

Estudio morfológico de los molariformes de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth) de varias poblaciones europeas

Morphologic study on the cheek teeth of cave bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth) from some european sites

GRANDAL D'ANGLADE, A.

Se realiza un estudio morfológico de los molariformes de siete poblaciones de *Ursus spelaeus* y una de *Ursus deningeri*, utilizando una técnica de análisis de agrupamientos. El análisis se efectúa sobre los porcentajes de aparición de diversos morfotipos dentarios en cada población. Los dendogramas obtenidos difieren en cada molariforme estudiado, aunque un análisis de todas las piezas en conjunto muestra una tendencia al agrupamiento de las poblaciones según su proximidad geográfica.

Palabras clave: *Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri*; morfología, molariformes, análisis de agrupamientos.

A morphologic study on the cheek teeth of seven populations of *Ursus spelaeus* and other of *Ursus deningeri* has been carried out. A Cluster analysis on the percentages of occurrence of some dental morphotypes in each population has been used for this study. The tree diagrams obtained are different in each tooth, although an analysis using the complete dataset of every teeth shows a tendency of the populations to group according to their geographical proximity.

Key words: *Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri*, morphology, cheek teeth, Cluster analysis.

LA VARIABILIDAD MORFOMETRICA DE *Ursus spelaeus*

El oso de las cavernas es una especie frecuente en los yacimientos cuaternarios. Alcanzó una amplia distribución en Eurasia durante el Pleistoceno, si bien los hallazgos se restringen casi exclusivamente a las áreas calcáreas, y más concretamente en las cavidades cársticas que solían ocupar durante la hibernación.

Con él se termina la línea evolutiva de los osos «espeloides», iniciada según numerosos autores (ERDBRINK, 1953; THENIUS, 1959; SCHAEFER, 1961; BERZI, 1966; FICCARELLI, 1979; TORRES, 1984, 1992) a partir de *Ursus etruscus* CUVIER y formada por dos únicos representantes: *Ursus deningeri* VON REICHENAU y su sucesor, *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER-HEINROTH. Ambos son considerados por algunos autores (SCHUTT, 1968; BISHOP, 1982) como la misma especie, mientras que otros (BONIFAY, 1971; TORRES, 1984, 1992, entre otros) prefieren mantenerlas como especies diferentes. De cualquier modo, y aunque el propósito de este trabajo no es el de clarificar la relación entre los dos taxones, es de destacar la escasa diferencia existente entre ambos, que sugiere la necesidad de revisar la taxonomía con mayor detalle.

Las distintas poblaciones de Oso de las Cavernas presentan caracteres morfológicos y métricos muy variables, tanto a nivel intrapoblacional como interpoblacional. La variabilidad dentro de cada población viene determinada, principalmente, por un dimorfismo sexual muy acusado. Su efecto sobre el estudio morfométrico es evitable, o al menos atenuable, efectuando un sexado de la muestra ósea previo al estudio métrico (KURTEN, 1955). La variabilidad interpoblacional, por su parte, ha motivado una proliferación de subespecies y formas. En TORRES (1984) y TORRES *et al.* (1991) se citan las siguientes: *Ursus deningeri deningeri* VON REICHENAU, *U. d. sabini* ANDREWS, *U. d. hundsheimensis* ZAPFE, *U.*

D. romaevius PRAT, *U. d. suevicus* KOBY, *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER-HEINROTH, *U. s. minor* DE BLAINVILLE, *U. s. odessanus* Von NORDMANN, *U. S. bercynica* RODE y *U. s. parvilatipedis* TORRES.

Esta abundancia de formas responde al elevado polimorfismo existente. Las poblaciones estudiadas son numerosas, encontrándose diferencias morfológicas y métricas entre unas y otras prácticamente en cada ocasión. Según algunos autores (THENIUS, 1957; KURTEN, 1955, 1958, entre otros), estas diferencias son causadas por la separación en el tiempo y la distancia geográfica, y por procesos de insularización.

Se ha observado una variación de tamaño entre los osos de poblaciones geográficamente distantes. Según KURTEN (1955), los yacimientos más periféricos estarían formados por poblaciones de osos de menor talla que los osos centroeuropeos, aún tratándose de poblaciones contemporáneas. Estudios posteriores (GRANDAL, 1993) han demostrado que, aún encontrándose diferencias de talla notables, éstas no siguen una pauta tan marcada.

También se han descrito numerosas poblaciones de osos de las cavernas de talla inferior a la media, situadas en zonas montañosas por encima de los 1.500 m. de altitud. La existencia de clinas altitudinales ha sido observada por diversos autores (EHRENBERG, 1955; KURTEN, 1955, 1972; THENIUS, 1957) y se ha interpretado como un fenómeno de enanismo ligado a un medio desfavorable para el desarrollo normal de los osos.

Por otra parte, es comunmente aceptado por los autores un progresivo aumento en el tamaño corporal desde *Ursus deningeri* del Pleistoceno Medio hasta *Ursus spelaeus* del Pleistoceno Superior, seguido por una disminución de la talla previa a la extinción de la especie (THENIUS, 1957; KURTEN, 1955, 1958).

Sin embargo, la mayoría de los yacimientos de Oso de las Cavernas sólo poseen

dataciones relativas, basadas en criterios arqueológicos o sedimentológicos, por lo que esta conclusión, a nuestro modo de ver, no sería totalmente aceptable mientras no se base en datos cronológicos absolutos.

EL ESTUDIO DE LAS MORFOLOGIAS DENTARIAS

El estudio morfométrico de la dentición ha sido utilizado repetidamente en paleontología de vertebrados, y más concretamente de macromamíferos, ya que los fenómenos de microevolución se ven reflejados más claramente en las piezas dentarias que en el resto del esqueleto (KURTEN, 1954, 1967, 1982). Esta característica de las piezas dentarias las convierte en un material adecuado para caracterizar y diferenciar poblaciones y especies (GINGERICH, 1974; FORTELIUS, 1985, 1990; JANIS & LISTER, 1985; TORRES, 1988).

En el Oso de las cavernas, el estudio de las piezas dentarias adquiere un valor especial, ya que trata de una especie perteneciente al Orden Carnivora cuyos molariformes presentan una drástica modificación de la estructura inicial propia de los carnívoros (piezas con cúspides altas, áreas desgarradoras y cortadoras que predominan sobre las superficies destinadas a la trituración de los alimentos) para convertirse en piezas en que la función trituradora es la primordial, reduciéndose las áreas desgarradoras a la carnicera superior y la mitad anterior de la carnicera inferior. Este cambio se ha producido en un tiempo muy breve, a juzgar por el registro fósil, ya que el antecesor, *Ursus etruscus*, con una dentición típicamente carnívora, vivió en Europa durante el Villafranchiense y hasta el inicio del Pleistoceno medio, siendo entonces sustituido por *Ursus deningeri* con una dentición ya típicamente hipocarnívora (THENIUS, 1959; BERZI, 1966; FICCARELLI, 1979; TORRES, 1992).

Son numerosos los estudios poblacionales sobre el Oso de las Cavernas basados en

un análisis métrico de la dentición, principalmente con el fin de establecer una filogenia detallada (ERDBRINK, 1953; TORRES, 1988, 1992), pero también desde un punto de vista poblacional. En general, las poblaciones de *Ursus spelaeus* se diferencian entre sí por un grado diferente de desarrollo en las piezas dentarias. Este es un fenómeno más marcado en unas piezas que en otras; por ejemplo, la carnicera inferior o M_1 es una pieza en la que existe una alta variabilidad interpoblacional, mientras que otras piezas como los cuartos premolares superior e inferior presentan una alta variabilidad intrapoblacional que enmascara o dificulta el estudio de las diferencias interpopulacionales (GRANDAL, 1993).

Sin embargo, al realizar el estudio métrico de la dentición del Oso de las Cavernas, hay una serie de detalles morfológicos de las piezas dentarias (como por ejemplo, el número de cúspides accesorias que acompañan a la cúspide principal) que quedan soslayados, y que en ocasiones no se reflejan en los resultados. Esto es especialmente cierto en lo que se refiere a los molariformes (premolares y molares) de *Ursus spelaeus* y *Ursus deningeri*, en los cuales la mayoría de las cúspides suelen aparecer desdobladas en dos, tres o más cúspulas de desarrollo variable.

Así pues, no sólo el desarrollo de las cúspides, sino también el grado de complejidad alcanzado por las mismas, son los caracteres que mejor discriminan entre las distintas poblaciones. De este modo, queda justificada una aproximación desde un punto de vista morfológico para el estudio interpopulacional.

En este campo son de interés los estudios realizados por RABEDER (1983, 1989) y RABEDER & TSOUKALA (1990), sobre las morfologías dentarias. Estos autores proponen un esquema morfodinámico, según el cual una población puede ser datada relativamente gracias al grado de evolución alcanzado por los molariformes. Sin embargo, basan sus conclusiones en los resultados obtenidos del análisis de los cuartos premo-

lares superior e inferior. Como veremos más adelante, un estudio más completo, en que se utilicen datos de todos los molariformes, ofrece unos resultados también más completos.

MATERIAL ESTUDIADO Y METODOLOGIA

Para realizar este análisis interpoblacional se han elegido varios yacimientos de *Ursus spelaeus*: Eirós (Lugo), Ekain, Arrikruz y Troskaeta, en la Cornisa Cantábrica (Guipúzcoa), El Reguerillo (Madrid), El Toll (Barcelona) y una población del Este de Europa, Odessa, en las cercanías de la localidad del mismo nombre, en Ucrania (Fig. 1). También se ha incluido en el estudio una población peninsular de *Ursus deningeri* que es la de la Cueva Mayor, en Burgos.

Las colecciones estudiadas se encuentran depositadas en los siguientes Museos y/o Centros: en el Laboratorio Xeolóxico de Laxe (A Coruña), la colección procedente de Eirós; en la Sociedad de Ciencias Aranzadi-Museo de San Telmo (San Sebastián), las

colecciones de Troskaeta, Ekain y Arrikruz (Guipuzkoa); en el Museo de Geología de Barcelona, la de El Toll (Barcelona); finalmente, en el Museo de Geología de la Universidad de Helsinki (Finlandia), la colección procedente de Odessa (Ukrania). Los datos de El Reguerillo y Cueva Mayor se han tomado de la bibliografía (TORRES *et al.*, 1991).

Estos yacimientos se han elegido por diversas razones: la principal es la de la abundancia de restos óseos y/o dentarios en cada una de ellas, lo que ha permitido tratar un tamaño de muestra significativo a la hora de establecer las comparaciones.

Otra razón de gran importancia es la proximidad o distancia ecogeográfica de estas poblaciones. Así, Ekain, Arrikruz y Troskaeta, que se encuentran en la Cornisa Cantábrica, podrían considerarse poblaciones relativamente cercanas a Eirós (Lugo) y situadas en un medio similar; El Toll y El Reguerillo serían poblaciones peninsulares, pero más alejadas ecogeográficamente de Eirós, ya que la primera se encuentra en el borde mediterráneo y la segunda constituye la población más meridional de la península.

Finalmente, Odessa supone un buen contrapunto geográfico, al ser una de las poblaciones más orientales del Oso de las Cavernas, y Eirós el yacimiento más occidental de esta especie que se conoce hasta el momento. En la Tabla 1 se ofrecen una serie de datos geográficos sobre cada uno de estos yacimientos.

La tercera razón es la proximidad o alejamiento en el tiempo de estas poblaciones, según las dataciones realizadas por distintos métodos en ellas. Sin embargo, no todas las localidades poseen datación. En la Tabla 2 se dan los datos de aquellas que la poseen (EIROS, EKAIN, ODESSA y CUEVA MAYOR).

Según una serie de morfotipos preestablecidos, basados en los de TORRES (1984) y modificados por nosotros, hemos tomado los datos morfológicos de la dentición de es-

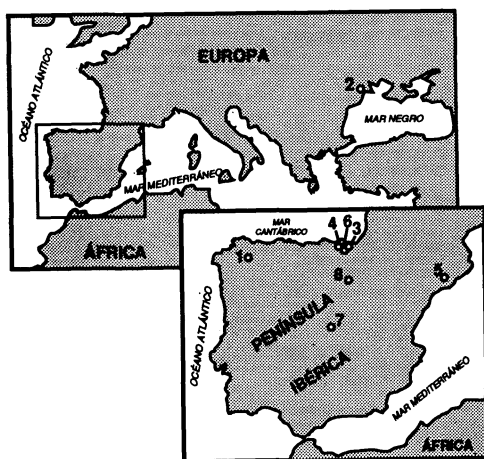


Fig. 1. Mapa de localización de cada uno de las ocho poblaciones estudiadas. *Ursus spelaeus*: (1) Eirós, (2) Odessa, (3) Troskaeta, (4) Ekain, (5) El Toll, (6) Arrikruz, (7) El Reguerillo y *Ursus deningeri*: (8) Cueva Mayor.

YACIMIENTO	COORDENADAS	ALTITUD sobre el nivel del mar
(1) EIRÓS	07° 12' W 42° 16' N	780 m
(2) ODESSA	30° 44' E 46° 29' N	40 m
(3) TROSKAETA	01° 32' W 43° 00' N	580 m
(4) EKAIN	01° 24' W 43° 14' N	90 m
(5) EL TOLL	02° 07' E 41° 54' N	750 m
(6) ARRIKRUTZ	01° 15' W 42° 59' N	450 m
(7) EL REGUERILLO	03° 28' W 40° 52' N	860 m
(8) CUEVA MAYOR	03° 24' W 42° 29' N	1010 m

TABLA 1. Datos geográficos de los yacimientos estudiados. Procedencia: Datos de Eirós tomados de GRANDAL (1993). Datos de Odessa de Von NORDMAN (1860); datos de Troskaeta, Ekain y Arrikrutz de ALTUNA *et al.* (1982); datos de El Toll de DONNER y KURTÉN (1958). Datos de El Reguerillo de TORRES *et al.*, 1978, y datos de Cueva Mayor, de AGUIRRE *et al.*, 1986.

tas poblaciones, siguiendo la misma metodología, realizando una descripción morfológica de cada pieza, observando por separado cada una de sus cúspides y calculando los porcentajes en que aparece cada morfotipo.

En la Fig. 1 se ofrece un esquema de cada pieza dentaria con la nomenclatura seguida para sus respectivas cúspides y zonas anatómicas de interés. En las Figs. 3 a 8 se representan los morfotipos definidos para las cúspides de cada molariforme.

El análisis de agrupamientos se efectuó sobre la matriz de porcentajes de aparición de cada morfotipo, en cada pieza por separado y finalmente, en conjunto. La técnica de agrupamiento empleada es la denominada UPGMA («Unweighted pair-group method using arithmetic averages»). El índice de similitud utilizado es la distancia euclídea (PIMENTEL, 1979).

LOCALIDAD	DATAACION	edad en Kiloaños B.P.	MATERIAL DATADO
EIRÓS	U/Th	28,200	colada de calcita por debajo del nivel con huesos de oso
ODESSA	C ¹⁴	26,930	hueso
EKAIN	C ¹⁴	30,600	colada de calcita por encima del nivel con huesos de oso
CUEVA MAYOR	ESR	105 a 126	diente de oso

TABLA 2. Dataciones absolutas de algunos de los yacimientos estudiados. Datos de Eirós, en GRANDAL (1993). Datos de Ekain, en ALTUNA y MERINO (1984). Datos de Odessa, en KURTÉN (1969). Datos de Cueva Mayor, en AGUIRRE *et al.* (1986).

RESULTADOS

Los porcentajes de aparición de cada morfotipo en las poblaciones estudiadas se presentan en las tablas 3 a 8. Los dendrogramas obtenidos se presentan en las figuras 9 a 15.

Cuarto premolar superior (Carnicera superior) (Tabla 3, Fig. 9)

En el dendrograma destaca en primer lugar la fuerte separación que existe entre la población de Ekain y el resto de las estudiadas. El carácter que parece más decisivo para

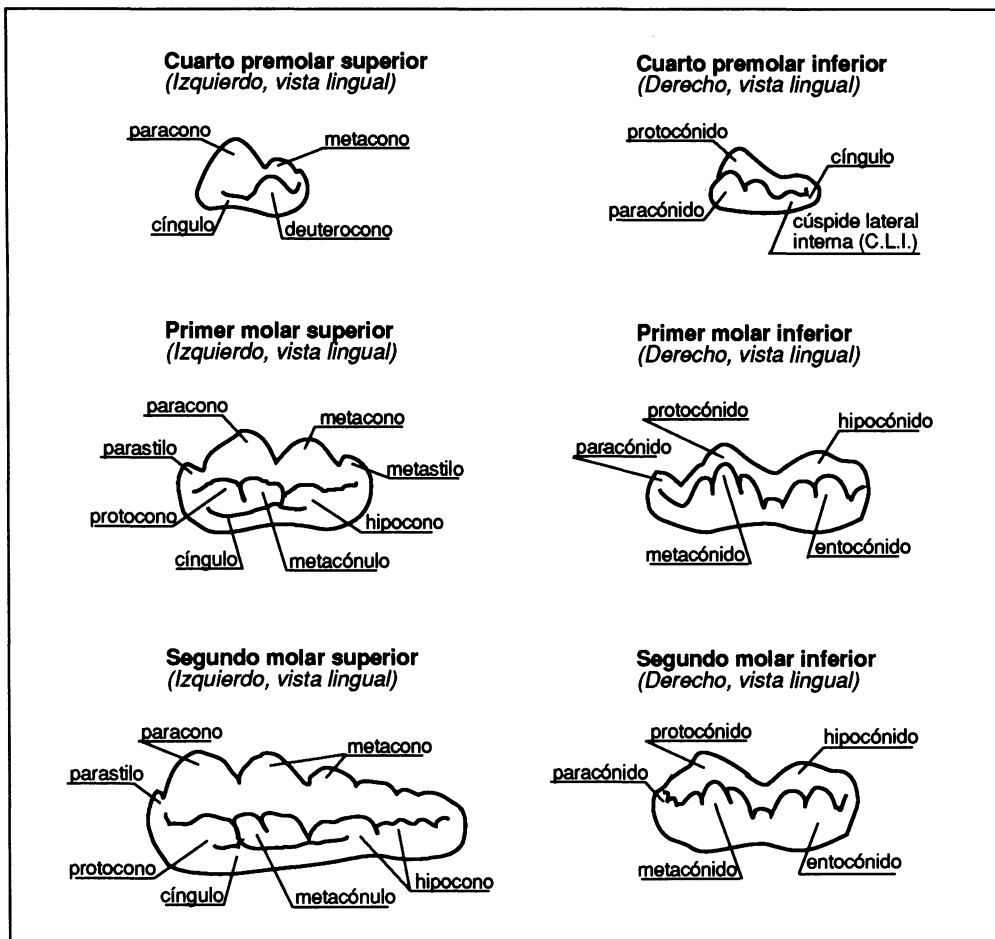


Fig. 2. Nomenclatura seguida para las cúspides de cada molariforme estudiado.

Paracono		simple
		complejo
Metacono		simple
		con metastilo
Deuterococono		simple
		complejo

Fig. 3. Morfotipos del cuarto premolar superior.

Paracono		con parastilo grande
		con parastilo pequeño
Protocono		con metacónulo grande
		con metacónulo pequeño
		con metacónulo duplicado
Metacono		con metastilo grande
		sin metastilo
		con metastilo pequeño
Hipocono		simple
		duplicado

Fig. 4. Morfortipos del primer molar superior.

Paracono		simple
		con parastilo
Protocono		con metacónulo simple
		con metacónulo duplicado
Metacono		simple
		duplicado
Hipocono		simple
		duplicado

Fig. 5. Morfortipos del segundo molar superior.

esta separación es la presencia de deuterocono complejo, que en Ekain alcanza un porcentaje del 52 %, mientras que en el resto de las poblaciones es nulo o bajo (el máximo es el de Eirós, con un 28 %; en El Toll y El Reguerillo es del 13 % y 15 % respectivamente).

Estas dos últimas poblaciones presentan también similitudes en sus altas proporciones de metaconos con metastilo (91 y 95 %, respectivamente). Odessa y Arrikruz presentan proporciones algo más bajas en este mismo morfortipo, mientras que el caracter contrario (metacono simple, sin metasilo) es bastante más elevado en Eirós y Cueva Ma-

Paracónido		ausente
		sencillo
		doble
		complejo
C.L.I.		presencia

Fig. 6. Morfortipos del cuarto premolar inferior.





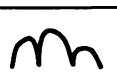
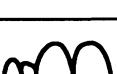
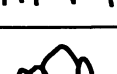

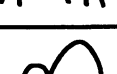
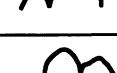
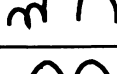



Protocónido		simple
		con cúspulas
Metacónido		simple
		doble
		triple
		doble con cúspulas
		simple con cúspulas
		más complicado
Entocónido		simple con cúspulas
		doble con una cúspula
		doble con varias cúspulas
Hipocónido		sencillo
		con cúspide interna (C.I.)
		con C.I. e hipoconúlido

Fig. 7. Morfotipos del primer molar inferior.








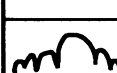

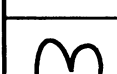
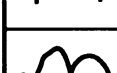
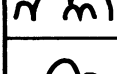
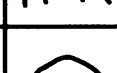
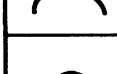

Paracónido		reducido a dos lóbulos
		más complicado
Protocónido		simple
		simple con cúspulas
		duplicado
Metacónido		triple
		simple y hasta 4 cúspulas
		simple y más de 4 cúspulas
Entocónido		simple
		doble
		doble con cúspulas
		triple
Hipocónido		sencillo
		con cúspide interna (C.I.)
		con C.I. e hipoconúlido

Fig. 8. Morfotipos del segundo molar inferior.

Cuarto Premolar Superior	<i>Ursus spelaeus</i>							<i>Ursus deningeri</i>
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Paracono simple	100	100	100	97	84	92	96	100
Paracono complejo	0	0	0	3	15	8	4	0
Metacono simple	61	27	50	18	9	19	9	85
Metacono con metastilo	39	73	50	82	91	81	95	15
Deuterocono simple	72	100	100	48	87	100	85	90
Deuterocono complejo	28	0	0	52	13	0	15	10

TABLA 3. Porcentajes de aparición de cada morfotipo del cuarto premolar superior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas utilizadas: Ei, Eirós; Od, Odessa; Tr, Troskaeta; Ek, Ekain; To, El Toll; Ar, Arrikruz; Re, El Reguerillo, CM, Cueva Mayor.

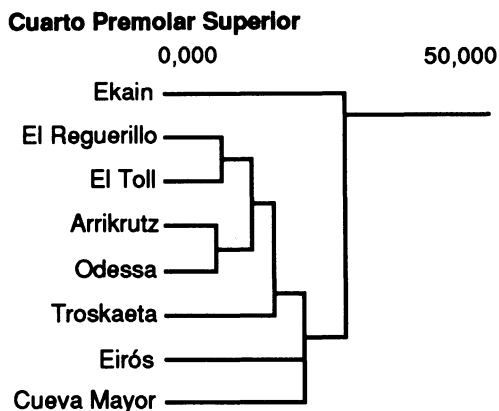


Fig. 9. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el cuarto premolar superior de las ocho poblaciones estudiadas.

yor. Estas afinidades y diferencias aparecen bien reflejadas en el dendrograma.

Por último, cabe afirmar que la morfología del paracono no influye de manera notable en la formación de los agrupamientos, siendo más decisivos los caracteres referidos a las otras cúspides, es decir, la presencia o ausencia de metastilo y el grado de complejidad del deuterocono.

Primer molar superior
(Tabla 4, Fig. 10)

El dendrograma muestra una clara separación entre la población de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor y el resto de las poblaciones estudiadas. Esta separación parece producida, principalmente, por la baja proporción de metaconos con metastilo en Cueva Mayor (7%) y su elevado porcentaje de metacónulos de pequeño tamaño.

Las agrupaciones de las poblaciones de *Ursus spelaeus* están muy marcadas: por un lado se agrupan El Reguerillo con El Toll, como en el caso de la carnícera superior. Por otro, Eirós se agrupa con Odessa y ambas, a su vez, con las poblaciones cantábricas.

El Reguerillo y El Toll coinciden en la abundancia de parastilos de pequeño tamaño, mientras que Eirós y Odessa presentan similares proporciones en todos los morfoti-

Primer Molar Superior	<i>Ursus spelaeus</i>							<i>Ursus deningeri</i>
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Paracono con parastilo grande	54	60	88	74	19	88	18	97
Paracono con parastilo pequeño	46	40	12	26	81	12	82	3
Protocono con metacónulo grande	40	40	92	70	78	92	98	74
Protocono con metacónulo pequeño	0	5	8	1	0	8	0	25
Protocono con metacónulo y duplicado	60	55	0	29	22	0	2	0
Metacono con metastilo grande	100	80	73	82	100	73	100	7
Metacono sin metastilo	0	0	27	4	0	27	0	93
Metacono con metastilo pequeño	0	20	0	14	0	0	0	0
Hipocono simple	80	70	100	99	83	100	82	100
Hipocono duplicado	20	30	0	1	17	0	18	0

TABLA 4. Porcentajes de aparición de cada morfotipo del primer molar superior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas: las mismas que en la Tabla 3.

Primer Molar Superior

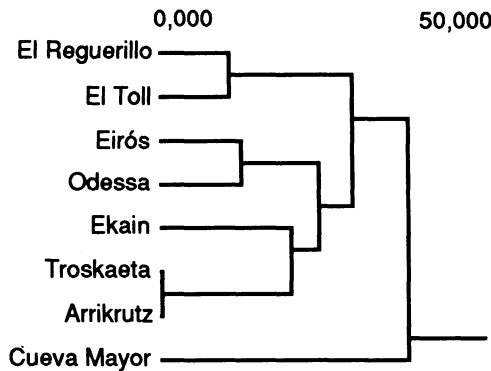


Fig. 10. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el primer molar superior de las ocho poblaciones estudiadas.

pos, y se separan de las demás poblaciones por su abundancia de protoconos duplicados y con metacónulo.

Por último, las tres poblaciones cantábricas se asemejan en todos los morfotipos, coincidiendo completamente Troskaeta con Arrikruz. Ekain se aleja ligeramente de ambas, presentando una proporción más elevada de protoconos duplicados y con metacónulo y de metaconos con metastilo.

En esta pieza es difícil establecer una jerarquía en la importancia de cada cúspide para la diferenciación interpoblacional, si

bien se puede afirmar que el grado de complejidad del hipocono posee una importancia relativa baja.

Segundo molar superior
(Tabla 5, Fig. 11)

En el dendrograma de esta pieza se observan dos grupos bien marcados: por un lado, Troskaeta, Ekain y Eirós, netamente diferenciados de las otras poblaciones por sus altos porcentajes de metaconos simples. El

Segundo Molar Superior

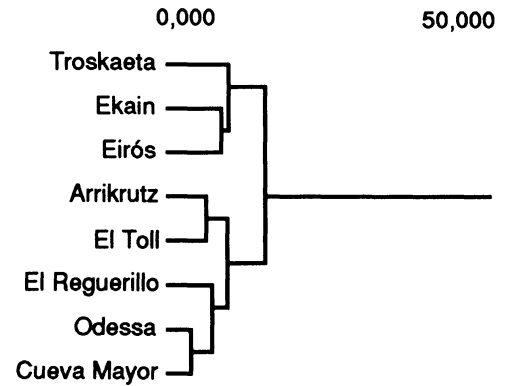


Fig. 11. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el segundo molar superior de las ocho poblaciones estudiadas.

Segundo Molar Superior	<i>Ursus spelaeus</i>							<i>Ursus deningeri</i>
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Paracono simple	94	90	97	92	100	95	100	83
Paracono con parastilo	6	10	3	8	0	4	0	17
Protocono con metacónulo simple	100	100	93	99	88	100	100	97
Protocono con metacónulo duplicado	0	0	7	1	12	0	0	3
Metacono simple	37	5	72	55	0	0	5	5
Metacono duplicado	63	95	28	44	100	100	94	94
Hipocono simple	0	0	14	17	0	0	4	2
Hipocono duplicado	100	100	85	83	100	100	95	98

TABLA 5: Porcentajes de aparición de cada morfotipo del segundo molar superior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas: las mismas que en la Tabla 3.

otro grupo está constituido por los subgrupos Odessa con Cueva Mayor, agrupados a su vez con El Reguerillo, y Arrikruz con El Toll. Estos agrupamientos también vienen determinados por similitudes en los porcentajes de metaconos simples o duplicados.

En general, parece ser este carácter el que define en primer lugar los agrupamientos, mientras que el grado de complejidad del hipocono y del protocono, o la existencia o no del parastilo, parecen ser caracteres de menor importancia.

Cuarto premolar inferior
(Tabla 6, Fig. 12)

El principal criterio de separación que se deduce del dendrograma parece ser la presencia de paracónido doble. Este carácter define dos grupos: por un lado, Eirós, El Reguerillo y Ekain, con altos porcentajes de paracónido doble. Por otro, los demás yacimientos, agrupados a su vez de la siguiente manera: Arrikruz y Cueva Mayor, con proporciones similares en los morfotipos del paracónido, y Odessa y El Toll, con proporciones también similares entre sí, y distintas al grupo anterior. La población de Troskaeta se encuentra en una posición intermedia.

La presencia o ausencia de cúspide lateral interna no parece ser decisiva para la formación de los agrupamientos.

Cuarto Premolar Inferior	<i>Ursus spelaeus</i>							<i>Ursus deningeri</i>
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Paracónido ausente	0	0	0	0	0	0	0	5
Paracónido sencillo	5	0	0	3	3	19	5	19
Paracónido doble	95	51	58	85	56	58	81	53
Paracónido complejo	0	49	42	12	41	23	14	22
Presencia de Cúspide Lateral Interna	66	70	58	72	59	55	50	20

TABLA 6. Porcentajes de aparición de cada morfotipo del cuarto premolar inferior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas: las mismas que en la Tabla 3.

Cuarto Premolar Inferior

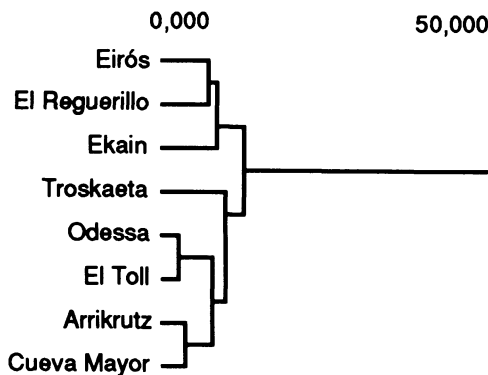


Fig. 12. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el cuarto premolar inferior de las ocho poblaciones estudiadas.

Primer molar inferior (Carnicera inferior)
(Tabla 7, Fig. 13)

En el primer molar inferior se produce una fuerte separación entre Odessa y las demás poblaciones. Esta separación parece definida por la presencia en Odessa de una mayor proporción de metaconos simples y con cúspulas, de entocónidos también simples y con cúspulas y por la ausencia de entocónidos complejos, que son los más abundantes en las poblaciones peninsulares.

Los agrupamientos entre estas poblaciones siguen una pauta bien marcada: por un lado, Troskaeta y El Toll, caracterizadas por unas proporciones muy similares en los morfotipos del entocónido, seguidos por El

Primer Molar Inferior	<i>Ursus spelaeus</i>							<i>Ursus deningeri</i>
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Protocónido simple	7	12	50	13	64	7	48	64
Protocónido con cúspulas	93	88	50	87	36	93	52	36
Metacónido simple	0	0	3	1	4	0	0	3
Metacónido doble	52	20	42	37	48	36	41	3
Metacónido triple	35	0	19	42	4	14	34	47
Metacónido doble con cúspulas	0	15	23	1	17	7	9	13
Metacónido simple con cúspulas	13	65	10	9	27	36	11	10
Metacónido más complicado	0	0	3	10	0	7	5	24
Entocónido simple con cúspulas	0	50	7	1	7	0	0	7
Entocónido doble con una cúspula	25	50	10	53	8	14	30	8
Entocónido doble con varias cúspulas	75	0	83	46	85	86	70	85
Hipocónido sencillo	0	0	0	0	3	0	0	11
Hipocónido con cúspide interna	0	0	3	0	10	14	0	0
Hipocónido con c.i. e hipoconúlido	100	100	97	100	87	85	100	89

TABLA 7. Porcentajes de aparición de cada morfotipo del primer molar inferior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas: las mismas que en la Tabla 3.

Primer Molar Inferior

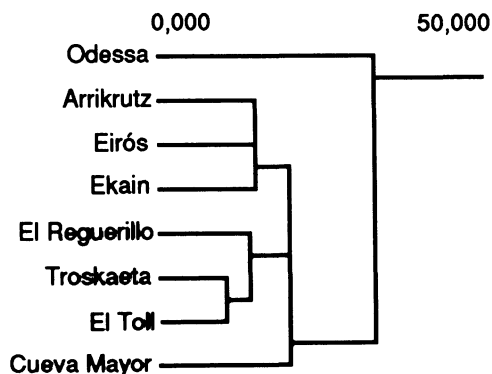


Fig. 13. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el primer molar inferior de las ocho poblaciones estudiadas.

Reguerillo. Otro grupo está formado por Arrikruz, Eirós y Ekain, que presentan similitudes en cuanto a sus proporciones elevadas de protocónidos con cúspulas.

El tercer elemento del grupo peninsular es Cueva Mayor, bien individualizada de las poblaciones de *Ursus spelaeus* debido a que

presenta altas proporciones de metacónidos triples o más complicados.

Segundo molar inferior (Tabla 8, Fig. 14)

En el dendrograma de esta pieza se observa una separación bien marcada en dos grupos: uno, formado por las poblaciones de Odessa y Troskaeta, que se diferencian del otro grupo, formado por el resto de las poblaciones estudiadas, por la presencia en el primer grupo de altos porcentajes de protocónidos simples. Ambas poblaciones presentan también similares proporciones entre los distintos morfotipos del entocónido, que son más variables en el resto de las poblaciones.

Se observa un claro agrupamiento de las poblaciones de El Reguerillo y El Toll, que coinciden bastante en los porcentajes de los morfotipos del protocónido y en presentar altas proporciones de metacónidos triples.

El grupo formado por Cueva Mayor y Arrikruz, y más distanciadamente Eirós, parece estar definido por las similares pro-

Segundo Molar Inferior	Ursus spelaeus							Ursus deningeri
	Ei	Od	Tr	Ek	To	Ar	Re	CM
Paracónido reducido a dos lóbulos	57	44	43	100	90	95	100	94
Paracónido más complicado	43	56	57	0	10	5	0	5
Protocónido simple	5	100	58	28	18	35	20	22
Protocónido simple con cúspulas	85	0	24	37	9	65	0	74
Protocónido duplicado	10	0	8	35	73	0	80	4
Metacónido triple	50	56	71	85	82	70	90	52
Metacónido sencillo y hasta 4 cúspulas	28	44	14	5	0	15	8	8
Metacónido sencillo y más de 4 cúspulas	22	0	15	8	18	15	2	40
Entocónido simple	2	0	5	4	2	10	5	15
Entocónido doble	46	66	69	73	24	10	22	38
Entocónido doble con cúspulas	52	26	23	19	71	70	52	41
Entocónido triple	0	8	2	4	3	10	21	6
Hipocónido simple	0	0	5	0	2	0	7	4
Hipocónido con cúspide interna	15	46	22	14	18	15	31	47
Hipocónido con c.i. e hipoconúlido	85	54	73	85	80	85	62	49

TABLA 8. Porcentajes de aparición de cada morfotipo del segundo molar inferior en las poblaciones comparadas mediante análisis Cluster. Siglas: las mismas que en la Tabla 3.

Segundo Molar Inferior

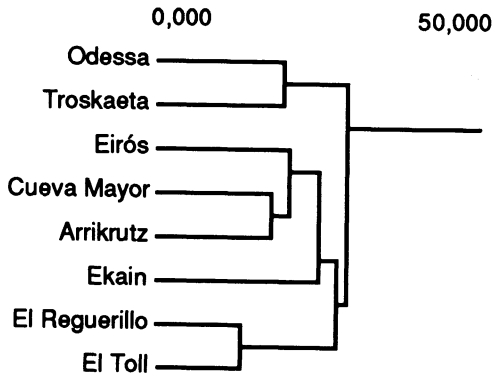


Fig. 14. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el segundo molar inferior de las ocho poblaciones estudiadas.

porciones en los morfotipos del paracónido y del protocónido, siendo menos similares las referidas a otras cúspides.

El grado de complejidad del hipocónido también influye en los agrupamientos, aunque de manera más secundaria.

Análisis del conjunto de los molariformes estudiados (Fig. 15)

En este dendrograma El Toll se agrupa con El Reguerillo. Eirós lo hace con Ekain, agrupándose ambas a las otras dos poblaciones cantábricas (Troškaeta y Ekain). El conjunto de las poblaciones peninsulares de *Ursus spelaeus* se agrupan con la población de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor, y, por último, todo el grupo peninsular se agrupa con la población de Odessa.

Odessa se diferencia de las demás poblaciones básicamente en la morfología del metacónido y el entocónido del primer molar inferior. En esta población esta pieza presenta un neto predominio de metacónidos simples con cúspulas, y se da una alta proporción de entocónidos simples y con cúspulas, y ausencia de entocónidos complejos.

En Cueva Mayor, la disimilitud existente en la morfología del primer molar superior es lo que la aleja del resto de las poblaciones. Esta pieza presenta en *Ursus denin-*

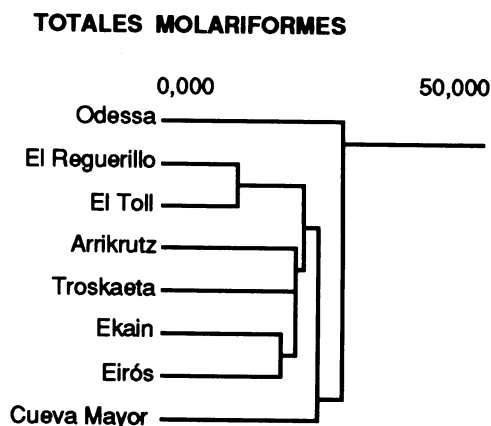


Fig. 15. Resultados del análisis Cluster efectuado sobre los porcentajes de aparición de cada morfología dentaria en el total de molariformes superiores e inferiores de las ocho poblaciones estudiadas.

geri de este yacimiento una morfología más simple que en *Ursus spelaeus*, simplicidad que afecta a todas las cúspides.

El dendrograma total es muy similar al obtenido en el primer molar inferior (Fig. 13), con las excepciones de Troskaeta, que aquí se agrupa con las restantes poblaciones cantábricas y en la carnicera inferior lo hacía con El Reguerillo y El Toll.

INTERPRETACION DE LOS RESULTADOS

1. Las diferencias entre *Ursus spelaeus* y *Ursus deningeri* sólo aparecen bien marcadas en la morfología del primer molar superior, y viene determinadas principalmente por la ausencia de metastilos y la abundancia

de metacónulos de pequeño tamaño, es decir, lo que podríamos considerar una baja tasa de desdoblamiento de las cúspides.

También parecen existir ciertas diferencias entre ambas especies en el primer molar inferior y el cuarto premolar superior. Sin embargo, en el resto de los casos la población de Cueva Mayor se agrupa a muy pequeña distancia con Arrikruz, en el caso del cuarto premolar superior y el segundo molar inferior y con Odessa en el segundo molar superior, sin que en estos casos parezcan existir diferencias esenciales entre ambas especies.

2. Las poblaciones de *Ursus spelaeus* estudiadas no siguen una pauta en los agrupamientos. Sólo uno de ellos se repite en varias piezas: El Reguerillo con El Toll, en el cuarto premolar superior, primer molar inferior y segundo molar superior.

Las otras poblaciones presentan un comportamiento más independiente. El caso más claro es la población de Odessa: muy alejada geográficamente del resto, sólo refleja esa distancia en el caso del primer molar inferior, mientras que en las demás piezas se va agrupando alternativamente con las otras poblaciones: Arrikruz, Eirós, Cueva Mayor, El Toll y Troskaeta.

3. El dendrograma final, incluyendo los datos del conjunto de molariformes estudiados, parece aclarar la relación entre las poblaciones. En este análisis, las similitudes y diferencias adquieren un orden de prioridad muy marcado, que permite observar la influencia de la distancia geográfica existente entre las poblaciones en la formación de los agrupamientos, mayor que la influencia de la distancia en el tiempo (al menos, en el caso de las poblaciones de edad conocida).

BIBLIOGRAFIA

- AGUIRRE, E.; CARBONELL, E. & BERMUDEZ DE CASTRO, J. M., Eds. (1986). El Hombre Fósil de Ibeas y el Pleistoceno de Atapuerca. Junta de Castilla y León. Valladolid, 212 págs.
- ALTUNA, J.; MARIEZKURRENA, K.; ARMENDÁRIZ, A.; DEL BARRIO, L.; UGALDE, T. & PEÑALVER, J. (1982). Carta Arqueológica de Guipúzcoa. *Munibe*, 34(1/3): 1-242.
- ALTUNA, J. & MERINO, J. M. Eds. (1984). El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa). Eusko Ikaskuntza-Sociedad de Estudios Vascos. San Sebastián, 351 págs.
- BERZI, A. (1966). L'Orsi di Gaville en el Valdarno Superiore. *Paleontographica Italica*, 60: 19-32.
- BISHOP, M. J. (1982). The mammal fauna of the Early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-Sub-Mendip, Somerset. *Palaentological Society. Special paper in Paleontology*, 28: 1-108.
- BONIFAY, M. F. (1971). Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, N. Sér., Série C 21: 43-377.
- DONNER, J. J. & KURTÉN (1958). The floral and faunal succession of «Cueva del Toll», Spain. *Eiszeitlicher und Gegenwart*, 9: 72-82.
- EHRENBERG (1955). Über Höhlenbären und Bärenhöhlen. *Sonderabdruck aus Band*, 95: 19-41.
- ERDRINK, D. P. (1953). A review of the fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogenese based upon their dentition. *Deventer-Jan de Lange*, Eds. Amsterdam, 596 pp.
- FICCARELLI, G. (1979). Osservazioni sull'evoluzione del genere *Ursus*. *Bulletino della Società Paleontologica Italiana*, 18(2): 166-172.
- FORTELIUS, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, 180: 1-76.
- FORTELIUS, M. (1990). Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. En: «Body size in Mammalian Paleobiology. Estimation and biological implications», 207-227.
- GINGERICH, P. D. (1974). Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, 48(3): 895-903.
- GRANDAL D'ANGLADE, A. (1993). Estudio paleontológico de los restos de *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER-HEINROTH (Mammalia, Carnivora, Ursidae) de Cova Eirós (Triacastela, Lugo, NW de la Península Ibérica). *Tesis Doctoral. Universidade da Coruña*. 258 págs.
- JANIS, C. M. & LISTER, A. (1985). The morphology of the lower fourth premolar as a taxonomic character in the ruminantia (Mammalia, Artiodactyla), and the systematic position of *Triceromyx*. *Journal of Paleontology*, 59(2): 405-410.
- KURTÉN, B. (1954). Observations on Allometry A in mammalian dentitions: Its interpretation and evolutionary significance. *Acta Zoologica Fennica*, 85: 1-56.
- KURTÉN, B. (1955). Sex dimorphism and size trends in the Cave Bear. *Acta Zoologica Fennica*, 90: 1-47.
- KURTÉN, B. (1957). A case of Darwinian selection in Bears. *Evolution*, XI(4): 228-234.
- KURTÉN, B. (1958). Life and death of the pleistocene Cave Bear. A study in paleoecology. *Acta Zoologica Fennica*, 95: 1-59.
- KURTÉN, B. (1967). Some quantitative approaches to dental microevolution. *Journal of Dental Research*, 46(5): 817-828.
- KURTÉN, B. (1969). A radiocarbon date for the Cave Bear remains (*Ursus spelaeus*) from Odessa. *Commentationes Biologicae. Societas Scientiarum Fennica*, 31(6): 1-3.
- KURTÉN, B. (1972). The Cave Bear. *Scientific American*, 226(3): 60-72.
- KURTÉN, B. (1982). Teeth: form, function and evolution. *Columbia University Press*. Princeton, 268 páginas.
- NORDMAN, A. VON (1860). Paleontologie Südrusslands. *Helsingfors*, 378 págs.
- PIMENTEL, R. A. (1979). *Morphometrics. The Multivariate Analysis of Biological Data*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 276 págs.
- RABEDER, G. (1983). Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höhle. Zeitschrift für Karst und Höhlenkunde*, 2(34): 67-85.
- RABEDER, G. (1989). Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären Evolution. *Schriften des Vereines zur Verbreitung Naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien*, 127: 105-126.
- RABEDER, G. & TSOUKALA, E. S. (1990). Morphodynamic analysis of some cave-bear teeth from Petralona Cave (Chalkidiki, North-Greece). *Beiträge zur paläontologie von Österreich*, 16: 103-109.
- SCHAEFER, H. (1961). Der Höhlenbär. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel*, 2: 1-26.
- SCHUTT, G. (1968). Die Cromerzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld. *Mitt. Geol. Inst. T. H. Hannover*, 7: 1-121.
- THENIUS, E. (1957). Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenil. *Sitzungsbeichten der Österreich-Akademie der Wissenschaften. Mathematik-Naturwissen*: 321-333.
- THENIUS, E. (1959). Ursidenphylogenese und Biostatigraphie. *Zeitschrift für Sugetierkunde*, 24: 78-84.
- TORRES PÉREZ-HIDALGO, T. J. (1973). Estudio de la Cueva del Reguerillo. *Proyecto Fin de Carrera*.

- E.T.S.I.M. Universidad Politécnica de Madrid, 155 páginas.
- TORRES PÉREZ-HIDALGO, T. J. (1984). Úrsidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica. *Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid*, 785 págs.
- TORRES PÉREZ-HIDALGO, T. J. (1988). Evolución de la carnícera inferior en los géneros *Ursavus* y *Ursus* (Carnivora, Mammalia). *Paleontología i Evolución*, **22**: 41-50.
- TORRES PÉREZ-HIDALGO, T. J. (1992). The european descendants of *Ursus etruscus* C. CUVIER (Mammalia, Carnivora, Ursidae). *Boletín Geológico y Minero*, **103**(4): 632-642.
- TORRES PÉREZ-HIDALGO, T.; COBO RAYÁN, R. & SALAZAR RINCÓN, A. (1991). La población de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus parvilatipedis* n.ssp) de Troskaeta'ko-Kobeia (Araun, Gipuzkoa) (Campañas de excavación de 1987 y 1988). *Munibe*, **43**: 3-85.

Recibido, 10-I-93
Aceptado, 20-VI-93