

Análisis Multivariante de la morfología dental de los Ursidos del Plio-Pleistoceno, con algunas consideraciones sobre la posición filogenética de *Ursus deningeri* Von Reichenau de Cueva Mayor (Sima de los Huesos).

Multivariate Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene Ursids, with some observations concerning the phylogenetic position of *Ursus deningeri* Von Reichenau from Cueva Mayor (Sima de los Huesos, Atapuerca).

123

Torres T.* y Cervera J.**

* Departamento de Ingeniería Geológica. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas de la Universidad Politécnica de Madrid. Ríos Rosas 21. 28003 Madrid. España.

** Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Ciudad Universitaria. 28040 Madrid. España.

Resumen:

En el presente estudio se analizan las frecuencias poblacionales de distintos morfotipos para un total de 23 caracteres dentarios en 8 poblaciones pertenecientes a 4 especies de úrsidos Plio-Pleistocenos Ibéricos. Los datos fueron sometidos a un Análisis de Componentes Principales para identificar los morfotipos más distintivos; a un análisis fenético de agrupamiento, que ha mostrado las relaciones entre las distintas poblaciones y/o especies; y a un análisis cladístico, por el método de parsimonia. Los resultados son compatibles entre sí y confirman la separación entre las líneas arctoide y espeloide. Dentro de la especie *Ursus spelaeus* destaca la singularidad de los osos del yacimiento de Troskaeta, así como el paralelismo entre las distintas poblaciones marginales (El Toll y Reguerillo). Por su parte el *Ursus deningeri* de Cueva Mayor aparece claramente separado de *Ursus spelaeus* y de la línea arctoide.

Abstract

In this paper 8 populations belonging to 4 species of Plio-Pleistocene Iberian ursids have been analyzed. The population frequencies of several different morphotypes in 23 dental characters were subjected to a Principal Component Analysis, in order to identify the most distinctive morphotypes. Then a Cluster Analysis was made, which revealed relationships between the different populations and/or species. A complementary Cladistic Analysis was made using parsimony. The results are congruent and confirm the split in two lines: the arctoid and the speloid ones. Within the *Ursus spelaeus* species the singular characteristics of the bears from the Troskaeta site appears remarkable, and also noticeable is the similarity between the different marginal populations (El Toll and Reguerillo). *Ursus deningeri* from Cueva Mayor seems to be clearly distinct from *Ursus spelaeus* and from the arctoid line.

Palabras clave:

Ursidos, Plio-Pleistoceno europeo, análisis fenético, análisis cladístico, morfología dental.

Key words:

Ursids, European Plio-Pleistocene, Phenetic analysis, Cladistic analysis, Dental morphology.

La morfología dentaria de los osos del Plioceno superior (Villafranchiense inferior) y Pleistoceno ha sido objeto de numerosas consideraciones y estudios, que componen un cuerpo bibliográfico monumental. En ocasiones, el intento de fijar las características morfológicas de las distintas especies llevó a numerosos autores a la definición de “morfologías tipo”, que en la mayor parte de los casos quedaban invalidadas ante la enorme variabilidad morfológica de los dientes de oso, en especial de los del grupo espeloide: *Ursus deningeri* Von Reichenau y *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth. Podrían servir como ejemplo las láminas de la monografía de Abel y Kirle (1931) sobre el yacimiento de Mixnitz. Aunque la variabilidad no es tan elevada en los osos etrusco-arctoides: *Ursus etruscus* G. Cuvier y *Ursus arctos* Linneo, también en ellos se evidencia una dispersión morfológica que no se detecta en ningún otro carnívoro.

La primera cuantificación de la morfología dentaria de los úrsidos aparece en los trabajos de Musil (1959), en cuya filosofía se inspiran los subsiguientes de Torres (1984, 1988). Recientemente Rabeder (1983) y Rabeder y Tsoukala (1990) han publicado trabajos en los que correlacionan la posición cronoestratigráfica de los yacimientos de oso de las cavernas con las frecuencias de ciertos morfotipos que establecen en los cuartos premolares superiores e inferiores. La falta de coincidencia entre estos morfotipos y los existentes en la Península Ibérica impide, al menos por ahora, la aplicación crítica de este método sobre el material ibérico.

El gran auge que en los últimos años han ido tomando las herramientas taxonómicas por ordenador, así como la respetable cantidad de yacimientos bien representados, han animado a los autores a emprender este trabajo.

2 **Esquema filogenético de los osos del Pleistoceno Ibérico.**

De acuerdo con Torres (1992) (Fig. 1), los osos del Pleistoceno Ibérico en su mayor parte se pueden considerar como descendientes de un ancestro común *Ursus etruscus* G. Cuvier, ya que sólo de forma esporádica aparecen restos de un oso de caracteres muy arcaicos, *Ursus mediterraneus* Forsyth-Major, que se puede ligar a una especie cenozoica ancestral, *Ursus rusciniensis* Deperet; ésta también podría ser ancestro común del ya citado *U. etruscus*.

The dental morphology of the Upper Pliocene (lower Villafranchian) and Pleistocene bears has been the object of a large number of studies constituting an enormous bibliography. Sometimes the attempt to establish the morphological characteristics of the different species has led several authors to define morphotypes which, in most cases, have been rendered useless by the high morphological variability of the bear teeth, particularly those of the speloid group: *Ursus deningeri* Von Reichenau and *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth. The illustration plates in Abel and Kirle's monograph (1931), concerning the Mixnitz site, are a good example. Although variability is not as pronounced in the etruscoarctoid bears —*Ursus etruscus* G. Cuvier and *Ursus arctos* Linneo— they also show a higher level of morphological disparity than any other carnivore.

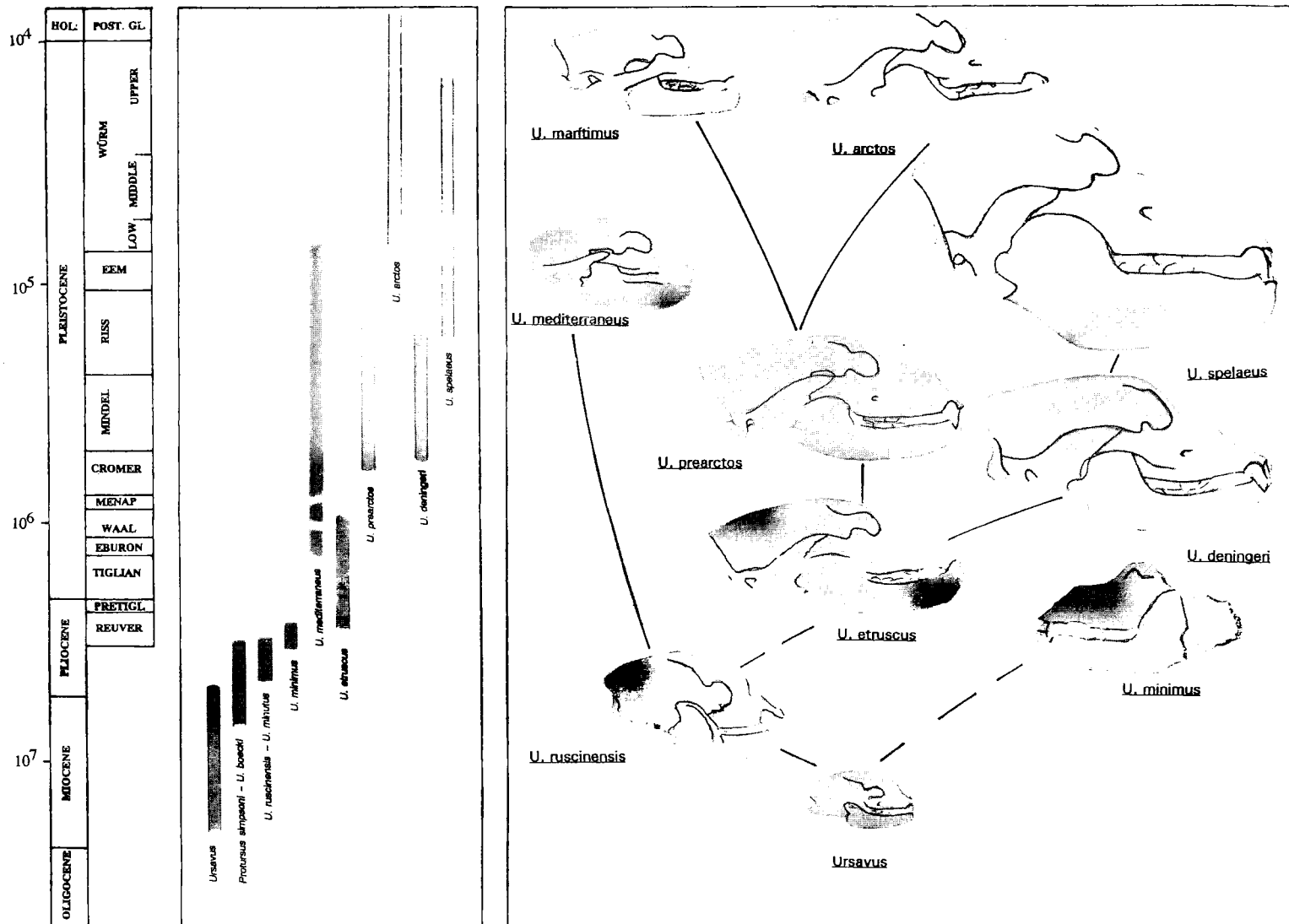
The first quantitative approach to the Ursid dental morphology was the work of Musil (1959), whose methodology inspired subsequent works by Torres (1984, 1988). Rabeder (1983) and Rabeder & Tsoukala (1990) have tried to correlate the chrono-stratigraphic position of different cave bear sites and the frequencies of morphotypes, established for the upper and lower fourth premolars. The absence of any significant coincidence between these morphotypes and those present in the Iberian Peninsula makes nowadays impossible the application of this method to the Iberian material.

The recent advances in computer-aided taxonomy and the number of well represented sites available, have encouraged us to undertake the present work.

2 **Iberian pleistocene Bears Phylogeny.**

According to Torres (1992) (Fig. 1), most of the Iberian Pleistocene bears can be considered the descent of a common ancestor, *Ursus etruscus* G. Cuvier. Another bear with archaic characters, *Ursus mediterraneus* Forsyth-Major, very scarce, can be related with a Cenozoic ancestral species, *Ursus rusciniensis* Deperet, which could itself be an ancestor of the above mentioned *Ursus etruscus*.

The common trend of all the Pleistocene bears is to beco-



Parece que la tendencia común de todos los osos del Pleistoceno es la adaptación hacia el omnivorismo, fenómeno cuyo reflejo se puede apreciar en las morfologías de la dentición y del esqueleto. *Ursus minimus* Deveze-Debouillet sería el primer representante fallido de esta evolución.

Los grandes osos pleistocenos se agrupan en dos líneas bien diferenciadas: arctoides y espeloides. Los primeros todavía retienen caracteres morfológicos y posiblemente conductas propias de carnívoros; los segundos retienen pocos caracteres carnívoros y sus pautas sociales quizá fueran distintas.

El grupo arctoide está representado por *Ursus prearctos* Boule (Cromer-Riss) y *Ursus arctos* Linneo (Würm-actual).

me omnivorous, as the dental and skeletal morphology reflects. *Ursus minimus* Deveze-Debouillet would be the first unsuccessful representative of this evolutive process.

The large Pleistocene bears can be grouped into two clearly different lineages: the arctoid and the speloid lines. The former retains morphological and, possibly, behavioural traits characteristic of carnivores; the latter presents very few carnivorous features, and their behavioural patterns were maybe different.

The arctoid group is represented by *Ursus prearctos* Boule (Cromer-Riss) and *Ursus arctos* Linneo (Würm-present).

The speloid group includes: *Ursus deningeri* Von Reiche-

- *Ursus arctos* Linneo: Muestra ibérica, Torres (1984).
- *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth: Material procedente de las siguientes localidades y excavaciones:
 - Cueva de Arrikutz (Oñate-Guipúzcoa). Excavación Torres 1975.
 - Cueva de Ekain (Deba-Guipúzcoa). Excavación Barandiarán-Altuna 1969-1975.
 - Cueva El Reguerillo (Torrelaguna-Madrid). Excavación Torres 1975-1980.
 - Cueva de El Toll (Moiá-Barcelona). Excavación Thomas-Villalta 1968.
- *Ursus spelaeus parvilatipedis* Torres.
 - Cueva de Troskaeta (Ataun-Guipúzcoa). Excavación Torres 1987-1988.
- *Ursus deningeri* Von Reichenau.
 - Cueva Mayor (Atapuerca-Burgos). Excavación Torres 1976, Aguirre 1978-79.

Para la mayoría de los yacimientos se ha contado únicamente con los datos procedentes de Torres (1984), aunque se ha reducido el número de morfotipos, agrupando aquéllos que no diferían excesivamente entre sí. Para Cueva Mayor se han añadido los datos de Ceballos (1986) y para Troskaeta se ha contado con los de Torres *et al.* (*op. cit.*). Los datos de *Ursus etruscus* proceden de Torres (1990), y los de *Ursus arctos* proceden de Torres (1984) aunque se han actualizado. No se cuenta con suficiente material de *U. prearctos*.

Se ha trabajado con las frecuencias de los morfotipos siguientes:

Cuarto premolar superior:

- P4S1: Paracono simple
- P4S2: Metacono simple
- P4S3: Deuterocono simple

Primer molar superior:

- M1S1: Parastilo grande
- M1S2: Protocono con metacónulo y duplicado
- M1S3: Metastilo bien desarrollado
- M1S4: Hipocono simple

Segundo molar superior:

- M2S1: Paracono simple
- M2S2: Protocono simple con metacónulo
- M2S3: Metacono duplicado
- M2S4: Hipocono duplicado
- M2S5: Talón corto y agudo

- *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth: material from the following sites and excavations: 127

- Arrikutz cave (Oñate-Guipúzcoa). Torres Excavation, 1975.

- Ekain cave (Deba-Guipúzcoa). Barandiarán-Altuna Excavation 1969-1975.

- Reguerillo cave (Torrelaguna-Madrid). Torres Excavation 1975-1980.

- El Toll cave (Moiá-Barcelona). Thomas-Villalta Excavation 1968.

- *Ursus spelaeus parvilatipedis* Torres.

- Troskaeta cave (Ataun-Guipúzcoa). Torres Excavation 1987-1988.

- *Ursus deningeri* Von Reichenau.

- Cueva Mayor (Atapuerca-Burgos). Torres Excavation 1976, Aguirre Excavation 1978-1979.

In most of the sites data from Torres (1984) have been only employed, although the number of morphotypes has been reduced, grouping similar ones. Data from Ceballos (1986) have been added for Cueva Mayor, and those of Torres *et al.* (*op. cit.*) for Troskaeta. *Ursus etruscus* data has been published in Torres (1990), and those for *Ursus arctos* have been updated from Torres (1984). There is not enough material available for *Ursus prearctos*, so this bear has been ignored in the present study.

We have studied the population frequencies of the following morphotypes:

Fourth Upper Premolar:

- P4S1: Single paracone
- P4S2: Single metacone
- P4S3: Single deuterocone

First Upper Molar:

- M1S1: Large parastyle
- M1S2: Protocone with metaconule, duplicated
- M1S3: Well developed metastyle
- M1S4: Single hypocone

Second Upper Molar

- M2S1: Single paracone
- M2S2: Single protocone with metaconule
- M2S3: Duplicated metacone
- M2S4: Duplicated hypocone
- M2S5: Talon, short and sharply ended

128 M2S6: Talón normal y agudo
M2S7: Talón normal y redondeado

Cuarto premolar inferior:

P4I1: Paracónido ausente
P4I2: Paracónido simple
P4I3: Paracónido complicado
P4I4: Cúspula lateral interna

Primer molar inferior:

M1I1: Paracónido "Ursavoide"
M1I2: Protocónido con cúspulas posteriores
M1I3: Hipocónido con hipoconúlido y rímulas internas grandes

Segundo molar inferior:

M2I1: Paracónido representado por dos lóbulos de esmalte
M2I2: Protocónido simple (con sin cúspulas)
M2I3: Metacónido triple
M2I4: Entocónido simple
M2I5: Entocónido doble (con alguna cúspula)
M2I6: Entocónido triple
M2I7: Hipocónido con hipoconúlido rímulas internas grandes

Tercer molar inferior:

M3I1: Perímetro circular/elíptico
M3I2: Con surco labial angosto
M3I3: Con surco labial ancho
M3I4: Con surcos labial y lingual.

Estos morfotipos han sido transformados en variables a partir de su frecuencia de aparición en cada uno de los yacimientos sometidos a estudio. Con el fin de simplificar los cálculos se han eliminado las variables complementarias, que en cada caso supondrían el aditivo hasta el 100 por 100 de frecuencia total. Con las frecuencias porcentuales de morfotipos de las piezas dentarias de cada uno de los yacimientos estudiados se confeccionó una matriz de datos que fue empleada para el análisis multivariante descrito a continuación.

Los análisis de Agrupamiento y de Componentes Principales han sido realizados con el programa "Numerical Taxonomy System" (NTSYS-pc), versión 1.50 (Rohlf, 1989). El análisis cladístico se llevó a cabo con el programa PAUP, versión 2.4.1, del Illinois Natural History Museum.

M2S6: Talon, normal and sharply ended
M2S7: Talon, normal and rounded ended

Fourth Lower Premolar

P4I1: Paraconid absent
P4I2: Single paraconid
P4I3: Complicated paraconid
P4I4: Internal lateral cusp

First Lower Molar

M1I1: "Ursavus-like" paraconid
M1I2: Protoconid with posterior cusps
M1I3: Hypoconid with hypoconulid and large internal crests

Second Lower Molar

M2I1: Paraconid duplicated
M2I2: Single protoconid (without cusplets)
M2I3: Triple metaconid
M2I4: Single entoconid
M2I5: Double entoconid (with cusp)
M2I6: Triple entoconid
M2I7: Hypoconid with hypoconulid and large internal crests

Third Lower Molar

M3I1: Circular/elliptic perimeter
M3I2: With close labial groove
M3I3: With broad labial groove
M3I4: With labial and lingual grooves

The variables consist in the frequencies of each morphotype in every one of the sites under study. In order to simplify the calculations we have left out the complementary variables, which would suppose an addition of up to 100% of the total frequency. With the percentage frequencies recorded for the morphotypes of the dental pieces we have made the data matrix that was used for the multivariate analysis as described below. The Cluster Analysis and the Principal Components Analysis were carried out using the program "Numerical Taxonomy System" (NTSYS-pc) version 1.50 (Rohlf, 1989). The cladistic analysis was made with the program PAUP version 2.4.1, from the Illinois Natural History Museum.

Se calcularon los cuatro primeros componentes principales, que explican (Tabla 1), el 84,5 por 100 de la varianza, y se analizaron las cargas de las distintas variables sobre cada uno de ellos. En la tabla sólo se han representado los valores que cargan por encima de ± 0.5 .

El análisis de componentes principales posee un especial interés, ya que permite evaluar los rasgos que separan entre sí las distintas poblaciones. Para realizarlo se calculó la matriz de correlación entre las variables, sobre la que se computaron los valores y vectores propios. Los datos originales fueron proyectados sobre estos vectores.

– El primer componente principal (Figs. 3 y 4) (abscisas), permite separar con absoluta nitidez el grupo de especies arctoides (*U. etruscus* y *U. arctos*) de las speloides (*U. spelaeus* de El Toll, Reguerillo, Ekain, Arrikruz y Troskaeta y *U. deningeri* de C. Mayor). De acuerdo con los valores de la Tabla 1, sobre el primer componente principal cargan variables relacionadas con la complejidad dentaria, sobre todo en el área del trigono/trigónido.

– El segundo componente principal (Fig. 3) (ordenadas), discrimina las poblaciones de Troskaeta y Cueva Mayor del resto. Las variables que cargan positivamente miden complejidad de la dentición superior y del M_2 . Frecuencias elevadas de las morfologías “Entocónido del M_2 simple” y “ M_3 con surco labial y lingual” caracterizan en parte a las poblaciones citadas.

– El interés mayor del tercer componente principal (Fig. 4) (ordenadas), reside en que permite analizar el interior del grupo “arctoides”, ya que separa *Ursus etruscus* de *U. arctos*. Está relacionado (Tabla 1) con variables del trigono/trigónido, así como con un estado concreto del talón del M_2 (corto-agudo, variable M2S5).

– El cuarto componente principal también separa fundamentalmente a *Ursus arctos* de *U. etruscus*, con variables relacionadas con los M_2 superior e inferior. No se ha representado gráficamente.

Si se representan los tres primeros factores de forma simultánea (Fig. 5), se puede apreciar con nitidez que:

- *U. etruscus* y *U. arctos* se sitúan en una zona claramente diferenciada, aunque separados notablemente entre sí.
- *U. deningeri* de C. Mayor se emplaza en una posición aislada, muy separada de los osos de las cavernas con características morfológicas “típicas”.

The first four principal components were calculated which, as can be seen in Table 1, explained 84.51% of the variance. We have analyzed the variable loadings on each component. The table only shows values greater than 0.5 in absolute terms.

The Principal Components Analysis enables the evaluation of which are the characters that separate the different populations. We have calculated the correlation between the variables, the Eigenvalues and Eigenvectors. The original data were projected onto the Eigenvectors, and the resulting matrix analyzed.

– The First Principal Component (Figs. 3 and 4) (abscissas), allows us to make a clear distinction between the arctoid (*U. etruscus* and *U. arctos*) and the speloid (*U. spelaeus* from El Toll, Reguerillo, Ekain, Arrikruz and Troskaeta, and *U. deningeri* from Cueva Mayor) groups. The variables with greater values in the first principal component (see Table 1) are those related with the dental complexity, mainly in the area of the trigon/trigonid.

– The Second Principal Component (Fig. 3), (ordinates), singles out the Troskaeta and Cueva Mayor populations. The variables with a positive value measure the complexity of the upper teeth and the second lower molar M_2 . The above mentioned populations are pointed out in part by high frequencies of the morphologies “ M_2 , single entoconid” and “ M_3 , with labial and lingual groove”.

– The third principal component (Fig. 4) (ordinates), is interesting mainly because it makes possible to analyze further details within the “arctoid” group, since it separates *Ursus etruscus* and *Ursus arctos*. It is related (see Table 1) with variables of the trigon/trigonid, and with high frequencies of a particular morphology in the heel of the second upper molar M_2 (short-sharply ended, variable M2S5).

– The fourth principal component (not in the graphics) separates mainly *Ursus arctos* and *Ursus etruscus*; the variables related to it are those from the second upper and lower molars M_2 .

In Fig. 5 the first three Principal Components are represented simultaneously. Is it possible to appreciate clearly that:

- *U. etruscus* and *U. arctos*, although widely separated, are located quite far from the rest.
- *U. deningeri* from Cueva Mayor occupies an isolated position, clearly separated from the true cave bears with “typical” morphological characteristics.

130 Tabla 1.—Cargas de las distintas variables en los componentes principales. Sólo se han incluido los valores por encima de ± 0.500 .

Table 1.—Weighting of the different variables on the principal components. Only absolute values greater than 0.500 have been included.

Variable	Componente Principal			
	1	2	3	4
P4S1	-0,541	0,517		
P4S2	-0,828			
P4S3				
M1S1		0,830		
M1S2	-0,535		0,494	
M1S3		-0,852		
M1S4		0,707		
M2S1	0,597	-0,647		
M2S2	0,516		0,499	-0,688
M2S3	0,784			
M2S4	0,954			
M2S5			0,939	
M2S6	-0,945			
M2S7	0,934			
P4I1	-0,967			
P4I2			-0,769	
P4I3	0,959			
P4I4	0,886			
M1I1	-0,665		0,523	
M1I2	0,819			
M1I3	0,947			
M2I1				-0,589
M2I2	-0,585	0,606		
M2I3		-0,841		
M2I4		0,831		
M2I5				0,625
M2I6				-0,600
M2I7	0,953			
M3I1	-0,947			
M3I2	0,745			
M3I3	0,760			
M3I4		0,685	-0,587	
Varianza explicada	42,88%	21,00%	11,81%	8,81%
Varianza acumulada	42,88%	63,88%	75,69%	84,51%

3. Análisis de Componentes Principales, primer componente versus segundo componente. Para corregir el efecto de proyección sobre un plano se ha calculado el árbol de distancias mínimas (Minimum Spanning Tree), cuyos valores se representan en la figura.

3. Principal Component Analysis, first component versus second component. To correct the effect of the projection onto a plane the Minimum Spanning Tree has been calculated and its values represented on the graph.

4. Análisis de Componentes Principales, primer componente versus tercer componente. Para evitar el efecto de proyección sobre un plano, se ha calculado el árbol de distancias mínimas (Minimum Spanning Tree) cuyos valores se representan en la figura.

4. Principal Component Analysis, first component versus third component. To avoid the effect caused by projection onto a plane we have calculated the Minimum Spanning Tree and its values are represented on the graph.

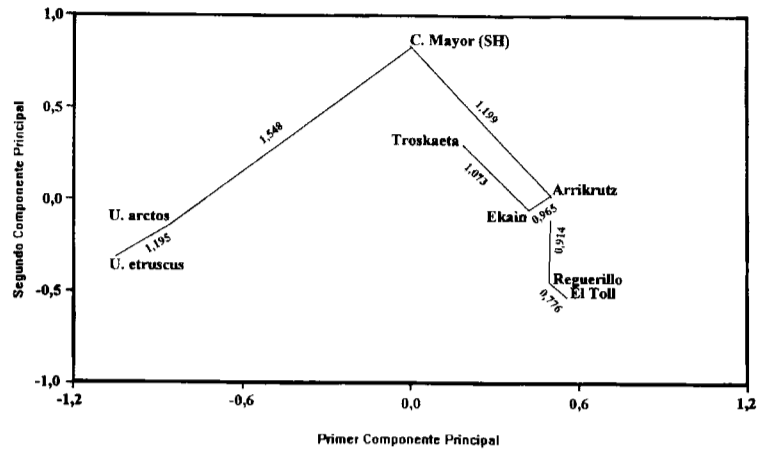
5. Análisis de Componentes Principales: Componentes Primero a Tercero.

5. Principal Component Analysis: First versus Third Component.

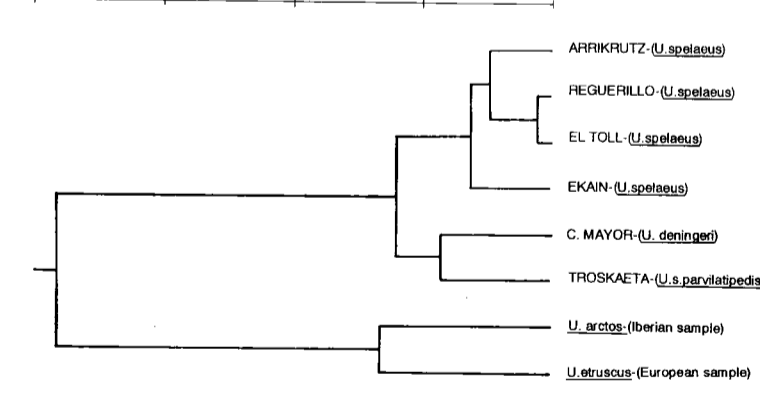
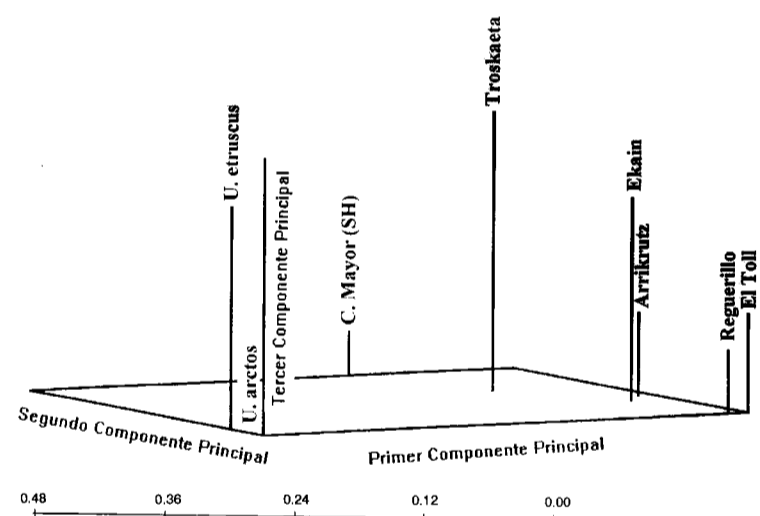
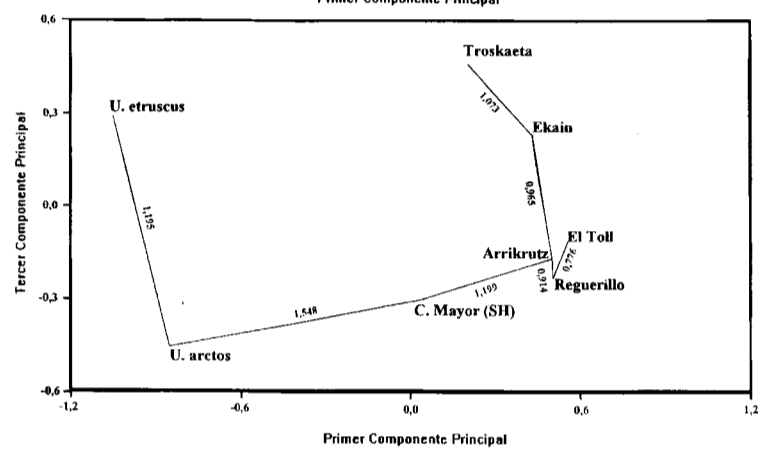
6. Dendrograma obtenido del análisis de agrupamiento.

6. Phenogram obtained from Cluster analysis.

– *U. spelaeus parvilatipedis* de Troskaeta ocupa una posición intermedia entre *U. spelaeus* y *U. deningeri*.
 – La población de *U. spelaeus* se subdivide en dos agrupaciones: El Reguerillo + El Toll y Ekain + Arrikruz.



131



– *U. spelaeus parvilatipedis* from Troskaeta cave appears in an intermediate position, between *U. spelaeus* and *U. deningeri*.
 – The *U. spelaeus* (s.e.) population is subdivided in two groups: Reguerillo + El Toll, and Ekain + Arrikruz.

5
132 **Análisis de agrupamiento.**

También se realizó un análisis de agrupamiento según el método descrito por Sokal y Sneath (1973). Las variables se estandarizaron, midiéndose a continuación la semejanza entre grupos con el coeficiente de Nei.

Sobre la matriz de semejanza se aplicó el método de agrupamiento UPGMA (Unweighted Pair-Group Method, Arithmetic Averages), obteniéndose el dendrograma de la Fig. 6. Con el fin de comprobar la adecuación del dendrograma con la estructura original de los datos se calculó el coeficiente de correlación copenética, Rohlf y Sokal (1981), obteniéndose un valor de 0.95363 (t de Mantel $t = 3.773$, $p < 0.9999$).

El análisis del dendrograma permite realizar las consideraciones siguientes:

- Existe una gran distancia entre las formas arctoides (*U. arctos* y *U. etruscus*) y las espeloides (*U. deningeri*, *U. spelaeus* y *U.s. parvilatipedis*).
- Dentro de las especies espeloides hay dos agrupaciones muy netas que separan el conjunto de poblaciones “normales” de *U. spelaeus* y la agrupación correspondiente a C. Mayor (*U. deningeri*) y Troskaeta (*U.s. parvilatipedis*); estos últimos, a su vez, separados entre sí.
- La distancia existente entre *U. etruscus* y *U. arctos* es muy notable y prácticamente equivale a la que se detecta entre *U. spelaeus* y *U. deningeri* + *U.s. parvilatipedis*.
- Dentro de la población normal de oso de las cavernas existe una gran semejanza entre las de El Reguerillo y El Toll, ambas situadas en el borde de la especie, en áreas que ecológicamente no eran especialmente favorables. Las poblaciones del Borde Cantábrico, Ekain y Arrikruz, no parecen diferir mucho entre sí.

6
Análisis complementario por el método cladístico.

Con el fin de complementar los datos obtenidos a partir del análisis de agrupamientos se realizó también un análisis cladístico, transformando las frecuencias en estados poblacionales del carácter en cuestión. A falta de grupo externo se tomó como ancestro común *U. etruscus*, aunque lo deseable sería emplear material de Ursavus.

Los resultados aparecen en la Fig. 7:

5
Cluster analysis.

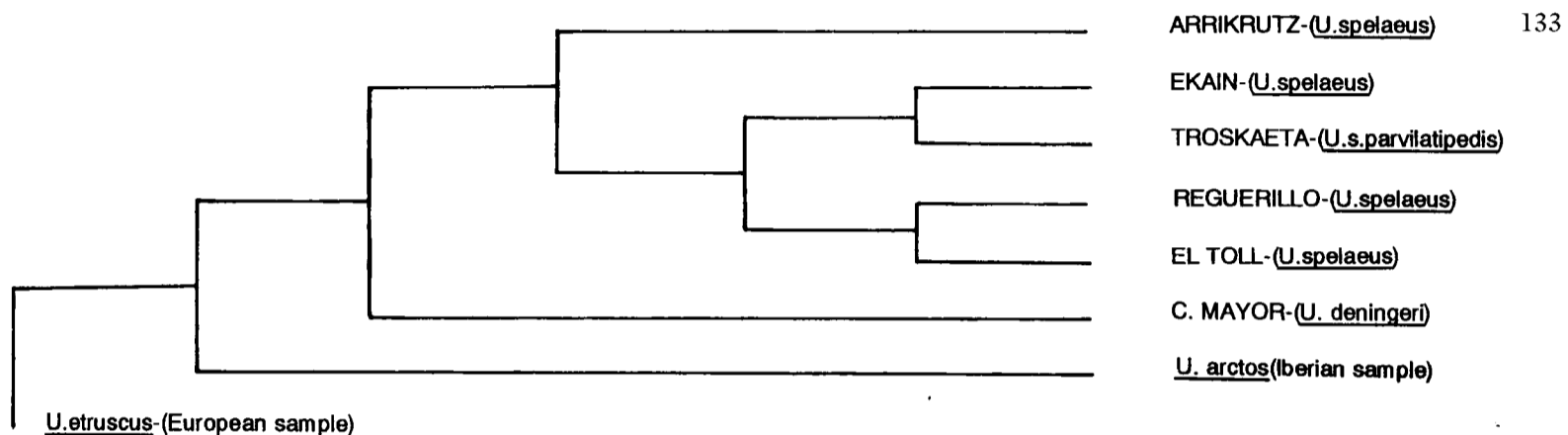
A Cluster analysis was also carried out using the method described by Sokal and Sneath (1973). The variables were first standardised, and the intergroup dissimilarity was measured using the NEI distance coefficient. The similarity matrix was treated with the algorithm UPGMA (Unweighted Pair-Group Method, Arithmetic Averages), obtaining the phenogram in Fig. 6. In order to check the consistency between the phenogram and the pattern of the original data matrix we calculated the copenetic correlation coefficient, Rohlf and Sokal (1981), which has a value of 0.95363 (t of Mantel $t = 3.773$, $p < 0.9999$).

Analysis of the phenogram leads to the following observations:

- There is a significant distance between the arctoid forms (*U. arctos* and *U. etruscus*) on one side, and the speloid group (*U. deningeri*, *U. spelaeus* and *U.s. parvilatipedis*) on the other.
- Within the speloid species there are two distinct groups; The assemblage of “normal” *Ursus spelaeus* populations, opposing the group of Cueva Mayor (*U. deningeri*) and Troskaeta (*U.s. parvilatipedis*), itself divided.
- The distance between *U. etruscus* and *U. arctos* is remarkable, and similar to the interval between *U. spelaeus* and *U. deningeri* + *U.s. parvilatipedis*.
- Within the normal cave bear population there is a notable similarity between the Reguerillo and El Toll populations, situated on the margins of the species main area, in not particularly favourable sectors. The populations from the Cantabrian area, Ekain and Arrikruz, seem to be not very dissimilar.

6
Complementary analysis by cladistic method.

To complement the data obtained from the Cluster Analysis, a cladistic analysis was carried out transforming the frequencies into population states of the character (qualitative characters). We have used *U. etruscus* as the common ancestor in the absence of an outgroup, although would be preferable to use material from Ursavus. The results of the analysis are shown in Fig. 7:



- Se vuelve a detectar la gran separación existente entre *U. etruscus* y *U. arctos*.
- *U. deningeri* de C. Mayor se separa netamente de las poblaciones de *U. spelaeus*.
- Entre El Reguerillo y El Toll se mantiene una gran semejanza; pero en este caso *U.s. parvilatipedis* de Troskaeta aparece relacionado más estrechamente con *U. spelaeus* de Ekain, mientras que *U. spelaeus* de Arrikruz se sitúa en una posición más marginal.

- Again, the large distance dividing *U. etruscus* and *U. arctos* is striking.
- *U. deningeri* from Cueva Mayor is clearly distinct from the *U. spelaeus* populations.
- There is a considerable resemblance between Reguerillo and El Toll populations. *U.s. parvilatipedis* from Troskaeta appears in this analysis more closely related to the Ekain *U. spelaeus*, while the Arrikruz cave bear adopts a marginal position.

7

Conclusiones.

El análisis multivariante s.l. se muestra como un método de gran utilidad para el estudio de las poblaciones de úrsidos. No aparecen discordancias notables entre los resultados obtenidos mediante la aplicación de métodos diferentes:

Hay una neta separación entre las especies espeloides y las arctoides.

La diferenciación *U. etruscus-U. arctos* aparece fuertemente marcada.

U. deningeri de C. Mayor aparece siempre netamente diferenciado respecto de las poblaciones “normales” de *U. spelaeus*.

U. spelaeus parvilatipedis de Troskaeta también posee características propias, aunque la cronología que le ha sido atribuida (Würm tardío s.l.) a partir del grado de evolución del postcranial (carpo y tarso en especial) debería reconsiderarse, valorando más los caracteres “arcaizantes” en la morfología dentaria, que posiblemente lleven a asignarle una antigüedad mayor.

7

Conclusions.

The multivariate analysis s.l. appears as an extremely useful method for the study of Ursid populations. We have not found any notable discrepancies between the results obtained from the application of different methods:

There is a clear separation between the speloid and the arctoid groups of species.

The differentiation between *U. etruscus* and *U. arctos* appears to be very pronounced.

Ursus deningeri from Cueva Mayor seems to be easily distinguishable from the *U. spelaeus* “normal” populations.

Ursus spelaeus parvilatipedis from Troskaeta also displays unique characteristics. There are reasons to reconsider the previously assigned chronology (late Würm s.l.), estimated in view of the derived state of the postcranial elements (specially the carpus and tarsus). The archaic characters found in the dental morphology seems to favour a possible more ancient date.

134 Hay un estrecho paralelismo en las morfologías dentarias de las poblaciones marginales de *U. spelaeus*, El Reguerillo y El Toll.

Las poblaciones de *U. spelaeus* del Borde Cantábrico de la Península Ibérica tienden a aproximarse morfológicamente.

There is a very close parallelism in the dental morphologies between the marginal *U. spelaeus* populations, Reguerillo and El Toll.

There is a trend in the *U. spelaeus* populations from the Cantabrian region of the Iberian Peninsula to have similar morphological characteristics.

8

Agradecimientos.

Los autores agradecen al Dr. J. L. Arsuaga sus comentarios y ayuda en el proceso de interpretación de los resultados. El presente trabajo ha sido financiado por el Proyecto de la D. G. I. C. Y. T. PB90-0126-C03-2 y por el Contrato CEC: F12W-CT91-0075 (ENRESA).

Marzo de 1993.

8

Acknowledgements.

The authors thank Dr. J. L. Arsuaga for his comments and assistance in the interpretation of these results. This paper has been financed by the D. G. I. C. Y. T. project PB90-0126-C03-2 and by the CEC contract F12W-CT91-0075 (ENRESA).

BIBLIOGRAFÍA

- ABEL, O. & KIRLE, G. (1931): Die Drachenhöle bei Mixnitz. *Herausgegeben vom Soeläologischen Inst. beim Minister für Land Und Forstwirtschaft*. 953 pp., 200 taf. 76 textfig.
- CEBALLOS, M. (1986): *Estudio Biométrico y Morfológico de una población de Ursus deningeri del Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca, Burgos*. Tesis de Licenciatura 153 p. (inédito).
- MUSIL, R. (1959): Der hohlenbäre aus der Höle Barová. *Acta Mus. Moraviae*, LXIV: 89-114, 10 láminas.
- RABEDER, G. & TSOUKALA, E. (1990): Morphodynamic analysis of some cave bear teeth from Petralona Cave (Chaldiki, North-Greece). *Beitr. Paläont. Österr.* 16: 103-109.
- RABEDER, G. (1983): Neuse vom Hölenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höle* 34/2: 67-85.
- ROHLF, F. J. (1989): Ntsys-pc. *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.50. Programa y manual*. Exeter Publishing, Ltd. New York.
- ROHLF, F. J. & SOKAL, R. R. (1981): Comparing numerical taxonomic studies. *Systematic Zoology*, 17: 407-412.
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A. (1963): *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco, 359 pp.
- TORRES, T., COBO, R., SALAZAR, A. (1991): La población de oso de las cavernas (*U. spelaeus parvilatipedis* n. ssp.) de Troskacta'ko Kobca (Ataun-Guipúzcoa). *Rev. Soc. Est. Vascos, Munibe*, 43: 3-85.
- TORRES, T. (1978): Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos). *Bol. geol. y Min.*, LXXXIX, II: 123-132.
- TORRES, T. (1984): *Ursidos del Pleistoceno Holoceno de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral de la U. P. de Madrid, 653 pp. 636 figs. 249 tablas.
- TORRES, T. (1988): Osos (*Mammalia, Carnivora, Ursidae*) del Pleistoceno de la Península Ibérica. *Publ. Espec. Itto. Geol y Min. de España*, 316 p. 295 figs. 137 tab.
- TORRES, T. (1990): Los restos de oso del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y el material de *U. etruscus* G. Cuvier del Villafranquiense Europeo. J. Gibert Ed. (en prensa).