<i>M. emarginatus</i> (Geoffroy, 1806)	CV (FS)
	<i>M. crypticus</i> Ruedi et al., 2019	TR
	<i>M. escalerae</i> Cabrera, 1904	CV
	<i>M. bechsteinii</i> (Kuhl, 1818)	TR[r/i]/CV[i]
	<i>M. myotis</i> (Borkhausen, 1797)	CV
	<i>M. blythii</i> (Tomes, 1857)	CV
	<i>M. daubentonii</i> (Kuhl, 1819)	CV/TR/FS
<i>Eptesicus</i>	<i>E. serotinus</i> (Schreber, 1774)	FS
	<i>E. isabellinus</i> (Timmink, 1840)	FS
<i>Nyctalus</i>	<i>N. leisleri</i> (Kuhl, 1818)	TR
	<i>N. noctula</i> (Schreber, 1774)	TR
	<i>N. lasiopterus</i> (Schreber, 1780)	TR
<i>Pipistrellus</i>	<i>P. pipistrellus</i> (Schreber, 1774)	FS (TR)
	<i>P. pygmaeus</i> (Leach, 1825)	FS (TR)
	<i>P. nathusii</i> (Keyserling y Blasius, 1839)	TR (FS)
	<i>P. kuhlii</i> (Kuhl, 1819)	FS (TR)
<i>Hypsugo</i>	<i>H. savii</i> (Bonaparte, 1837)	FS
<i>Barbastella</i>	<i>B. barbastellus</i> (Schreber, 1774)	TR[r/i]/CV[i]
	<i>P. auritus</i> (Linnaeus, 1758)	TR[r]/CV[i]
<i>Plecotus</i>	<i>P. austriacus</i> (Fischer, 1829)	CV/FS
	<i>P. macrobullaris</i> Kuzyakin 1965	FS
<i>Miniopterus</i>	<i>M. schreibersii</i> (Kuhl, 1819)	CV
<i>Tadarida</i>	<i>T. teniotis</i> (Rafinesque, 1814)	FS

COV se obtuvo con el programa online SpadeR (<https://chao.shinyapps.io/SpadeR/>). Siguiendo a Chao et al. (2016), se utilizó el protocolo para *incidence frequency data* (datos de frecuencia de incidencia), y el muestreo se consideró adecuado si $COV > 0,95$ (los taxones detectados agrupan más del 95 % de los individuos de la comunidad).

COV y las curvas acumuladas de diversidad se obtuvieron para el conjunto de los datos disponibles y para cada OCU por separado, y se usaron únicamente si su intensidad y calidad de muestreo eran adecuadas.

Uso actual de cavidades subterráneas

La información utilizada procede de la base de datos del Grupo de Investigación de Sistemática y Ecología

de Quirópteros (EBD-CSIC, Sevilla, España), diseñada y mantenida por Jesús Noguera Montiel y en la que el autor de este artículo hizo una contribución significativa. Se utilizaron sólo datos de la península Ibérica, aunque concentrados en su tercio sur (Andalucía), sólo se usaron datos de cavidades naturales (las únicas disponibles para las poblaciones fósiles) y el listado taxonómico se ajustó a las OTU definidas para el registro fósil.

Para compatibilizar estos datos con los del registro fósil, se consideraron como muestras el conjunto de citas de cada refugio (datos de presencia de cada taxon en el conjunto de visitas realizadas). La calidad del muestreo se testó igual que en el registro fósil, usando la curva acumulada de diversidad de Shannon y el parámetro COV.

Tabla 2 - Clasificación de los Chiroptera ibéricos en Unidades Taxonómicas Operativas (OTU) y grupos según su nivel de utilización de cavidades subterráneas. Se indican las especies incluidas en cada OTU (columna OTU) y los códigos con las que serán citadas (codOTU). En los criterios usados para definir las OTU (CrOTU) se indica la presencia de especies cripticas (Crypto) y el nivel de citas dudosas en el registro fósil (DP: nº total de citas/nº citas dudosas [% citas dudosas]). Para la tipología de refugios (REF) se diferencian troglófilas estrictas (CV), troglófilas facultativas o estacionales (fCV), OTU con criptoespecies troglófilas y no troglófilas (tCV), fisurícolas (FS) y arborícolas (TR).

OTU	codOTU	CrOTU	REF
<i>R. euryale</i> , <i>R. mehelyi</i>	ReuGR	DP: 57/11 [19,30]	CV
<i>R. ferrumequinum</i>	Rfer	DP: 59/0 [0,00]	CV
<i>R. hipposideros</i>	Rhip	DP: 27/1 [3,70]	CV
<i>M. mystacinus</i> , <i>M. alcathoe</i>	MmysGR	Crypto	TR/FS
<i>M. emarginatus</i>	Mema	DP: 7/0 [0,00]	CV
<i>M. crypticus</i> , <i>M. escalerae</i>	MnatGR	Crypto	tCV
<i>M. bechsteinii</i>	Mbec	DP: 16/1 [6,25]	fCV
<i>M. myotis</i> , <i>M. blythii</i>	MmyoGR	DP: 129/27 [20,93]	CV
<i>M. daubentonii</i>	Mdau	DP: 6/0 [0,00]	fCV
<i>M. capaccinii</i>	Mcap	DP: 4/0 [0,00]	CV
<i>E. serotinus</i> , <i>E. isabellinus</i>	EserGR	Crypto	FS
<i>N. leisleri</i>	Nlei	DP: 3/0 [0,00]	TR
<i>N. noctula</i>	Nnoc	DP: 1/0 [0,00]	TR
<i>N. lasiopterus</i>	Nlas	DP: 4/0 [0,00]	TR
<i>P. pipistrellus</i> , <i>P. pygmaeus</i> , <i>P. nathusii</i> , <i>P. kuhlii</i> , <i>H. savii</i>	PipGR	Crypto DP: 27/17 [62,96]	FS
<i>B. barbastellus</i>	Bbar	DP: 12/0 [0,00]	fCV
<i>P. auritus</i> , <i>P. austriacus</i> , <i>P. macrobullaris</i>	PlecGR	Crypto	tCV
<i>M. schreibersii</i>	Msch	DP: 70/3 [4,28]	CV
<i>T. teniotis</i>	Tten	DP: 3/0 [0,00]	FS

Tabla 3 - Unidades cronológicas operativas consideradas en el estudio (ka = miles de años; Ma = millones de años).

OCU	Código	Cronología
Holoceno	HO	<11,7 ka
Pleistoceno Superior	PS	11,7-127 ka
Pleistoceno Medio	PM	127-774 ka
Pleistoceno Inferior	PI	0,774-2,588 Ma

Relación entre uso actual y registro fósil

Se obtuvo una valoración cuantitativa de la relación entre ambas variables, contrastando la relación entre la probabilidad de obtener una cita de la OTU x en el registro fósil (fPAL)

$$fPAL_x = nC_x / M_{total}$$

[nC_x = número de citas de la OTU_x; M_{total} = número de muestras disponibles]

y la probabilidad de contactar con ejemplares de dicha OTU x al visitar cavidades naturales actuales (fCU_x)

$$fCU_x = nCU_x / CU_{total}$$

[nC_x = número de cavidades con citas de la OTU_x; CU_{total} = número de cavidades muestreadas].

La relación se analizó sometiendo a fPAL y fCU a un test de correlación que proporcionó el índice de correlación de Pearson y su significación estadística (Leech et al. 2005). El análisis se hizo para todo el registro fósil y para cada una de las OCU por separado para determinar si la correlación variaba temporalmente. El resultado para todo el registro fósil se ilustró con una gráfica de la distribución de valores de fPAL y fCU para cada OTU, mostrando su recta de regresión y su intervalo de confianza al 95 %.

Además, se mostró la interacción entre ambas variables y se detectaron sus cambios a escala temporal clasificando las OTU según los valores de fCU y fPAL, tanto para todo el registro fósil como para cada OCU, utilizando el método de clasificación de Ward y distancias euclídeas y generando dendrogramas y matrices que mostraban mediante códigos de color el valor de ambas variables para cada OTU, muy útiles para interpretar los resultados. Finalmente, y también con este último objetivo, se obtuvieron valores de fCU y fPAL conjuntos para los grupos de OTU definidos según el uso de refugios y su comportamiento en el registro fósil. Nuevamente, en todos estos análisis se usó PAST 4.08 (Hammer et al. 2001).

Los datos utilizados fueron manejados con bases de datos de Access (paquete OFFICE de Microsoft).

RESULTADOS

Presentación general y tipificación taxonómica

El registro fósil ibérico de Chiroptera del Cuaternario incluye 499 citas procedentes de 161 muestras. Los datos actuales proceden de 430 cavidades (= muestras) y recogen 1078 citas (Tabla 4). Los datos detallados del registro fósil se muestran en el Material suplementario.

Las 30 especies actuales (Tabla 1) se agrupan en 19 OTU (Tabla 2) de las que 12 corresponden a especies y 7 son multiespecíficas. Las OTU con criptoformas no diferenciadas en el registro fósil incluyen *M. mystacinus*/*M. alcaethoe*, *M. crypticus*/*M. escalerae* y *E. serotinus*/*E. isabellinus*, y al género *Plecotus*. En cuanto a los demás taxones, las dificultades en la determinación (Tabla 2) se concentran en *Pipistrellus*/*Hypsugo* y en los pares de especies *M. myotis*/*M. blythii* y *R. euryale*/*R. mehelyi* (19,30 a 62,96 % de casos dudosos), mientras en los demás taxones son raras (<6,25 %) o inexistentes.

Las citas y probabilidades de hallazgo por OTU en el registro fósil (en general o por OCU) y las cavidades naturales actuales se exponen en la Tabla 4.

Calidad de los datos

Todos los datos actuales y del registro fósil son de alta calidad y, por tanto, utilizables y comparables. Los valores de COV indican su capacidad para detectar las OTU que agruparían el 95,2-99,9 % de la población que originó el registro (es decir, la subpoblación que usa cavidades del total de Chiroptera; Tabla 5), y las curvas acumuladas de diversidad, claramente asintóticas, indican la capacidad del muestreo para mostrar la diversidad general de la comunidad y la importancia relativa de cada OTU (Figuras 1 y 2).

Registro fósil y uso actual de cavidades

A nivel general, la correlación entre fCU y fPAL es significativa (Holoceno) o muy significativa (todo el registro fósil y Pleistoceno Superior, Medio e Inferior) (Tabla 6). Las OTU con menor uso de cavidades (fisurícolas, arborícolas, arborícolas que invernan en cavidades) y OTU mixtas (con especies troglófilas y no troglófilas) se concentran en el extremo inferior del rango de fPAL, mientras las troglófilas estrictas tienden a mostrar las presencias más elevadas en ambas variables (Fig. 3).

Sin embargo, en estas troglófilas estrictas aparecen comportamientos anómalos que impedirían que se alcancen valores de correlación más elevados. El primero surge en *M. myotis*/*M. blythii*, cuyos valores de fPAL son significativamente mayores de lo esperado según su uso actual de cavidades, quedando fuera del IC95 % de la distribución, tanto a nivel general como para cada OCU por separado (Figs. 3 y 4).

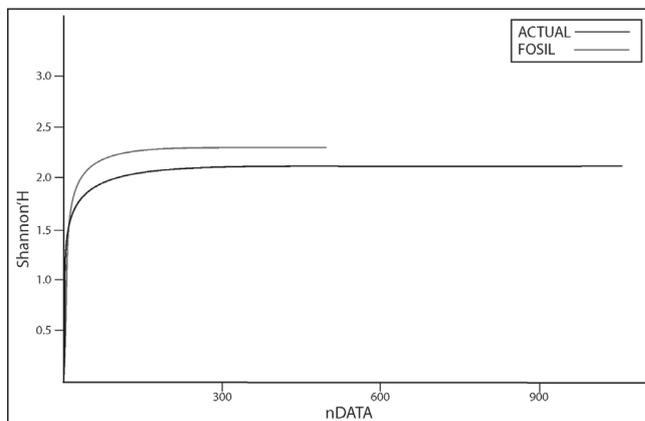


Fig. 1 - Curvas acumuladas de diversidad de Shannon en función del aumento de citas para los datos actuales de uso de cavidades naturales por parte de Chiroptera (n = 1078 citas) y el conjunto de su registro fósil en la península Ibérica (n = 499).

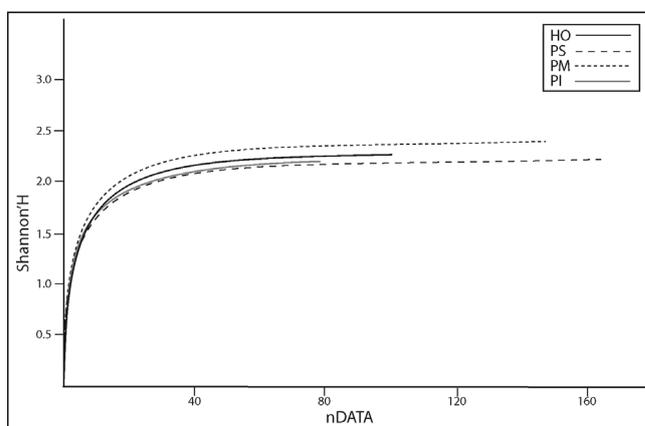


Fig. 2 - Curvas acumuladas de diversidad de Shannon en función del aumento de citas para el registro fósil ibérico de Chiroptera de las OCU Holoceno (HO; n = 99 citas), Pleistoceno Superior (PS; n = 164), Pleistoceno Medio (PM; n = 154) y Pleistoceno Inferior (PI; n = 82).

Otra distorsión se debe a la heterogeneidad existente entre las troglófilas estrictas, en las que diferenciamos dos grupos, Troglófilos I y Troglófilos II.

Troglófilos I incluye las OTU con mayor presencia en cuevas actuales (fCU>0,269) y registro fósil (fPAL>0,348) (*M. myotis*/*M. blythii*, *M. schreibersii*, *R. euryale*/*R. mehelyi* y *R. ferrumequinum*) (Fig. 3). Forman un grupo definido (junto con *R. hipposideros*) en el dendrograma de clasificación para todo el registro fósil (Fig. 5A), este se mantiene para los valores diferenciados de cada OCU (Fig. 5B), y siempre muestra valores medios-altos en ambas variables. Por su parte, Troglófilos II presenta valores bajos de fPAL (*R. hipposideros*) o ambas variables (*M. capaccinii* y *M. emarginatus*). Además, su posición es inestable en los dendrogramas, con *R. hipposideros* agrupado con troglófilas I en Fig. 5A pero separado de ellas en Fig. 5B, o se agrupan junto a no troglófilas y muestran valores medios-bajos o casos de ausencia en el registro fósil (*M. capaccinii* y *M. emarginatus*).

Tabla 4 - Datos de presencia de las distintas OTU (códigos en Tabla 3) en las cavidades actuales y en el registro fósil, indicando el número de muestras con presencia (n) y la fracción de estas sobre las muestras totales (fCU y fPAL). Para el registro fósil se indican los datos conjuntos (TOTAL) y los de las OCU Holoceno (HO), Pleistoceno Superior (PS), Pleistoceno Medio (PM) y Pleistoceno Inferior (PI) por separado.

OTU	Datos actuales		Registro fósil									
			HO		PS		PM		PI		TOTAL	
	n	fCU	n	fPAL	n	fPAL	n	fPAL	n	fPAL	n	fPAL
Rhi	206	0,478	3	0,070	12	0,197	8	0,235	4	0,174	27	0,168
Rfe	268	0,622	11	0,256	20	0,328	18	0,529	10	0,435	59	0,366
ReuGR	140	0,325	8	0,186	15	0,246	20	0,588	13	0,565	56	0,348
Mdau	7	0,016	1	0,023	1	0,016	4	0,118	0	0,000	6	0,037
Mcap	14	0,032	0	0,000	0	0,000	3	0,088	1	0,043	4	0,025
MmysGR	0	0,000	5	0,116	0	0,000	0	0,000	0	0,000	5	0,031
MnatGR	55	0,128	5	0,116	7	0,115	9	0,265	7	0,304	28	0,174
Mema	36	0,084	0	0,000	4	0,066	2	0,059	1	0,043	7	0,043
Mbec	1	0,002	4	0,093	4	0,066	6	0,176	2	0,087	16	0,099
MmyoGR	116	0,269	30	0,698	47	0,770	30	0,882	22	0,957	129	0,801
Nnoc	0	0,000	1	0,023	0	0,000	0	0,000	0	0,000	1	0,006
Nlas	0	0,000	1	0,023	2	0,033	1	0,029	0	0,000	4	0,025
Nlei	0	0,000	0	0,000	1	0,016	2	0,059	0	0,000	3	0,019
PipGR	20	0,046	5	0,116	9	0,148	11	0,324	2	0,087	27	0,168
EserGR	15	0,035	1	0,023	0	0,000	1	0,029	2	0,087	4	0,025
Bbar	4	0,009	2	0,047	4	0,066	4	0,118	2	0,087	12	0,075
PlecGR	42	0,097	7	0,163	15	0,246	12	0,353	4	0,174	38	0,236
Msch	141	0,327	14	0,326	23	0,377	23	0,676	11	0,478	70	0,435
Tten	13	0,030	1	0,023	0	0,000	0	0,000	1	0,043	3	0,019
nOTU	15		16		14		16		14		19	
Citas	1078		99		164		154		82		499	
Muestras	430		43		61		34		23		161	

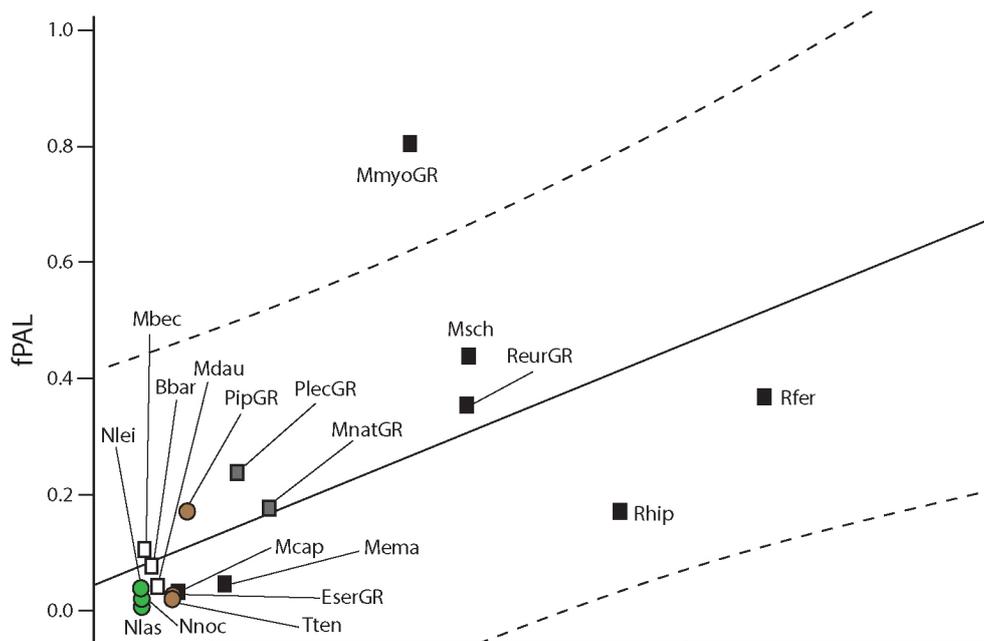


Fig. 3 - Distribución de los valores de presencia en cavidades actuales (fCU) y en el registro fósil ibérico del Cuaternario (fPAL) para las OTU estrictamente troglófilas (cuadrado negro), con criptoespecies troglófilas y no troglófilas (cuadrados blancos), que usan cavidades junto a otros refugios o en determinadas estaciones del año (cuadrado gris), arborícolas (círculos verdes) y fisurícolas (círculo pardo). Las OTU se indican según los códigos indicados en la Tabla 4, y también se muestran la recta de regresión y su intervalo de confianza al 95 %.

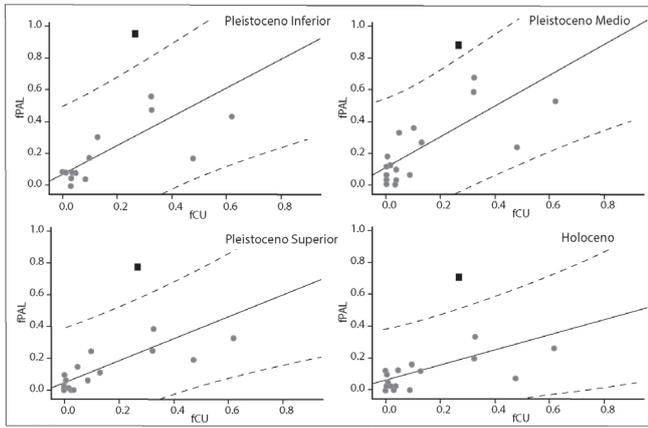


Fig. 4 - Posición en las distintas OCU de *M. myotis/M. blythii* (cuadrado negro) respecto al resto de las OTU (círculos grises) y al IC95 % de la distribución (líneas discontinuas).

El análisis de la presencia en el registro fósil y actualidad de Troglófilos I y II en su conjunto (Fig. 6) confirma estas tendencias. Troglófilos I es el principal grupo del registro fósil y actual, siempre con valores entre 0,591 y 0,683, mientras que Troglófilos II muestran valores mucho más elevados en fCU (0,238) que en fPAL (0,030-0,098).

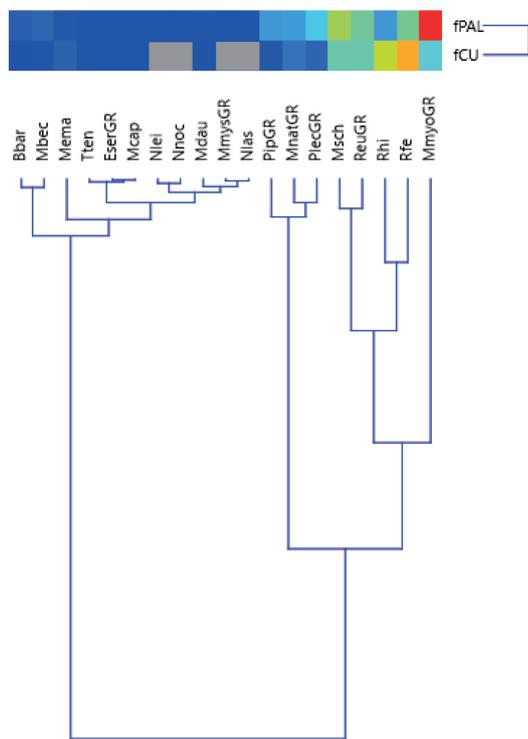
También se observa que la contribución al registro de las OTU integradas por cripto especies con distintos niveles de troglofilia (*Plecotus* sp., *M. crypticus/M. escalerae*), troglófilas

facultativas (*M. daubentonii*) y troglófilas invernales (*M. bechsteini*, *B. barbastellus*) es muy limitada (fPAL=0,183-0,227) (Fig. 6), y su comportamiento en los dendrogramas es variable e indistinguible del de fisurícolas y arborícolas estrictas (Fig. 5). Junto a ellas, presentan valores medios o bajos en la clasificación para el conjunto del registro fósil (Fig. 5A) o para las distintas OCU (Fig. 5B), y resultan frecuentes las ausencias en el registro fósil (Fig. 5B).

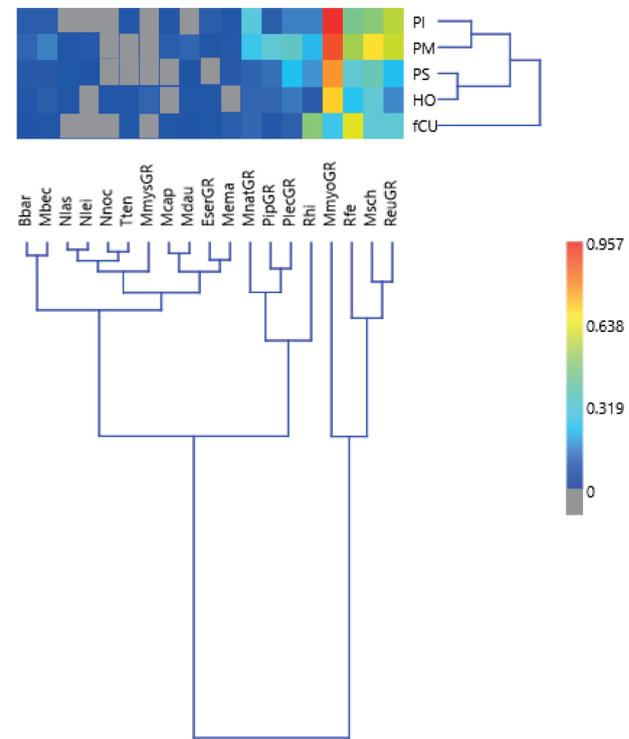
Finalmente, otro elemento de distorsión en la correlación fCU-fPAL es el comportamiento de *Pipistrellus/Hypsugo*, con una presencia media en el registro fósil que contrasta con su uso limitado de cavidades, y que se agrupa junto a casi todas las troglófilas en la clasificación general (Fig. 5A) y con otras OTU con distintas modalidades de troglofilia si diferenciamos por OCU (Fig. 5B).

DISCUSIÓN

Este análisis aporta importantes avances metodológicos. De un lado, testa la intensidad de los muestreos sobre el uso actual de cavidades y la presencia en el registro fósil, y muestra la necesidad de determinar su calidad como paso previo ineludible al análisis conjunto de los datos utilizados (Figs. 1 y 2, Tabla 5). Además, establece la complejidad que implica obtener una categorización de los datos de ambas variables generando OTU comunes, que eliminen los sesgos derivados de las diferentes posibilidades de determinación en las poblaciones vivas y registro fósil (Tabla 2).



A



B

Fig. 5 - Clasificación de las OTU en función de su presencia en cavidades naturales actuales y en el conjunto del registro fósil cuaternario (A) o en las distintas unidades temporales consideradas (OCU; HO = Holoceno, PS = Pleistoceno Superior, PM = Pleistoceno Medio, PI = Pleistoceno Inferior) (B). Cada OTU se indica con el código disponible en la Tabla 4, y sobre los árboles de clasificación se sitúa la matriz de los valores utilizados indicados mediante un código de color desde los más bajos (azul oscuro) a los más altos (rojo). Los grises indican la ausencia de la OTU en los muestreos actuales o registro fósil.

En cuanto al problema estudiado, el test de correlación muestra una relación significativa o muy significativa entre la presencia de cada OTU en el registro fósil y la intensidad de su uso de cavidades (Tabla 6, Fig. 3), que es reafirmada con los altos valores de presencia de las OTU troglófilas en ambas variables (Fig. 3), con la configuración de un grupo homogéneo y coherente en los dendrogramas (Fig. 5) y con su capacidad para generar la mayor parte de las citas del registro fósil (Fig. 6).

Sin embargo, la gran variedad de OTU troglófilas existente genera expresiones muy diversificadas del uso de cavidades, sesgadas por diferencias en sus necesidades microclimáticas, gregarismo intraespecífico, capacidad de asociación interespecífica, o uso relativo de las distintas áreas de las cuevas según el momento fenológico (Wilson & Mittermeier 2019). En consecuencia, y más allá de las tendencias generales mostradas aquí, la relación fCU-fPAL será necesariamente mucho más compleja de lo que puede mostrarse con el nivel de detalle utilizado, aunque éste si aporta indicios reveladores para una aproximación inicial al problema.

¿Qué nos dicen los fósiles?

El registro fósil, además de mostrar las relaciones fenológicas y evolutivas entre los taxones que han conformado las comunidades biológicas en el espacio y el tiempo (Benton & Harper 2020), permite dos niveles de aproximación al proceso evolutivo. El primero y más sencillo utiliza indicios de presencia-ausencia, que datan la aparición (First Appearance Datum, FAD) y extinción (Last Appearance Datum, LAD) de los taxones y, usándolos a escala regional, muestran grandes cambios en su área de distribución (Horáček & Jahelková 2005, Silvestro et al. 2018, Benton & Harper 2020). En esta aproximación es fundamental el control de los sesgos que generen falsos negativos (Lobo et al. 2010), que pueden falsear FAD y LAD, y los cambios de presencia a escala regional.

El segundo nivel de aproximación explota variaciones cuantitativas del registro fósil como indicio de los cambios cronológicos en la presencia del taxon dentro de la comunidad, que a su vez pueden usarse como bioindicador de la adecuación de su nicho ecológico a las condiciones ambientales, de la respuesta poblacional a sus cambios o de reconstrucciones paleoecológicas (Hanquet 2011, Mestre et al. 2022). En este caso, el manejo de sesgos se complica. De un lado, el parámetro cuantitativo está sometido a control tafonómico, haciendo que la fragmentación y dispersión postdeposicional de los restos o el propio proceso de recogida resten fiabilidad al uso del número de restos identificados (NRI) o el número mínimo de individuos (NMI) (Catalayud 1997, Chaix & Méniel 2001, Blant et al. 2004).

De otra parte, el alto gregarismo intraespecífico y fuerte asociación interespecífica que exhiben muchos Chiroptera potencian la formación de grandes colonias que, a su vez, generaran importantes concentraciones de restos en espacios concretos de las cavidades (Wilson & Mittermeier 2019).

Tabla 5 - Resultado del análisis de rarefacción para datos de presencia/ausencia de OTU (parámetro Coverage) para los datos actuales, el conjunto del registro fósil ibérico del Cuaternario y las OCU Holoceno (HO), Pleistoceno Superior (PS), Pleistoceno Medio (PM) y Pleistoceno Inferior (PI).

Tipo datos	Datos	Nmuestras	nOTU	Coverage
Actual		430	15	0.999
	Todo	161	19	0.998
Registro fósil	HO	43	16	0.952
	PS	61	14	0.988
	PM	34	17	0.988
	PI	23	14	0.967

Tabla 6 - Resultados del análisis de correlación entre la presencia actual en cavidades naturales y en el registro fósil del Cuaternario, tanto a nivel general (TODO) como en para las OCU Holoceno (HO), Pleistoceno Superior (PS), Pleistoceno Medio (PM) y Pleistoceno Inferior (PI). Se indica en cada caso el parámetro de correlación de Pearson y su nivel de significación (p) indicando si es significativo (*) o muy significativo (**).

OCU	r Pearson	p
Todo	0,640	0,003**
HO	0,512	0,025*
PS	0,635	0,003**
PM	0,687	0,001**
PI	0,653	0,002**

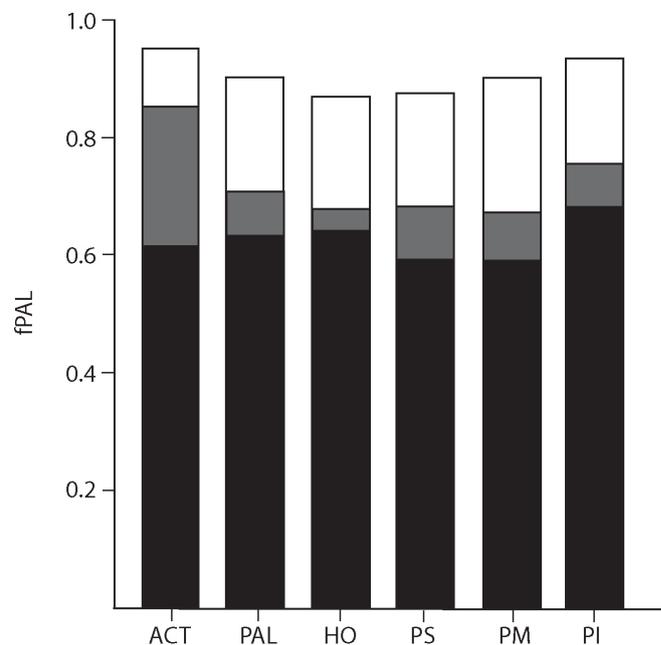


Fig. 6 - Fracción de las citas actuales (ACT) y del registro fósil (PAL: conjunto; HO: Holoceno, PS = Pleistoceno Superior, PM = Pleistoceno Medio, PI = Pleistoceno Inferior) generada por OTU troglófilas estrictas de comportamiento homogéneo (Troglófilas I; negro) o heterogéneo (Troglófilas II; gris) y por el resto de las OTU usuarias de cavidades (tCV, fCV; blanco).

Es cierto que esta distribución espacial puede sufrir grandes alteraciones debido a procesos postdeposicionales (Calatayud 1997, Stratford 2011), pero los sesgos derivados del proceso de excavación puede tener también una gran influencia en su percepción. Así, un análisis del proceso de decisiones adaptativo en el estudio paleontológico permite concluir que estos niveles fosilíferos, con alta detectabilidad, podrían recibir una mayor atención por parte de los paleobiólogos que, aunque busquen la objetividad de un análisis espacial aleatorio, tenderán a optimizar costes-beneficios en la selección del área a excavar (Van Leusen 2002, Stratford 2011; casos prácticos en Hanquet 2011, y Spena et al. 2017). Esta tendencia limitará la detección de otras especies menos gregarias y con requerimientos microclimáticos diferentes, que situarán sus colonias apartadas de las principales áreas de concentración fosilífera (Van Leusen 2002, Blant et al. 2004, Galán 2019). Además, este sesgo espacial se complica con el hecho de que buena parte del proceso de decisiones para la ubicación de los sondeos no se deriva de las concentraciones de restos de murciélagos, sino de la presencia de indicios de presencia antrópica, de macrofauna o de roedores e insectívoros aportados por depredadores, cuya situación no se relaciona con la selección de posaderos por parte de los quirópteros. Y todo ello sin olvidar los sesgos derivados del método de recogida de restos (cribado vs. visual-manual), cuya aplicación diferencial distorsionará la diversidad y composición del registro fósil (Garrido-García 2008, Stratford 2011).

Finalmente, nuestro análisis sobre las preferencias de las distintas OTU respecto al uso de refugios se centró en Europa occidental y, por tanto, no refleja todo su potencial adaptativo en toda su área de distribución. Aquí afrontamos el sesgo del nicho truncado, con una influencia negativa demostrada en la caracterización del nicho ecológico, del área de distribución potencial y de sus cambios espacio-temporales (Chevalier et al. 2022). En este contexto, destaca la imposibilidad de detectar variaciones adaptativas en el uso de refugios que, dándose hoy fuera del área analizada, han podido presentarse en ella en otras cronologías, alterando significativamente la interacción Chiroptera-cavidades y, en consecuencia, afectando a la presencia de las distintas OTU en el registro.

Troglofilia y presencia en el registro fósil: una relación compleja

En este complejo contexto de posibilidades analíticas y sesgos, el grupo cuyo análisis ofrecería más fiabilidad es Troglofilos I. A priori, con su fuerte troglofilia, una alta presencia en el registro fósil (>50 %; Fig. 6) y una fuerte coherencia en su asociación en los dendrogramas (Fig. 5), es improbable que sus OTU generen falsos negativos en los muestreos (análisis COV, Tabla 5) y que, siendo un componente fundamental de la diversidad global, no alcancen un valor estable en su contribución a ésta cuando las curvas acumulativas de diversidad alcanzan un estado asintótico (Figs. 1 y 2) (Magurran 2004, Lobo et al. 2010).

En esta situación, queda asegurado el valor de su presencia en el registro fósil como proxy de las variaciones temporales de su tamaño poblacional y su capacidad como

bioindicadores. Otro tema es que, teniendo en cuenta los intentos realizados hasta ahora para usar Chiroptera en este sentido (López-García et al. 2006, López-García 2008, Jeannet & Vital 2009, Salari 2010, Hanquet 2011, Salari & Kotsakis 2011, Galán et al. 2016, 2019b, Galán 2019), la caracterización del valor de las distintas OTU como predictores paleoecológicos (peligrosamente simplificada y cualitativa) sea adecuada. Por otra parte, estas reconstrucciones paleoambientales se basan en la contribución relativa de cada taxon a la configuración de la comunidad que generó el registro fósil, partiendo de la premisa de que todos los taxones y todos sus restos hallados en una unidad estratigráfica formarían parte de la misma comunidad. Sin embargo, al reconstruir la diversidad de la comunidad se deben tomar precauciones frente al *time-averaging* (homogeneización temporal) mediante un conocimiento detallado de la formación del estrato fosilífero (Fürsich & Aberhan 1990, Behrensmeier & Hook 1992). La duración del proceso de depósito puede ser muy prolongada, llevando a que, en realidad, no refleje la composición de una comunidad, sino que agrupe a taxones y restos de distintas comunidades que se han ido sucediendo en el área en ese intervalo de tiempo. Así, se podría estar utilizando en el análisis paleoecológico información derivada de la presencia o abundancia de taxones que en realidad no vivieron simultáneamente en el área, estando sujetos a condiciones ecológicas diferentes.

A nuestro nivel de análisis, el único problema detectado en Troglofilos I deriva de la presencia significativamente mayor de *M. myotis*/*M. blythii* en el registro fósil frente al documentado en las cavidades actuales (Figs. 3 y 4). La hipótesis que mejor justificaría este fenómeno es una tasa de detección/recolección de sus restos anormalmente alta. *M. myotis*/*M. blythii* reúnen una alta troglofilia, gran tamaño corporal y dieta basada en grandes artrópodos muy queratinizados, que propiciaría el gran tamaño de las piezas postcraneales, dentición y cráneo y la resistencia estructural de este último (Strait 1993, Dietz et al. 2009, Galán et al. 2019c). Esto reduciría la tasa de destrucción tafonómica y facilitaría su detección visual en excavaciones manuales sin cribado e, incluso, la detección de dientes aislados en los cribados usuales (Calatayud 1997, Chaix & Méniel 2001). Así, buena parte del registro procedería de hallazgos casuales en excavaciones manuales o sin metodología orientada al hallazgo de microfauna (algo frecuente en estudios antiguos o centrados en el Holoceno; Garrido-García 2008) o, incluso cabe sospecharlo, de restos obtenidos manualmente y añadidos a los del cribado pero tratados en el análisis conjuntamente. Finalmente, no debemos descartar la influencia del uso alimentario de *M. myotis*/*M. blythii* por parte de humanos que se ha documentado en algunos yacimientos paleolíticos ibéricos (Calatayud et al. 2020). Este fenómeno, cuyo alcance real no se conoce bien, habría aumentado su presencia en el registro a través de una modalidad de aporte ajeno al uso que haría este taxón de las cavidades.

La situación de Troglofilos II es más compleja. *R. hipposideros* y *M. emarginatus* muestran preferencias microclimáticas claramente divergentes de las de Troglofilos I, situando sus colonias en áreas más expuestas de las cavidades (Dietz et al. 2009, Arthur & Lemaire 2009) y, por

tanto, alejadas de las grandes concentraciones fosilíferas generadas por estos últimos. Esto, como ya se indicó, podría generar sesgos de detectabilidad derivados de la selección del área de excavación, agravados en *R. hipposideros* por su fuerte tendencia dispersiva, que comprometería la posibilidad de fosilización de estos individuos aislados. De hecho, el 38,01 % de las citas en cavidades ibéricas se deben a animales solitarios y el 72,15 % detectaron menos de 5 ejemplares (EBD-CSIC Bat Database, unpubl. data).

Por contra, *M. capaccinii* muestra un gregarismo equiparable al de Troglófilos I y se suele asociar con sus grandes colonias mixtas y, por tanto, con los depósitos fosilíferos que generan (Dietz et al. 2009). Sin embargo, no alcanzaría valores altos de fCU y fPAL por su dependencia trófica de medios marismes y fluviales, que limitan su capacidad para aprovechar todos los refugios microclimáticamente favorables (Dietz et al. 2009).

En cualquier caso, la fiabilidad de los datos de presencia/ausencia de los Troglófilos II estaría asegurada por su troglófilia (análisis COV, Tabla 5), dotándolos de un gran valor para el seguimiento temporal de su evolución biogeográfica y filogenética, como se ha probado con *M. capaccinii* (Garrido-García 2019, Di Gregorio et al. 2021). Por el contrario, el importante contraste entre los valores de fPAL y fCU en estos Troglófilos II (Fig. 6) nos lleva a sospechar que la baja detectabilidad generada por el sesgo espacial en la ubicación de las colonias podría limitar significativamente el valor cuantitativo de fPAL como bioindicador.

Las posibilidades analíticas que ofrecen *M. crypticus*/*M. escalerai* y el género *Plecotus* serían similares, aunque debemos tener presente la distorsión potencial que suponen las diferencias de troglófilia que presentan sus criptoformas y la imposibilidad de una determinación fiable de sus restos (Pavlinić & Đaković 2016, Juste et al. 2019). Así, aunque podamos manejar como hipótesis que casi todo el registro fósil ibérico podría adjudicarse a sus criptoformas más troglófilas (*M. escalerai* y *P. austriacus*) (Arthur & Lemaire 2009, Dietz et al. 2009, Juste et al. 2019), parece difícil determinar el grado en que la intrusión de las demás criptoformas desdibujaría su evolución cuantitativa.

Finalmente, el problema del nicho truncado sitúa a la mayor parte de las OTU arborícolas y fisurícolas como el grupo de análisis más complejo. En efecto, la relación de estas OTU con las cavidades naturales está sometida a control climático, ya que temperaturas invernales excesivamente frías pueden inutilizar la capacidad aislante de sus refugios usuales, obligando a los murciélagos a refugiarse en medios hipogeos (Arthur & Lemaire 2009, Dietz et al. 2009, Wilson & Mittermeier 2019).

Esta adaptación aparece bien establecida en las poblaciones europeas occidentales de *M. mystacinus*, *B. barbastellus*, *M. bechsteinii* o *P. auritus*, pero no en otras OTU que sí la aprovechan intensivamente en Europa central y oriental, donde estas olas de frío son más frecuentes e intensas. Allí se han documentado grupos invernantes hipogeos de centenares de *N. noctula* y *P. pipistrellus*, y contingentes menores pero también relevantes de *E. serotinus* y *P. kuhlii* (Horáček & Jahelková 2005, Arthur & Lemaire 2009, Dietz et al. 2009).

Los problemas interpretativos del fenómeno surgen al analizarlo a la luz de los intensos cambios climáticos del Pleistoceno (Kawamura et al. 2007, Silva Barroso et al. 2021), que habrían extendido estas condiciones periglaciares a la península Ibérica y, con ello, fomentado una respuesta adaptativa, que no estando presente actualmente en su chiropterofauna, modificaría significativamente su relación con las cuevas y con los procesos de generación del registro fósil. Este discurso nos llevaría a aventurar que la alta presencia anómala de *Pipistrellus/Hypsugo* en el registro podría relacionarse con este comportamiento hipogeo (Sevilla 1989, Horáček & Jahelková 2005) y no (al menos con la intensidad propuesta) con el aporte de restos por depredadores, aunque esta dicotomía es fácil de contrastar en cada yacimiento testando la presencia de trazas de digestión en los restos (Kowalski 1995, Fernández-Jalvo & Andrews 2016). Sin embargo, este problema plantea serias dudas sobre la utilidad de fPAL como parámetro bioindicador para estas especies. Así, por ejemplo, en un contexto forestal de calidad equiparable, *B. barbastellus* o *M. bechsteinii* podrían mostrar niveles de troglófilia e integración en el registro fósil intensamente modulados por unas condiciones climáticas que afectarían al uso en las cavidades en invierno y cuyo impacto real en la interacción murciélagos-cavidades sólo estamos empezando a atisbar.

CONCLUSIONES

El registro fósil de los Chiroptera en los depósitos kársticos del Pleistoceno y Holoceno no muestra el conjunto de la comunidad sino, esencialmente, a la fracción de esta que utilizaba las cavidades como refugio. La composición taxonómica del registro resultante, como se muestra aquí, delatará en líneas generales el grado de troglófilia de las distintas OTU, pero aparece muy sesgado por factores tafonómicos, metodológicos, autoecológicos y macroecológicos que pueden alterar intensamente la relación murciélagos-cavidades en el espacio y el tiempo, la forma en las que esta se plasma en las características finales del registro fósil y la percepción que podemos obtener del fenómeno.

El análisis de rarefacción muestra el gran esfuerzo que han dedicado los paleobiólogos al estudio del registro fósil ibérico y el alto nivel de competencia alcanzado al respecto. Sin embargo, los avances paralelos en las disciplinas actualistas sobre la sistemática real de la chiropterofauna, su historia evolutiva y la complejidad de sus adaptaciones ecológicas han generado nuevas problemáticas para la investigación paleontológica que parecen aún lejos de resolverse, y cuya solución pasa por una profundización en el carácter multidisciplinar de estos estudios.

Sólo una colaboración más estrecha entre biólogos actualistas y paleobiólogos permitirá superar este estancamiento, resolviendo la determinación de las criptoformas, caracterizando adecuadamente el nicho ecológico o el uso diferencial de las distintas áreas de las cavidades por parte de las distintas OTU y optimizando la capacidad analítica de metodologías usadas aún de forma aún incipiente. Entre estas últimas destacan los Modelos de Distribución de Especies (Mestre et al. 2022), con gran potencial para determinar los factores bioclimáticos que

modulan la capacidad como bioindicadores de los distintos taxones, la selección de las distintas tipologías de refugios o la extensión espacio-temporal de la troglolofia invernal. Y también destaca el aprovechamiento del creciente conocimiento derivado de la teledetección, capaz de mostrar el uso de refugios hasta ahora poco conocidos (Alberdi et al. 2016), y la explotación diferencial de los distintos medios de forrajeo disponibles en su entorno (Rudolph et al. 2009), algo fundamental para el uso de Chiroptera como proxy de la caracterización del contexto paleoecológico en el que se formó su registro fósil.

AGRADECIMIENTOS

A dos revisores anónimos y al trabajo del equipo editorial de *Journal of Bat Research & Conservation*, que contribuyeron a una sensible mejora del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERDI, A., AIZPURUA, O., AIHARTZA, J. & GARIN, I. (2016). Ecology, biogeography and evolutionary history of the alpine long-eared bat *Plecotus macrobullaris*. *Galemys*, 28: 1-14. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2016.A1>
- ALMAGRO-GORBEA, M. (2014). Iberia. Protohistory of the Far West of Europe from Neolithic to Roman conquest. ed.: Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca, Burgos. Spain, 361 pp.
- ANDREWS, P. (1990). Owls, caves and fossils. ed.: Chicago University Press. Chicago, USA, 239 pp.
- ARTHUR, L. & LEMAIRE, M. (2009). Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. ed.: Muséum national d'Histoire naturelle, Biotope, Mèze. Paris, France, 544 pp.
- BARANDIARÁN, I., MARTÍ, B., DEL RINCÓN, M. A. & MAYA, J. L. (2012). Prehistoria de la península Ibérica. ed.: Ariel. Barcelona, Spain, 493 pp.
- BEHRENSMEYER, A. K. & HOOK, R. W. (1992). Paleoecological contexts and taphonomic modes in the terrestrial fossil record. In: Paleoecological contexts and taphonomic modes in the terrestrial fossil record. ed.: University of Chicago Press. Chicago, USA, p.15-136.
- BEHRENSMEYER, A. K., KIDWELL, S. M. & GASTALDO, R. A. (2000). Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(S4): 103-147. <https://doi.org/10.1017/S0094837300026907>
- BENTON, M. J. & HARPER, D. A. T. (2020). Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. ed.: Wiley-Blackwell. Second Edition. Glasgow, UK, 656 pp.
- BLANT, M., MORETTI, M., TOFFOLA, R. D. & 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). *Boll soc tic sci nat*, 92(1-2): 31-44.
- CALATAYUD, P. M.G. (1997). Estudio tafonómico de los quirópteros de Cova Negra (Xátiva). Una confirmación del carácter corto y esporádico de las ocupaciones antrópicas. *Archivo de Prehistoria Levantina*, 22: 41-55.
- CALATAYUD, P. M.G., MARTÍNEZ VALLE, R. & IBORRA ERES, P. (2020). Els micromamífers i la dieta del gènere *Homo* en la façana central mediterrània de la península Ibérica. *Sagvntvm-extra*, 20: 77-102.
- CHAO, A., MA, K. H., HSIEH, T. C. & CHIU, C-H. (2016). User's guide for online program SpadeR. ed.: National Tsing Hua University. Hsinchu City, Taiwan, 88 pp. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20744.62722>
- CHAIX, L. & MÉNIEL, P. (2001). Archéozoologie: les animaux et l'archéologie. ed.: Errance. Paris, France, 239 pp.
- CHEVALIER, M., ZARZO-ARIAS, A., GUÉLAT, J., MATEO, R. G. & GUIAN, A. (2022). Accounting for niche truncation to improve spatial and temporal predictions of species distributions. *Front Ecol Evol*, 10: 944116. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.944116>
- DI GREGORIO, C., IANNELLA, M. & BIONDI, M. (2021). Revealing the role of past and current climate in shaping the distribution of two parapatric European bats, *Myotis daubentonii* and *M. capaccinii*. *Eur Zool J*, 88(1): 669-683. <https://doi.org/10.1080/24750263.2021.1918275>
- DIETZ, C., VON HELVERSEN, O. & MILL, D. (2009). Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. ed.: A&C Black. London, UK, 400 pp.
- DODELIN, B. (2002). Identification des chiroptères de France à partir de restes osseux. ed.: Fédération Française de Spéléologie. Paris, France, 48 pp.
- FELTEN, H., HELFRICHT, A. & STORCH, G. (1973). Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenbergiana Biologica*, 54(4/6): 291-297.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. & ANDREWS, P. (2016). Atlas of taphonomic identifications. ed.: Springer Dordrecht. 359 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7432-1>
- FÜRSLICH, F. T. & ABERHAN, M. (1990). Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, 23(2): 143-152. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1990.tb01355.x>
- GALÁN, J., CUENCA-BESCÓS, G., LÓPEZ-GARCÍA, J. M., SAUQUÉ, V. & NÚÑEZ-LAHUERTA, C. (2016). Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *C R Palevol*, 15(5): 501-514. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.12.003>
- GALÁN GARCÍA, J. (2019). Estudio de los quirópteros (Chiroptera, Mammalia) del cuaternario de Aragón y el norte de la península Ibérica. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain. Universidad de Zaragoza.
- GALÁN, J., NÚÑEZ-LAHUERTA, C., LÓPEZ-GARCÍA, J. M. & CUENCA-BESCÓS, G. (2019a). Did humans disturb bats? Exploring the hominin-chiropter interactions in the Sierra de Atapuerca sites (early to Middle Pleistocene, Spain). *Quaternary Sci Rev*, 226: 106018 <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106018>
- GALÁN, J., NÚÑEZ-LAHUERTA, C., MOYA-COSTA, R., LÓPEZ-GARCÍA, J. M. & CUENCA-BESCÓS, G. (2019b). Fossil bat assemblages as palaeoenvironmental and palaeoclimatic indicators: A case study in the Lower to Middle Pleistocene Gran Dolina sequence of Sierra de Atapuerca, Northern Spain. *Palaeogeogr Palaeoclimatol*, 535: 109365 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109365>
- GALÁN, J., NÚÑEZ-LAHUERTA, C., SAUQUÉ, V., CUENCA-BESCÓS, G. & LÓPEZ-GARCÍA, J. M. (2019c). Cranial biometrics of the Iberian *Myotis myotis/Myotis blythii* complex: new data for studying the fossil record. *J Mamm Evol*, 26: 333-344. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9427-z>
- GALÁN, J., BAÑULS-CARDONA, S., CUENCA-BESCÓS, G. & VERGÈS, J. M. (2022). Understanding the biogeography of Western European bats: the latest Pleistocene to Middle Holocene assemblage of El Mirador site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Hist Biol*, 35(9): 1686-1700. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2107430>

- 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. (2019). Contextualización en el registro paleontológico de *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) de su presencia en yacimientos ibero-baleares. *JBRC*, 12(1): 33-45. <https://doi.org/10.14709/BarbJ.12.1.2019.05>
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron*, 4(1): 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- HANQUET, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Université Paul Valéry-Montpellier III, Montpellier, France. Université Paul Valéry-Montpellier III.
- HORÁČEK, I., HANÁK, V. & GAISLER, J. (2000). Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review. In: Proceedings VIII European Bat Research Symposium, vol. 1. ed.: University of Krakow-Polish Academy of Sciences. Krakow, Poland, p.11-157.
- HORÁČEK, I. & JAHELKOVÁ, H. (2005). History of the *Pipistrellus pipistrellus* group in Central Europe in light of its fossil record. *Acta Chiropterol*, 7(2): 189-204. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[189:HOTPPG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[189:HOTPPG]2.0.CO;2)
- 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, Genève*, 28(1): 139-173.
- JUSTE, J., RUEDI, M., PUECHMAILLE, S. J., SALICINI, I. & IBÁÑEZ, C. (2019). Two new cryptic bat species within the *Myotis nattereri* species complex (Vespertilionidae, Chiroptera) from the western Palearctic. *Acta Chiropterol*, 20(2): 285-300. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.2.001>
- KAWAMURA, K., PARRENIN, F., LISIECKI, L., UEMURA, R., VIMEUX, F., SEVERINGHAUS, J. P., HUTTERLI, M. A., 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>
- KOWALSKI, K. (1995). Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios-Lyon*, 28(1): 251-256.
- LEECH, N. L., BARRETT, K. & MORGAN, G. A. (2005). SPSS for intermediate statistics: Use and interpretation. 2nd edition. ed.: Lawrence Erlbaum Associates Publishers. Mahwah, USA, 255 pp.
- LOBO, J. M., JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & HORTAL, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33: 103-114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M., CUENCA-BESCÓS, G. & ROSELL-ARDÈVOL, J. (2006). Resultados del estudio de microvertebrados del Neolítico de la Cueva de El Mirador (Ibeas de Juarros, Sierra de Atapuerca, Burgos). In: Actas del IV Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. ed.: Museo Arqueológica de Alicante. Alicante, Spain, p.1-7.
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M. (2008). Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain. Universitat Rovira i Virgili.
- LÓPEZ-GARCÍA, J. M. & SEVILLA, P. (2014). La contribución de los fósiles a la reconstrucción de las dinámicas de población de murciélagos. *Barbastella*, 5(1): 12-18. <https://doi.org/10.14709/BarbJ.5.1.2012.02>
- LORENTE, L., ALBERO, J. C., RIVAS, J. L. & JATO, R. (2010). Nuevas observaciones de murciélago bicolor (*Vespertilio murinus* L., 1758) en el Pirineo aragonés. *Galemys*, 22(1): 53-54. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2010.2.N3>
- MAGURRAN, A. E. (2004). Measuring biological diversity. ed.: Blackwell Science. Padstow, UK, 215 pp.
- MAYER, F. & VON HELVERSEN, O. (2001). Cryptic diversity in European bats. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 268: 1825-1832. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1744>
- MAYER, F., DIETZ, C. & KIEFER, A. (2007). Molecular species identification boosts bat diversity. *Front Zool*, 4: 4. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-4>
- MENU, H. & POPELARD, J-B. (1987). Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des vespertilioninés de l'Ouest européen. *Le Rhinolophe*, 4: 1-88.
- MESTRE, F., BARBOSA, S., GARRIDO-GARCÍA, J. A., PITA, R., MIRA, A., ALVES, P. C., PAUPÉRIO, J., SEARLE, J. B. & BEJA, P. (2022). Inferring past refugia and range dynamics through the integration of fossil, niche modelling and genomic data. *J Biogeogr*, 49(11): 2064-2076. <https://doi.org/10.1111/jbi.14492>
- PAVLINIĆ, I. & ĐAKOVIĆ, M. (2016). Identification of four *Plecotus* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Croatia based on cranial characters. *Mammalia*, 80(4): 385-394. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0031>
- POLLY, P. D. (2019). Climate, diversification and refugia in the common shrew: evidence from the fossil record. In: Shrews, chromosomes and speciation. ed.: Cambridge University Press. Cambridge, UK, p.407-454.
- POPOV, V. V. (2004). Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria). *Geodiversitas*, 26(3): 403-491.
- PUECHMAILLE, S. J., ALLEGRINI, B., BENDA, P., GÜRÜN, K., ŠRÁMEK, J., IBÁÑEZ, C., JUSTE, J. & BILGIN, R. (2014). A new species of the *Miniopterus schreibersii* species complex (Chiroptera: Miniopteridae) from the Maghreb Region, North Africa. *Zootaxa*, 3794(1): 108-124. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3794.1.4>
- RANSOME, R. (1990). The natural history of hibernating bats. ed.: Helm. London, UK, 235 pp.
- ROSWELL, M., DUSHOFF, J. & WINFREE, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, 130(3): 321-338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- RUDOLPH, B-U., LIEGL, A. & VON HELVERSEN, O. (2009). Habitat selection and activity patterns in the greater mouse-eared bat *Myotis myotis*. *Acta Chiropterol*, 11(2): 351-361. <https://doi.org/10.3161/150811009X485585>
- SALA RAMOS, R., CARBONELL ROURA, E., BERMUDEZ DE CASTRO, J.M., & ARSUAGA FERRERAS, J.L (2014). Pleistocene and Holocene hunter-gatherers in Iberia and the Gibraltar strait: the current archaeological record. ed.: Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca. Burgos, Spain, 765 pp.
- SALARI, L. (2009). I chiroterri del Tardoglaciale e Olocene antico della Grotta del Santuario della Madonna a Praia a Mare (Calabria, Italia meridionale). *Atti Soc Ital Sci Nat*, 54: 147-164.

- SALARI, L. & DI CANZIO, E. (2009). I chiroterri del Pleistocene superiore e Olocene antico di alcune grotte dell'Italia centro-meridionale. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 33: 3-25.
- SALARI, L. (2010). Lateglacial bats from the "M" layers of the Arene Candide Cave (Liguria, Italy). *Riv Ital Paleontol Stratigr*, 116(1): 119-138. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/5944>
- SALARI, L. & KOTSAKIS, T. (2011). Late Pleistocene and Holocene bats of Latium (Central Italy). *Alp Mediterr Quat*, 24(1): 212-129.
- SALARI, L. & SILVESTRI, L. (2015). Holocene bats (Mammalia, Chiroptera) from five caves of Central Apennines (Italy). *Barbastella*, 8(1): 27-41. <https://doi.org/10.14709/BarbJ.8.1.2015.06>
- SALARI, L. & KOTSAKIS, T. (2017). Late Pleistocene bat assemblage with *Eptesicus nilssonii* from Grotta dei Fossellone (Southern Latium, Central Italy). *Alp Mediterr Quat*, 30 (2): 125-136.
- SALARI, L., AGNELLI, P., CALCAGNILE, L., DI MAITA, J., GRASSO, R., QUARTA, G., SANTORO, C. & SPENA, M. T. (2019). The fossil bat assemblages from the Grotta dei Pipistrelli in Pantalica (southeastern Sicily, Italy): chronological and palaeoecological implications. *C R Palevol*, 18(4): 417-441. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.01.007>
- SEVILLA, P. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1986). Comparative systematic value between dental and external/skeletal features in western European Chiroptera. *Mém Mus Natn Hist Nat, Paris, (Ser. C)*, 53: 255-266.
- SEVILLA, P. (1988). Estudio paleontológico de los quirópteros del Cuaternario español. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain. Universidad Complutense de Madrid.
- SEVILLA, P. (1989). Quaternary fauna of bats in Spain: Paleoecologic and biogeographic interest. In: *European Bats Research 1987*. ed.: Charles University Press. Praha, Czech Republic, p.349-355.
- SEVILLA, P. & CHALINE, J. (2011). New data on bat fossils from Middle and Upper Pleistocene localities of France. *Geobios-Lyon*, 44(2-3): 289-297. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.01.002>
- SILVA BARROSO, P. G., BARDAJÍ, T., BAENA-PREYSLER, J., GINER-ROBLES, J. L., VAN DER MADE, J., ZAZO, C., ROSAS, A. & LARIO, J. (2021). Tabla cronoestratigráfica del Cuaternario de la península ibérica (v 3.0): nuevos datos estratigráficos, paleontológicos y arqueológicos. *Cuaternario y Geomorfología*, 35(3-4): 121-145. <https://doi.org/10.17735/cyg.v35i3-4.89346>
- SILVESTRO, D., WARNOCK, R. C. M., GAVRYUSHKINA, A. & STADLER, T. (2018). Closing the gap between palaeontological and neontological speciation and extinction rate estimates. *Nat Commun*, 9: 5237. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07622-y>
- 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. *JBRC*, 10 (1): 1-5. <https://doi.org/10.14709/BarbJ.10.1.2017.06>
- STRAIT, S. G. (1993). Molar morphology and food texture among small-bodied insectivorous mammals. *J Mammal*, 74(2): 391-402. <https://doi.org/10.2307/1382395>
- STRATFORD, D. J. (2011). Cave excavations: some methodological and interpretative considerations. *Cave and Karst Science*, 38(3): 111-116.
- TATA, C. & KOTSAKIS, T. (2005). Italian fossil chiropteran assemblages: a preliminary report. *Geo Alp*, 2: 53-60.
- TRÁVNÍČKOVÁ, E. (2013). Fossilní záznam řádu Chiroptera v Evropě: aktualizace souborného katalogu nálezů. Karlova V University, Praga, Czech Republic. Karlova V University.
- VAN LEUSEN, P. M. (2002). Pattern to process. Methodological investigations into the formation and interpretation of spatial patterns in archaeological landscapes. Rijksuniversiteit Groningen, Groningen, Netherlands. Rijksuniversiteit Groningen.
- WILSON, D. E. & MITTERMEIER, R. A. (2019). Handbook of the Mammals of the World, vol. 9. Bats. ed.: Lynx Edicions. Barcelona, Spain, 1008 pp.