

Comparación del esmalte dental de los molariformes en las liebres mexicanas

Adriana Romero-Palacios^{1,2*} y Fernando A. Cervantes²

Abstract

At this time there is no hypothesis of kinship in Mexican hares based on a comparison of the molariform tooth enamel, which represent valuable of information for systematic purposes, used to describe fossil and extant species. We describe the patterns of the enamel of five species of hares using the second and third upper premolars and third lower premolar. The enamel pattern was identified and described using a microscope and reference photographs. The enamel pattern was compared among species and informative characters were identified or recognized, in order to discriminate species. We also found that the third lower upper molar and the second upper premolar were the most useful teeth to better discriminate the species. It was found that *L. insularis* is closer to *L. californicus*, they share a simple enamel pattern, while *L. alleni* shows a complex pattern in number of folds and forms, and is more similar to *L. callotis* and *L. flavigularis*. It was concluded that these characters distinguish the pattern of tooth enamel, which generally shows little variation within the species, but more significantly among species.

Key words: dental characters, dental variability, hares, *Lepus alleni*, *L. californicus*, *L. callotis*, *L. flavigularis*, *L. insularis*, premolars.

Resumen

A la fecha no existen hipótesis de las relaciones de parentesco basadas en la comparación del esmalte dental de los molariformes en liebres mexicanas, mismos que representan elementos informativos para fines sistemáticos, con los cuales se han descrito especies fósiles y actuales. Se describieron los patrones del esmalte de las cinco especies de liebres de México utilizando los premolares superiores dos y tres e inferior tres de ejemplares adultos. Se identificó y describió la variación del esmalte a través de observaciones en el microscopio estereoscópico y fotografías de referencia. Se comparó entre las especies y se identificaron los patrones del esmalte, además de los caracteres más informativos y variables que nos pudieran ayudar a discriminar entre especies. Se encontró que los premolares más variables y que ayudan a discriminar mejor a las especies fueron el premolar tres inferior y el dos superior. También que *L. insularis* es más parecida

¹Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Liga Periférico - Insurgentes Sur 4903, Distrito Federal, México 14010. E-mail: aromero@conabio.gob.mx

²Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida Universidad 3000, Distrito Federal, México 04510. E-mail: fac@ibilogia.unam.mx

* Corresponding author

a *L. californicus* ya que presenta un patrón de esmalte dental simple, mientras que *L. alleni* presenta un patrón complejo en cuanto al número de pliegues y formas, y más parecido al complejo de *L. callotis* y *L. flavigularis*. Los caracteres del esmalte dental muestran en general, poca variación dentro de las especies, aunque es significativa entre especies.

Palabras clave: caracteres dentales, *Lepus alleni*, *L. californicus*, *L. callotis*, *L. flavigularis*, *L. insularis*, liebres, premolares, variabilidad dental.

Introducción

El género de liebres, *Lepus*, es considerado evolutivamente conservador, aunque ecológicamente representa el extremo de la especialización cursorial en el orden Lagomorpha. La diversidad de liebres en Norteamérica es mucho menor que la del género de los conejos (*Sylvilagus*) y a diferencia de éstos son más generalistas en sus hábitos. Las liebres normalmente se encuentran en áreas de menor cobertura vegetal; por lo tanto, les permite tener una mayor insolación y visibilidad en terrenos planos, además de que resisten condiciones críticas de sequía (Cervantes *et al.* 1999; ver en este volumen el artículo de Carrillo-Reyes *et al.* 2012). De acuerdo con las calibraciones del reloj molecular, la radiación evolutiva de las liebres coincide con la dominancia de los pastizales, los cuales favorecieron el desarrollo de las crías precoces y las adaptaciones cursoriales necesarias para un hábitat abierto, como el aumento del tamaño del cuerpo y las fuertes patas posteriores (Corbet 1983; Yamada *et al.* 2002).

Aunque la representación del género *Lepus* es amplia en el mundo, no ocurre así en Centroamérica ni en América del Sur, siendo *Lepus flavigularis* la especie con la distribución más sureña en el Continente Americano. Las especies presentes en México son la liebre antílope (*Lepus alleni*), la liebre de cola negra (*Lepus californicus*), la liebre torda (*Lepus callotis*), la liebre tropical (*Lepus flavigularis*) y la liebre negra (*Lepus insularis*). Las tres últimas son exclusivas de México (Romero y Velázquez 1994).

A la fecha existen diversos estudios para la identificación taxonómica de las especies de liebres, pero todos relativos a la morfología externa y las medidas convencionales, tanto del cuerpo como del cráneo. Lo mismo ocurre con los estudios filogenéticos, que además de utilizar los caracteres morfológicos, utilizan también los moleculares y genéticos (Ramírez-Silva *et al.* 2010). Hasta ahora son pocos los estudios que contemplan caracteres dentales para dichos fines, y los existentes son estudios de organismos fósiles y actuales, que además, han mostrado ser una herramienta valiosa para fines taxonómicos, aunado al bajo costo que representan.

Desde el inicio de su historia evolutiva, se estableció en los lagomorfos un patrón dental básico, que al igual que el esqueleto postcraneal, ha permanecido morfológicamente estable. En los lepóridos (conejos y liebres), los principales cambios en la morfología dental como la hipsodontia, la molarización y las raíces abiertas, fueron completados en el Mioceno Tardío. Muchas de estas modificaciones son las que conciernen a los patrones de esmalte de las superficies oclusales (Hibbard 1963; Sych y Sych 1977). Por ejemplo, la presencia o la ausencia de reentrantes, las islas de esmalte, la presencia de cemento rellenando los reentrantes, además de la extensión y el grosor de las crenulaciones o pliegues.

En la práctica general, las relaciones filogenéticas entre los lepóridos usualmente estuvieron basadas en las características del tercer premolar inferior (Dice 1929; Hibbard 1963). Por ser el premolar con más amplia variabilidad morfológica, se ha utilizado en estudios paleontológicos con especies de conejos y liebres, lo cual ha ayudado a diferenciarlos a nivel de género (Hibbard 1963). La descripción de las principales diferencias en los premolares se ha observado en los tres géneros de lepóridos presentes en México (*Lepus*, *Sylvilagus* y *Romerolagus*; Velázquez 2004).

A pesar del avance en el conocimiento de la evolución de los lagomorfos, existe aún controversia acerca de las relaciones entre las liebres mexicanas. Por un lado, algunos estudios morfológicos (Anderson y Gaunt 1962; Stoner *et al.* 2003) y moleculares (González-Cózatl 1999; Halanych *et al.* 1999; Ramírez-Silva *et al.* 2010) concuerdan con que las especies de “costado blanco”, es decir *L. alleni*, *L. callotis* y *L. flavigularis*, son especies hermanas. Por el otro lado, estudios genéticos y morfológicos proponen como especies hermanas a *L. californicus*, *L. callotis* y *L. flavigularis* (Dixon *et al.* 1983; Cervantes y Lorenzo 1997; Cervantes *et al.* 2002; Lorenzo *et al.* 2003).

La liebre negra *L. insularis* es abordada únicamente en dos estudios moleculares y se observa en una relación parafilética con *L. californicus* (González-Cózatl 1999; Ramírez-Silva *et al.* 2010). Es necesario entonces buscar un consenso que tome en cuenta tanto los estudios morfológicos como los moleculares para lograr inferencias filogenéticas más robustas (“evidencia total”; Stoner *et al.* 2003).

Una de las pruebas más usadas para identificar la filogenia de los grupos, sobre todo en fósiles, han sido los caracteres del patrón de esmalte del premolar inferior tres (P_3) y del premolar superior dos (P^2 ; Fig. 1).

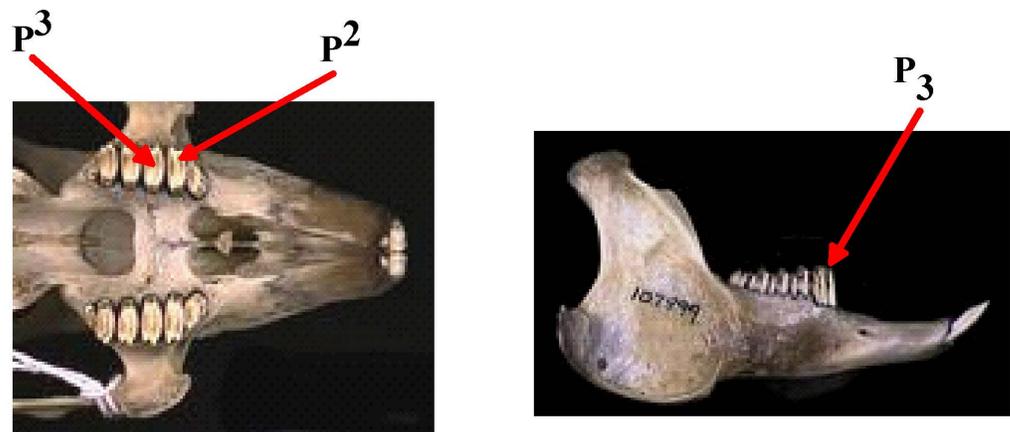


Figura 1. Ubicación de los premolares más utilizados para fines taxonómicos, P^3 = premolar superior tres, P^2 = premolar superior dos y P_3 = premolar inferior tres.

Estos criterios se consideran entre los elementos dentales informativos para propósitos taxonómicos y sistemáticos aplicables también a especies y géneros actuales (Dice 1929; Dalquest *et al.* 1989; White 1991; Suchentrunk *et al.* 2000). Debido a la difícil preservación de los cráneos completos en el registro fósil, el P_3 es probablemente el más utilizado para el estudio de la filogenia de los lagomorfos (Hibbard 1963). Las variaciones dentales importantes incluyen la presencia o ausencia de pliegues o muescas de esmalte, el grosor del esmalte, así como la forma de las ranuras y la extensión del plegamiento de la pared de esmalte principalmente (Dalquest *et al.* 1989; Fig. 2).

La variación en las superficies oclusales o masticadoras son elementos suficientes para la identificación de estas especies y ha sido usada para distinguir especies fósiles de conejos y liebres y géneros actuales (Dalquest 1979), además de que pudieran ayudar a revelar sus relaciones filogenéticas. De hecho, White (1984) argumenta que el patrón de esmalte del P^2 y del P_3 es útil para distinguir entre especies de *Lepus* y *Sylvilagus* o entre especies de *Lepus* fósiles. Sin embargo, la morfología y microanatomía de las piezas dentales han sido poco estudiadas (Dalquest *et al.* 1989), sobre todo en las liebres, pues solamente se han estudiado los detalles de las características del esmalte dental para lagomorfos mexicanos en un trabajo del género *Sylvilagus* (Ruedas 1998).

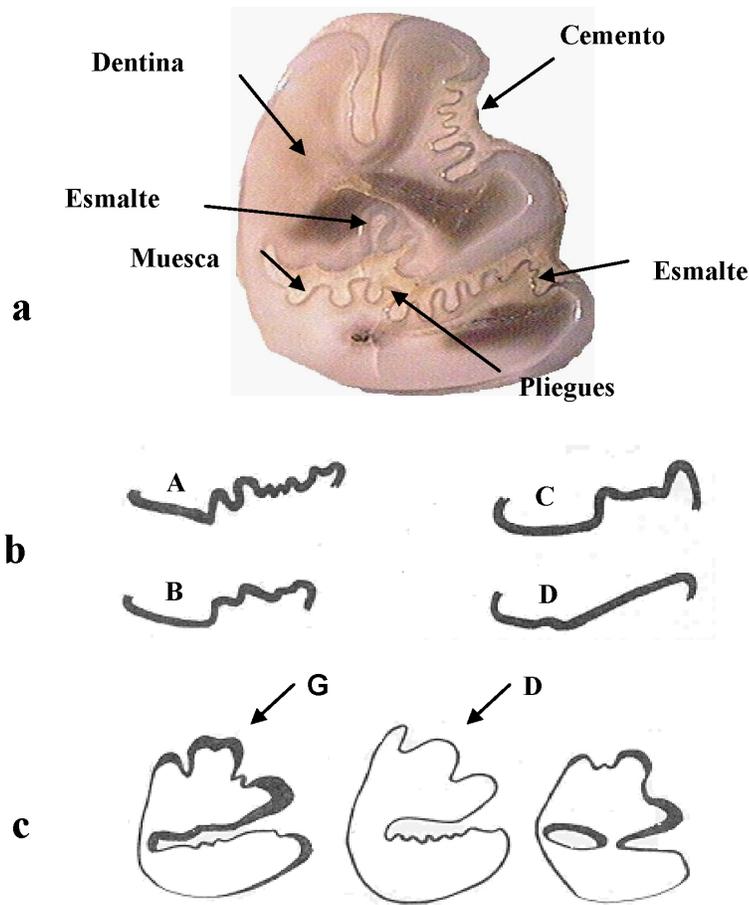


Figura 2. Características de patrones dentales: a) Composición de un premolar, b) Diferencias en los patrones de crenulación, en donde A = Fuerte, B = Moderada, C = Simple y D = Nula. c) Grosor de esmalte de las superficies oclusales, G = Grueso y D = Delgado (Dalquest *et al.* 1989).

Este trabajo, por lo tanto, pretende encontrar diferencias en los patrones de esmalte dental entre las cinco especies de liebres mexicanas. Lo que permitirá distinguir a cada una de ellas, y permitiría en un futuro brindar información acerca de sus relaciones de parentesco.

Material y Métodos

Trabajo en la colección. Se examinaron tres tipos de dientes premolares, el tercer premolar inferior (P_3) y el segundo y tercer premolar superior (P^2 y P^3) de las cinco especies de liebres de México. Todos los dientes se extrajeron del lado derecho para evitar asimetría y fueron siempre de ejemplares adultos, mismos que fueron identificados

de acuerdo con la coloración del pelaje y longitud total de los ejemplares, para conservar un grado de desgaste similar y procurando que pertenecieran a la misma localidad, para evitar diferencias en el esmalte dental por el tipo de alimentación. Se analizaron un total de 225 dientes de 75 ejemplares de las cinco especies de liebres presentes en México. Todos los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la UNAM, solamente un ejemplar de *L. alleni* pertenece al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Trabajo de laboratorio. Se extrajeron las piezas dentales de mandíbulas y maxilas de los ejemplares de colección, con la ayuda de pinzas, después de haber sido calentada con gotas de agua caliente el área de los molariformes. Las piezas dentales se limpiaron y, en el Instituto de Geología de la UNAM, se pulieron las superficies oclusales con un disco metálico de desbaste y una lija de agua fina del número 600. Posteriormente, se utilizó una lija de agua del número 1500 para difuminar el rayado en los dientes, hasta lograr una forma plana de la superficie oclusal y no tener efecto de desgaste diferencial (Dalquest *et al.* 1989). Lo anterior se realizó para una mejor observación del patrón de esmalte en las fotos de referencia. Finalmente se observaron en el microscopio estereoscópico a un aumento de 2x para premolares más grandes como el P_3 , 2.5x para el P^3 y 3x para el premolar más pequeño, el P^2 . Se obtuvieron fotos de referencia para observar las variaciones correspondientes en el programa Image-Pro Plus Versión 4.5.1 para PC.

Trabajo de gabinete. Se evaluaron 32 caracteres dentales descritos en trabajos anteriores (Ruedas 1998; Suchentrunk *et al.* 1994, 2000; Suchentrunk y Flux 1996), los cuales se muestran en el Apéndice 1, de igual manera que la nomenclatura utilizada, también propuesta por dichos autores. Además, se tomaron algunas medidas básicas de los dientes (White 1991) con una lente micrométrica en el microscopio estereoscópico, con un aumento de 5x, y se consultaron las medidas de Hulbert (1979). Lo anterior se llevó a cabo para hacer un análisis cuantitativo con las medidas asignadas a cuatro caracteres con sus estados respectivos: del pliegue reentrante mesial (PRM) y el pliegue reentrante posterior externo (PRPE) en el P_3 y del pliegue mesial lingual (PML) y pliegue mesial bucal (PMB) en el P_2 (Apéndices 1 y 2). Con lo anterior se identificaron y describieron los patrones y las variaciones del esmalte de los dientes para cada especie y se compararon entre ellas.

Resultados

Descripción de la forma de los premolares.

El P_3 se caracteriza por presentar tres reentrantes principales y un ángulo central. El lado lingual del premolar se caracteriza en la gran mayoría por ser completamente liso y unido siempre por un pequeño puente de cemento que varía poco en su grosor y que lo divide en dos (trigónido y talónido). El lado bucal tiene dos reentrantes y en la parte anterior solo uno, el cual puede variar en su longitud y forma.

El P^2 se caracteriza por ser un diente pequeño cuya forma está definida por tres reentrantes. Su forma es semicircular en la que resaltan dos bordes curvados sobre los lados lingual y bucal que definen la forma del diente. El P^3 solamente presenta un reentrante que se ubica en la parte media del diente, el cual lo atraviesa a lo ancho. Sobre su lado lingual muestra una ondulación que resalta muy bien. La forma principal del diente da una apariencia rectangular.

Patrones de esmalte dental de las especies presentes en México. La descripción de los patrones de esmalte presentes en las liebres, se realizó tomando en cuenta únicamente los caracteres que mostraron mayor variabilidad entre las especies y que a su vez resultan más visibles. Se utilizaron como una herramienta que facilitara la discriminación entre las especies, sobre todo a los caracteres observados en el tercer premolar inferior (P_3 ; Arroyo-Cabrales y Polaco 2004; Figs. 3-7).

Lepus insularis. Baja California Sur: Isla Espíritu Santo, Zona Sur (CNMA: 17707, 17708, 17710-17712, 35553, 35554, 36770-36773, 37144-37147). En esta especie se observó el patrón de esmalte dental más simple en comparación con las otras especies de liebres mexicanas y, también resultó tener una variabilidad menor al interior de la especie (Fig. 3).

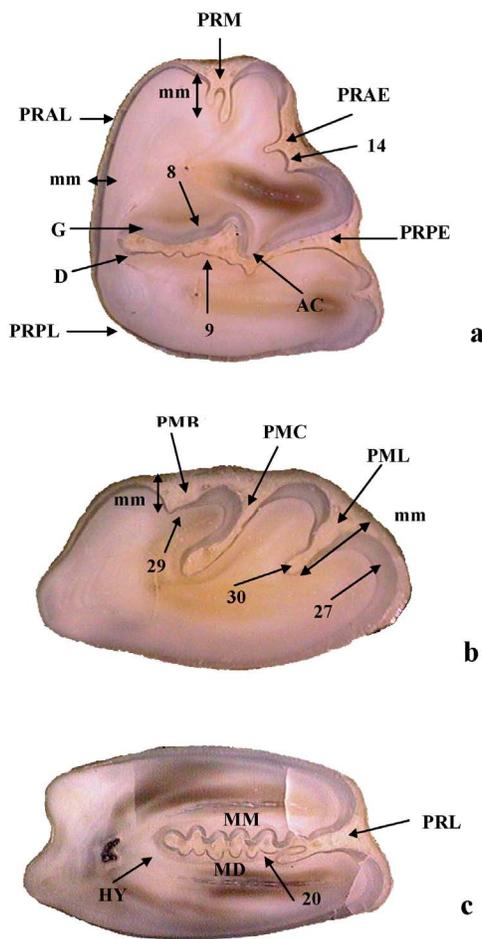


Figura 3. Características del esmalte dental de la liebre negra (*Lepus insularis*, ejemplar CNMA 35553). A) Caracteres dentales en P_3 : pliegue reentrante mesial (PRM), pliegue reentrante anterior lingual (PRAL), pliegue reentrante anterior externo (PRAE), pliegue reentrante posterior lingual (PRPL), pliegue reentrante posterior externo (PRPE), ángulo central (AC); b) Caracteres dentales en P_2 : pliegue mesial lingual (PML), pliegue mesial central (PMC), pliegue mesial bucal (PMB); c) Caracteres dentales en P_3 : pliegue reentrante lingual (PRL), HY (hypostria). Margen mesial (MM) y Margen distal (MD). Con (mm) se marcan las medidas hechas en los respectivos reentrantes del P_3 y P_2 .

En el P_3 se puede observar claramente un pliegue reentrante mesial (PRM) doble, llenado con cemento; el pliegue reentrante anterior externo (PRAE) también está relleno de cemento y con crenulación simple. El pliegue reentrante posterior externo (PRPE) separa al trigónido (parte anterior del diente) del talónido (parte posterior del diente), aunque no completamente. También tiene un ángulo central (AC) definido y un margen mesial (MM) del PRPE simple y de esmalte grueso (G), mientras que su margen distal (MD) es crenulado y de esmalte delgado (D). Asimismo, se encontró que, el P_2 presenta un pliegue mesial bucal (PMB) con una crenulación simple. Es evidente un pliegue mesial central

(PMC) con su eje inclinado buco-lingualmente y ligeramente crenulado. El pliegue mesial lingual (PML) se observa simple en cuanto a la crenulación se refiere, ya que solamente tiene un pliegue o crenulación en posición lingual. El P³ tiene un margen mesial (MM) moderadamente crenulado y con crenulaciones cortas, en cambio, el margen distal (MD) presenta crenulación fuerte y corta. El primero tiene un esmalte grueso (G) y el segundo es delgado (D). También se puede observar un pliegue distinto en la sección lingual inclinado y sobresaliente. Asimismo, el margen distal de la hypostria (HY), es la unión entre el margen mesial (MM) y el margen distal (MD) es crenulado (Fig. 3).

Lepus californicus (L. c. texianus). Durango: Mapimí, Reserva de la Biosfera Mapimí, 140 km NE (CNMA: 39954, 39955, 39957-39959, 40024-40026, 40028-40030, 40032-40035). Esta especie presenta en el P₃ un PRM simple; el PRAE está lleno de cemento y tiene crenulación fuerte (Fig. 4). El PRPE no separa completamente al trigónido del talónido y, tiene una crenulación moderada y esmalte grueso en el MM, mientras que su MD está fuertemente crenulado y el esmalte es delgado. También se puede observar un AC definido.

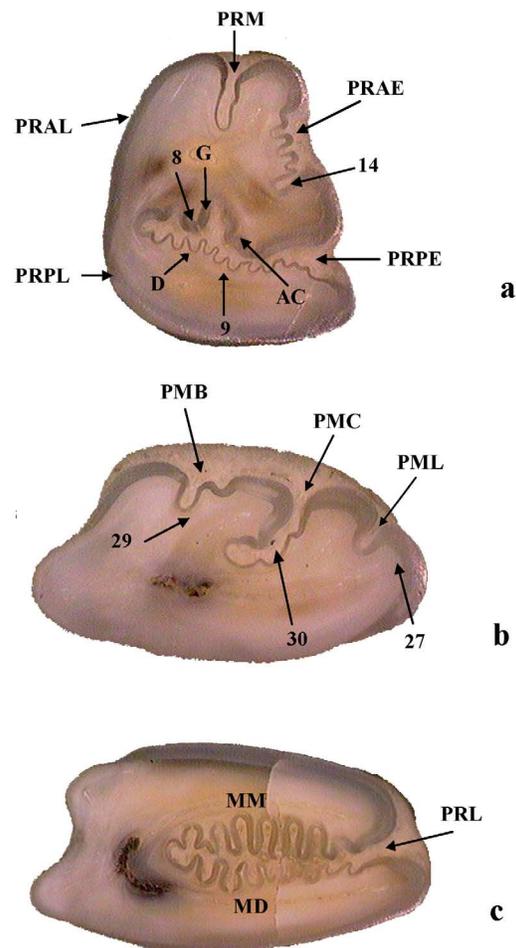


Figura 4. Características del esmalte dental de la liebre de cola negra (*Lepus californicus*, ejemplar CNMA 40034). Caracteres dentales (Ver. Fig. 3).

En el P² se tiene un PMB que puede presentarse simple o bifurcado. Se presenta un PMC con su eje inclinado buco-lingualmente y con crenulación definida fuerte. El PML se observa simple en cuanto a crenulación se refiere y solamente con un pliegue en posición

lingual. El P³ presenta un PRL con el MM fuertemente crenulado y con crenulaciones largas con el esmalte grueso al igual que el MD, pero éste con esmalte tanto grueso como delgado en muchos de los casos (Fig. 4).

Lepus callotis. Jalisco: Valle de Juárez, 8 km N, 6.5 km E. La Manzanilla de la Paz, 10 km NW, 2 km E. Guerrero: Iguala de la Independencia, 1 km E (CNMA: 8893, 19592, 19593, 27651, 27653, 27654, 27655, 27658, 29026-29027, 29036, 34847, 34849, 35221, 40122). Esta especie presenta en el P₃ un PRM simple; el PRAE está lleno de cemento y tiene crenulación fuerte (Fig. 5).

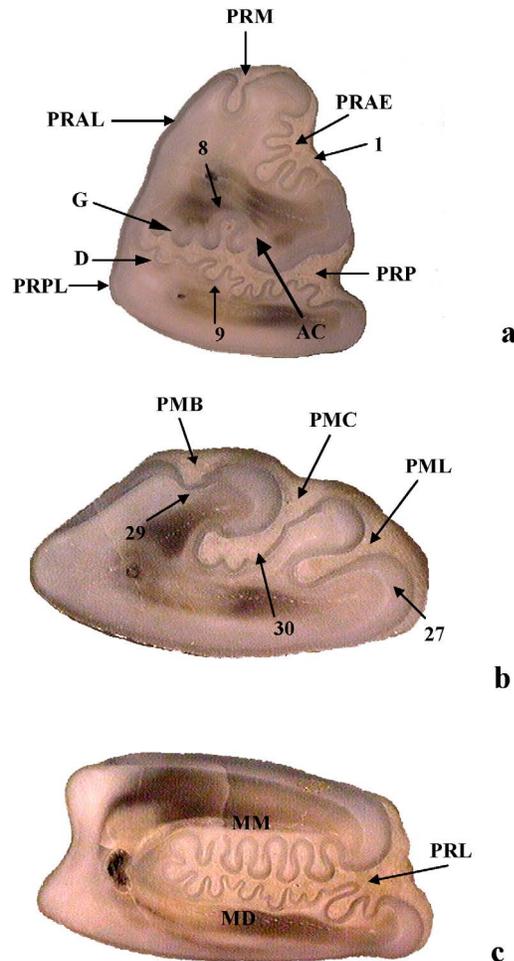


Figura 5. Características del esmalte dental de la liebre torda (*Lepus callotis*, ejemplar CNMA 27655). Caracteres dentales (Ver Fig. 3).

El PRPE no separa completamente al trigónido del talónido y, tiene una crenulación moderada y esmalte grueso en el MM, mientras que su MD está fuertemente crenulado y el esmalte es delgado. También se puede observar un AC definido. En el P² se tiene un PMB simple. Se presenta un PMC con su eje inclinado buco-lingualmente y con crenulación definida fuerte. El PML se observa simple en cuanto a crenulación se refiere y solamente con un pliegue en posición lingual. El P³ presenta un PRL con el MM fuertemente crenulado. Estas crenulaciones son largas, con el esmalte grueso. El MD en este caso tiene esmalte delgado y su crenulación es fuerte y corta (Fig. 5).

Lepus flavigularis. Oaxaca: San Francisco Ixhuatán, 16.6 km SE. San Francisco del Mar, Llano San Lorenzo, 8.9 km NW (CNMA: 17477, 34327, 34328, 34330, 34331, 34851,

34854, 37818-37821, 39934, 39993, 40189, 40191). Esta especie presenta en el P₃ un PRM simple; el PRAE está lleno de cemento, aunque no en su totalidad y presenta crenulación fuerte (Fig. 6). El PRPE no separa completamente al trigónido del talónido y, tiene una crenulación moderada y esmalte grueso en el MM, mientras que su MD está fuertemente crenulado y el esmalte es delgado. También se puede observar un AC definido. En el P² se tiene un PMB simple, pero profundo. Se presenta un PMC con su eje inclinado buco-lingualmente y con crenulación definida fuerte. El PML se observa bifurcado. El P³ presenta un PRL con el MM fuertemente crenulado y las crenulaciones son largas con el esmalte grueso. El MD en este caso con esmalte delgado y con crenulación fuerte y corta (Fig. 6).

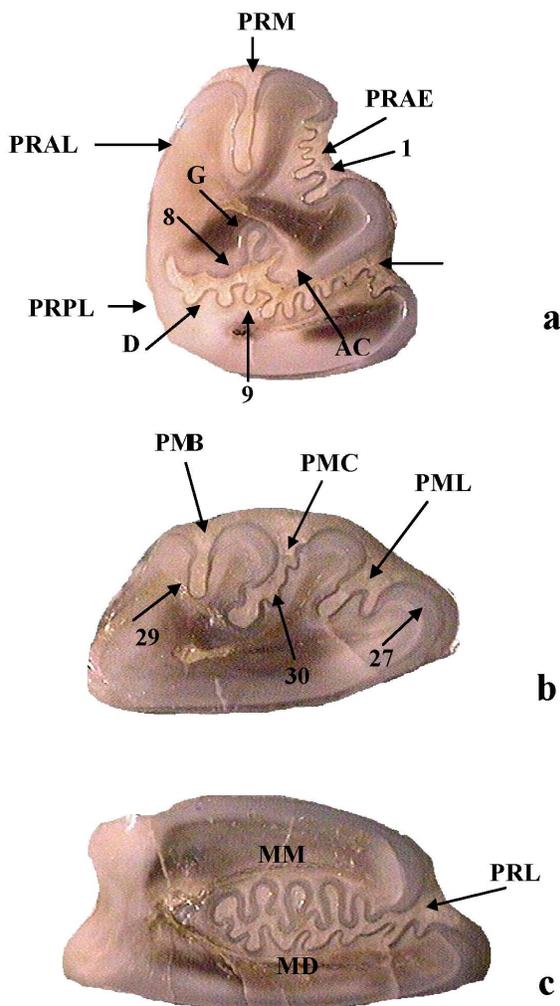


Figura 6. Características del esmalte dental de la liebre de Tehuantepec (*Lepus flavigularis*, ejemplar CNMA 37818). Caracteres dentales (Ver Fig. 3).

***Lepus alleni* (*L. a. alleni* y *L. a. tiburonensis*).** Sonora: Ures, Rancho de Agua de Romo, Potrero Mezquitalito. Guaymas, Rancho Noche Buena, 30 km NNW. Puerto Libertad, 38.4 km NE. Isla Tiburón, Punta Sur (CNMA: 3268, 3269, 6799, 6800, 12150, 12151, 18669, 24359-24364, 28528, MZFC: 39716). Esta especie presenta el patrón de esmalte dental más complejo y, además el tamaño de los dientes es también el más grande. En el P₃ posee un PRM fuertemente crenulado; el PRAE está lleno de cemento en su totalidad

y con crenulación fuerte (Fig. 7). El PRPE separa casi completamente al trigónido del talónido y, tiene una crenulación moderada y esmalte grueso en el MM, mientras que su MD está fuertemente crenulado y el esmalte es delgado. Se puede observar un AC definido aunque menos profundo. El P² presenta un PMB bifurcado. También se registró un PMC con su eje inclinado buco-lingualmente y con crenulación definida fuerte. El PML se observa simple. El P³ presenta un PRL con el MM fuertemente crenulado y estas son largas con el esmalte delgado. El MD en este caso con esmalte delgado y con crenulación fuerte y corta (Fig. 7).

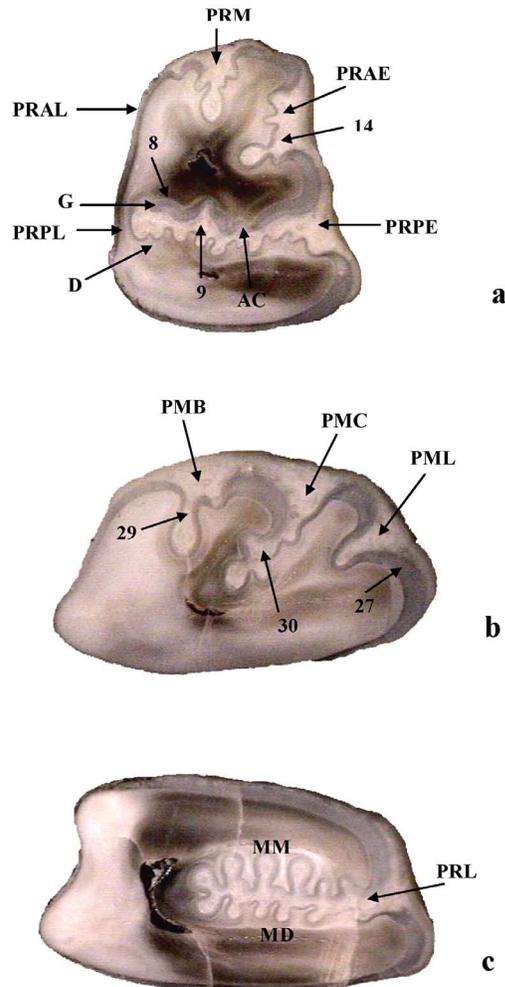


Figura 7. Características del esmalte dental de la liebre antilope (*Lepus alleni*, ejemplar CNMA 24362). Caracteres dentales (Ver Fig. 3).

Comparación de la variación dental entre especies.

De acuerdo con los caracteres utilizados y haciendo una comparación de los mismos entre las especies estudiadas, se encontró que *L. insularis* fue parecida a *L. californicus* ya que presenta un patrón de esmalte dental más simple que cualquier otra, es decir, que el número de sus reentrantes es menor y también menos crenulados. La variación del grosor del esmalte en estas dos especies tampoco es variable. *Lepus alleni* presenta un patrón particularmente complejo en cuanto al número de reentrantes y crenulaciones, el cual es más parecido al complejo de *L. callotis* y *L. flavigularis*.

Aunque es complicado determinar caracteres exclusivos que discriminen a cada una de las especies, debido a que se comparten en la mayoría o se presentan de manera

muy similar, existen algunos ejemplos de particularidades como el caso de *L. callotis*. Esta especie presenta dos caracteres (Pliegue Reentrantes Anterior Lingual-PRAL y un pliegue adicional extendido al mesial) no presentes en las otras liebres mexicanas, pero que si se han observado en liebres africanas y europeas (Suchentrunk *et al.* 1994, 2000; Suchentrunk y Flux 1996; Suchentrunk 2004). Para el caso particular de la liebre de Tehuantepec, *L. flavigularis* se observó que presenta un carácter poco común en las liebres en general, pero común en el conejo *Romerolagus diazi* (Velázquez 2004) y es una isla de esmalte en el trigónido.

Discusión

El premolar tres inferior (P_3) y el premolar dos superior (P^2) presentaron una mayor variedad de formas y patrones de esmalte, los cuales ayudaron a discriminar mejor a las especies. El premolar tres superior (P^3) es el diente más homogéneo en forma y en su patrón de esmalte. Los cambios estructurales que se observan en el P_3 , se presentan como nuevos reentrantes o cambios en el tamaño y la complejidad de los existentes.

La forma dental en los tres premolares no presenta diferencias en el género *Lepus*; sin embargo, el tamaño puede variar entre las especies. La especie con los dientes de mayor tamaño es *L. alleni*, lo que coincide con que es la especie de mayor tamaño presente en el territorio mexicano, seguida de *L. flavigularis* y *L. callotis*, mientras que las especies que presentan los premolares más pequeños son *L. insularis* y *L. californicus*.

La variación de la morfología de los cráneos de lepóridos con la edad ha sido escasamente estudiada, aún menos la de la morfología dental. En general, es difícil decidir si se trata de un ejemplar pequeño o si es un individuo juvenil basándonos en estas características. Sin embargo, en algunos organismos juveniles el ancho del P_3 en su superficie oclusal, es menor que en la base de la corona, por lo que se propone que este patrón sea estudiado más adelante en organismos adultos, sobre todo si pensamos que los dientes en lepóridos son de crecimiento continuo.

Por otro lado, el grosor del esmalte en el perímetro del diente, en algunos ejemplares del P_3 , luce usualmente definido; sin embargo, el grosor del esmalte, sobre todo en especímenes adultos es variable y no parece ser significativo para determinar la edad o para propósitos taxonómicos (White 1991). Al contrario, Robinson (1986) discute sobre la idea de que la variación en el patrón de los dientes podría reflejar un componente de la edad, con base en estudios realizados en dientes incisivos, en donde los dientes de los adultos muestran un patrón más complicado, mismo que no está presente en individuos juveniles.

Una prueba que se realizó en el presente estudio, relativo a la variación del patrón dental debido a la edad, fue con un ejemplar de *L. alleni* que al momento de desbastar el premolar superior dos se rompió por la mitad. Después de desbastados, se pulieron las dos caras, una fue la superficie oclusal y la otra la superficie rota de diente, y se observaron con el microscopio estereoscópico para probar si existía variación del patrón que resultara visible en las dos secciones, con la predicción de que el pedazo que estaba pegado a la mandíbula o maxila, mostraría el patrón de esmalte que un organismo juvenil podría estar presentando. El resultado fue que ambos pedazos presentaban el mismo patrón de esmalte, aunque es posible que se tuvieran que hacer más ensayos para

responder a esto de manera certera.

Los estudios realizados en liebres de la India (*L. nigricollis*; Suchentrunk 2004), en los cuales existe una alta variabilidad intraespecífica en los caracteres oclusales, han sugerido realizar ensayos cuantitativos con los mismos caracteres. Estos datos resultan ser particularmente valiosos si los factores ambientales tienen solamente una influencia menor en esta variabilidad. Los estudios realizados con liebres europeas y africanas (*L. capensis* y *L. nigricollis*, respectivamente; Suchentrunk *et al.* 2000), indican que la influencia filogenética es de mayor peso que las causas ecogenéticas de esa variabilidad, lo que sugiere que hay una alta estabilidad en los caracteres dentales en diferentes linajes de liebres sin importar la gran variación de condiciones ambientales. Estas especies de liebres se encuentran cercanas geográficamente y presentan caracteres que no en todas las liebres mexicanas se pudieron observar. Por lo tanto, estas variaciones aunque pueden ser debidas a modificaciones por causas ecológicas, se puede decir que están fuertemente soportadas por causas genéticas.

Es importante señalar que *L. insularis* y *L. californicus* son similares en lo que se refiere al patrón dental, ya que poseen el patrón de esmalte más sencillo. A su vez, el aislamiento que ha tenido la liebre negra (*L. insularis*) en la Isla Espíritu Santo en el Golfo de California, ha provocado que su patrón dental sea muy conservador o poco variable. Es necesario recordar también los estudios morfológicos (Anderson y Gaunt 1962; Stoner *et al.* 2003) que concuerdan con que las especies del “lado blanco”, es decir *L. callotis*, *L. flavigularis* y *L. alleni* son especies cercanamente emparentadas; esta hipótesis en el presente trabajo también es apoyada, ya que las tres especies presentan un patrón de esmalte más complejo, lo que las pudiera sugerir como especies cercanamente relacionadas. Otros estudios de tipo genético y morfológico (Dixon *et al.* 1983; Cervantes y Lorenzo 1997; Cervantes *et al.* 2002; Lorenzo *et al.* 2003) proponen como especies emparentadas a *L. californicus*, *L. callotis* y *L. flavigularis*. Por último, estudios moleculares (González-Cózatl 1999; Halanych *et al.* 1999 y Ramírez-Silva *et al.* 2010), indican que las especies más cercanas entre sí son *L. alleni*, *L. californicus* y *L. callotis*. Esto también parece estar soportado con los patrones dentales que se presentan en estas tres especies.

Los patrones de esmalte utilizados permite diferenciar a las especies, aunque existe poca variación dental dentro de *L. insularis*, *L. californicus* y *L. flavigularis*, no ocurre lo mismo con *L. callotis* y *L. alleni*. Además, este tipo de caracteres se proponen como caracteres novedosos que podrían utilizarse como apoyo para posteriores estudios acerca de las relaciones filogenéticas de estos lepóridos. Esta metodología en algunos casos podría identificar especies de procedencia desconocida donde no estén disponibles características craneales o de pelaje, por ejemplo.

La toma de medidas para la obtención de caracteres cuantitativos que pudieran aportar información en la discriminación de las especies parece ser de poca ayuda, ya que las diferencias entre las especies en el promedio obtenido para cada medida son pocas, por lo que no se consideraron como significativas (Apéndice 2); sin embargo, las medidas obtenidas en el P₃ indican que *L. insularis* es la que presenta premolares más pequeños en comparación con el resto de las especies de liebres. Esto además apoya la idea de que el P₃ es el premolar más informativo para fines taxonómicos, es decir, es

el que tiene mayor variación en tamaño y forma entre las cinco especies de liebres. Por esta poca variación hallada en las medidas, se tendría que analizar la idea de incluir este tipo de caracteres de tipo cuantitativo.

Es importante hacer mención del valor de la obtención este tipo de información de especies como *L. flavigularis* y *L. insularis*, especies endémicas de nuestro país y de distribución restringida; la primera de distribución insular y poco estudiada, y la segunda además en peligro de extinción ya que sus poblaciones y hábitat están siendo disminuidas significativamente debido al incremento en los asentamientos humanos, actividades indiscriminadas de uso del suelo, y por excesiva cacería de la que ha sido objeto. Sin duda, estos resultados pueden ayudar al conocimiento de estas especies y para realizar trabajos filogenéticos posteriores. Aunado a esto se puede abrir paso para la aplicación de esta herramienta con otras especies de mamíferos de manera formal.

Agradecimientos

Al personal de la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA), Instituto de Biología, UNAM. A S. Cevallos Ferríz y al Lab. E. Ortiz Montejo del Instituto de Geología, UNAM, por su ayuda en la preparación del material. A G. Pérez Ponce de León del Instituto de Biología, UNAM, por facilitarnos el microscopio estereoscópico y el programa para la toma de las fotografías. A E. López-Medrano y a tres revisores anónimos por las importantes aportaciones y correcciones al manuscrito.

Referencias

- ANDERSON, S., y A. S. GAUNT. 1962. A Classification of the White-sided Jack Rabbits of Mexico. *American Museum Novitates* 2088:1-16.
- ARROYO-CABRALES J., y O. J. POLACO. 2004. Los lagomorfos fósiles de México. Pp. 83-100 in Homenaje a la Trayectoria Mastozoológica de José Ramírez Pulido (Castro-Campillo, A., y J. Ortega, eds.). Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Ciudad de México, México.
- CARRILLO-REYES, A., C. LORENZO, T. RIOJA, E. NARANJO, y M. PANDO. 2012. Uso de hábitat de la liebre en peligro de extinción, *Lepus flavigularis*: implicaciones para su conservación. *Therya* 3:113-125.
- CERVANTES, F. A., y C. LORENZO. 1997. Morphometric differentiation of rabbits (*Romerolagus* and *Sylvilagus*) and Jackrabbits (*Lepus*) of Mexico. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife* 14:405-425.
- CERVANTES, F. A., C. LORENZO, y J. VARGAS. 1999. Familia Leporidae. Pp. 199-237 in Mamíferos del Noroeste de México (Álvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. México.
- CERVANTES, F. A., C. LORENZO, y T. L. YATES. 2002. Genetic variation in population of Mexican lagomorphs. *Journal of Mammalogy* 83:1077-1086.
- CORBET, G. B. 1983. A review of classification in the family Leporidae. *Acta Zoologica Fennica* 174:11-15.
- DALQUEST, W. W. 1979. Identification of genera of American rabbits of Blancan Age. *The Southwestern Naturalist* 24:275-278.
- DALQUEST, W. W., F. B. STRANGL, y J. V. GRIMES. 1989. The third lower premolar of the cottontail, genus *Sylvilagus*, and its value in the discrimination of three species.

The American Midland Naturalist 121:293-301.

- DICE, L. R.** 1929. The phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus. *Journal of Mammalogy* 10:340-344.
- DIXON, K. R., J. A. CHAPMAN, G. R. WILLNER, D. E. WILSON, Y W. LOPEZ-FORMENT.** 1983. The New World jackrabbits and hares (genus *Lepus*). 2. Numerical taxonomic analysis. *Acta Zoologica Fennica* 174:53-56.
- GONZÁLEZ-CÓZATL, F. X.** 1999. Molecular Systematics of the Genus *Lepus* in North America (Mammalia: Lagomorpha). Tesis de doctorado. Departamento de Zoología, Brigham Young University, Utha, EE.UU.
- HALANYCH, K. M., J. DEMBOSKI, B. VAN VUUREN, D. KLEIN, Y J. COOK.** 1999. Cytochrome b Phylogeny of North American Hares and Jackrabbits (*Lepus*, Lagomorpha) and the Effects of Saturation in Outgroup Taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11:213-221.
- HIBBARD, C. W.** 1963. The origin of the P₃ pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus* and *Lepus*. *Journal of Mammalogy* 44:1-15.
- HULBERT, R. C.** 1979. Linear discriminant analysis and variability of Pleistocene and Holocene Leporidae of Texas. Tesis Doctoral. The University of Texas at Austin. Texas, EE.UU.
- LORENZO, C., F. A. CERVANTES, Y J. VARGAS.** 2003. Chromosomal relationships among three species of jackrabbits (*Lepus*: Leporidae) from Mexico. *Western North America Naturalist* 63:11-20.
- RAMÍREZ-SILVA, J. P., F. X. GONZÁLEZ-CÓZATL, E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, Y F. A. CERVANTES.** 2010. Phylogenetic position of Mexican jackrabbits within the genus *Lepus* (Mammalia:Lagomorpha): a molecular perspective. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:721-731.
- ROBINSON, T. J.** 1986. Incisor morphology as an aid in the systematics of the South African Leporidae (Mammalia: Lagomorpha). *South African Journal of Zoology* 21:297-302.
- ROMERO, F. J., Y A. VELÁZQUEZ.** 1994. El conejo zacatuche. Tan lejos de Dios y tan cerca de la ciudad de México. Instituto Nacional de Ecología y Consejo Nacional de la Fauna. Ciudad de México, México.
- RUEDAS, L. A.** 1998. Systematics of *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae) from Southwestern North America. *Journal of Mammalogy* 79:1355-1378.
- SYCH, L., Y B. SYCH.** 1977. Serial Tooth Homology in Ontogeny and Evolution of the Third Lower Premolar in Lagomorphs. *Folia Biologica* 25:382-389.
- STONER, C. J., O. R. P. BININDA-EMONDS, Y T. CARO.** 2003. The adaptative significance of coloration in lagomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:309-328.
- SUCHENTRUNK, F., R. WILLING, Y G. B. HARTL.** 1994. Non-metrical polymorphism of the first lower (P₃) in Australian brown hares (*Lepus europaeus*): a study on regional differentiation. *Journal of Zoology* 323:79-91.
- SUCHENTRUNK, F., Y J. E. C. FLUX.** 1996. Minor dental traits in East African Cape hares and Savanna hares (*Lepus capensis* and *Lepus victoriae*): A study of intra- and interspecific variability. *Journal of Zoology* 238:495-511.
- SUCHENTRUNK, F., P. U. ALKON, R. WILLING, Y Y. YOM-TOV.** 2000. Epigenetic dental variability of Israeli hares (*Lepus* sp.): ecogenetic or phylogenetic causation?. *Journal of*

Zoology 252:503-515.

- SUCHENTRUNK, F.** 2004. Phylogenetic relationships between Indian and Burmese hares (*Lepus nigricolis* and *L. peguensis*) inferred from epigenetic dental characters. *Mammalian Biology* 69:28-45.
- VELÁZQUEZ, J.** 2004. Variación dental en tres especies de conejos silvestres (*Sylvilagus audubonii*, *S. cunicularius* y *S. floridanus*). Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. México.
- WHITE, J. A.** 1984. Late Cenozoic Leporidae (Mammalia: Lagomorpha) from the Anza-Borrego Desert, Southern California. *Special Publication Carnegie. Museum of Natural History* 9:41-57.
- WHITE, J. A.** 1991. North American Leporinae (Mammalia: Lagomorpha) from Late Miocene (Claredonian) to Latest Pliocene (Blancan). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11:67-89.
- YAMADA, F., M. TAKAKI, Y H. H. SUSUKI.** 2002. Molecular Phylogeny of Japanese Leporidae, the Amami rabbit *Pentalagus furnessi*, the Japanese hare *Lepus brachyurus*, and the mountain hare *Lepus timidus*, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Genes Genetic Systematics* 77:107-11.

Sometido: 21 de abril de 2012

Revisado: 4 de junio de 2012

Aceptado: 9 de agosto de 2012

Editor asociado: Consuelo Lorenzo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

