

Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae)

FERNANDO PALACIOS ARRIBAS Y NIEVES LÓPEZ MARTÍNEZ

INTRODUCCIÓN

La dentición tiene gran importancia en los estudios de sistemática de mamíferos pues sirve en muchos casos por sí sola para caracterizar especies.

Muchos de los lagomorfos actuales, sin embargo, tienen un modelo dentario particularmente constante, apenas utilizado en sistemática.

En el caso de las liebres existe, no obstante, cierta variabilidad que ha sido ya observada en parte por ANGERMANN (1966).

La morfología dentaria se utiliza ampliamente en sistemática de lagomorfos fósiles, por lo que resulta muy importante controlar su significación sobre especies actuales.

Hasta el momento la mayor parte de los trabajos que han utilizado caracteres dentarios para la diferenciación de las distintas especies de liebre se han referido principalmente a la dentición yugal, sobre todo a los premolares anteriores P_3 y P^2). Algunos autores han utilizado también caracteres de los incisivos. Por ejemplo FORSYTH MAJOR (1899) hizo referencia al surco longitudinal que presenta el gran incisivo superior en la cara anterior. Dicho surco está sujeto a una variabilidad notable, desde una hendidura simple hasta un sinclinal relleno de cemento, más o menos modificado.

PETTER (1959, 1961 y 1963) y PETTER y GENEST (1965) dieron mucha importancia a este detalle del incisivo superior en sus revisiones del género *Lepus* y lo utilizaron para reunir en una sola especie (*L. capensis* 1758) todas las liebres europeas y africanas con hendidura simple.

Los ejemplares que hemos estudiado en este trabajo pertenecen, de acuerdo con la nomenclatura establecida por PALACIOS (1978) a las especies *L. granatensis* Rosenhauer, 1856, *L. europaeus* Pallas, 1778, y *L. castroviejoii* Palacios, 1976. También se ha examinado una pequeña muestra del *L. timidus* Linne, 1758.

Todos ellos presentan hendidura simple en el incisivo, aunque se diferencian sustancialmente en la morfología del P3 y P2 como veremos a continuación.

MATERIAL

Hemos estudiado 665 liebres españolas de las que 463 pertenecen a la especie *L. granatensis*, 156 a *L. europaeus* y 46 a *L. castroviejoii*. Sus localidades de procedencia han sido ya indicadas en un trabajo anterior (PALACIOS y MEIJIDE, 1979).

Se han examinado también 10 ejemplares de *L. timidus* de los Alpes, Escocia e Irlanda, y 12 de *L. europaeus* de Europa Central. No han sido incluidos en el trabajo los datos de estos últimos por tener caracteres dentarios similares a los de las poblaciones españolas.

MÉTODO

La nomenclatura utilizada ha sido anteriormente descrita por LÓPEZ (1974a, 1974b, 1976, 1977a y 1977b) y LÓPEZ y THALER (1975), y se expresa en la fig. 1.

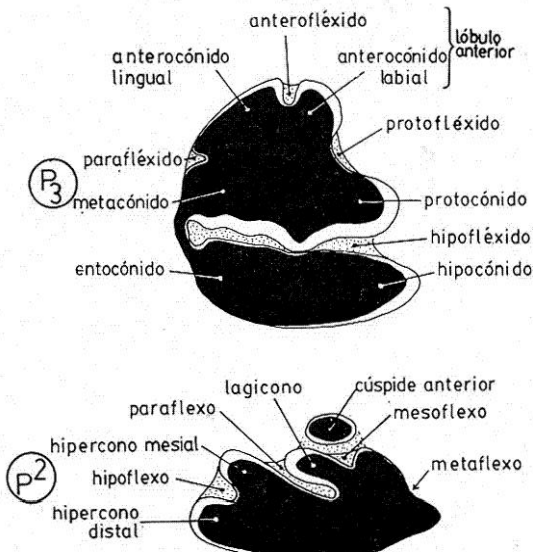


Fig. 1. Nomenclatura y disposición de los caracteres del P3 y P2 estudiados en este trabajo.

La mayor parte de los caracteres que se mencionan han sido estudiados sobre una muestra representativa de ejemplares, mientras que algunos se han estudiado sobre la totalidad del material. Las variaciones han sido agrupadas en morfotipos, y posteriormente se ha calculado la frecuencia de aparición de éstos en cada especie.

RESULTADOS

A) MORFOLOGÍA DEL Ps (tercer premolar inferior)

La morfología de este premolar ha sido más utilizada que la de los demás dientes yugales debido a su mayor variabilidad. DICE (1929) dividió a la fa-

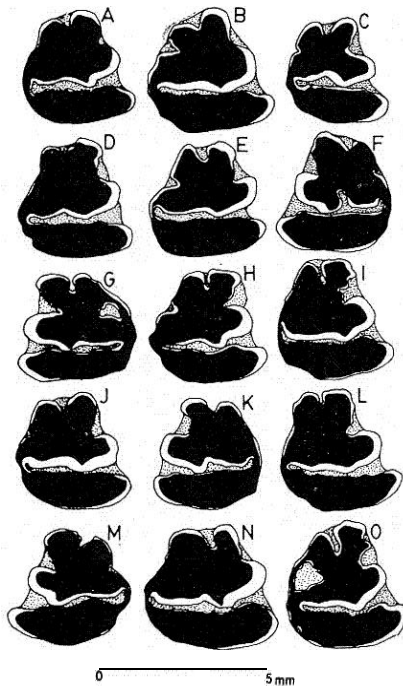


Fig. 2.1. Morfotipos de P_3 de *L. granatensis*. A) col. A. 7412171, Mte. Xalo, Castelo (La Coruña); B) col. A. 7412173, Mte. Xalo; C) col. A. 7612051, Vilar de Doñís (Lugo); D) col. A. 7511111, Piedrafitelas, Fonsagrada (Lugo); E) col. A. 7511112, Fonsagrada (Lugo); F) col. A. 7511191, Forniellas, Allande (Oviedo); G) col. A. 7610213, Langre, Berlanga del Bierzo (León); H) col. A. 7610213, Langre; I) col. A. 7611011, Salinas de Pisuerga (Palencia); J) col. A. 7405301, Quintanaloma de Sedano (Burgos); K) col. A. 7010291, Pradejón (Logroño); L) col. A. 7608102, Almenar (Lérida); M) col. A. 7210191, Villacastín (Segovia); N) col. A. 7112235, Portezuela (Cáceres); O) col. A. 7310284, Alora (Málaga).

milia Leporidae en tres subfamilias (*Paleolaginae*, *Arqueolaginae* y *Leporinae*) en base al modelo del P3

La variabilidad intragenérica e intraespecífica de este diente en Lagomorfos ha sido menos estudiada, pudiéndose destacar los trabajos de HIBBARD (1963) y ANGERMANN (1969).

El género *Lepus* es un Leporino típico cuyo P3 tiene un único hipofléxido que lo atraviesa en casi toda su anchura. Este premolar se distingue de los otros molariformes inferiores por la presencia de un lóbulo anterior soldado al trigónido, y separado de éste por un sinclinal labial constante que es el protofléxido.

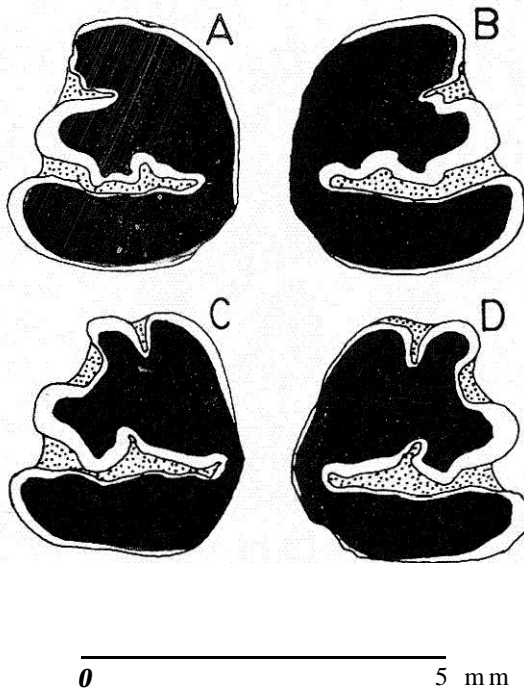


Fig. 2.2. P3 del holotipo y paratipo de *L. granatensis solisi*, PALACIOS (en prensa), de Mallorca.

A, B-Holotipo (col. A. 7701181).

C, D-Paratipo (col. A. 7701182).

En las figs, 2, 3, 4 y 5 se ofrecen los morfotipos de P3 de las especies estudiadas. La variabilidad de este premolar se sitúa principalmente en 6 caracteres:

1.—Anterofléxido.— Sinclinal mesial que divide al lóbulo anterior en dos anterocónidos, el labial y el lingual. Distinguimos 4 estadios:

0. Ausente.— El lóbulo anterior está formado por un solo anterocónido (por ej. fig. 4 D, E, etc. y fig. 2.2 B).
1. Débil o muy débil.— Cuando se marca por una escotadura ligera y estrecha, a veces sin cemento (por ej. fig. 4 F y fig. 2.2 A).
2. Normal.— Es un sinclinal en forma de V poco profundo (por ej. fig. 3 F y fig. 5 G).
3. Fuerte.— El sinclinal presenta un tramo más profundo, en forma de U (por ej. fig. 2.1 I y O y fig. 3 E).

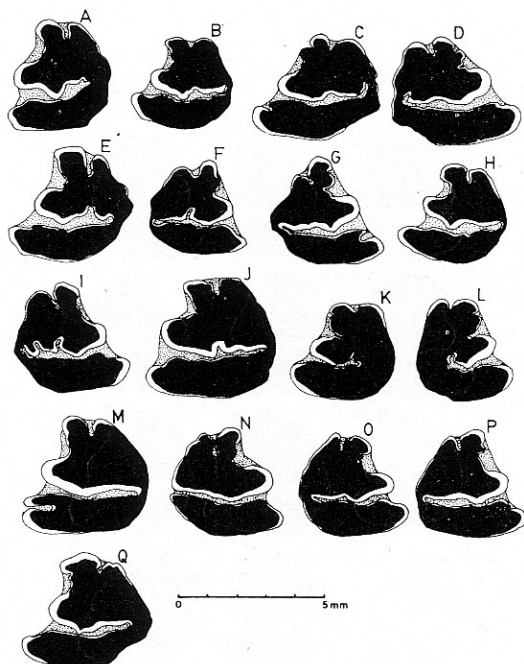


Fig. 3. Morfotipos de P_3 de *L. europaeus*. A) col. A. 730103002, Cangas de Onís (Oviedo); B) col. A. 7312081, Alba de los Cardaños (Palencia); C) col. A. 7611076. Pto. de Piedrasluengas (Santander-Palencia); D) col. A. 7611076, Pto. de Piedrasluengas; E) col. A. 7411031, Brañosera (Palencia); F) col. A. 7610302, Salinas de Pisuerga (Palencia); G) col. A. 7022002, Pto. de Palombera (Santander); H) col. A. 7008131, Valle de Cabuérniga (Santander); I) col. A. 7312231, Polientes (Santander); J) col. A. 7501261, Puente de Unx (Burgos); K) col. A. 7611074, S. Martín de Unx (Navarra); L) col. A. 7611074, S. Martín de Unx; M) col. A. 7301073, Monte Oroel, Jaca (Huesca); N) col. A. 7400003, Benasque (Huesca); O) col. A. 7608111, Castelló de Farfaña (Lérida); P) col. A. 7608072, Llardecáns (Lérida); Q) col. A. 7411213, Sarreal (Tarragona).

2.—Anterocónidos.— Cuando el anterofléxido está presente, lo cual suele ser la norma en el género *Lepus*, ambos anterocónidos presentan proporciones variables.

1. Anterocónido labial menor que el lingual.— Trazando una línea hipotética tangente al extremo del anterofléxido, transversal al diente, la superficie del anterocónido labial es netamente inferior a la del lingual (por ej. fig. 3 B y fig. 2.2 C).
 2. Anterocónidos labial y lingual de tamaño similar.— (Por ej. fig. 3 K y fig. 5 I).
 3. Anterocónido labial mayor que el lingual.— (Por ej. fig. 2.1 A y F, fig. 3 E, fig. 5 D, etc.).
- 3.—Protocónido.— Su tamaño varía en relación al hipocónido.
1. Protocónido menor que el hipocónido.— Trazando una recta longitudinal, que divida a ambos a la altura del anterocónido, la sección a través del protocónido es más corta (por ej. fig. 3.0).
 2. Protocónido aproximadamente igual que el hipocónido (por ej. fig. 2.1 G y fig. 4 A).
 3. Protocónido más desarrollado que el hipocónido (por ej. fig. 4 H).

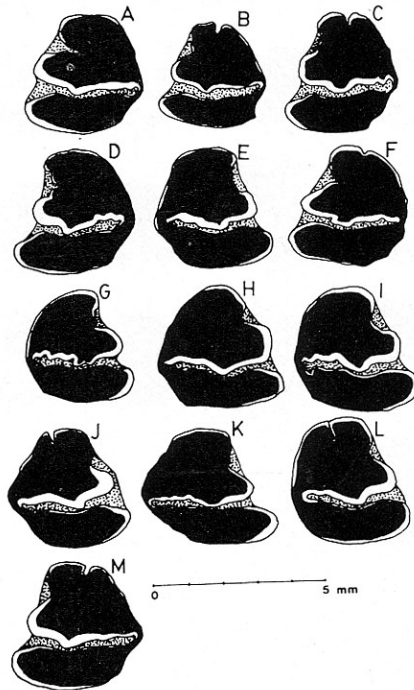


Fig. 4. Morfotipos de P₃ de *L. castroviejoi*. A) col. A. 7512101, Piornedo de Donís (Lugo); B) col. A. 7610221, Piornedo de Donís; C) col. A. 7511161, Cerredo (Oviedo); D) col. A. 7612211, Villablino (León); E) col. A. 7612211, Villablino; F) col. A. 76107702001, Villablino, H) col. A. 7704241, Pto. Ventana (León); I) col. A. 7610281, Pto. de S. Isidro (Oviedo); J) col. A. 7610282, Isoba (León); K) col. A. 7611271, Vegacerneja (León); L) col. A. 7311251, Riaño (León); M) col. A. 7411211, S.^a de Peña Labra (Palencia-Santander).

4.—Hipopléxido.— Se pueden distinguir dos caracteres: su forma y su rizado. La forma (corto o profundo, con mesoflexo o sin él) ha resultado muy poco variable. Sólo un ejemplar de *L. europaeus* (fig. 3 K y L) presentan un hipopléxido reducido que apenas sobrepasa la mitad de la anchura del diente, mientras que en otro (fig. 3 N) lo divide por completo (caso frecuente en individuos jóvenes).

La rizadura del esmalte ha sido considerada a menudo como un carácter de importancia sistemática (GUREEV, 1964; RADULESCU y SAMSON, 1967). ANGERMANN (1966) demuestra su variabilidad intraespecífica y su escasa significación.

Por nuestra parte hemos encontrado algunas diferencias significativas en la frecuencia de aparición de este carácter:

0. Hipopléxido liso.— No consideramos rizadura a las dos inflexiones que presenta en el centro (restos de la primitiva conexión entre el trigónido y el talónido) y en el extremo (por ej. fig. 2.1 B y E) por ser éstas muy constantes.
 1. Rizado únicamente en su borde posterior (por ej. fig. 3 I y fig. 4 D).
 2. Rizado únicamente en su borde anterior (por ej. fig. 3 H).
 3. Ambos bordes rizados (por ej. fig. 3 J y fig. 4 G).
- 5.—Protofléxido.— Es un flexo siempre presente, de morfología variable, que separa el anterocónido del protocónido. Para simplificar hemos distinguido dos morfotipos:
1. Sinclinal terminado en vértice más o menos agudo, pudiendo alcanzar un ángulo recto (por ej. fig. 5 G, fig. 2.2 A, etc.).

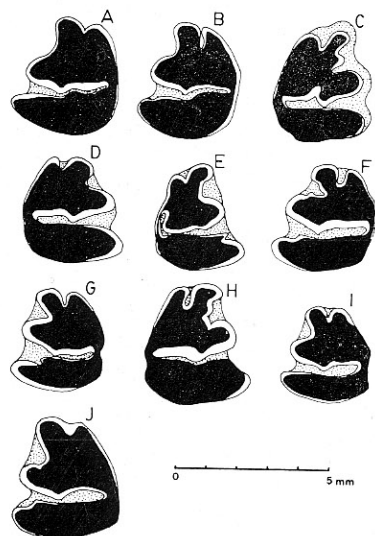


Fig. 5. Morfotipos de P_3 de *L. timidus*. A) ZIUB 1433 Tauern (Alemania); B) ZSM 1954/66 Hinterstein Allgan (Alemania); C) ZSM 1955/195 Forstmstr. Prager (Alemania); D) ZSM 1964/66 Kreuth (Alemania); E) BM 7.8.7.1. Dumfrieshire (Escocia); F) AU 154 Corgarrf (Escocia); G) AU 205 Aberdeenshire (Escocia); H) AU 206 Huntly (Escocia); I) AU 300 Aberdeenshire; J) BM 1939.2391, Pointy Pass (Irlanda). ZIUB—Zoologisches Institut Universität Bonn. ZSM—Zoologisches Staat Sammlung München. BM—British Museum (Nat. Hist.). AU—Aberdeen University.

2. Sinclinal abierto en ángulo claramente obtuso (por ej. fig. 4 B, E, I, etc.).
- 6.—Paraflexido.— Es un sinclinal lingual que separa el anterocónido lingual del meta-cónido, y que es muy poco frecuente en el género *Lepus*, mientras que es característico de otros Lepóridos (por ej. *Trischizolagus*). Distinguimos tres morfotipos:
1. Paraflexido ausente.— El anterocónido y el matacónido están soldados íntimamente (por ej. fig. 3 I).
 2. Paraflexido presente, en forma de sinclinal más o menos profundo (por ej. fig. 2.1 B, C, E, etc.).
 3. Parafosétida aislada por una débil conexión de esmalte lingual (por ej. fig. 2.1 G y O).

Cuadro 1

Porcentajes de algunos caracteres del P₃ en el material estudiado.

		L. c	L. e	L. g	L. r
1.—Anteroflexido	ausente	47,5	1,9	1,1	0
	débil	33,2	7	14,8	0
	normal	19,2	79,5	52	60
	fuerte	0	11,6	32,1	40
	n.º	82	105	351	10
2.—Anterocónidos	La < Li	5,8	12	10	10
	La = Li	17,6	12	15	10
	La > Li	76,4	76	75	80
	n.º	45	42	40	10
	3.—Protocónido	P < H	46	41	12,5
P = H		46	27	52,5	30
P > H		8	32	35	10
n.º		41	42	40	10
4.—Rizado hipoflexo		Ausente	22	31	79
	Posterior	7,3	12	8	10
	Anterior	31,7	40	10,5	20
	Ambos	39	17	2,5	0
	n.º	41	42	40	10
5.—Protoflexido	Agudo ó recto	31,7	81	100	80
	Obtuso	68,3	19	0	20
	n.º	41	42	40	10
6.—Paraflexido	Ausente	100	100	67,5	100
	Presente	0	0	27,5	0
	Parafosétida	0	0	5	0
	n.º	82	105	351	10

En el Cuadro 1 se indican los porcentajes de los distintos caracteres mencionados en el material estudiado. Podemos observar que los morfotipos combinados permiten caracterizar cada una de las especies. La frecuente ausencia de anterofléxido y su extrema debilidad, cuando existe, son exclusivas de *L. castroviejoi*, junto con un hipoflexo más o menos rizado. En la debilidad del protocónido dicha especie se asemeja a *L. timidus*, y ambas se diferencian claramente de *L. europaeus* y *L. granatensis*, cuyo protocónido es dominante. La alta frecuencia de protofléxidos obtusos también caracterizan a *L. castroviejoi*. *L. europaeus* se diferencia de *L. granatensis* en una mayor variabilidad del rizado del hipoflexo y en un anterofléxido mucho más profundo. El anterofléxido muy desarrollado se encuentra sobre todo en *L. timidus* y el *L. granatensis*, pero esta última se diferencia por la presencia frecuente de parafléxido o parafoseta y por el mayor desarrollo del protocónido.

El tamaño relativo de los anterocónidos ofrece poca información, siendo casi siempre más débil el lingual; este carácter permite diferenciar claramente el género *Lepus* de *Oryctolagus*, pues en este último ambos anterocónidos son similares o domina el lingual.

L. europaeus presenta además un hipofléxido mucho más variable que puede ser muy corto o dividir al diente por completo.

El perfil de éste también permite diferenciar las cuatro especies. En *L. granatensis* es cuadrangular, con un parafléxido siempre esbozado y un lóbulo anterior muy desarrollado. *L. castroviejoi* lo presenta redondeado, y el hipocónido es poco protuberante, similar al de *L. timidus*. En esta especie, sin embargo, el perfil es más anguloso, y difiere del *L. castroviejoi*, sobre todo, en la agudeza del anterocónido. Por último, *L. europaeus* lo tiene ensanchado, debido al hipocónido muy protuberante, y a su lóbulo anterior muy reducido.

En resumen, podemos indicar los principales caracteres distintivos de la morfología del P₃ en las especies europeas del género *Lepus*:

- a) *L. castroviejoi*: Perfil redondeado, lóbulo anterior moderado, anterofléxido ausente o muy débil, protofléxido muy abierto u obtuso, hipocónido frecuentemente rizado, y protocónido débil en relación al hipocónido.
- b) *L. europaeus*: Perfil ensanchado, hipocónido fuertemente protuberante, lóbulo anterior muy reducido, anterofléxido muy constante y poco profundo, hipofléxido muy variable de muy corto a completo, y protocónido fuerte.
- c) *L. granatensis*: Perfil subcuadrado, lóbulo anterior muy desarrollado, anterofléxido también muy desarrollado —menos en *L. granatensis solisi* PALACIOS (en prensa) en la que puede estar ausente— hipofléxido muy constan-

te y liso, parafléxico esbozado con frecuencia y a veces en forma de sinclinal más o menos profundo o como parafosétida, y protocónido fuerte.

- d) *L. timidus*: Perfil subcuadrado, lóbulo anterior moderado, anterofléxico constante y profundo, hipofléxico constante y liso. entocónido anguloso, y y protocónido débil.

B) DISCUSIÓN SOBRE LA MORFOLOGÍA DEL P₃

El extenso trabajo de HIBBARD (1963) es uno de los más importantes sobre la morfología del P₃ en Lagomorfos. En él se comparan varias liebres - *L. americanus*, *L. californicus* y *L. townsendii*- con los géneros *Nekrolagus*, *Sylvilagus* y otros, obteniéndose un porcentaje de carencia de anterofléxicos del 1,13 % en *L. americanus*, 0,29 % en *L. californicus*, 1,67 % en *Sylvilagus bachmani*, y 2,80 % en *Nekrolagus*, siendo constante en las demás especies de *Sylvilagus* y en *L. townsendii*.

Por otro lado, en su estudio del hipofléxico, HIBBARD encontró que los ejemplares de *Nekrolagus progressus* presentan muy frecuentemente una mesofosétida que él interpreta como derivada del mesofléxico (sinclinal lingual situado frente al hipofléxico, presente en *Alilepus* y en los jóvenes *Nekrolagus*). Esta mesofosétida llega a fusionar con el hipofléxico, formándose un único sinclinal típico de *Lepus*, *Sylvilagus*, *Caprolagus* y *Oryctolagus*.

En opinión de HIBBARD: dado que todos los casos intermedios existen en *Nekrolagus*, este Lepórido sería el antecesor de los cuatro géneros con hipoflexo único (siempre que no se tratase de un carácter convergente, lo cual parece ser el caso).

La presencia de mesofosétida como resto ancestral sería una prueba del origen nekrolagino de estos taxones. HIBBARD la encuentra en un 0,83-1,78 % de *Sylvilagus*, 0,19 % de *L. americanus*, 1,15 % de *L. californicus* y 5,88 % de *Oryctolagus*. En el material español estudiado no hemos encontrado este carácter, que ciertamente es relativamente frecuente en *Oryctolagus*. ANGERMANN (1966) señala la presencia de mesofosétida típica en un 1,12 % de *L. europaeus*, 4,6 % de *L. capensis* (*L. granatensis?*) y 0,84 % de *L. timidus*.

El hipofléxico completo que divide al P₃ totalmente, es interpretado por HIBBARD como un carácter pedomórfico o neoténico, y señala un 0,56 % de este morfotipo en *Nekrolagus*, 0,30-1,6 % en *Sylvilagus* y 1,15-1,53 % en las *Lepus* norteamericanas. ANGERMANN indica un porcentaje de 0,84 % de *L. europaeus* con este morfotipo, lo que coincide con nuestros resultados; este carácter no ha sido encontrado en los adultos de los demás Lepóridos europeos.

La rizadura del esmalte del hipoflexo no ha sido estudiada por HIBBARD; ANGERMANN señala dos morfotipos (rizadura posterior y rizadura del borde anterior) cuyos valores no coinciden con los nuestros. Ella obtiene 1,12 % de *L. europaeus* y 3 % de *L. capensis* con rizadura posterior, y 3,39 % de *L. europaeus* y 29,2 % de *L. capensis* con rizadura anterior. Según nuestros resultados *L. granatensis* no posee apenas morfotipos rizados. Las observaciones de ambos coinciden en señalar hipofléxidos generalmente lisos en *L. timidus*

HIBBARD ha controlado también la presencia de parafléxido (anterointernal reentrant angle), pero no señala la parafosétidas, aunque dibuja algunas. Según él, el parafléxido existe en el 46 % de *Nekrolagus*, en el 8-18 % de *Sylvilagus* y en el 1,5-6,3 % de las *Lepus* norteamericanas. Como ya hemos indicado esta estructura se presenta con alta frecuencia en *L. granatensis*, mientras que no ha sido hallada en ningún ejemplar de las otras dos especies españolas estudiadas. Sorprendentemente ANGERMANN encuentra parafléxidos o parafosétidas en un 27 % de *L. europaeus* y en sólo un 4 % de *L. capensis* más un 3,4 % de *L. timidus* y 5,7 % de *L. whytei*. Estos datos son difícilmente interpretables, ya que esta autora no señala ni la procedencia del material estudiado ni el criterio utilizado para la diferenciación de *L. europaeus* y *L. capensis* (esta última especie incluye a *L. granatensis* según el criterio de ELLERMAN y MORRISON SCOTT, 1951).

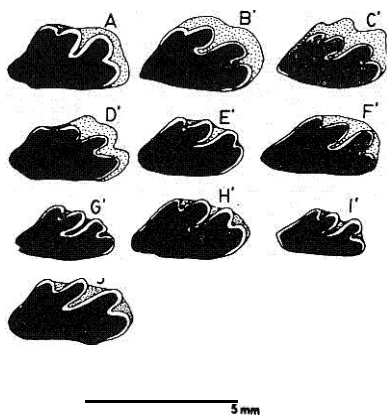


Fig. 6.1. Morfotipos de P2 de *L. granatensis*. A) col. A 7412171, Mte. Castelo (La Coaña); B') col. A 7412171, Mte. Xalo; C) col. A. 7412173, Mte. Xalo; D') col. A. 7612051, Vilar de Donís (Lugo); E) col. A. 7511111, Piedrafitelas, Fonsagrada (Lugo); Fj col. A. 7511191, Forniellas, Allande (Oviedo); G') col. A. 7610213, Langre, Berlanga del Bierzo (León); H') col. A. 7611011, Salinas de Pisuerga (Palencia); I') col. A 7405301, Quintanaloma de Sedano (Burgos); J) col. A 7010291, Pradejón

C) MORFOLOGÍA DEL P² (segundo premolar superior)

Este diente es de morfología más compleja que los demás molariformes superiores. Su modelo básico es muy constante dentro de los Lagomorfos. Tiene aspecto comprimido, subrectangular, y está hendido por tres sinclinales: uno lingual (hipoflexo) y dos mesiales (paraflexo el más interno y mesoflexo el más externo y débil). Ocasionalmente puede existir un cuarto sinclinal externo, apenas esbozado (metaflexo).

En el P² de los Lepóridos se pueden distinguir además dos hiperconos linguales (mesial y distal), un lagicono central (en posición anterior) y un lóbulo labial (postcono+postestilo) al que definimos como postlóbulo.

En las Figs. 6, 7, 8 y 9 se ofrecen los morfotipos de P² de las especies estudiadas. La variabilidad de este modelo dentario se localiza en cuatro caracteres principales:

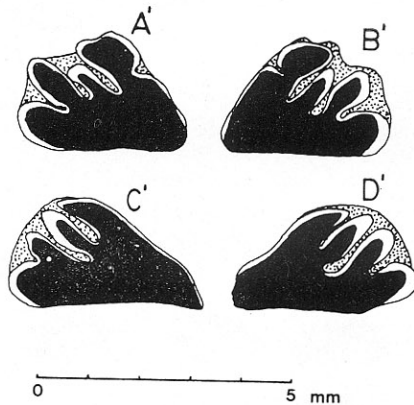


Figura 6.2.— P² del holotipo y paratipo de *L. granatensis solisi*.

A' B'—Holotipo (col. A. 7701181).

C' D'—Paratipo col. A. 7701182).

- 1.—Profundidad del mesoflexo.— Se distinguen convencionalmente cuatro estados:
 0. Mesoflexo ausente (por ej. fig. 7 M').
 1. Mesoflexo débil o muy débil.— Cuando aparece esbozado por una ligera escotadura (por ej. fig. 7 A').
 2. Mesoflexo normal.— Entrante relleno de cemento netamente definido, pero mucho menor que el paraflexo (por ej. fig. 6.1 B').
 3. Mesoflexo fuerte.— Sinclinal profundo similar o ligeramente menor que el paraflexo (por ej. fig. 7 C' y fig. 7 L').
- 2.—Profundidad del hipoflexo.— Este sinclinal puede presentar también cuatro estados:
 0. Ausente (por ej. fig. 7 A').

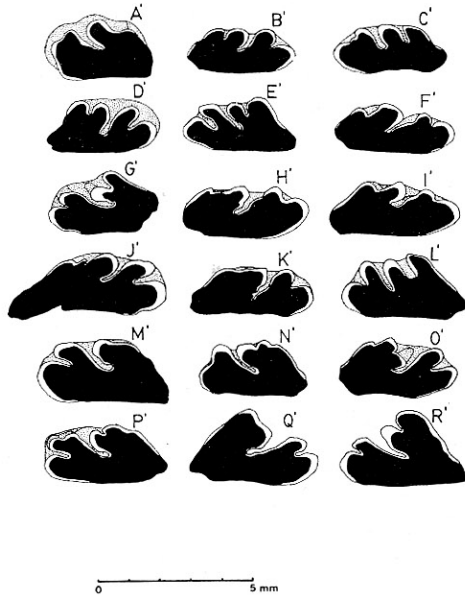


Fig. 7. Morfotipos de P² de *L. eurcypaeus*. A') col. A. 730103002, Cangas de Onís (Oviedo); B') col. A. 7212081, Alba de los Cardaños (Palencia); C') Col. A. 7212081, Alba de los Cardaños; D') col. A. 7610302, Salinas de Pisuerga (Palencia); E') col. A. 7610302, Salinas de Pisuerga; F') col. A. 7011001, Pto. de Palombrera (Santander); G') col. A. 7008131, Valle de Cabuérniga (Santander); H') col. A. 7008131, Campoo de Suso (Santander); I') col. A. 7312231, Polientes (Santander); J') col. A. 7501261, Puente dei (Burgos); K') col. A. 7601281, Elizondo (Navarra); L') col. A. 7611074, San Martín de Unx (Navarra); M') col. A. 7301073, Monte Oroel, Jaca (Huesca); N') col. A. 7608111, Castelló de Farfaña (Lérida); O') col. A. 7608072, Llardecáns (Lérida); P') col. A. 7608072, Llardecans; Q') col. A. 7411213 Sarreal.

1. Débil.— Escotadura ligera (por ej. fig. 7 H' y fig. 8 M').
 2. Normal.— Sinclinal marcado, aunque mucho menor que el paraflexo (por ej. fig. 6.1 C').
 3. Fuerte.— Sinclinal profundo, similar o sólo algo menor que el paraflexo (por ej. fig. 6.1 J').
- 3.—Tamaño del lagicón.— Pueden distinguirse tres estados:
1. Débil.— Menor que el hipercono mesial (por ej. fig. 6.1 A').
 2. Normal.— Igual que el hipercono mesial (por ej. fig. 6.1 D').
 3. Fuerte.— Mayor que el hipercono mesial (por ej. fig. 6.1 E').
- 4.—Profundidad del paraflexo.— Este sinclinal está siempre presente, y puede ser:
1. Débil.— Penetra sólo 1/3 o menos de la longitud del diente (por ej. fig. 7 I').
 2. Normal.— Penetra hasta la mitad aproximadamente de la longitud del diente (por ej. fig. 6.1 H').
 3. Fuerte.— Penetra más profundo (por ej. fig. 7 K').

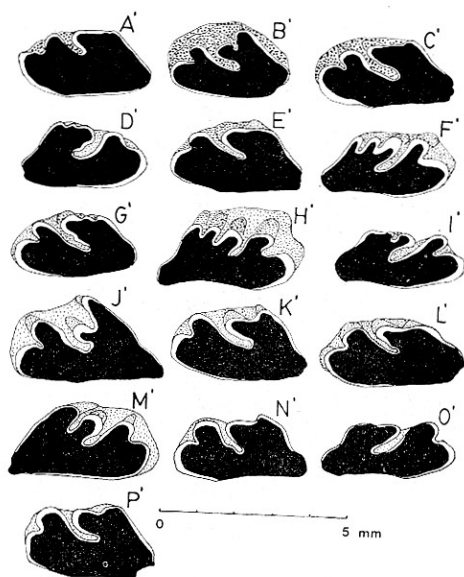


Fig. 8. Morfotipos de P² de *L. castroviejo*. A') col. A. 7512101, Piornedo de Donís (Lugo); B') col. A. 7610221, Piornedo de Donís; C') col. A. 7707181, Collado de Valdeprado (León-Oviedo); D') col. A. 7707181, Collado de Valdeprado; E') col. A. 7511161, Cerredo (Oviedo); F') col. A. 7511163, Cerredo; G') col. A. 7511162, Cerredo; H') col. A. 7412291, Caboalles de Arriba (León); I') col. A. 76107702001, Villablino (León); J') col. A. 761221, Villablino! K') col. A. 7610281, Pto. de San Isidro (Oviedo); L') col. A. 7610282, Isoba (León); M') col. A. 7611271, Vegacarneja (León); N') col. A. 7311251, Riaño (León); O') col. A. 7611141, Riaño; P') Col. A. 7411211, S.^a de Peña Labra (Santander-Palencia).

Cuadro 2

Porcentajes de algunos caracteres del P² en el material estudiado.

		L. c	L. e	L. g	L. t
Mesoflexo	Ausente	22,5	7,8	0	10
	Débil	42,5	47,3	18,5	20
	Normal	35	31,8	71	70
	Fuerte	0	13,1	10,5	0
Paraflexo	Débil	30,7	73,8	53,8	60
	Normal	59	26,2	46,2	30
	Fuerte	10,3	0	0	10
Hipoflexo	Ausente	0	5,2	0	0
	Débil	82,5	23,2	0	30
	Normal	17,5	60,5	42,5	70
	Fuerte	0	11,1	57,5	0
Lagicono	Débil	35	18,7	15,8	50
	Normal	47,5	37,4	47,4	20
	Fuerte	17,5	43,9	36,8	30
n.º		40	38	40	10

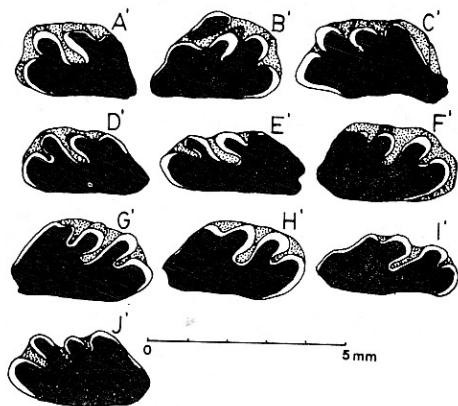


Fig. 9. Morfortipos de P² de *L. timidus*. A') ZIUB 1433 Tauern (Alemania); B') ZSM 1954 Hinterstein Allgan (Alemania); C') ZSM 1955/155 Forstmstr. Prager (Alemania); D') ZSM 1964/66 Kreuth (Alemania); E') BM 7.8.7.1. Dumfrieshire (Escocia); F') AU 154, Corgarff (Escocia); G') AU 205 Aberdeenshire (Escocia); H') AU 206, Huntly (Escocia); I') AU 300 Aberdeenshire; J') BM 1939/2391, Pointy Pass (Irlanda).

Los porcentajes de estos caracteres en cada especie se expresan en el cuadro 2. Puede observarse que ninguno de los morfortipos es exclusivo de una especie en particular, pero que existen diferencias significativas en sus frecuencias.

L. granatensis tiene escasa variabilidad frente a una variabilidad máxima de *L. europaeus*. Comparativamente *L. castroviejo* y *L. timidus* se parecen en la gran profundidad del paraflexo y en la debilidad del mesoflexo, hipoflexo y lagicono. Recíprocamente *L. europaeus* y *L. granatensis* presentan paraflexos más débiles y las restantes estructuras más desarrolladas. El hipoflexo es la única estructura ausente en ciertos ejemplares de *L. europaeus*, mientras que existe de forma constante en las demás especies; es característica su debilidad en *L. castroviejo*.

Aparte de la variabilidad de estos 4 caracteres, hemos tipificado otros que aparecen de manera más irregular y que pueden calificarse de anómalos:

1.—Mesoflexo doble.— Aparición de un sinclinal suplementario, de idéntico desarrollo y paralelo al mesoflexo, situado entre éste y el esbozo del metaflexo (por ej. fig. 7 J' y O'; fig. 8 D', F' y H'). La importancia de esta estructura se aprecia en los porcentajes de frecuencia: *L. castroviejo* (21,7 %, 23 ejemplares), *L. europaeus* (8,4 %, 72 ejemplares), *L. granatensis* (2,3 %, 86 ejemplares). La diferencia observada no es significativa entre *L. granatensis* y *L. europaeus*, pero sí entre *L. castroviejo* y las otras dos.

El origen y significación de esta estructura son problemáticos. Morfológicamente parece anunciarse en la débil rizadura que presenta el mesoflexo de 2 ejemplares de *L. timidus* (fig. 9 F' y G'), y podría interpretarse como un carácter de neoformación o derivado. En algunos casos (por ej. fig. 7 O' y P') la cúspide anterior resultante entre ambos sinclinales aparece muy desarrollada, hasta llegar a hacerse dominante (fig. 7 G', Q' y R'), y borrar el mesoflexo suplementario. En otros casos es muy pequeña (fig. 7 J' y fig. 8 D' y G') existiendo todos los casos intermedios (fig. 8 F' y H').

En un ejemplar de *L. granatensis* (fig. 6.1 B') esta cúspide anterior llega a aislarse por completo, con lo que el mesoflexo vuelve a ser normal. En la subespecie *L. granatensis solisi* existen dos pasos intermedios de este proceso: cúspide anterior muy desarrollada hasta cubrir al lagicono, y cúspide anterior casi aislada por un sinclinal transversal (fig. 6.2 C', D' y A', B', respectivamente).

2.—Sinclinales rizados.— Como señalamos en el caso del P₃, este tipo de anomalía suele presentarse, en opinión de muchos autores, como un carácter de importancia sistemática, pero en realidad, tanto en la serie dentaria global como en cada sinclinal, la rizadura del esmalte es altamente variable. Sin embargo, en el estudio del P² hemos hallado una diferencia significativa en la frecuencia y localización de estas rizaduras. El hipoflexo no está nunca rizado. El mesoflexo sólo aparece rizado en *L. timidus* (20 %, 10 ejemplares) y nunca en las especies españolas. Estas, por el contrario, presentan el paraflexo rizado con proporciones significativamente diferente: *L. castroviejoii* (25 %, 40 ejemplares), *L. europaeus* (7,8 %, 38 ejemplares) y *L. granatensis* (2,5 %, 40 ejemplares). Los pocos ejemplares estudiados de *L. timidus* no permiten asegurar que este carácter esté ausente en ella.

En resumen, podemos indicar los principales caracteres de la morfología del P² en las especies europeas del género *Lepus*:

- *L. castroviejoii*: presenta extrema debilidad del hipoflexo y del mesoflexo y tiene el paraflexo profundo y a menudo rizado.
- *L. granatensis*: tiene morfología muy constante, presentando hipoflexo y mesoflexo muy profundos y sinclinales lisos.
- *L. europaeus*: es la forma más variable, y se caracteriza por tener el lagicono muy desarrollado y sinclinales profundos.
- L. timidus*: tiene frecuentemente el hipercono mesial desarrollado y el mesoflexo rizado.

Este último carácter mencionado en *L. timidus* parece insinuar la aparición del mesoflexo doble —cúspide anterior presente en distintos grados en las tres especies españolas. Este carácter compartido y derivado podría indicar un origen común de las 4 especies europeas. Esta hipótesis no puede todavía verificarse con la ayuda de los demás caracteres, dado que se desconoce la polaridad de los distintos morfotipos.

D) DISCUSIÓN SOBRE LA MORFOLOGÍA DEL P²

La variabilidad de los caracteres estudiados de este premolar se reparte diferentemente en las especies en cuestión. Como resultado principal podemos señalar, por tanto, la posibilidad de reconocer cada especie por su distinción, si poseemos un lote suficientemente representativo de piezas, lo cual es de gran importancia en Paleontología.

KOBY (1959) señala algunos caracteres sobre el P² para distinguir *L. europaeus* de *L. timidus*: ángulo lingual más agudo y contorno más rectangular y ensanchado (señalado también por MILLER (1912), en la primera especie). Aunque algunos ejemplares presentan los caracteres contrarios, en general esta diferenciación puede ser útil. La proporción entre ambos hiperconos (mesial y distal) parece distinguir mejor a *L. timidus* de las liebres españolas. En un 20 % de los ejemplares de *L. timidus*, el hipercono mesial es mayor que el distal, lo que sucede sólo en un 5,6 % de *L. europaeus*, un 3 % de *L. granatensis*, y en ningún caso en *L. castroviejoii*. Al contrario el hipercono distal domina ampliamente sobre el mesial en todas las liebres españolas: este es el caso en un 69,4 % de *L. europaeus*, 87 % de *L. granatensis* y 97,5 % de *L. castroviejoii*, frente a un 40 % de *L. timidus*. En el resto de los casos ambos hiperconos parecen iguales.

Los dos ejemplares de *L. granatensis solisi* muestran una constancia en el desarrollo de la cúspide anterior, que los distingue perfectamente de los de las otras poblaciones de su misma especie de la Península. La aparición de esta cúspide presenta una serie de etapas repartidas en todas las especies de manera irregular: *L. castroviejoii* presenta con una frecuencia muy alta los estadios precoces de desarrollo cuyo precursor sería el mesoflexo rizado de *L. timidus*; *L. europaeus*, siempre con una gran variabilidad, presenta estadios muy avanzados de desarrollo; y *L. granatensis* muestra estadios extremos, de todo o nada, con cierta asimetría e irregularidad en su aparición, a excepción de *L. granatensis solisi*.

E) ORIGEN DEL MODELO DENTARIO DE *Lepus*

En la hipótesis de un origen común de *L. castroviejoii*, *L. timidus*, *L. granatensis* y *L. europaeus*, estas dos últimas son las más próximas en base a su morfología dentaria (número de caracteres derivados compartidos). Las otras

dos especies no pueden aún relacionarse entre sí ni con el grupo hermano, por la causa mencionada anteriormente (por ejemplo, no podemos saber si la frecuente ausencia de anterofléxido en P_3 de *L. castroviejoi* es un carácter primitivo, ancestral o derivado, por pérdida secundaria).

El antepasado común hipotético de este grupo sería un Lepórido con hipoflexo y paraflexo muy reducidos en P^2 , y con mesofoseta, parafléxido y sin anterofléxido en P_3 . El género *Nekrolagus* cumple estas condiciones, pero todos estos caracteres pueden estar sujetos a convergencia. En todo caso la mesofoseta por sí sola no puede indicarnos esta filogenia como pretende HIBBARD (1963), pues numerosos géneros la poseen además de *Nekrolagus* (por ej. *Trischizolagus*, "*Caprolagus*" *brachipus*, *Hypolagus*, *Serengetilagus*, etc.).

AGRADECIMIENTOS

Los autores quedan muy reconocidos al Prof. J. A. Valverde y al Dr. J. Castroviejo de la Estación Biológica de Doñana, al Prof. E. Ortiz del Museo Nacional de Ciencias Naturales, al Dr. J. A. Vericad y al Prof. E. Balcells del Centro Pirenaico de Biología Experimental, y al Prof. F. Español del Museo de Zoología de Barcelona por las facilidades prestadas para la consulta del material de sus Centros.

Igualmente agradecen al Prof. J. Niethammer del Zoologisches Institut Universität Bonn, al Dr. R. S. Thorpe y al Prof. G. M. Dunnet del Department of Zoology-Aberdeen University, al Dr. P. D. Jenkins del British Museum (Natural History), y al Dr. G. Heidemann del Zoologisches Staatsammlung München por el envío para este estudio de ciertos ejemplares de sus colecciones.

Ambos autores se han beneficiado durante la última etapa del trabajo de becas del C.S.I.C. y uno de ellos (F.P.) ha dispuesto para la recolección de ejemplares de una autorización de caza con fines científicos facilitada por el ICONA.

RESUMEN

Se ha realizado un estudio sobre la morfología dentaria de las tres especies de liebre existentes en la Península Ibérica (*Lepus granatensis* ROSENHAUER, 1856, *L. europaeus* PALLAS, 1778, y *L. castroviejoi* PALACIOS, 1976. Para él se han examinado los premolares anteriores (P_3 y P^2) de 665 ejemplares (463 *L. granatensis*, 156 *L. europaeus* y 46 *L. castroviejoi*). Con fines comparativos se han estudiado también 10 *L. timidus* LINNE, 1758, de los Alpes, Escocia e Irlanda y 12 *L. europaeus* de Europa Central.

Los resultados obtenidos muestran que cada especie se ajusta a un patrón de caracteres propio:

— *L. castroviejoi*: P_3 — Perfil redondeado, lóbulo anterior moderado, anterofléxido au-

sente o muy débil, protofléxico muy abierto u obtuso, hipocónido frecuentemente rizado y protocónido débil en relación al hipocónido; P²—Extrema debilidad del hipoflexo y del mesoflexo, y parafléxico profundo, a menudo rizado.

- *L. europaeus*: P₃ — Perfil ensanchado, hipocónido fuertemente protuberante, lóbulo anterior muy reducido, anterofléxico muy constante y poco profundo, hipofléxico muy variable, de muy corto a completo, y protocónido fuerte; P²—Contorno variable, lagicono muy desarrollado y sinclinales lisos.
- *L. granatensis*: P₃ — Perfil subcuadrado, lóbulo anterior muy desarrollado, anterofléxico también muy desarrollado (excepto *L. granatensis solisi* en la que puede estar ausente), hipofléxico muy constante y liso, parafléxico esbozado con frecuencia y a veces en forma de sinclinal más o menos profundo, o como parafosétida, y protocónido fuerte; P²—Morfología constante, hipoflexo y mesoflexo muy profundos y sinclinales lisos.
- *L. timidus*: P₃ — Perfil subcuadrado, lóbulo anterior moderado, anterofléxico constante y profundo, hipofléxico constante y liso, entocónido anguloso y protocónido débil; P²—Hipercono mesial frecuentemente desarrollado y mesoflexo rizado.

Por lo tanto existe la posibilidad de reconocer a cada especie por su dentición, circunstancia de gran interés paleontológico y que sirve para comprobar la identidad específica distinta de los 4 taxones estudiados, puesta de manifiesto en trabajos anteriores.

Se supone que el antepasado común de este grupo ha de ser un Lepórido con hipoflexo y sin anterofléxico en P₃, condiciones que cumple la especie *Nekrolagus progressus* HIBBARD, 1939, aunque todos estos caracteres pueden estar sujetos a convergencia.

SUMMARY

A study has been made of the dental morphology of the three species of hare found in the Iberian Peninsula (*Lepus granatensis* ROSENHAUER, 1856, *L. europaeus* PALLAS, 1778, and *L. castroviejoii* PALACIOS, 1976). To do so the anterior premolars (P₃ and P²) of 665 specimens were examined (463 *L. granatensis*, 156 *L. europaeus* and 46 *L. castroviejoii*).

For comparison, 10 *L. timidus* LINNE, 1758, from the Alps, Scotland and Ireland,

The results obtained demonstrated that each species has its own pattern of characters:

- *L. castroviejoii*: P₃—Rounded profile, moderate anterior lobe, anteroflexid lacking or weakly defined, protoflexid very open or obtuse, hypoconid frequently fluted and protoconid weak in relation to the hypoconid; P²—Hypoeflexus and mesoflexus very weak, and deep, frequently fluted paraeflexus.
- *L. europaeus*: P₃—Ample profile, strongly protuberated hypoconid, very small anterior lobe, anteroflexid constant and not deep, hypoflexid varies from very short to complete, and strong protoconid; P²—variable contour, well developed lagicone and smooth sinclinals.
- *L. granatensis*: P₃—Squared profile, anterior lobe well developed, anteroflexid also well developed (except for *L. granatensis solisi* where it may be lacking), hypoflexid

constant and smooth, paraflexid frequently weak occasionally taking the form of a more or less deep sinclinal or parafoetid, and strong protoconid; P²—constant morphology, hipoflexus and mesoflexus very deep and sinclinals smooth.

- *L. timidus*: P₃—Squared profile, moderate anterior lobe, anteroflexid constant and deep, hipoflexid constant and smooth, angular entoconid and weak protoconid; P²—Frequently presents a well developed mesial hipercone and fluted mesoflexus.

From the above, it is clear that each species can be identified by its dentition, a circumstance of great paleontological interest. The differences in dentition confirm the distinct indentivity of the 4 taxa studied in this and earlier papers.

It is assumed that the common ancestor to this group must have been a Leporid with very small hypoflexus and paraflexus in P² and with mesofosetid, paraflexid and no anteroflexid in P₃. These conditions are fulfilled by the species *Nekrolagus progressus* HIBBARD, 1939, although all of these characters may be subject to convergence.

BIBLIOGRAFÍA

- ANGERMANN, R. (1966): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lepus* (Lagomorpha, Leporidae). I. Abgrenzung der Gattung *Lepus*. *Mitt. Zool. Mus., Berlin*, 42: 127-144.
- DICE, L. R. (1929): The phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus. *J. Mamm.*, 10, 4: 340-344.
- ELLERMAN, J. R. y T. C. S. MORRISON SCOTT. (1951): *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals (1758-1946)*. Brit. Mus. Londres, 419-443.
- FORSYTH MAJOR, C. I. (1899): On fossil and recent Lagomorpha. *Trans. Linn. Soc. London*, pp. 433-520.
- GUREEV, A. A. (1964): *Zaitzeobraznye* (Lagomorpha). *Fauna SSSR, Mammalia*, 3, 10. Akad. Nauk. SSSR, Zoolo. Inst. new. ser. 87: 1-276.
- HIBBARD, C. (1963): The origin of the P₃ pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oriictolagus* and *Lepus*. *J. Mamm.*, 44: 1-15.
- KOBY, F. E. (1959): Contribution au diagnostic osteologique differentiel de *Lepus timidus* L. et *Lepus europaeus* Pallas. *Verb. Naturf. Ges. Basel*, 70, 1: 19-44.
- LOPEZ, N. (1974a): Taux taxonomique d'évolution dans l'ordre des Lagomorpe (Mammalia). *Bull. Soc. Géol. France*. 16: 422- 430.
- (1974b): *Evolution de la lignée Piezodus - Prolagus* (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe suboccidentale. Thèse doctorale. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 165 pp. 18 pl.
- (1976): Lagomorpha from the Turolian of Pikerimi, Greece. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Weternsch.*, 79, 4: 235-244.
- and 12 *L. europaeus* from central Europe were also studied.
- 1977a): Nuevos Lagomorfos (Mammalia) del Neógeno y Cuaternario español. *Trab. N/Q*, 8: 7-45.
- (1977b): *Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorfos* (Mammalia) del Neógeno y Cuaternario de España. Tesis Doctoral. Fac. de Cienc. Universidad de Madrid.

- y L. THALER. (1975): Le plus ancien Lagomorphe d'Europe Occidentale. Réflexion sur la Grande Coupure. *Palaeovertebrata*, 6, 3-4: 243-251.
- MILLER, G. S. (1912): *Catalogue of the Mammals of western Europe*. British Museum. London. 495-535.
- PALACIOS, F. (1978): *Sistemática, distribución geográfica y ecología de las liebres españolas. Situación actual de sus poblaciones*. Tesis Doctoral. ETSIM. Universidad de Madrid.
- (en prensa): *Lepus granatensis solisi*, nueva subespecie de liebre de Mallorca. *Bol. Est. Centr. de Ecol.*
- y M. MEIJIDE. (1979): Distribución geográfica y habitat de las liebres en la Península Ibérica. *Naturalia Hispánica*, num. 19, pp. 1-40.
- PETTER, F. (1959): Éléments d'une révision des lièvres africains du sous-genre *Lepus*. *Mammalia*, 23: 41-68.
- (1961): Éléments d'une révision des lièvres européens et asiatiques du sous-genre *Lepus*. *Zeits. für Säug.* 26: 1-11.
- (1963): Nouveaux éléments d'une révision des lièvres africains. *Mammalia*, 27: 238-255.
- y H. GENEST (1965): Variation morphologique et répartition géographique de *Lepus capensis* dans le sud-ouest africain. *Lepus salai*=*L. capensis salai*. *Mammalia*, 29: 572-576.
- RADULESCO, C. y P. SAMSON. (1976): Contribution à la connaissance du complexe faunique de Mălusești Beresti (Pleistocène inférieur). Roumanie. I. Ord. Lagomorpha, Fam. Leporidae. *N. Sb. Geol. Palönt. Mb.* 9: 544-563.

(Recibido 21 ene. 80)

FERNANDO PALACIOS ARRIBAS
Centro de Zoología Aplicada. ICONA
Ministerio de Agricultura.
Casa de Campo. Avda. de Portugal s/n
MADRID-11 (España)

NIEVES LÓPEZ MARTÍNEZ
Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma
MADRID-34 (España)

I N D I C E

DOADRIO, I.: Descripción de un nuevo género y de una nueva especie <i>Iberocypris palaciosi</i> N. Gen. N. Sp. (pisces, Cyprinidae). <i>Description of the New Genus, New Species Iberocypris palaciosi</i>	5
GARCÍA, L., J. A. AMAT y A. SÁNCHEZ: Resultados de los censos de aves acuáticas en Andalucía Occidental durante el invierno 1978-79. <i>Results of Waterfowl Counts in Western Andalusia (SW Spain) during winter 1978-79</i>	19
DÍAZ-PANIAGUA, C.: Interacciones de las larvas de dos especies de tritones (<i>Triturus marmoratus</i> y <i>Triturus boscai</i>). <i>Feeding relations among the Larvae of Two Species of Newts (Triturus marmoratus and Triturus boscai)</i>	29
MELLADO CAMACHO, J.: Utilización del espacio en una comunidad de lacértidos del matorral mediterráneo en la Reserva Biológica de Doñana. <i>Use of Space by a Mediterranean Lizard Community</i>	41
PALACIOS ARRIBAS, F. y N. LÓPEZ MARTÍNEZ: Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). <i>Dental Morphology of the European Hares</i>	61
SORIGUER, R. C.: El conejo, <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.), en Andalucía Occidental: Parámetros corporales y curva de crecimiento. <i>Body Parameters and Growth of the Wild Rabbit, Oryctolagus cuniculus</i> (L.), in Western Andalusia	83
N O T A S.....	91