Conturineshöhle (Südtirol, Italien): Die Bären der Conturineshöhle (*U. ladinicus*) stammen aus dem Mittelwürm. Nur für einen sehr warmen Abschnitt des Jungpleistozäns ist es denkbar, dass sich Höhlenbären in einem so hochgelegenen Gebiet (2.800 m Seehöhe) ernähren konnten und hier überwintert haben (RABEDER, 1999), siehe Tab. 6. **Conturineshöhle (South Tyrol, Italy):** The bears from the Conturines cave (*U. ladinicus*) are from the Middle Wurmian. It is only conceivable that cave bears could sustain themselves and hibernate in such high mountain ranges (2.800 m a.s.l.) during a very warm period of the Late Pleistocene (RABEDER, 1999), see tab. 6.

Laboratory	Labno.	Species	¹⁴ C Age	1 sigr	ma (σ)	δ ¹³ C (‰)
Beta	143246	U. ladinicus	44.340 a BP.	+900	-900	

Tabelle 6: Radiokarbon-Daten von der Conturines Höhle.

Gamssulzenhöhle (Totes Gebirge, Oberösterreich): Diese Höhle war mindestens 15.000 Jahre von Höhlenbären der Spezies *U. ingressus* bewohnt und ist die Typuslokalität für diese Art (RABEDER et al., 2004). Zahlreiche AMS-Datierungen ergaben Alter zwischen 23,9 und 48,0 ka. Die Messwerte des sehr reichen Zahn- und Knochenmaterial dienen uns als Basis für die Standardisierung der Messwerte aber auch der morphodynamischen Indices (RABEDER, 1995; 1999).

4. Beschreibung und Vergleich der cranialen Elemente

4.1. Fragmenta cranii, Schädelreste und natürliche Schädelhohlraumausgüsse

Material: DA4B/18/37 - Rostrum, DA4B/18/38 - künstlicher Abguss eines Hirnschädelfragments mit natürlichen Ausgüssen des Gehirnes und Teilen des Sinus frontalis, DA4B/18/41 - natürlicher Ausguss des Endocraniums ("fossiles Gehirn"), DA4B/18/39 - natürlicher Ausguss des Sinus frontalis sin. und dex., DA4B/18/14 - Maxillarfragment mit Teilen der linken und rechten Zahnreihe, DA4B/18/40 – Schädeldachfragment dex. Die beiden Schädelfragmente DA4B/18/37 (Rostrum) und 18/38 (Hirnschädel) wurden lose im Sediment gefunden, das kurz vorher durch eine Sprengung im Steinbruch freigelegt worden waren. Die beiden Fragmente stammen höchstwahrscheinlich von einem Individuum. Das geht aus der gleichen Erhaltung der Knochen hervor sowie aus der gleichen Art der Hohlraumfüllung. In beiden Stücken sind alle Schädelhohlräume völlig mit einer harten, hellbraunen Matrix erfüllt. Der mittlere Teil des Schädels fehlt. Vom Hirnschädel wurde ein künstlicher Abguss hergestellt (DA4B/18/38). Vom Original wurden die stark korrodierten Resten des Schädeldaches frei präpariert, um an den natür**Table 6**: Radiocarbon datings from Conturines cave.

Gamssulzenhöhle (Totes Gebirge, Upper Austria): This cave was inhabited by cave bears of the species *U. ingressus* for at least 15.000 years and is the type locality for this species (RABEDER et al., 2004). Numerous AMS datings yielded ages between 23.9 and 48.0 ka. The measurements of the very abundant teeth and bone material served us as basis for the standardisation of the measurement values, as well as a base for the morphodynamic indices (RABEDER, 1995; 1999).

4. Descriptions and Comparison of Cranial Elements

4.1. Fragmenta cranii, Skull Remains and Their Natural Endocasts

Material: DA4B/18/37 – rostrum, DA4B 18/38 – artificial endocast of a skull fragment along with natural endocasts of the brain cavity and parts of the frontal sinuses, DA4B/18/41 – natural endocast of the brain cavity ("fossilised brain"), DA4B/18/39 – natural endocasts of the left and right frontal sinuses, DA4B/18/14 – maxillary fragment with partly preserved tooth rows, DA4B/18/40 – right skull fragment.

Both skull fragments, DA4B/18/37 (rostrum) and DA4B/18/38 (braincase), were found separately in the sediment that was shortly before uncovered by an explosion in the quarry of Bad Deutsch-Altenburg. Nevertheless, these cranial remains seem to be from a single individual. This is supported by the similar preservation of the bones, as well as by the same type of matrix which filled the cavities of both specimens. The material of both endocasts is completely hardened and dominated by a light brown calcitic matrix. The middle part of the skull is missing and an endocast was made from this specimen (DA4B/18/38). To obtain the natural endocasts, the heav-

Messpunkte / Measure points	Breite / breath	Länge / length		
I3 - I3 extern	51.4	—		
C - C intern	47.7	_		
P2 - P2 extern	71.5			
Inion - front point of palatinum		99.3		

Tabelle 7: Maße am Rostrum-fragment DA4B/18/37, in mm.

Table 7: Measurements of therostral fragment DA4B/18/37,in mm.

lichen Ausguss der Schädelhohlräume zu gelangen, der aus drei getrennten Stücken besteht: aus dem Ausguss des Gehirnraumes (Cavum cranii, DA4B/18/41) und zwei aboralen Teilen des Sinus frontalis (DA4B/39 sin. und dex.)

4.1.1.Rostrumfragment, DA4B/18/37 (Abb. 5-6)

Dieses Fragment besteht aus dem vorderen Teil des knöchernen Gaumens (praemaxilla, maxilla, vomer, palatinum), dem Nasale sowie den Nares, die komplett mit einem graubraunen Sinter erfüllt sind; diese harte Matrix erfüllt auch die übrigen Schädelhohlräume. Von der Bezahnung sind nur die Alveolen und Reste der Wurzeln überliefert. Das Rostrumfragment endet caudal mit einer fast ebenen Bruchfläche knapp hinter den P4 sup.

Die Knochen der Dorsalseite sind nur teilweise erhalten. Ein Vergleich mit dem Schädel eines Braunbären (Abb. 6) erlaubt es aber, einige Knochenfragmente als Teile des Os nasale, des Praemaxillare und des Maxillare zu interpretieren. Der Vorderrand der Nasenbeine ist gegen oral spitz zulaufend. In der Oralansicht sind die Alveolen sowie einige Wurzelreste der Incisivi erkennbar. Am rechten Oberkiefer sind die Wurzeln und Alveolen der drei Incisivi, des Caninus, des P1, P2 und P4 (zwei Wurzeln) erhalten, am linken Oberkiefer die Reste der drei Incisivi, des Caninus, des P1, P2 und des P3. Die Alveolen des linken P4 sowie beider M1 sind nicht erhalten. Am Gaumen sind die Knochennähte zwischen Maxillare, Prämaxillare, Vomer und Palatinum gut erkennbar, wie das für frühadulte Schädel von Braun- und Höhlenbären typisch ist. Aus dem Vergleich mit Schädeln des rezenten Ursus arctos und von U. deningeri aus der Repolusthöhle (Abb. 5) ist zu schließen, dass der P3 auf der rechten Seite fehlt. Die Zahnformel der Oberkiefer lautet daher höchstwahrscheinlich: 3132 für die rechte Seite und 3142 für die linke Seite.

4.1.2. Maxillarfragment, DA4B/18/14 (Abb. 5, 1; Taf. 7, fig. 1)

Das Fragment enthält die Molaren beider Seiten (der rechte M2 ist distobuccal beschädigt) sowie das Fragment des rechten P4. Auf der rechten Kieferseite sind außerdem noch zwei runde Alveolen mit Resten der Wurzel erkennbar. Es gibt Reste des Frontale und des Maxillare, die jedoch völlig zerdrückt und in eine Unmenge von Bruchstücken zerteilt sind. Der Gaumen ist konkav verbogen und die Zahnreihen sind gegenüber der Längsachse versetzt und verschoben.

Die Zusammenquetschung des Schädels muss noch vor der Versinterung erfolgt sein, durch die der Zusammenhalt der Zähne und Knochensplitter erst ermöglicht worden war. Die Molaren sind mäßig abgekaut: Kaumarken gibt es vor allem an den lingualen Höckern sowie auf den buccalen M1-Haupthöckern. Über den P4 lässt sich keine Aussage treffen, weil er zu stark fragmentiert ist. Die Alveolen und Wurzelreste mesial des P4 können als Reste des P3 und des P2 gedeutet werden. Diese Zuordily corroded bones of the cranial roof were removed, the natural endocast consists of three parts: the cranial cavity (DA4B/18/41) and the two aboral parts of the frontal sinus (DA4B/18/39, sin. and dex.).

4.1.1. Rostral Fragment, DA4B/18/37 (Fig. 5-6)

This specimen consists of the following parts: the bony palate, consisting of premaxillary bone, the maxilla, the vomer and the palatine bone, the nasal bone and the narial opening, which is completely filled with a brownish calcitic matrix that also filled up the other cavities. The teeth are missing and only the alveoli and a few root remains are left. On the caudal side this rostral fragment ends with a more or less flat fracture surface a little behind the upper P4.

On the dorsal side the bones are only partly preserved. But the comparison with a skull of an extant brown bear made it possible to identify some of these bone fragments as parts of the premaxillary bone, maxilla, and nasal bone. The anterior margin of the nasal bones converges orally. The anterior view shows the alveoli as well as a few root remains of the incisors. The right upper jaw shows alveoli and root remains of the three incisors, the canine and of P1, P2 and P4 (double-rooted), the left upper jaw also shows the remains of the three incisors, the canine and of the P1, P2 and P3. The alveoli of the left P4 and of both M1 are not preserved. Moreover, the bony palate shows the sutures between every single bone, which is typical for brown and cave bears in their early adulthood. Based on a comparison with extant Ursus arctos and U. deningeri from Repolust cave (Styria, Austria), it can be surmised that it is very likely that the right P3 is in fact missing. Thus the dentition of the upper jaw can be best described by the formula 3132 for the right hand side and 3142 for the left hand side.

4.1.2. Maxillary Fragment, DA4B/18/14 (Fig. 5, 1; Pl. 7, fig. 1)

This specimen has the full number of molars on both sides, only the right M2 is distobucally damaged, as well as the fragment of the right P4. On the right hand side, there are two more alveoli of round shape, including radicular fragments.

The remainders of the frontal and maxillary bones are heavily crushed and thus fragmented, the bony palate is concavely deformed, and the tooth rows are misaligned and displaced.

This deformation of the skull must have taken place before it was covered with flowstone, which enabled the preservation of teeth and bone fragments.

The molars are slightly worn: abrasion is predominately visible on the lingual cusps and also on the main cusps of the buccal side of the M1.

Due to its fragmentation, it is not possible to describe the P4 in more detail. The alveoli and the radicular remains, mesial to the P4, are interpreted as remains of the third



Abbildung 5: Schematische Zeichnungen der Gaumenansicht von zwei Schädelfragmenten aus Deutsch-Altenburg im Vergleich mit Schädeln von Ursus deningeri und Ursus arctos "priscus." Nicht maßstäblich. 1 – Maxillar fragment DA4B/18/14, rechte Zahnreihe, 2 – Rostrum fragment DA4B/18/37, 3 – Ursus deningeri Repolusthöhle, 4 – Ursus arctos "priscus" Windener Bärenhöhle, kleiner Schädel.

Figure 5: Schematic drawings of two skull fragments from Deutsch-Altenburg in comparison with skulls of Ursus deningeri and U. arctos "priscus". Not to scale. 1 – Maxillary fragment DA4B/18/14, right tooth row; 2 – Rostral fragment DA4B/18/37;
3 – Ursus deningeri from Repolust cave (Styria, Austria); 4 – Ursus arctos "priscus" from Windener Bärenhöhle (Burgenland, Austria), small skull.

nung ist jedoch nicht sicher. Die Maxillar-Zahnformel lautet wahrscheinlich: 3142 oder 3132

4.1.3. Fragmenta neurocranii, Neurocraniumfragment DA4B/18/38 (Abb. 7)

Dieses Fragment bestand ursprünglich aus den natürlichen Ausgüssen des Cavum cranii und des Sinus frontalis and second premolar. The teeth formula in the maxillary is presumably 3142 or 3132.

4.1.3. Fragmenta neurocranii, Fragment of a Neurocranium, DA4B/18/38 (Fig. 7)

This specimen originally consisted of natural endocasts of the cranial cavity, the frontal sinuses and parts of the



Abbildung 6: Schematische Zeichnungen des Rostrumfragments DA4B/18/37 aus Deutsch-Altenburg in drei verschiedenen Ansichten im Vergleich mit dem Schädel eines rezenten Braunbären, nicht maßstäblich. 1 – Rostrumfragment DA4B18/37 mit der Interpretation der Knochenelemente und Alveolen; 1a – norma frontalis; 1b – norma lateralis; 1c – norma verticalis; 2 – Ursus arctos, rezent; a oral, b lateral, c dorsal. Figure 6: Schematic drawings of the rostral fragment DA4B/18/37 from Deutsch-Altenburg in three different views, with interpretation of its skeletal elements in comparison with an extant brown bear. Not to scale. **1** – Rostral fragment DA4B/18/37 with interpretation of the bones and alveoli; 1a – norma frontalis; 1b – norma lateralis; 1c – norma verticalis; **2** – snout of an extant brown bear.

sowie aus Teilen des Schädeldaches. Von den Knochen des Schädeldaches sind erhalten: die aboralen Abschnitte der Ossa frontalia, die Ossa parietalia fast zur Gänze, ein Fragment des rechten Os squamosum sowie Fragmente des Os occipitale.

Die Knochennähte sind trotz der schlechten Knochenerhaltung zu erkennen: die Kronennaht (Sutura coronalis) zwischen Stirn- und Scheitelbein auf beiden Körperseiten, die Sutura parieto-squamosa auf der rechten Seite sowie ein kurzes Stück der Sutura sagittalis im Bereich der Frontalia. In Dorsalansicht ist die Crista sagittalis gut erkennbar, während die beiden Äste der Crista frontalis nur angedeutet erscheinen. Von der Schädelbasis sind keine Knochen erhalten. Die Ausfüllungen des Gehirnraumes und der Stirnhöhlen bestehen aus einer dunkelbraunen, harten Matrix, sie werden im Folgenden extra beschrieben. calvarium. The latter consists of parts of the following bones: the caudal parts of the frontal bones, most of the parietal bones, a fragment of the right squama, as well as fragments of the occipital bone.

Despite the poor preservation of these bones, the sutures are clearly distinguishable: the coronal suture (sutura coronalis) between frontal- and parietal bone, the parietosquamous suture of the right hand side, as well as a short piece of the sagittal suture close to the frontal region. In dorsal view the sagittal suture is clearly visible, contrary to this, both branches of the frontal crest are only slightly marked. There are no more bones preserved of the cranial base.

The endocasts of the neurocranium and the sinuses consist, as mentioned above, of a hard and brownish matrix and will be described below.



Abbildung 7: Neurocraniumfragment DA4B/18/38. Schematische Zeichnungen des künstlichen Abgusses mit Knochennähten und Merkmalen des Endocranial-Ausgusses.

a – dorsal, b – lateral (dex.)

Figure 7: Endocast of the cranial cavity, DA4B/18/38. Schematic drawings of the artificial endocast with sutures and characteristics of the cranial endocast.

a – dorsal, b – lateral (dex.)

Neben dieser Matrix gab es hellbraune Partien, die aus verhärtetem Grobsand bestanden und bei der Freipräparation unschwierig zu entfernen waren. Dieser Sandstein füllte Räume aus, die ursprünglich aus Knochensubstanz bestanden z.B. im Bereich der Fissura sylvii des Endocranialausgusses und im Hinterhaupt. Schon vor der Präparation war zu vermuten, dass das Cavum cranii fast vollständig erhalten sei; es waren Teile des sog. "fossilen Gehirnes" erkennbar z.B. einzelne Gyri und Sulci des Vorder- und des Temporallappens (Sulcus ectosylvius, S. rhinalis, Fissura sylvii) sowie Gefäßabdrücke (Sinus cerebellonuchalis, Venae cerebri lateralis). Vom Ausguss des Sinus frontalis war nur die orale Bruchfläche erkennbar. Die Überraschung war daher groß, als sich nach Entfernung der kreidig erhaltenen Knochensubstanz herausstellte, dass die Hohlräume der Stirnhöhlen hervorragend erhalten waren und nur ein kleines orales Stück fehlt. Das ganze Neurocranium ist nach Größe und Gestalt nicht von einem großen Hirnschädel eines rezenten Braunbären zu unterscheiden.

4.1.4. Endocranialausguss, DA4B/18/41 (Abb. 8-10, Tafel 2-3)

DA4B/18/41 ist ein relativ gut erhaltener Ausguss des Cavum cranii bestehend aus einer hellbraunen Matrix, deren Feinkörnigkeit es zuzuschreiben ist, dass auch Details der Schädel-Innenseite dokumentierbar sind. Allerdings gibt es auch Beschädigungen: der orale Teil, der etwa dem Raum des Bulbus olfactorius entspricht, ist abgebrochen und an der Basis sowie an den lateralen Flächen gibt es mehrere kleine Stellen, an denen die Innenseite des Cavum cranii nicht überliefert ist.

Dieser Endocranialausguss (auch "fossiles Gehirn" genannt) wurde von J. Groiss (Universität Erlangen) unter dem Namen *Ursus deningeri* beschrieben (GROISS, 1994), was der damaligen vorläufigen Bestimmung der Bärenreste entsprach. Auf Grund morphologischer Vergleiche kam der Autor zu dem Schluss, dass dieser Schädel morphologisch zwischen dem rezenten *Ursus arctos* und dem klassischen Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) liegt. Die ausführliche Beschreibung durch GROISS (1994) soll hier nur ergänzt werden:

Grundsätzlich ist festzustellen, dass die Abdrücke der Gyri und Sulci des Gehirnes weniger gut überliefert sind als die der Blutgefäße. Wir sehen in der Norma verticalis den Sinus sagittalis über fast die ganze Länge des Großhirnraumes. Im aboralen Abschnitt ist er breit mit mehreren Verzweigungen, im oralen Teil ist er wesentlich dünner mit nur einer Abzweigung. Die Dorsalflächen des Groß- und des Kleinhirnes sind durch eine tiefe Rinne getrennt, die durch das Tentorium ossei, einer vom Schädeldach schräg nach innen gerichteten knöchernen Lamelle verursacht wurde. An dieser Rinne, die wir Fissura tentorii ossei nennen, gabelt sich der Sinus sagittalis in die beiden Aste der Sinus transversi, die in den transversal verlaufenden Sinus communicans einmünden. Die Ausfüllungen des Sinus communicans sind so mächtig, dass das Cerebellum in der DorsalanAside with this brownish, calcareous matrix, there were also parts filled with hardened light-brown coarse sand, which could quite easily be removed during preparation. These sandstone-filled spaces consisted originally of bone, i.e. in the region around the fissura sylvii of the endocast, as well as in the occipital region. Even before preparation, it was obvious that the cranial cavity is more or less completely preserved. In this state, parts of the "fossilized brain" were visible, such as some gyri and sulci of the lobus anterior and lobus temporalis (sulcus ectosylvius, s. rhinalis, fissura sylvii), as well as impressions of some blood vessels like sinus cerebellonuchalis and venae cerebri lateralis. At first only the oral part of the endocast of the sinus frontalis was visible and so - after having removed the fossilized bone - it was astonishing to see that the sinuses were extraordinarily well-preserved and that only a small part of the oral side was missing. The cranial endocast from Deutsch-Altenburg is distinguishable neither in shape nor in size from a brain cavity of a large extant brown bear.

4.1.4. Endocast of Cranial Cavity, DA4B/18/41 (Fig. 8-10, Plate 2-3)

This endocast of the cavum cranii is nearly complete and well-preserved. It consists of a fine-grained light brown matrix, which allows a detailed description of the inner wall of the cranial cavity. But there are also some damaged regions: the oral part of the frontal region, equalling the olfactory bulb, is missing. At the basis and at some lateral parts of the endocast there are several small places where the inner wall of the cavum cranii is also missing.

This cranial endocast, also termed "fossil brain", was first described by Josef Groiss (University of Erlangen) and ascribed to the taxon *Ursus deningeri* (GROISS, 1994). This was congruent with the preliminary interpretation of the bear remains from Deutsch-Altenburg. Based on the morphology, the author concluded that this endocast is positioned somewhere between extant *Ursus arctos* and the classical cave bear (*Ursus spelaeus*). The elaborate morphological description of GROISS (1994)will be completed herein with several more details:

Firstly, it must be stated that the impressions of the sulci and gyri are not as well-preserved as the blood vessels. In norma verticalis the sinus sagittalis can be traced over nearly the full anterio-posterior length. In the aboral part the s. sagittalis is wider and shows ramifications, the oral part is narrower and shows only one ramification. In dorsal view cerebrum and cerebellum are separated by a deep depression, which represents the tentorium osseum cerebelli, a bony lamella that originates from the inner wall of the tectum cranii. At this depression that we will refer to as fissura tentorii ossei, the sinus sagittalis shows a bifurcation into the two branches of the sinus transversi, which anastomose with the transversally oriented sinus communicans. The filling of the sinus communicans is so dominant that - in norma verticalis - the cerebellum is more or less invisible. This inflation of the

Abbildung 8: Interpretation der Oberflächenmorphologie des natürlichen Endocranialausgusses DA4B/18/41, natürliche Größe.

 \mathbf{A} – norma verticalis, \mathbf{B} – norma basalis.

Figure 8: Natural endocast of cranial cavity, DA4B/18/41. Interpretation of surface morphology, natural size.

A – norma verticalis, B – norma basalis.

Abkürzungen / Abbreviations: acm - arteria centralis media, b - Bruchflächen, breakages, fs- fissura sylvii, fto - fissura tentorii ossei, rhy - regio hypophysis, ru - rhombus ursinus, Scn - sinus cerebellonuchalis, Scom – sinus communicans, scor - sulcus coronatus, scr - sulcus cruciatus, ses - sulcus ectosylvius, spr - sulcus praecruciatus, srh-sulcus rhinalis, Ssag-sinus sagittalis, Str - sinus transversi, V2 - nervus maxillaris, V3 nervus mandibularis, vcl-venae cerebri lateralis, IX - nervus glossopharyngeus, X - nervus vagus, XI - nervus accessorius, XII - nervus hypoglossum



sicht kaum zur Geltung kommt. Möglicherweise ist diese Aufblähung des Sinus communicans ein Phänomen der Fossilisation und nicht ein "genuines Merkmal", wie GROISS (1994:122) dies für den "umlaufenden Wulst" vermutet. Ein weiter Gefäßabdruck auf dem Ausguss der Medulla oblongata kann als Sinus cerebellonuchalis gedeutet werden. Von den relativ dünnen Gefäßen der Venae cerebri laterales sind zahlreiche Abschnitte und Verzweigungen erkennbar, besonders im Bereich der Temporallappen. Der Verlauf dieser Venen ist sehr unsymmetrisch, d.h. die linke und die rechte Flanke unterscheiden sich beträchtlich. Von den Furchungen des Gehirn ist die laterale Fissura sylvii am deutlichsten ausgeprägt, während von den restlichen Furchen nur wenige homologisierbar sind. Teile des Sulcus cruciatus und des Sulcus praecruciatus umschließen die median gelegene Fläche der "Bärenraute" (Rhombus ursinus), kurze Stücke weiterer Furchen können als Sulcus coronatus, S.

sinus communicans is probably a result of the process of fossilisation and not a general anatomical characteristic, as GROISS (1994:122) assumes for the "umlaufenden Wulst" (circumfering bulge). Another impression of a blood vessel on the endocast of the medulla oblongata can be interpreted as sinus cerebellonuchalis. Several parts and ramifications of the venae cerebri lateralis are visible, especially in the region of the lobus temporalis. The patterns of these venae are asymmetrical, i.e. left and right hand side differ considerably. Due to the state of preservation, only a few structures of this endocast enable us to find homologies. The most obvious structure is the lateral fissura sylvii, whereas only a few of the other structures are homologisable. In a median position there is the typical rhombus ursinus, which is surrounded by parts of the sulcus cruciatus and sulcus praecruciatus. Some other sulci can be identified as sulcus coronatus, s. ectosylvius and s. rhinalis. The sulci of the temporal re-



Abbildung 9: Interpretation der Oberflächenmorphologie des natürlichen Endocranialausgusses DA4B/18/41, natürliche Größe.

A – norma lateralis sin., B – norma basalis dext.

Figure 9: Natural endocast of cranial cavity, DA4B/18/41. Interpretation of surface morphology, natural size.

A – norma verticalis sin., B – norma basalis dext.

Abkürzungen / Abbreviations: acm - arteria centralis media, b - Bruchflächen, breakages, fs- fissura sylvii, fto - fissura tentorii ossei, rhy - regio hypophysis, ru - rhombus ursinus, Scn - sinus cerebellonuchalis, Scom - sinus communicans, scor - sulcus coronatus, scr - sulcus cruciatus, ses - sulcus ectosylvius, spr - sulcus praecruciatus, srh-sulcus rhinalis, Ssag-sinus sagittalis, Str - sinus transversi, V2 - nervus maxillaris, V3 nervus mandibularis, vcl-venae cerebri lateralis, IX - nervus glossopharyngeus, X - nervus vagus, XI - nervus accessorius, XII - nervus hypoglossum

ectosylvius und S. rhinalis gedeutet werden. Fast nicht erhalten sind die Furchen auf dem Schläfenlappen. Die Basalansicht lässt die Austritte folgender Gehirnnerven lokalisieren: vom Nervus trigeminus ist die Wurzel des N. maxillaris (V_2) beidseitig, und des N. mandibularis (V_2) links erhalten; es folgt auf der rechten Seite das Bündel mit den Nerven IX bis XI (N. glossopharyngeus, N. vagus und N. accessorius) sowie die Basis des Nervus hypoglossus (XII) auf beiden Seiten. Nicht erhalten sind die Austrittsstellen der Nerven II, III, IV, V1 und VI. In der äußeren Form des Großhirns unterscheiden sich die Endocranialausgüsse des Höhlenbären von denen des Braunbären (EDINGER, 1928, 1929). Das Großhirn des Höhlenbären ist nicht nur absolut sondern auch relativ höher als beim Braunbären, was in der Lateralansicht (Abb. 10) deutlich wird. Der dorsalste Punkt der Umrisslinie liegt beim Höhlenbären caudal weit hinten und die Neigung der Frontlinie ist steil, während sie bei U. arctos flacher verläuft und der dorsalste Punkt weiter vorne liegt.

Str -

Scn

gions are badly preserved. In norma basalis the following nerves can be localized: the nervus trigeminus (V) shows the roots of the n. maxillaris (V_2) and the left root of the n. mandibularis (V_3) on both sides; On the right hand side followed by the bundle of nerves comprising IX to XI, i.e. n. glossopharyngeus, n. vagus and n. accessorius, as well as the basis of n. hypoglossus (XII) on both sides. The roots of the nerves II, III, IV, V1 and VI are not preserved.

srh

ses

fs

b

The brains of brown- and cave bears, and thus also their endocasts, differ in their overall shape, see EDINGER (1928, 1929). In comparison with brown bears, the brain of cave bears is higher, both absolutely and relatively. This is best visible in norma lateralis (Fig. 10). Compared to brown bear, the most dorsal point of the cave bear's brain in lateral view is shifted towards the caudal third and its front line is steep, contrasting to that of the brown bear, which is more flat and showing the most dorsal point more anteriorly. This difference is indicated by at



Abbildung 10: Schematische Umrisszeichnungen der Endocranialausgüsse im Vergleich. a – norma verticalis, b – norma lateralis

1 – Natürlicher Endocranialausguss von *Ursus* sp. von Deutsch-Altenburg DA4B/38/41, 2 – Künstlicher Endocranialausguss eines Höhlenbären (wahrscheinlich *Ursus ingressus*) aus der Igrič / Igrița-Höhle in Rumänien, 3 – Künstlicher Endocranialausguss eines Braunbären (*Ursus arctos arctos*), rezent.

Dieser Unterschied konnte immerhin an vier künstlichen Gehirnausgüssen von Höhlenbären dokumentiert werden. Die Form des Deutsch-Altenburger Exemplars entspricht dem des rezenten Braunbären.

Für Fragen der systematischen Stellung können weder das Muster der Gehirnwindungen und Furchen noch der Verlauf der Blutgefäße verwendet werden, weil die enorme Variabilität sowohl bei den Höhlenbären als auch bei den rezenten Braunbären noch ganz ungenügend bekannt ist.

Figure 10: Schematic drawing of two different endocasts of cranial cavities for comparison. **a** – norma verticalis, **b** – norma lateralis

1 – artificial cranial endocast of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg, DA4B/18/41, 2 – artificial cranial endocast of a cave bear (presumably *Ursus ingressus*) from Igrič / Igrița cave (Romania), 3 – artificial cranial endocast of an extant brown bear (*Ursus arctos arctos*).

least four artificial cranial endocasts of cave bears. The shape of the brain of the bears from Deutsch-Altenburg equals the brown bear shape.

Neither the pattern of gyri and sulci nor the pattern of blood vessels can be used to resolve questions concerning the systematic position of any ursid. This is due to the fact that the immense variability within ursids is insufficiently known in cave bears and also in extant brown bears.



Figure 11: Schematic drawings of endocasts of the left frontal sinus. 1 – *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg, DA4B/18/39, natural endocast; 2 – *Ursus arctos*, extant brown bear, silicone endocast. a – lateral view, b – dorsal view.

1

Abbildung 12: Rechtes Schädeldachfragement, DA4B/18/40. 1-vermutliche Lage des Fragmentes im Schädel, 2-Lateralansicht, 3 - Innenansicht. Fig. 2-3: 75% der natürlichen Größe.

Figure 12: Skull fragment dex., DA4B/18/40.1-Position of the fragment in the skull, 2-skull fragment in lateral view, 3-inner wall of the skull fragment. Figs. 2-3: 75% of natural size.



4.1.5 Natürlicher Ausguss des Sinus frontalis, DA4B/18/39 (Abb. 11, Taf. 4)

DA4B/18/39 besteht aus zwei isolierte Hälften des mit einer graubraunen Matrix erfüllten Sinus frontalis. Die beiden Hälften passen median aneinander und ventral an den Endocranialausguss. Die ursprünglich dazwischen liegenden Knochenlamellen sind nicht erhalten; sie können aber nur sehr dünn gewesen sein. Der vordere Teil der Sinusfüllung ist bei beiden Hälften abgebrochen. Am rechten Ausguss fehlt der ventrale Teil des Pars temporalis, aber auch am linken Ausguss gibt es kleinere Beschädigungen. Für den Vergleich wurde ein künstlicher Ausguss mit Silikon von einem rezenten Braunbärenschädel (U. a. arctos) angefertigt, auch ihm fehlt der vorderste Teil. An der Lage des Schläfenteiles (Pars temporalis) und dem tiefen Einschnitt der Fissura centralis ist eine Homologisierung und damit ein Vergleich möglich. Die Pars lateralis des Ausgusses entspricht einer tiefen Seitentasche des Sinus frontalis, die beim Braunbärenschädel in einem

4.1.5 Natural Endocast of Sinus Frontalis, DA4B/18/39 (Fig. 11, Pl. 4)

DA4B/18/39 consists of two isolated parts of the endocast of the frontal sinus, made up of a grey-brown matrix. Both parts fit together perfectly in the median plane and as such they fit oro-ventrally to the endocast of the cranial cavity. The thin bone lamellae, originally separating both parts, are missing. Moreover, the anterior part of the sinual endocast is broken off on both sides. The right part of this endocast lacks the ventral part of pars temporalis, but there are also some damages on the left part. For means of comparison, an artificial endocast of the frontal sinus of a brown bear, Ursus arctos arctos, was made of silicone, which also lacked the most anterior part. Based on the position of the pars temporalis and on the deep recession of the fissura centralis, it is possible to homologise and thus to compare these findings. The pars lateralis of this endocast is equivalent to a deep side pocket of the frontal sinus, which ends in a finger-like

talis



Abbildung 13: Schädeldachfragment, DA4B/18/40, von Ursus sp. aus Deutsch-Altenburg (1) im Vergleich zu schematischen Zeichnungen von Schädellängsschnitten von Ursus arctos (2), rezent und U. ingressus (3), Drachenhöhle von Mixnitz (siehe DREXLER, 1931), nicht maßstäblich.

Figure 13: Skull fragment dex., DA4B/18/40, from Deutsch-Altenburg (1) in comparison with longitudinal sections of skulls of the extant *Ursus arctos* (2) and *Ursus ingressus* (3) from Drachenhöhle near Mixnitz (Styria, Austria; see DREXLER, 1931). Not to scale.

Abkürzungen / Abbreviations: cnas-cavum nasi, ccran-cavum cranii, fr – os frontale, occ – os occipitale, pal – os palatinum, par – os parietale, scor – sutura coronalis, sethm – sinus ethmoideus, sfront – sinus frontalis, spar – sinus parietalis.

fingerförmigen "Sacculus" endet. Am linken Sinusausguss aus Deutsch-Altenburg ist die ventrale Spitze der Pars lateralis beschädigt, sodass nicht eindeutig zu erkennen ist, ob auch hier ein solcher Sacculus vorhanden war.

Caudal erreicht die Sinusbildung beim Braunbären auch das Scheitelbein, es gibt zwei sich nach caudal verschmälernde Kammern, die etwa oberhalb des dorsalen Ansatzes der Crista sylvii enden. Beim natürlichen Sinusausguss aus Deutsch-Altenburg sind ebenfalls caudale Kammern vorhanden, die man dem Os parietale zuordnen könnte, weil sie durch eine ähnliche Furche von der Pars posterior des Sinus frontalis abgetrennt sind. Beim Schädeldachfragment DA4B/18/40, ist nicht zu erkennen, ob die Sinusbildung caudal an der frontoparietalen Naht (Sutura coronalis) endet oder in den parietalen Bereich hinüber reicht.

Von einem Höhlenbärenschädel aus der Drachenhöhle bei Mixnitz, der ebenfalls parasagittal durchgeschnitten sacculus in *U. arctos*. Due to the fact that the left part of the sinual endocast from Deutsch-Altenburg is damaged, it is not possible to tell whether there was such a sacculus or not.

In caudal direction, the frontal sinus also extends towards the ossa parietalia and ends in caudally narrowing chambers, which end close to the dorsal origin of the crista sylvii. The natural sinual endocast from Deutsch-Altenburg also shows such caudal chambers, which extend towards the parietal bones. Moreover, these caudal chambers also show a similar recession, separating them from the partes posteriores of the frontal sinuses. The tectum-fragment, DA4B/18/40, does not show whether the sinuses ended at the fronto-parietal suture (sutura coronalis) or not, and whether they would thus have reached the parietal region or not.

There is a skull of a cave bear (from Drachenhöhle near Mixnitz, Styria, Austria) which is cut in parasagittal ist, konnte kein Abguss der Sinusreihe künstlich hergestellt werden, weil die Knochenlamellen zwischen den Kammern zu solid gebaut sind. Im Schnitt ist jedoch erkennbar, dass ein hoher und breiter Sinus parietalis den Raum des Großhirnes völlig überlagert (Abb. 13, 3). Da die Variabilität der Sinusbildungen im Bereich von Stirnund Scheitelbein nicht bekannt ist, kann nur vermutet werden, dass der Sinus frontalis des Deutsch-Altenburger Bären mehr oder weniger dem des rezenten Braunbären nahe kommt und nicht spelaeoiden Charakter hat.

4.1.6. Schädeldachfragment DA4B/18/40 (Abb. 12-13, Taf. 7)

Das aus drei Stücken zusammengesetzte Schädeldachfragment umfasst Teile des Os frontale und des Os parietale. Am Frontale ist ein Teil der Sagittalnaht erhalten sowie ein Stück des Knochenkammes (Crista frontalis), der aus der Crista sagittalis hervorgeht und im Bogen zum Processus zygomaticus zieht. Allerdings fehlt ein Stück dieser Verbindung. In der Lateralansicht ist ein Stück der parietofrontalen Naht (Sutura coronalis) erkennbar, so dass die ursprüngliche Position des Schädelfragments zu rekonstruieren ist (Abb. 12, 1).

Auf der Medialansicht des Schädelfragmentes sind Teile der Schädelhohlräume erkennbar: am oralen Teil sind kleine Teile der rechten Begrenzung der Nasenhöhle (cavum nasi) erhalten, während der größere, caudale Teil des Stirnbeines die Kammern des Sinus frontalis zeigt. Die Sinus-Bildung endet an der Grenze zum Parietale; auch an diesem Fragment ist zu erkennen, dass die Sinusbildung nicht auf das Parietale übergreift wie bei den Höhlenbären, bei denen meist ein Sinus fronto-parietalis ausgebildet ist, der den Gehirnraum dorsal übergreift. Von der rechten Begrenzungswand des Cavum cranii ist ein kleiner Teil am Frontale, ein wesentlich größerer am Parietale erhalten. Es sind Abdrücke der lateralen Gehirnvenen (Venae cerebri) sowie die Crista lateralis sylvii zu erkennen.

Im Vergleich zu rezenten Schädeln von *Ursus arctos* sind keine Unterschiede festzustellen, v.a. die Ausdehnung des Sinus frontalis ist übereinstimmend: er erstreckt sich in caudaler Richtung bis über die Kronennaht hinaus und auch in den Bereich des Parietale. orientation but it did not allow for making an endocast of the sinuses, due to the solid bone lamellae separating the single chambers of the sinuses. Despite of this, it is obvious that there is a high and wide sinus parietalis covering most of the cranial cavity of this skull (Fig. 13, 3). Due to the fact that the variability of sinuses in the frontoparietal region is not yet known, it can only be assumed that the configuration of the frontal sinus in the bears from Deutsch-Altenburg is more similar to *U. arctos* and not to the members of the cave bear group.

4.1.6. Skull Fragment, dex., DA4B/18/40 (Fig. 12-13, Pl. 7)

This specimen was refitted from three originally separate parts and includes fragments of the frontal and parietal bones. On the frontal a part of the sutura sagittalis is preserved, as well as a part of the crista frontalis. The latter originates from the sagittal crest and runs towards the processus zygomaticus in an arch; A part of this junction is missing. In lateral view a part of the sutura coronalis is also preserved, so that it is possible to reconstruct the original position of this fragment on the skull (Fig. 12, 1).

Remainders of various cranial cavities are visible in medial view: the oral part shows some remains of the right border of the nasal cavity, whereas the bigger caudal part shows chambers of the sinus frontalis. The sinus ends at the border of the parietal bone. This specimen also shows that the sinuses do not extend into the ossa parietalia, as is common in cave bears. The latter usually have a sinus fronto-parietalis which widely covers the cranial cavity dorsally. The frontal bone preserved a small part of the cavum cranii, whereas a bigger part is preserved by the parietal bone. The impressions of the veins, which supply the brain with blood(venae cerebri) are preserved, and also those of the crista lateralis sylvii are also recognisable.

In comparison with the skulls of extant brown bears, *Ursus arctos*, no differences can be stated. This is especially true for the dimension of the frontal sinus, which extends caudally beyond the sutura coronalis, even into the parietal bone.

Measurements (mm)		Measurements (mm)				
Condylare length	269.4	Width of p1 alveolus	5.5			
Coronoid hight	104.3	Length of diastema (C - p4)	30			
Condylo-coronoid length	90.1	Length of p4	14,5			
Height of mandible below m2	56.6	Width of p4	8.8			
Length of tooth row C - m3	159.8	p4 morphotype	А			
Length of tooth row p4 - m3	90.3	Length of m1	25.7			
Length of tooth row m1 - m3	67.5	Width of m1	12.7			
Canine length	24.9	Length of m2	28.3			
Canine width	17.1	Width of m2	17.7			

Tabelle 8: Maße der MandibelDA4B/18/36.

Table 8: Measurements of man-dible DA4B/18/36.



Abbildung 14: Schematische Ansicht der linken Mandibelhälften von lateral, nicht maßstäblich.

1 – Ursus arctos arctos, rezent Bulgarien (Institut für Paläontologie, Universität Wien), 2 – Ursus deningeri, Mittelpleistozän, Mosbach (v. REICHENAU, 1906:Tafel V, fig. 4), 3 – Ursus sp., Altpleistozän, Deutsch-Altenburg 4B (DA4B/18/36), 4 – Ursus etruscus, Faella, Oberes Valdarno, Paralectotyp (MAZZA & RUSTIONI, 1992:pl. 4, fig. 2).

Figure 14: Schematic drawings of left mandibles, lateral view, not to scale.

1 – Ursus arctos arctos, extant, Bulgaria (Institute of Palaeontology, University of Vienna), 2 – Ursus deningeri, Middle Pleistocene, Mosbach (v. REICHENAU, 1906:Tafel V, fig. 4), 3 – Ursus sp., Early Pleistocene, Deutsch-Altenburg 4B (DA4B/18/36), 4 – Ursus etruscus, Faella, Upper Valdarno, paralectotype (MAZZA & RUSTIONI, 1992: pl. 4, fig. 2)

4.2. Mandibula, Unterkiefer (Tab. 8-9, Abb. 14-16)

Material: DA4B/18/36 – eine gut erhaltene linke Unterkieferhälfte, Mandibel mit Caninus, p4, m1 und m2 in situ sowie den Alveolen der Incisivi, des p1 und des m3. DA4B/18/89 – ein Unterkieferstück dex., sehr fragmentiert, bestehend nur aus dem Condylus (lateral beschädigt) sowie Teilen des Ramus ascendens. Die beiden Mandibelreste könnten von einem Individuum stammen.

Mandibel DA4B/18/36 (Abb. 14-15, Taf. 6)

Die überlieferten Zähne zeigen starke Usuren besonders am m1 und m2; am p4 ist nur an der Spitze des Protoconids eine kleine runde Usurfläche zu erkennen, am Eckzahn ist eine große Abschliffmarke an der Mesialwand ausgeprägt, wie sie typisch ist für die Wirkung des Oberkiefereckzahnes, auch die Spitze des Caninus ist abgeschliffen. Die Alveolen der Incisivi stehen dicht zusammen, die Alveole des i2 ist nach lingual gedrängt.

4.2. Mandibula, Lower Jaw (Tab. 8-9, Figs. 14-16)

Material: DA4B/18/36 – a well-preserved left mandible with canine, p4, m1 and m2 in situ, as well as alveoli of the incisors, p1 and m3.

DA4B/18/89 – a right mandibular fragment, heavily fragmented, consisting only of the condylus (damaged laterally) as well as parts of the ramus ascendens. Both mandibular remains are possibly from one individual.

Mandible DA4B/18/36 (fig. 14-15, pl. 6)

The preserved teeth show signs of heavy wear, especially on the m1 and m2; on the p4, only a small round wear facet is visible at the tip of the protoconid, on the canine, a large wear facet exists on the mesial side, as is typically produced by of the canines of the upper jaw, the tip of the canine is also worn. The alveoli of the incisors are closely spaced and the alveolus of the i2 is pushed aside lingually. Der Caninus ist relativ groß, weshalb anzunehmen ist, dass die Mandibel zu einem männlichen Tier gehörte. Die Zahnoberfläche ist glatt, d.h. es gibt weder eine distale noch eine mesiale Kante. Knapp hinter dem Caninus liegt eine relativ große Alveole, die nur vom p1 stammen kann. Der Bereich des folgenden Diastems war so stark beschädigt; dass die vorhandenen Knochensplitter aneinander gefügt und fehlende Teile ergänzt werden mussten, es ist daher nicht sicher, ob hier eine weitere Alveole war oder nicht.

Die Zahnformel der Mandibel aus Deutsch-Altenburg lautete höchstwahrscheinlich 3123. Mandibeln mit nur zwei Prämolaren (p1 und p4) und daher der gleichen Zahnformel sind nicht nur beim rezenten Braunbären sehr häufig, sondern treten auch bei *Ursus deningeri* auf The canine is relatively large, therefore it can be assumed that the mandible belonged to a male individual. The surface of the tooth is smooth, i.e. there was neither a distal nor a mesial edge. There is a relatively large alveolus shortly behind the canine, which can only be that of the p1. The area of the diastema behind the p1 is so heavily damaged that the remaining bone splinters were put together and the missing parts completed artificially, therefore it cannot be said with certainty if another alveolus existed there.

The dental formula of the mandible from Deutsch-Altenburg probably was 3123. Mandibles with only two premolars (p1 and p4) and thus with the same dental formula are not only very frequent in the extant brown bear, but also occur in *Ursus deningeri*, while the presence



Abbildung 15: Schematische Ansicht der linken Mandibelhälfte DA4B/18/36, von occlusal, im Vergleich Mandibeln aus anderen Fundstellen, nicht maßstäblich.

1–*Ursus* sp., Altpleistozän Deutsch-Altenburg 4B (DA4B/18/36), 2–*Ursus deningeri*, Mittelpleistozän Hundsheim (invers): ohne p1, 3–*Ursus "deningeroides*", Mittelpleistozän, Herkova jama (invers): mit p1, p4 einwurzelig, 4–*Ursus arctos priscus*, Jungpleistozän, Winden: mit p1, p4 zweiwurzelig, 5–*Ursus "rodei*", Altlpleistozän, Untermaßfeld: mit p1, beachte die Verlängerung des Diastems zwischen p4 und p1! **Figure 15**: Schematic drawing of left mandible DA4B/18/36, occlusal view, in comparison with mandibles from other sites, not to scale.

1 – Ursus sp., Early Pleistocene Deutsch-Altenburg 4B (DA4B/18/36), 2–Ursus deningeri, Middle Pleistocene, Hundsheim (invers): without p1, 3 – Ursus "deningeroides", Middle Pleistocene, Herkova jama (invers): with p1, p4 single-rooted, 4 - Ursus arctos priscus, Late Pleistocene, Winden: with p1, p4 double-rooted, 5 - Ursus "rodei", Early Pleistocene, Untermaßfeld: with p1, note the enlarged diastema between p4 and p1!

während die Präsenz des p1 bei den Höhlenbären extrem selten ist. Für systematische Zuordnungen bietet die Zahnformel nur bescheidene Möglichkeiten. of a p1 is extremely rare in cave bears. For a systematic classification, the dental formula is only useful to a limited degree.

Morphotype	Margo posterior	Processus pterygoideus
A1	geneigt / sloped	prominent
A2	geneigt / sloped	schwach entwickelt oder fehlend / weakly developed or missing
B1	fast senkrecht / nearly vertical	prominent
B2	fast senkrecht / nearly vertical	schwach entwickelt oder fehlend / weakly developed or missing

Tabelle 9: Morphotypen des Ramus ascendens bei Ursus.

Table 9: Morphotypes of ramus ascendens of Ursus.





Abbildung 16: Morphotypen der Mandibeln bei Braun- und Höhlenbären, Medialansicht des Ramus ascendens, nicht maßstäblich.

A1. Ursus arctos, rezent; A2. Ursus eremus, Schwabenreith-Höhle, B1. Ursus ingressus. Gamssulzenhöhle; B2. Ursus eremus, Schwabenreith-Höhle

Abkürzungen: f. mand. – foramen mandibulare, ins. pteryg. – insertio musculi pterygii, m. ant. – margo anterior, m. post. – margo posterior, pr. ang. – processus angularis, pr. condyl. – processus condyloideus, pr. cor. – processus coronoideus, pr. pteryg. – processus pterygoideus

Figure 16: Morphotypes of mandibles from brown bears and cave bears, medial view of ramus ascendens, not to scale.

A1. Ursus arctos, rezent; A2. Ursus eremus, Schwabenreith-Höhle, B1. Ursus ingressus. Gamssulzenhöhle; B2. Ursus eremus, Schwabenreith-Höhle

Abbreviations: f. mand. – foramen mandibulare, ins. pteryg. – insertio musculi pterygii, m. ant. – margo anterior, m. post. – margo posterior, pr. ang. – processus angularis, pr. condyl. – processus condyloideus, pr. cor. – processus coronoideus, pr. pteryg. – processus pterygoideus Der Ramus horizontalis ist relativ niedrig, die ventrale Kante des Mandibelkörpers verläuft gerade und parallel zur Zahnreihe. Es gibt vier Foramina mentalia, sie liegen in einer Reihe, die unter dem Canin beginnt und unter dem p4 endet.

Ramus ascendens: Der Processus coronoideus hat eine Form, die bei GARCIA & ARSUAGA (2001) mit "oriented to posterior" gekennzeichnet wird. Die Vorderkante (Margo anterior) steigt im steilen Bogen, knapp hinter dem m3 beginnend, zur dorsalen Spitze des Processus coronoideus auf, während die Hinterkante (Margo posterior) fast senkrecht verläuft. Der Processus pterygoides, eine Ansatzstelle des Pterygoidmuskels etwa unterhalb des Foramen mandibulae, ist nicht sehr markant ("… weakly marked") und bildet keinen hakenförmigen Fortsatz ("abrupt hook"), die Ansatzfläche für den Pterygoidmuskel ist allerdings schmal. Durch Kombination der beiden Hauptmerkmale bei GARCIA & ARSUAGA (2001) lassen sich vier Morphotypen zusammenstellen, die mit allen Übergängen verbunden sind:

Die Mandibel aus Deutsch-Altenburg gehört dem Typ A2 an, d.h. der Pterygoidfortsatz ist nicht hakenförmig entwickelt sondern ganz flach, der Hinterrand (Margo posterior) des Processus coronoideus ist im Bezug zur Kiefer-Längsachse nach vorne geneigt. Der Morphotyp A1 ist typisch für den rezenten Ursus arctos, es kommt aber auch der Morphotyp A2 vor, während die Morphotypen B1 und B2 fehlen. Bei den meisten Unterkiefern des rezenten Braunbären läuft der Processus pterygoideus in eine Spitze aus, dies kommt aber auch bei den Deninger- und Höhlenbären vor - allerdings seltener. Bei den Höhlenbären z.B. bei U. ingressus aus der Gamssulzenhöhle (n = 30) dominieren die Morphotypen B1 (ca. 40%) und B2 (ca. 30%). Mit geringen Frequenzen treten aber auch die Morphotypen A2 (ca. 20%) und A1 (<10%) auf. Durch diese hohe Variabilität wird klar, dass die taxonomische Verwendbarkeit der Ramus ascendens-Merkmale begrenzt ist.

Im Vergleich der Lateralansichten (Taf. 14) ergibt sich für die Mandibel aus Deutsch-Altenburg die größte Übereinstimmung mit dem Unterkiefer des rezenten Europäischen Braunbären, während beim Kiefer des Deningerbären aus Mosbach (Abb. 14, 2) die Höhe des Mandibelkörpers und die Fläche des Ramus ascendens deutlich größer sind. An der Typusmandibel des Etruskerbären (Abb. 14, 4) scheint der Ramus horizontalis in Bezug zur Coronoidhöhe kürzer und niedriger zu sein.

Nach der Zahnformel und der Gestalt entspricht der Deutsch-Altenburger Unterkiefer am besten dem des rezenten Braunbären. Die Variabilität der Mandibelform von *U. etruscus* und *U. deningeri* ist jedoch ungenügend bekannt, weshalb die hier sichtbaren Unterschiede nicht überwertet werden sollen.

4.3. Incisivi, Schneidezähne (Tab. 10, Abb. 17-20)

Material: Je ein erster, zweiter und dritter Incisivus superior sin., die von einem Individuum stammen dürften sowie je ein linker und ein rechter Incisivus inferior. The ramus horizontalis is relatively low, the ventral edge of the mandibular body runs straight and parallel to the tooth row. There are four foramina mentalia in a line, which begins below the canine and ends below the lower fourth premolar.

Ramus ascendens: the processus coronoideus has a shape which is characterized as "oriented to posterior" in GARCIA & ARSUAGA (2001). The anterior margin (margo anterior) rises steeply in a sloped curve, starting shortly behind the m3, up to the dorsal tip of the processus coronoideus, while the posterior margin (margo posterior) runs almost vertically. The processus pterygoides, an attachment surface of the pterygoid muscle, situated approximately below the foramen mandibulae, is not very marked ("... weakly marked") and forms no hook-shaped process ("abrupt hook"), the attachment surface for the pterygoid muscle is in any case small. By combining the two main characteristics described by GARCIA & AR-SUAGA (2001), one can list four morphotypes, which are connected by all transitive forms:

The mandible from Deutsch-Altenburg belongs to the type A2, which means the pterygoid process is not developed in a hook-like shape, but completely flat, the posterior margin (margo posterior) of the processus coronoideus is inclined forwards relative to the mandibular longitudinal axis. Morphotype A1 is typical for extant Ursus arctos, but morphotype A2 also occurs, while morphotypes B1 and B2 are missing. In most mandibles of extant brown bear, the processus pterygoideus peters out into a tip, but this also occurs in Deninger and cave bears, although less frequently. In cave bears, for instance in U. ingressus from the Gamssulzen cave (n = 30), morphotypes B1 (ca. 40%) and B2 (ca. 30%) dominate, but morphotypes A2 (ca. 20%) and A1 (<10%) also occur although less frequently. This high variability makes it clear that the taxonomic usefulness of the ramus ascendens characteristics is limited.

The comparison in lateral view (pl. 14), the mandible from Deutsch-Altenburg resembles the mandible of extant European brown bear most, while the mandible of the Deninger bear from Mosbach (fig. 14, 2) has a distinctly larger height of the mandible body as well as the surface of the ramus ascendens. In relation to the coronoid height the ramus horizontalis of the type mandible of the Etruscan bear (fig. 14, 4) seems to be relatively shorter and lower.

According to the dental formula and the shape, the mandible from Deutsch-Altenburg matches best that of the extant brown bear. However, the variability of the mandible shape of *U. etruscus* and *U. deningeri* is insufficiently known, and, therefore, the noticeable differences shown here should not be overvalued.

4.3. Incisors (Tab. 10, Figs. 17-20)

Material: Three incisors (I1, I2, I3 sup. sin.), which probably belong to one individual and two more indeterminable incisors, one from the left and one from the right side.

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length Width		Preservation mode	
DA4B	I1	sin.	18	81	6.0	7.4	isolated	
DA4B	I2	sin.	18	22	9.0	9.7	isolated	
DA4B	I3	sin.	18	5	17.0	11.5	isolated	
DA4B	i1	sin.	18	13	5.0	7.1	isolated	
DA4B	i1	dex.	18	11	4.8	6.2	isolated	

Tabelle 10: Maße der Schneidezähne.

Table 10: Measurements of in-cisors.



4



5



6

Abbildung 17: Schematische Kauflächenbilder des I2 sup. sin. von *Ursus* im Vergleich, nicht maßstäblich.

Fig. 1: Ursus sp., DA4B/18/22, Altpleistozän.

Fig. 2-3: Ursus arctos, Holozän.

Fig. 4-6: Ursus deningeri aus Hundsheim, Mittelpleistozän. Fig. 4: HH1889/5/339, Fig. 5: HH1889/5/335 (invers), Fig. 6: HH1889/5/337.

Figure 17: Schematic drawings of I2 sup. sin. of *Ursus* in comparison, not to scale.

Fig. 1: Deutsch-Altenburg 4B, 4B/18/22, Early Pleistocene.

Fig. 2-3: Ursus arctos, Holocene.

Fig. 4-6: Ursus deningeri, Hundsheim, Middle Pleistocene.

Fig. 4: HH1889/5/339, Fig. 5: HH1889/5/335 (inversed), Fig. 6: HH1889/5/337.



Abbildung 18: Die drei Oberkieferschneidezähne (I3 - I1 sup.) von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg 4 von lingual, 2-fache natürliche Größe.

Figure 18: The three upper incisors (I3 - I1 sup.) of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg 4, lingual view, twofold natural size.

Abbildung 19: Schematische Mesialansichten des I3 sup. sin. von *Ursus* im Vergleich, nicht maßstäblich.

Figure 19: Schematic drawings of I2 sup. sin. of *Ursus* (mesial view) in comparison, not to scale.

1 – Deutsch-Altenburg 4B/18/5, Early Pleistocene, 2-3 – Ursus deningeri, Hundsheim, 1889/315 and 317, Middle Pleistocene, 4 – Ursus arctos, Holocene, 5 – Ursus eremus, Schwabenreith cave, early Late Pleistocene, 6 – Ursus ingressus, Gamssulzen cave, Late Pleistocene.





Diagramm 2: Vergleich der Maße der Oberkieferschneidezähne aus Deutsch-Altenburg mit den Verteilungsarealen von Länge und Breite der I sup. von *U. deningeri* aus der Herkova jama.

Diagram 2: Comparison of dimensions of upper incisors from Deutsch-Altenburg and the distribution areas of length and width of I sup. of *U. deningeri* from Herkova jama.

Beschreibung:

18

• 11 sup.: Isolierte Exemplare der ersten beiden Oberkieferschneidezähne sind normalerweise weder metrisch noch morphologisch von einander zu unterscheiden (RA-BEDER, 1999). Bei den Zähnen aus Deutsch-Altenburg aber ist der Größenunterschied so groß, dass der kleinere mit hoher Wahrscheinlichkeit als I1 und der größere

Description:

I1 sup.: Usually it is impossible to distinguish between isolated first and second upper incisors based on the morphology or on metrics, see RABEDER (1999). However the difference in size of the material from Deutsch-Altenburg is so striking that it is very likely that the smaller tooth is the I1 and the bigger one the I2, see Diagram 2. The



Abbildung 20: Schematische Ansichten des i1 inf. von *Ursus* im Vergleich, nicht maßstäblich.

Figure 20: Schematic drawings of i1 inf. of *Ursus* in comparison, not to scale.

1 – i1 dex., Deutsch-Altenburg 4B/18/11, 2 – i1 sin., Deutsch-Altenburg 4B/18/13, Early Pleistocene, 3 – i1 sin., Ursus arctos, Holocene, 4 – Ursus deningeri, Herkova jama, Middle Pleistocene.

a – lingual, b – distal, c – mesial





Diagram 3: Comparison of dimensions of lower i1 of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg and *U. deningeri* from Herkova jama.

als I2 anzusprechen sind, siehe Diagramm 2. Der I1 (DA4B/18/81) hat eine ungewöhnliche Form: es gibt drei Lingualhöcker. Zwischen dem mesialen und dem distalen Cingulumhöcker ist ein dritter Höcker entwickelt, der die sonst übliche Furche zwischen dem mesialen und dem distalen Cingulum ausfüllt. Derartige Incisivi sind bei den Höhlenbären nicht bekannt. Bei einem I2 von Ursus deningeri aus Hundsheim (Abb. 17, 6) ist eine ähnliche Höckeranordnung festzustellen.

• 12 sup.: Der einzige überlieferte 12 ist morphologisch urtümlich. Das linguale Cingulum ist nur durch zwei seichte Furchen unterteilt, es gibt weder eine Lingualkante noch eine Fossa lunaris, Morphotyp d0. Im Vergleich specimen DA4B/18/81, a first upper incisor, shows an unusual morphology: There are three cusps on the lingual side. Between the mesial and distal cusps of the cingulum there is a third in-between that fills the groove that usually occurs in this place. This type of incisor is not yet known from a member of the cave bear group. But there is an I2 of *U. deningeri* from Hundsheim, which shows a similar constellation of cusps, for comparison see fig. 17, 6.

• 12 sup.: The specimen of 12 shows a primitive morphology. The cingulum on the lingual side is divided by only two light corrugations; there is neither a lingual edge nor a fossa lunaris, morphotype d0. When comparing the dider Dimensionen liegt der I1 aus Deutsch-Altenburg weit außerhalb der Verteilungsareale von *Ursus ladinicus* und *U. deningeri*, während der I2 sup. im unteren Drittel dieser Areale zu liegen kommt.

• I3 sup.: Der einzige überlieferte I3 zeigt Usurflächen an der Basis der Distalkante (vom C inf. verursacht) sowie mesial der Zahnspitze (vom i3 verursacht). Diese Usurflächen sind jedoch nur ganz schwache Abschleifspuren am Schmelz, die nur die äußere Schicht betreffen. So ist trotz dieser Usuren zu erkennen, dass der I3 aus Deutsch-Altenburg keine Lingualkante und keine Fossa lunaris entwickelt hat; bei den Zähnen von U. deningeri und noch viel stärker bei U. eremus und U. ingressus ist die Mesialflanke der Zahnkrone durch eine deutliche Grube gekennzeichnet, die von der Mesialkante und der Lingualkante umschlossen ist und wegen ihrer halbmondförmigen Gestalt Fossa lunaris heißt. Der Zahn aus Deutsch-Altenburg ähnelt in der Form der Mesialseite den I3 des rezenten U. arctos. An der Distalkante gibt es keine Spur einer Kalyx, s. Abb. 19.

• i1 inf.: Je 1 linker und ein rechter i1 inf. liegen aus Deutsch-Altenburg vor. Beide Zähne zeigen ähnliche Usuren am Schmelz der Spitze, so dass geschlossen werden kann, dass sie wahrscheinlich zu einem Individuum gehören. Der Bauplan des i1 ist einfach und damit ähnlich zu den i1 des rezenten Braunbären. Neben dem Haupthöcker gibt es einen distalen Nebenhöcker, der lingual durch eine seichte Furche vom Haupthöcker getrennt ist. Die i1 von *U. deningeri* haben eine längere Krone, d.h. die Zahnlänge in mesio-distaler Richtung ist relativ größer (s. Diagramm 3).

4.4. Canini, Eckzähne (Tab. 11, Abb. 21-22, Diag. 4)

Material: Ein C inf. sin. im Unterkiefer DA4B/18/36, 1 isolierter C inf. dex. DA4B/18/12 sowie ein C sup.-Fragment DA4B/18/26.

Beschreibung: Nach der Krümmung der Zahnkrone und dem elliptischen Umriss der Wurzel ist auch der kleine isolierte Canin ein Unterkiefereckzahn, während für das Fragment 18/26 eine Zuordnung nicht möglich ist.

Die beiden gut erhaltenen Eckzähne sind so unterschiedlich, dass sie ursprünglich verschiedenen Taxa (*U. deningeri* und *U. etruscus*) zugeordnet worden waren. Vergleiche mit den Eckzähnen von *Ursus deningeri* aus der Herkova jama (jüngeres Mittelpleistozän) zeigen jedoch, dass der größere der beiden Eckzähne in das Verteilungsareal der männlichen und der kleinere in das Feld der weiblichen Canini passen. Ein Vergleich mit je einem männlichen und einem weiblichen Eckzahn aus Hundsheim (*U. deningeri*, älteres Mittelpleistozän) bestätigen dies. Beide Eckzähne mensions it is obvious that the I1 from Deutsch-Altenburg is far outside the dsitribution areas of *U. ladinicus* and *U. deningeri*. In contrary to this the I2 is situated in the lower third of the latter distribution areas.

• 13 sup.: There is only a single I3 in the material from Deutsch-Altenburg which is abraded on the base of the distal edge (usually due to the C inf.) and on the mesial side of the tip (usually due to the lower I3). But as these slight abrasions only affect the outer enamel layer it is obvious that the I3 from Deutsch-Altenburg developed no lingual edge and no fossa lunaris. The mesial flange of the crown is characterized by a clearly visible pit in *U. deningeri* and even more clearly in *U. eremus* and *U. ingressus*. The fossa lunaris is a clearly visible pit on the mesial side of the tooth which is surrounded by the mesial and distal edge and is of semilunar shape. The mesial side of the I3 from Deutsch-Altenburg resembles that of the recent *U. arctos*. On the distal edge no calyx developed, see Fig. 19.

•i1 inf.: There are one left and one right lower i1 in the material from Deutsch-Altenburg. As both teeth show similar abrasions on the tip it is likely that these teeth belonged to the same individual. The morphology of the lower i1 is simple and thus closely resembles that of present day *U. arctos*. Besides the main cusp there is a small cusp on the distal side, which is separated from the main cusp by a slight corrugation on the lingual side. In comparison to the i3 of *U. deningeri* the crown is somewhat shorter in specimens from Deutsch-Altenburg, i.e. the mesio-distal length is (relatively) smaller (see diagram 3).

4.4. Canini, Canines (Tab. 11, Fig. 21-22, Diag. 4)

Material: One C inf. sin. in mandible DA4B/18/36, one C inf. dext., DA4B/18/12 and one fragment of a canine, DA4B/18/26.

Description: Based on the curvature of the crown and on the elliptical shape of the root the small isolated canine can also be regarded as a lower canine. The fragment DA4B/18/26 cannot be conclusively determined.

There are striking differences between the two wellpreserved canines so that they were originally attributed to different taxa, *U. deningeri* and *U. etruscus*. In comparison with the material from Herkova jama (Slovenia, upper Middle Pleistocene) it became obvious however, that they fit perfectly well in the distribution areas of males and females and that the difference in size is based on sexual dimorphism. Another comparison with one male and one female canine from Hundsheim (*U. deningeri*, lower Middle Pleistocene) confirms this. Both canines show a

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA4B	C inf.	sin.	18	36	24.9	17.1	in mandible
DA4B	C inf.	sin.	18	12	17.6	13.7	isolated

Tabelle 11: Maße der Eckzähne aus Deutsch-Altenburg.

Table 11: Measurements of the canines from Deutsch-Altenburg.



Abbildung 21: Die Eckzähne von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg in Mesialansicht, in natürlicher Größe.

1 – männlicher C inf. sin. im Unterkiefer DA4B/18/36 (invers), 2 – männliches C sup.-Fragment dex. DA4B/18/26, 3 – weiblicher C inf. dex. DA4B/18/12. Figure 21: The canines of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg in mesial view, natural size.

1 – male C inf. sin. in mandible DA4B/18/36, inversed, 2 – male fragmentary C sup. DA4B/18/26, 3 – female C inf. dex. DA4B/18/12.





Diagramm 4: Vergleich der Canini aus Deutsch-Altenburg mit den Verteilungsmuster bei *U. deningeri* aus der Herkova jama (Mittelpleistozän).

Diagram 4: Comparison of canines from Deutsch-Altenburg with the distribution area of *U. deningeri* from Herkova jama (Middle Pleistocene).

haben die für *Ursus* typische Form mit glatten Distalkanten, die von Furchen begleitet werden. Unterschiede zwischen *U. deningeri*, *U. arctos* und den Eckzähnen aus Deutsch-Altenburg sind nicht zu erkennen.

4.5. Praemolares superiores, Oberkiefer-

prämolaren (Tab. 12, Abb. 23, Diag. 5)

Material: zwei isolierte P4 sup. (1 dex.), ein P4 dex. im Maxillarfragment DA4B/18/7, ein stark korrodierter P4 sin. im Maxillarfragment DA4B/18/14.

Beschreibung: Die vorderen Prämolaren P1, P2 und P3 sind nur als Alveolen bzw. Wurzelreste am Rostrumfragment DA4B/18/37 überliefert. Die Anzahl dieser einspitzigen Prämolaren war offensichtlich schon im Altpleistozän Schwankungen unterworfen, das zeigt dieses Rostrumfragment, an dem der rechte P3 fehlt, während er auf der linken Seite durch eine Alveole nachweisbar ist. Derartige Reduktionen der vorderen Prämolaren sind bei den rezenten Braunbären keine Seltenheit.

Alle drei überlieferten P4 sind dreihöckerig, sie gehören dem Morphotyp A an: es gibt keine Spuren eines Metaconulus oder eines Metalophs. Nur am Exemplar DA 4B/18/15 ist der Beginn eines Protolophs angedeutet, indem vom Protocon ein zarter Grat in Richtung Paracon entsendet wird, der das Tal zwischen den beiden Höckern überquert. (Morphotyp A-A/F). Auch am Exemplar DA4B/18/7 ist der Beginn eines Protolophs angedeutet, typical morphology for *Ursus* with smooth distal edges, which are accompanied by hollows. There are no obvious morphological differences between *U. deningeri*, *U. arctos* and the canines from Deutsch-Altenburg.

4.5. Praemolares superiores, Upper Premolars

(Tab. 12, Fig. 23, Diag. 5)

Material: two isolated P4 sup. (1 dex.), one P4 dex. in the maxillary fragment DA4B/18/7, one strongly corroded P4 sin. in the maxillary fragment DA4B/18/14.

Description: The anterior premolars P1, P2 and P3 are only preserved as alveoli or root remains in the rostral fragment DA4B/18/37. The number of these single cusped premolars obviously was prone to fluctuations as early as the Early Pleistocene, which is shown by this rostral fragment, lacking the P3 dex., while it was evidently present on the left side as seen by the alveolus. Such reductions of the anterior premolars are common in extant brown bears.

All three preserved P4 are tricuspid, they belong to morphotype A: there are no traces of a metaconulus or a metaloph. Only on specimen DA4B/18/15 is the beginning of a protoloph hinted at by a delicate crest running from the protocone in the direction of the paracone, which crosses the valley between the two cusps (morphotype A-A/F). The beginning of a protoloph is also hinted at in specimen DA4B/18/7, but there is

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA 4B	P4 sup.	dex	18	7	19.0	12.8	in maxillary fragment
DA 4B	P4 sup.	dex	18	2	19.2	12.7	isolated
DA 4B	P4 sup.	sin	18	15	15.4	11.2	isolated

Tabelle 12: Maße der P4 sup. aus Deutsch-Altenburg.

Table 12: Measurements of P4 sup. from Deutsch-Altenburg.

es gibt aber noch keine Verbindung zum Protocon, daher ist diese P4-Form als Morphotyp A zu werten. Die P4 sup. von *U. deningeri* aus Hundsheim sind höher evoluiert. Es gibt vom Metaloph zumindest Ansätze (Abb. 23, 4) oder es ist sogar ein deutlicher Metaconulus (Abb. 23, 5) no connection to the protocone yet, therefore this P4shape is classified as morphotype A. The P4 sup. of *U. deningeri* from Hundsheim are more highly evolved. There are at least rudiments of a metaloph (fig. 23, 4), or even a distinct metaconulus (fig. 23, 5) is developed.

Abbildung 23: Schematische Zeichnungen der P4 sup. von Deutsch-Altenburg im Vergleich zu *U. deningeri* aus Hundsheim und *U. arctos arctos*, rezent.

P4 dex., DA4B/18/2, 2 –
 P4 sin., DA4B/1815, 3 – P4 dex., DA4B/18/7, 4 – P4 sin. aus Hundsheim (1889/300),
 5 – P4 dex., fragmentiert, aus Hundsheim (1889/304), 6 – P4 sin. of Ursus arctos arctos, rezent.
 a – occlusal, b – lingual, nicht maßstäblich.

Figure 23: Schematical drawings of P4 sup. from Deutsch-Altenburg in comparison to *U. deningeri* from Hundsheim and *U. arctos arctos*, extant.

1 – P4 dex., DA4B/18/2, 2 – P4 sin., DA4B/1815, 3 – P4 dex., DA4B/18/7, 4 – P4 sin. from Hundsheim (1889/300), 5 – P4 dex., fragmented, from Hund-

sheim (1889/304), 6 – P4 sin. of *Ursus arctos arctos*, recent. a – occlusal, b – lingual, not to scale.





Diagramm 5: Vergleich der Längen- und Breitenwerte des P4 sup. von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg und West-Runton mit *U. deningeri* und *U. etruscus*.

Diagram 5: Comparison of length and width of upper fourth premolars of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg und West-Runton to *U. deningeri* and *U. etruscus*.



entwickelt. Die P4 sup. des rezenten und jungpleistozänen europäischen Braunbären (*U. arctos*) gehören meistens dem Morphotyp A an. Nur selten sind Spuren einer Protolophoder Metaloph-Bildung zu erkennen wie z.B. in Fig. 6 der Abb. 23. Die P4 sup. aus Deutsch-Altenburg entsprechen morphologisch den P4 von *Ursus arctos*.

4.6. Praemolares inferiores, Unterkiefer-

prämolaren (Tab. 13, Abb. 24, Diag. 6)

Material: Überliefert ist ein einziger p4 inf. sin. sowie die Alveole des p1 in der Mandibel 18/36.

The P4 sup. of extant and Late Pleistocene brown bear $(U. \ arctos)$ mostly belong to morphotype A. Only rare traces of protoloph or metaloph formation are visible, such as depicted in fig. 23, 6. The fourth upper premolars from Deutsch-Altenburg morphologically correspond to the P4 of *Ursus arctos*.

4.6. Praemolares inferiores, Lower premolars

(Tab. 13, Fig. 24, Diag. 6)

Material: only one isolated p4 inf. sin. is preserved, as well as the alveolus of the p1 in the mandible 18/36.

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Morphotype	Preservation mode
DA4B	p4	sin.	18	36	14.5	8.8	А	in mandible

Tabelle 13: Maße des p4 inf. aus Deutsch-Altenburg.

Beschreibung: Die kreisrunde Alveole des p1 liegt knapp distal des Eckzahnen, sie hat einen Durchmesser von ca. 6 mm. Table 13: Measurements of the p4 inf. from Deutsch-Altenburg.

Description: The circular alveolus of the p1 is positioned shortly distally of the canine, it has a diameter of about 6 mm.



1 - p4 inf. sin. DA4B/1818/36, 2 - p4 inf. Ursus "rodei" Untermaßfeld (MUSIL, 2004), 3-4 - Ursus deningeri, Hundsheim (UWPI 1889/6/306 & 1889/6/305), 5 - U. deningeri, Herkova jama (Hj 176, invers), 6 - Ursus arctos arctos, rezent.

Abkürzungen: dg – Distal-Grat, med – Metaconid, pad – Paraconid, pdg – parallele Distalgrate, prd – Protoconid.

Figure 24: Schematical drawings of p4 inf. from Deutsch-Altenburg and Untermaßfeld in comparison to *U. deningeri* from Hundsheim and from Herkova jama as well as from *U. arctos arctos*, extant. **a** – occlusal view, **b** – lingual view



1 – p4 inf. sin. DA4B/1818/36, 2 – p4 inf. Ursus "rodei" Untermaßfeld (MUSIL, 2004), 3-4 – Ursus deningeri, Hundsheim (UWPI 1889/6/306 & 1889/6/305), 5 – U. deningeri, Herkova jama (Hj 176, invers), 6 – Ursus arctos arctos, extant.

Abbreviations: dg – distal ridge, med – metaconid, pad – paraconid, pdg – parallel distal ridges, prd – protoconid. **Diagramm 6**: Vergleich der Längen- und Breitenwerte des p4 inf. von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg mit anderen fossilen Bären.

Diagram 6: Comparison of length and width of the lower p4 of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg to other fossil bears.



Der p4 hat eine sehr urtümliche Gestalt. Als einziger Höcker ist das Protoconid entwickelt. Von der Spitze ziehen ein schwach entwickelter Grat nach distal und biegt nach lingual um. Ein zweiter Distalgrat ist angedeutet, er ist nur kurz und durch eine Furche vom ersten Distalgrat getrennt. Der Mesialgrat, ebenfalls nur schwach entwickelt, beschreibt einen sanften Bogen. Es gibt keine Spuren eines Para- oder Metaconids.

Vergleiche: Derartig einfache p4 inf. sind beim Braunbären häufig. Die Variabilität ist jedoch groß und es kommen auch p4 vor mit Metaconid und Paraconid; diese Höcker bleiben aber meist klein.

Auch bei *Ursus deningeri* kommen sehr urtümliche p4 vor. Ein p4 aus Hundsheim ist nur einhöckrig aber ohne Paraund Metaconid (Abb. 24, 3), ein anderer zeigt ein kleines Metaconid und ein Paraconid (Abb. 24, 4). Parallele Distalgrate finden wir bei *Ursus rodei* von Untermaßfeld ebenso wie bei *U. deningeri* von Hundsheim und von der Herkova jama (Abb. 24, 5).

Wegen der großen morphologischen Variabilität der p4 einerseits und der bescheidenen Anzahl überlieferter Zähne ist eine Zuordnung zur *U. deningeri*- oder zur *U. arctos*-Gruppe auf Grund der p4 nicht möglich.

4.7. M1 sup., Der erste Oberkiefermolar (Tab. 14-15. Abb. 25, Diag. 7)

Material: ein M1 dex. aus Deutsch-Altenburg DA2C/28/1, insgesamt 6 M1 (3 sin.) aus Deutsch-Altenburg 4, davon ein Paar vom Maxillarfragment DA4B/18/14 und ein M1 dex.vom Maxillarfragment DA4B/18/7, die übrigen isoliert (DA4B/18/8, 16 und 35). The p4 has a very primitive shape. The protoconid is the only developed cusp of this tooth. A weakly developed crest runs distally from the tip, then curves towards lingual side. A second distal crest is hinted at, but it is only short and separated from the first distal crest by a groove. The mesial crest, which is also only weakly developed, curves gently. There are no visible traces of a para- or metaconid.

Comparisons: such simple p4 inf. are common in brown bears. However, the variability is great, and p4 with a metaconid and paraconid also occur; but these cusps mostly remain small.

Very primitive p4 also occur in *Ursus deningeri*. One p4 from Hundsheim is only single-cusped, but without para- and metaconid. (fig. 24, 3), another shows a small metaconid and a paraconid (fig. 24, 4). Parallel distal crests are found in *Ursus rodei* from Untermaßfeld, as well as in *U. deningeri* from Hundsheim and from Herkova jama (fig. 24, 5).

Because of the great morphological variability of the p4 on one hand and the modest number of preserved teeth on the other hand, an assignation to the *U. deningeri*-group or *U. arctos*-group is impossible on the basis of the p4.

4.7. M1 sup., The First Upper Molar (Tab. 14-15, Fig. 25, Diag. 7)

Material: 1 M1 dex. from Deutsch-Altenburg DA2C/28/1, a total of 6 M1 (3 sin.) from Deutsch-Altenburg 4, one pair of these from the maxillary fragment DA4B/18/14 and one M1 dex. from the maxillary fragment DA4B/18/7, the others are isolated teeth (DA4B/18/8, 16 and 35).

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA 4B	M1 sup.	dex.	18	7	23.5	16.0	in maxillary fragment
DA 4B	M1 sup.	sin.	18	8	22.7	17.4	isolated
DA 4B	M1 sup.	sin.	18	16	25.5	19.3	isolated
DA 4B	M1 sup.	dex.	18	35	22.7	16.7	isolated germ
DA 4D	M1 sup.	sin.	10	14	23.0	15.9	in marillane fragment
DA 4D	M1 sup.	dex.	18	14	23.2	16.5	in maximary fragment

Tabelle 14: Maße der M1 sup. aus Deutsch-Altenburg.

Table 14: Measurements of M1 sup. from Deutsch-Altenburg.

Metrisch liegen die Werte des M1 aus Deutsch-Altenburg zwischen Ursus etruscus aus dem Pliozän des Valdarno (MAZZA & RUSTIONI, 1994) und Ursus deningeri aus Hundsheim und Mosbach (v. REICHENAU, 1906; ZAPFE, 1948) siehe Diagramm 7. Mit beiden Gruppen gibt es Überschneidungen.

Andererseits liegen die Deutsch-Altenburger Wertepaare in den Verteilungsarealen von anderen altpleistozänen *Ursus*-Resten, die als *U. dolinensis* (GARCIA & ARSUAGA, 2001) beschrieben wurden, aber auch von den mittelpleistozänen *U. arctos "priscus"*-Zähnen aus Grays Thurrock und Ehringsdorf (KURTÉN, 1959, 1975). Die zwei Wertepaare aus Untermaßfeld (*U. "rodei"* MUSIL, 2001) sind deutlich größer, siehe Diagramm 7. Die Analyse der einzelnen Kauflächenmerkmale (siehe RABEDER, 1999) ergab:

• Paracon-Innenwand glatt, ohne Kanten oder Pfeiler: Morphotyp 0

• Metacon ohne Lingualkante oder Pfeiler: Morphotyp 0

• Parastyl schwach entwickelt, d.h. der Innengrat endet hier ohne Höckerbildung.

• Metastyl meist vorhanden aber wenig prominent. Mesocon ungeteilt.

• Protocon- und Mesocon-Innenflanke immer glatt, Morphotyp A

• Talonfeld bei den sehr jungen Zähnen (fig. 25, 1 und 3) granuliert, d.h. mit kleinen, zarten Schmelzrunzeln erfüllt. Diese Granulation ist wahrscheinlich bei allen anderen M1 durch die Abkauung ganz verschwunden, das Talonfeld ist glatt, Morphotyp A Metrically, the values of the M1 from Deutsch-Altenburg are between *Ursus etruscus* from the Pliocene of Valdarno (MAZZA & RUSTIONI, 1994) and *Ursus deningeri* from Hundsheim and Mosbach. (v. REICHENAU, 1906; ZAPFE, 1948), see diagr. 7. There are overlaps with both groups.

On the other hand, the pairs of variates from Deutsch-Altenburg lie within the distribution area of other Early Pleistocene Ursus remains, which were described as Ursus dolinensis (GARCIA & ARSUAGA, 2001), but also within the range of the Middle Pleistocene U. arctos "priscus" teeth from Grays Thurrock and Ehringsdorf (KURTÉN, 1959, 1975). The two pairs of variates from Untermaßfeld (U. "rodei", MUSIL, 2001) are distinctly larger, see diagram 7. The analysis of the individual chewing surface characteristics (see RABEDER, 1999) showed:

• Interior slope of the paracone smooth, no edges or pillars: morphotype 0

• Metacone without lingual edge or pillars: morphotype 0

• Parastyle weakly developed, i.e., the interior crest ends without forming a cusp.

• Metastyle mostly present but not very prominent. Mesocone undivided

• Interior slope of protocone and mesocone always smooth, morphotype A

• Talon field granulated in very young teeth (fig. 25, 1 and 3), i.e., with small, delicate enamel lines. This granulation has probably vanished in all other M1 by wear, the talon field is smooth, morphotype A

Merkmal,	DA	DA4B	DA4B	DA4B	DA4B	DA4B	HH	HH	HH	HH
Characteristic	2C1	18/8	18/18	18/35	18/14s	18/14d	342	398	396	397
Paracone	1	0	0	1	0	0	1	1	1	worn
Metacone	0.5	0	0	1	0	0	1	1	1	worn
Parastyle	small	small	small	small	0	0	big	small	+	+
Metastyle	small	small	+		small	small	big	big	+	+
Mesocone			ι	ındivide	d			divided	undivided	worn
Protocone-inner flange	A	A	A	D2	A	A	B1	B3	C2	worn
Talonfield	C*	В	A°	C	A°	A°	С	C	C	2.5
Lingual cingulum	2.5	2.5	1	0	2	2.5	3	3	+	+
Posthypocone		_	_				+	+	+	+

Tabelle 15: Morphologischer Vergleich der M1 sup. von *Ursus.* * Höcker klein, ° abgekaut daher Talonfeld glatt. **Table 15:** Morphological comparison of M1 sup. of Ursus. * cuspsmall, ° talonfield worn hence smooth.

Das linguale Cingulum fehlt meist, es ist nur beim Exemplar DA2C1/28/1 zwischen Proto- und Hypocon als Stufe im lingualen Schmelz erkennbar, dahinter gibt es noch einen schmalen Streifen.

Die Unterschiede zu *U. deningeri* (fig. 25, 6-7) sind am deutlichsten an der Innenfläche zu sehen. Besonders das Talonfeld aber auch das Tal zwischen Para- und Protocon ist bei den Hundsheimer Stücken durch viele Höcker und Rippen gegliedert, Parastyl und Metastyl sind größer und das Lingualcingulum ist durch Höcker und Grate verstärkt. The lingual cingulum is mostly absent, it is only visible in specimen DA2C1/28/1 between proto- and hypocone as an elevation in the lingual enamel and behind this, there is a narrow strip.

The differences to *U. deningeri* (figs. 25, 6-7) can be seen most distinctly on the inner side. Especially the talon field, but also the valley between para- and protocone, is divided into many cusps and ribs in the Hundsheim specimens, parastyle and metastyle are larger and the lingual cingulum is reinforced by additional cusps and crests.



Abbildung 25: Schematische Occlusalbilder des M1 sup., nicht maßstäblich.

Figure 25: Schematical drawings of M1 sup., occlusal view, not to scale.

1-5: Ursus sp., Deutsch-Altenburg: 1 - M1 dex., DA2C1/28/1, 2 - M1 sin, DA4B/28/16, 3 - M1 dex. DA4B/28/35, 4-5 - M1 sin. & dex., Maxillarfragment DA4B/18/14, 6-7: Ursus deningeri, Mittelpleistozän, Hundsheim: 6 - M1 sin., HH/5/398, 7 - M1 sin., HH/5/342, 8 - M1 dex., Ursus arctos priscus, Jungpleistozän, Winden, 9 - M1 sin., Ursus arctos arctos, rezent.

Abkürzungen: hy – Hypoconus, me – Metaconus, ms – Mesoconus, mtst – Metastyl, pa – Paraconus, past – Parastyl, phy – Posthypoconus, pr – Protoconus, tf – Talonfeld 1-5: Ursus sp., Deutsch-Altenburg: 1 - M1 dex., DA2C1/28/1, 2 - M1 sin, DA4B/28/16, 3 - M1 dex. DA4B/28/35, 4-5 - M1 sin. & dex., maxillar fragment DA4B/18/14, 6-7: Ursus deningeri, Middle Pleistocene, Hundsheim: 6 - M1 sin., HH/5/398, 7 - M1 sin., HH/5/342, 8 - M1 dex., Ursus arctos priscus, Late Pleistocene, Winden, 9 - M1 sin., Ursus arctos arctos, extant.

Abbreviations: hy – hypoconus, me – metaconus, ms – mesoconus, mtst – metastyl, pa – paraconus, past – parastyl, phy – posthypoconus, pr – protoconus, tf – Talon field



Diagramm 7: Vergleich der Längen und Breiten-Werte des M1 sup. von *Ursus* aus Deutsch-Altenburg mit *U. deningeri*, *U. etruscus* und *U. arctos*.

Diagram 7: Comparison of values of *Ursus* from Deutsch-Altenburg to the values of *U. deningeri*, *U. etruscus* and *U. arctos*.

Data: taken from KURTÉN, 1959 and 1975 (Grays Thurrock und Ehringsdorf), MAZZA & RUS-TIONI, 1994 (*U. etruscus*) and original data.

Die Zähne des rezenten und jungpleistozänen Braunbären haben sich hingegen kaum weiterentwickelt: die Höcker und Rippen im Talonfeld sind deutlicher, auch Para- und Metastyl sind kräftiger, das Lingualcingulum ist gratartig entwickelt (fig. 25, 8) oder fehlt völlig (fig. 25, 9).

Metrisch vermitteln die Bärenreste aus Deutsch-Altenburg (basales Altpleistozän) zwischen den pliozänen Etruskerbären und den mittelpleistozänen Deningerbären, aber auch zwischen *U. etruscus* und den mittelpleistozänen Braunbären. Die M1 aus Deutsch-Altenburg sind in allen Einzelmerkmalen entweder primitiver als oder gleich primitiv wie alle Vergleichstücke aus dem Alt- und Mittelpleistozän. Die Unterschiede zu *Ursus deningeri* sind viel größer als zu *Ursus arctos "priscus"* aus Winden.

4.8. M2 superior, zweiter Oberkiefermolar (Tab. 16-17, Abb. 26, Diag. 8)

Material: insgesamt sind vier M2 erhalten, zwei isolierte Zähne (1 sin. DA4B/18/24 und 1 dex. DA4B/18/29), die nach Größe und Morphologie von einem Individuum stammen können, sowie zwei stärker usierte M2 im Maxillarfragment DA4B/18/14.

Beschreibung: Metrisch stimmen die vier Zähne sowohl mit den anderen altpleistozänen Funden überein, die als *U. dolinensis* GARCIA & ARSUAGA, 2001 und *U. rodei* MU-SIL, 2001 beschrieben worden sind. Sie liegen aber auch im Verteilungsfeld der mittelpleistozänen Braunbären The teeth of the extant and Late Pleistocene brown bears have evolved but little: the cusps and ribs on the talon field are more distinct, para- and metastyle are also stronger, the lingual cingulum is developed crest-like (fig. 25,8) or completely absent (fig. 25,9).

Metrically, the bear remains from Deutsch-Altenburg (basal Early Pleistocene) lie between the Pliocene Etruscan bears and the Middle Pleistocene Deninger bears, but also between *U. etruscus* and the Middle Pleistocene brown bears. The M1 from Deutsch-Altenburg are, in all individual characteristics, either more primitive or as primitive as all comparison specimens of the Early to Middle Pleistocene, the differences to *Ursus deningeri* are much greater than those to *Ursus arctos "priscus"* from Winden.

4.8. M2 superior, Second Upper Molar (Tab. 16-17, Fig. 26, Diag. 8)

Material: all in all four M2 are preserved, two isolated teeth (1 sin. DA4B/18/24 and 1 dex. DA4B/18/29), which could, according to size and morphology, be from a single individual, as well as two more heavily worn M2 in the maxillary fragment DA4B/18/14.

Description: Metrically, the four teeth match the other Early Pleistocene finds, which were described as *U. dolinensis* GARCIA & ARSUAGA, 2001 and *U. rodei* MUSIL, 2001. But they are also within the distribution range of the Middle Pleistocene brown bears of Ehringsdorf

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA 4B	M2 sup.	sin.	18	24	40.6	22.4	in maxillary fragment
DA 4B	M2 sup.	dex.	18	29	40.9	22.1	in maxillary fragment
DA 4B	M2 sup.	sin.	18	14	39.4	19.5	isolated
DA 4B	M2 sup.	dex.	18	14	39.2	19.5	isolated

Tabelle 16: Maßtabelle der M2 sup. aus Deutsch-Altenburg.

Table 16: Measurements of M2 sup. from Deutsch-Altenburg.

Diagramm 8: Größenvergleich des M2 sup. von Ursus aus Deutsch-Altenburg mit U. etruscus, anderen Ursus-Zähnen aus dem Altpleistozän sowie mit mittelpleistozänen Braunbären von Thüringen und England.

Diagram 8: Comparison of M2 values from Deutsch-Altenburg to *U. etruscus* (Pliocene), to other Early Pleistocene bears (*U. rodei*, *U. dolinensis*) and to Middle Pleistocene brown bears of Thüringen and England.

Data: KURTÉN, 1959 and 1975 (Grays Thurrock und Ehringsdorf), MAZZA & RUSTIONI 1994 (*U. etruscus*), MUSIL, 2001 (*U. rodei*), GARCIA & ARSUAGA, 2001 (*U. dolinensis*) and original.



von Ehringsdorf und Grays Thurrock (KURTÉN, 1959, 1975) sowie im Verteilungsfeld der mittelpleistozänen Deningerbären von Hundsheim, Mosbach und diversen Fundstellen in Frankreich (ZAPFE, 1948; v. REICHENAU 1906 und Quîles, 2003).

Die kaum usierten Zähne lassen erkennen, dass alle Haupthöcker durch einen Grat verbunden sind, der dem Umriss des Zahnes folgt. Die Außenhöcker, Paracon und Metacon sind deutlich voneinander abgesetzt, während die Innenhöcker – Protocon, Mesocon und Hypocon – nur als schwache Erhebungen des Innengrates erkennbar sind. Die Analyse der einzelnen Kauflächenmerkmale (siehe RABEDER, 1999) ergab:

• Parastyl fehlt: Morphotyp A1

• Mesostylkomplex einfach: Morphotyp A

• Metaloph: keine Höcker zwischen Protocon und Metacon: Morphotyp 0

• Posteroloph: keine Höcker zwischen Hypocon und Buccalgrat: Morphotyp 0

• Talonfeld glatt: Morphotyp A

• Paracon-Innenflanke ohne Furchen und Rippen: Morphotyp A

• Metastyl und Posthypocon nicht entwickelt: Morphotyp 0/0

• Distalcingulum glatt: A und A/B

• Protocon-Innenflanke glatt: Morphotyp 0

• Lingualcingulum schwach unter Proto- und Hypocon: Morphotyp 0 bzw. 1

Der deutlichste Unterschied zu den geologisch jüngeren Vergleichsstücken liegt in der fast glatten Innenfläche des M2. Das Talonfeld sowie die Innenflanke des Protocons sind fast ohne Runzeln und Rippen. Derartige Elemente finden wir nur zwischen Metacon und Hypocon und an and Grays Thurrock (KURTÉN, 1959, 1975), as well as within the distribution area of the Middle Pleistocene Deninger bears of Hundsheim, Mosbach and various sites in France (ZAPFE, 1948; v. REICHENAU, 1906 und Quîles, 2003).

The barely worn teeth show that all main cusps are connected by a crest, which follows the outline of the tooth. The outer cusps, paracone and metacone, are distinctly set apart from each other, while the interior cusps – protocone, mesocone and hypocone – are only visible as slight elevations of the interior crest. The analysis of the individual chewing surface characteristics (see RABEDER, 1999) showed:

- Parastyle absent: morphotype A1
- Mesostyle complex simple: morphotype A

• Metaloph: no cusps between protocone and metacone: morphotype 0

• Posteroloph: no cusps between hypocone and buccal crest: morphotype 0

- Talon field smooth: morphotype A
- Interior slope of paracone without grooves and ribs: morphotype A
- Metastyle and posthypocone not developed: morphotype 0/0
- Distal cingulum smooth: morphotype A and A/B
- Interior slope of protocone smooth: morphotype 0
- Lingual cingulum weakly expressed below proto- and hypocone: morphotype 0 or 1

The most distinct difference to the geologically younger comparison specimens is the almost smooth interior slope of the M2. The talon field as well as the interior slope of the protocone are almost without lines and ribs. Elements like that are only found between metacone and hypocone





Abbildung 26: Schematische Kauflächenansichten der M2 sup. von *Ursus* sp. aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (1-4), von *Ursus deningeri* aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim (5-6), von *Ursus arctos priscus* aus dem Jungpleistozän von Winden (7) und von *Ursus arctos arctos*, rezent (8), nicht maßstäblich.

1 – M2 dex. DA4B/18/29, 2 – M2 sin. DA4B/18/24, 3-4 – M2 dex. und sin. im Maxillarfragment DA4B/18/14, 5 – M2 dex. HH/1889/5/391, 6 – M2 dex. HH/1889/5/387, 7 – M2 dex. Winden, 8 – M2 dex., IPUW, Gamssulzenhöhle.

Abkürzungen: dC – Distalcingulum, Hy – Hypocon, lgC – Lingualcingulum, Me – Metacon, Ms – Mesocon, Pa – Paracon, Pa-If – Paracon-Innenflanke, Phy – Posthypocon, Pr – Protocon, Pr-If – Protocon-Innenflanke, Tf – Talonfeld

Figure 26: Schematical occlusal views of M2 sup. of *Ursus* sp. from the Early Pleistocene of Deutsch-Altenburg (1-4), of *Ursus deningeri* from Hundsheim (5-6), of *Ursus arctos priscus* from Late Pleistocene of Winden (7) and of *Ursus arctos arctos*, extant (8), not to scale.

1 – M2 dex. DA4B/18/29, 2 – M2 sin. DA4B/18/24, 3-4 – M2 dex. and sin. of maxillary fragment DA4B/18/14, 5 – M2 dex. HH/1889/5/391, 6 – M2 dex. HH/1889/5/387, 7 – M2 dex. Winden, 8 – M2 dex., IPUW, Gamssulzen cave.

Abbrevations: dC – distal cingulum, Hy – hypocone, lgC – lingual cingulum, Me – metacone, Ms – mesocone, Pa – paracone, Pa-If – interior slope of paracone, Phy – posthypocone, Pr – protocone, Pr-If – interior slope of protocone, Tf – talon field

Manul 1 CM2		Ursı	<i>ıs</i> sp.		U. der	ningeri	II quatas		17 .
Morphology of M12	I	Deutsch-	Altenbur	g	Hund	sheim		arctos	U. ingressus
	18/29	18/24	18/14s	18/14d	HH1	HH2	Winden	extant	Gamssulzen
Parastyle	A1	A1	A1	A1	A1	A1	A1	A1/B1	B2
Mesostyle	0	0	0	0	0/1	0	1	0	A1
Paracone pillar	A	A	A	А	В	В	C	В	В
Metaloph	0	0	0	0	А	A	A	A/B	B3
Posteroloph	0	0	0	0	1	1.5	1	1.5	2
Talon field	A	A/B	A	A/B	В	В	В	В	В
Metastyle	0	0	0	0	1	1	0	0	2
Posthypocone	0	0	1	1	0	1	1	1	1
Distal cingulum	A	А	fr.	A/B	В		A/B	A/B	В
Internal slope of protocone	0	0	0	0	1	1	1	0/1	2
Lingual cingulum	0	1	0	0	1.5	2	2	2	1.5

Tabelle 17: Morphologische Analyse des M2 sup. von Ursus imVergleich. HH1 – HH1889/5/391, HH2 – HH1889/5/387

Table 17: Morphological analysis of M2 sup. of *Ursus* in comparison. HH1 – HH1889/5/391, HH2 – HH1889/5/387

der Innenseite des Hypocons. Das Distalcingulum ist glatt d.h. nicht durch Höcker gegliedert.

Die M2 aus Hundsheim sind wesentlich höher evoluiert. Die ganze Kaufläche des Zahnes ist dicht mit Höckern und Furchen gegliedert. Das gilt sowohl für die Innenflanken der Haupthöcker wie für das Talonfeld. Die Innenhöcker sind deutlicher von einander abgesetzt und das Distalcingulum ist als Höckerreihe entwickelt. Die M2 des rezenten U. arctos arctos sowie des jungpleistozänen U. arctos "priscus" zeigen auch eine viel stärkere Gliederung der Kaufläche durch kleine Höcker und Rippen als die Deutsch-Altenburger Stücke, sie sind aber deutlich weniger entwickelt als die Zähne von U. deningeri aus Hundsheim. So gibt es meist glatte Bereiche an der Protocon-Innenflanke und die Anzahl der Höckerchen und Rippen ist geringer. Ein Vergleichstück eines Höhlenbären (U. ingressus) aus der Gamssulzenhöhle ist in allen Merkmalen höher entwickelt.

Die M2 aus Deutsch-Altenburg sind in allen Einzelmerkmalen entweder primitiver oder gleich primitiv wie alle Vergleichstücke von *Ursus deningeri* aus Hundsheim und *Ursus arctos* aus Winden. Metrisch stimmen sie sowohl mit *U. deningeri* überein als auch mit fossilen *U. arctos*-Funden.

4.9. m1 inferior, erster Unterkiefermolar (Tab. 18,

Abb. 27, Diag. 9)

Material: insgesamt sind nur drei nicht usierte m1 erhalten, drei isolierte Zähne (1 sin. DA4B/18/34, 1 dex. DA4B/18/31 sowie 1 sin. Fragment DA4B/18/88) sowie 1 stark usierter m1 in der Mandibel DA4B/18/36. Die Exemplare 18/31 und 18/88 stammen wahrscheinlich vom selben Individuum.

Beschreibung: In den Dimensionen liegen die drei aus Deutsch-Altenburg überlieferten Unterkiefer-m1 im unteren Drittel der Verteilungsflächen des Deningerbären aus and on the interior side of the hypocone. The distal cingulum is smooth, i.e., not subdivided into cusps.

The M2 from Hundsheim are much higher evolved. The complete chewing surface of the tooth is closely occupied with cusps and grooves. This is valid both for the interior slopes of the main cusps as well as for the talon field. The interior cusps are separated more distinctly from each other and the distal cingulum is developed as a row of cusps. The M2 of extant Ursus arctos arctos, as well as of the Early Pleistocene U. arctos "priscus", also show a much more expressed structuring of the chewing surface by small cusplets and ribs than the specimens from Deutsch-Altenburg, but they are markedly less developed than the teeth of U. deningeri from Hundsheim. There usually are smooth areas on the interior slope of the protocone and the number of cusplets and ribs is lower.

A comparison specimen of a cave bear (*U. ingressus*) from the Gamssulzen cave is higher evolved in all traits.

The M2 from Deutsch-Altenburg are either more primitive than or as primitive as all comparison specimens of *Ursus deningeri* from Hundsheim and *Ursus arctos* from Winden in all individual characteristics. Metrically they match both *U. deningeri* as well as fossil *U. arctos* finds.

4.9. m1 inferior, First Lower Molar (Tab. 18,

Fig. 27, Diag. 9)

Material: in total only three unworn m1 are preserved, three isolated teeth (1 sin. DA4B/18/34, 1 dex. DA4B/18/31 and 1 sin. fragment DA4B/18/88), as well as one heavily worn m1 in the mandible DA4B/18/36. The specimens 18/31 and 18/88 are probably from the same individual.

Description: In their dimensions, the three m1 inf. preserved from Deutsch-Altenburg lie in the lower third of the distribution areas of the Deninger bear from HundsHundsheim und der Herkova jama und den mittelpleistozänen Braunbären von Ehringsdorf und Grays Thurrock; die m1 von *U. rodei* aus Untermaßfeld sind alle größer als die Exemplare aus Deutsch-Altenburg.

Die kaum usierten Zähne lassen erkennen, dass alle Haupthöcker durch einen Grat verbunden sind, der dem Umriss des Zahnes folgt. Die Talonidhöcker stehen relativ dicht zu einander. Die Analyse der einzelnen Kauflächenerkmale (siehe RABEDER, 1999) ergab: heim and Herkova jama and the Middle Pleistocene brown bears of Ehringsdorf and Grays Thurrock; all the lower M1 of *U. rodei* from Untermaßfeld are bigger than those from Deutsch-Altenburg.

The barely worn teeth show that all main cusps are connected to each other by a crest which follows the outline of the tooth. The talonid cusps are relatively close together. The analysis of the individual chewing surface characteristics (see RABEDER, 1999) showed:

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA 4B	m1 inf.	dex.	18	31	25.7	12.0	isolated germ
DA 4B	m1 inf.	sin.	18	34	23.6	11.4	isolated germ
DA 4B	m1 inf.	sin.	18	36	25.7	12.7	in mandible

Tabelle 18: Längen- und Breitenwerte des m1 inf. von Ursus ausDeutsch-Altenburg.

Table 18: Length and width values of m1 inf. of Ursus fromDeutsch-Altenburg.

Abbildung 27: Schematische Kauflächen- und Lingual-Ansichten der m1 inf. von Ursus sp. aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (1-2), von Ursus deningeri aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim (3-4), von Ursus arctos priscus aus dem Jungpleistozän von Winden (6) und von Ursus arctos arctos rezent (6).

1 - m1 sin. DA4B/18/34, 2 - m1 sin. DA4B/18/31, 3 - m1 sin. HH/1889/5/x, 4 - m1 sin. HH/1889/5/y, 5 - m1 sin. Winden, 6 - m1 sin. rezent, Alps. a - occlusal, b - lingual, nicht maßstäblich.

Abkürzungen: Ed – Entoconid, Ed1, Ed2, Ed3 – erstes, zweites und drittes Entoconid, Ehyd – Enthypoconid, Hld – Hypoconulid, Hyd – Hypoconid, Hyd-Ed – Hypo-Entoconid-Grat, Med – Metaconid, Msd – Mesoconid, Pad – Paraconid, Prd – Protoconid



Figure 27: Schematical occlusal and lingual views of m1 inf. of *Ursus* sp. from the Early Pleistocene of Deutsch-Altenburg, of *Ursus deningeri* from Hundsheim (3-4), of *Ursus arctos priscus* from Late Pleistocene of Winden (5) and of *Ursus arctos arctos*, extant (6). 6 - m1 sin. extant, Alps. a - occlusal view, b - lingual view, not to scale.

Abbrevations: Ed – entoconid, Ed1, Ed2, Ed3 – first, second and third entoconid, Ehyd – enthypoconid, Hld – eypoconulid, Hyd – eypoconid, Hyd-Ed – hypo-entoconid connection, Med – Metaconid, Msd – eesoconid, Pad – paraconid, Prd – protoconid

1 – m1 sin. DA4B/18/34, 2 – m1 sin. DA4B/18/31, 3 – m1 sin. HH/1889/5/x, 4 – m1 sin. HH/1889/5/y, 5 – m1 sin. Winden,

- · Metastylide: nur ein kleines Metastylid im Grat zwischen
- Para- und Metaconid: Morphotyp: 1
- Entoconid: nur ein Entoconid. Morphotyp: A1

• Enthypoconid: An Exemplar DA4B/18/31 und 18/88 ist ein kleines, längs gestrecktes Enthypoconid zu sehen, das den Raum zwischen Hypo- und Entoconid einnimmt. Beim dritten m1 (DA4B/18/34) ist das Entoconid durch einen Grat mit dem Hypoconid verbunden, es gibt kein Enthypoconid, aber pfeilerartige Verstärkungen der Hypoconid-Innenflanke.

• Keine Entoconidpfeiler, kein Mesoconid, keine Mediangrate.

• Ein Hypoconulid ist nur beim linken m1 (DA4B/18/34) entwickelt.

Als Unterschiede zu *U. deningeri* aus Hundsheim kann angeführt werden: die Anzahl der Lingualhöcker ist geringer. Bei den Hundsheimer m1 sind mindestens 2 Entoconide entwickelt, die allerdings nicht gleich hoch sind wie bei den meisten Höhlenbären, sondern das Ed1 ist stets größer als das Ed2. Das gilt auch für die Zähne des jungpleistozänen und rezenten Braunbären.

Die m1 aus Deutsch-Altenburg sind in den Einzelmerkmalen entweder primitiver (Entoconid, Metastylide, enge Stellung der Talonidhöcker) oder gleich primitiv wie alle Vergleichstücke von *Ursus deningeri* und *Ursus arctos* aus Hundsheim bzw. Winden sowie das komplette rezente Vergleichsmaterial.

- Metastylids: only a small metastylid on the crest between para- and metaconid: Morphotype: 1
- Entoconid: only one entoconid. Morphotype: A1

• Enthypoconid: in specimens DA4B/18/31 and 18/88 a small, elongated enthypoconid can be seen, which occupies the space between hypo- and entoconid. In the third m1 (DA4B/18/34), the entoconid is connected to the hypoconid by a crest, there is no enthypoconid, but pillar-like reinforcements of the interior slope of the hypoconid.

• No entoconid pillars, no mesoconid and no median crests.

• A hypoconulid is only developed in the left m1 (DA4B /18/34).

As differences to *U. deningeri* from Hundsheim, those can be listed: the number of lingual cusps is smaller. In the Hundsheim m1, at least two entoconids are developed, which are, however, not of the same height as in most cave bears, but instead the Ed1 is always larger than the Ed2. The same is valid for the teeth of the Late Pleistocene and extant brown bear.

The m1 from Deutsch-Altenburg are, concerning the individual characteristics, either more primitive (entoconid, metastylids, close placement of the talonid cusps) than or equally primitive as all comparison specimens of *Ursus deningeri* and *Ursus arctos* from Hundsheim and Winden, as well as extant comparison specimens.



Diagramm 9: Vergleich der Längen und Breiten-Werte des m1 inf. von Ursus aus Deutsch-Altenburg mit U. deningeri von Hundsheim und Herkova jama, mit U. "rodei" von Untermaßfeld, U. etruscus aus Valdarno, U. dolinensis aus Atapuerca und U. arctos von Grays Thurrock. Daten: KURTÉN, 1959, 1975 (Grays Thurrock, Ehringsdorf), MUSIL, 2001 (U. rodei) und original Daten.

Diagram 9: Comparison of m1 values of Ursus from Deutsch-Altenburg, U. deningeri from Hundsheim, U. etruscus from Valdarno, U. dolinensis from Atapuerca and Herkova jama, U. "rodei" from Untermaßfeld and U. arctos from Grays Thurrock. Data: KURTÉN, 1959, 1975 (Grays Thurrock, Ehringsdorf), MUSIL, 2001 (U. rodei), and original data.

4.10. m2 inferior, zweiter Unterkiefermolar

(Tab. 19, Diag. 10)

Material: 1 linker stark abgekauter m2 in der Mandibel DA4B/18/36.

Wegen der starken Abkauung sind keine Details der Kaufläche zu erkennen. Hinsichtlich der Größe liegt dieser Zahn im Verteilungsfeld des Deningerbären von Hundsheim.

4.10. m2 inferior, Second Lower Molar

(Tab. 19, Diag. 10)

Material: 1 left, heavily worn m2 in the mandible DA4B/18/36.

Because of the heavy wear, no chewing surface details are distinguishable. According to its size, this tooth is within the distribution area of the Deninger bears from Hundsheim.

Layer	Element	Side	Inv.no.	Sub-no.	Length	Width	Preservation mode
DA 4B	m2 inf.	sin.	18	36	28.3	17.7	in mandible

Tabelle 19: Längen- und Breitenwert des m2 inf. von Ursus ausDeutsch-Altenburg.

Table 19: Length and width (value) of m2 inf. of Ursus fromDeutsch-Altenburg.



4.11. m3 inferior, dritter Unterkiefermolar

Material: der dritte Unterkiefermolar ist nur durch eine Alveole im Kiefer DA4B/18/36 erhalten.

Die Alveole lässt erkennen, dass der m3 eine relativ kräftige Wurzel hatte (Abb. 15, 1) mit ovalem Umriss, mesial breiter als distal.

5. Beschreibung und Vergleich der postkranialen Elemente

5.1. Ossa brachii in situ, Armskelett in situ (Abb. 28, Diag. 10-11)

Material: zwei zusammengehörige Brekzienstücke mit dem weitgehend überlieferten Skelett des rechten Unterarmes und der Hand.

4.11. m3 inferior, Third Lower Molar

Material: the third lower molar is only preserved by an alveolus in the mandible DA4B/18/36.

The alveolus shows that the m3 had a relatively strong root (fig. 15, 1), with an oval outline, mesially wider than distally.

5. Description and Comparison of Postcranial Bones

5.1. Ossa brachii in situ, Skeleton of Forelimb in situ (Fig. 28, Diag. 10-11)

Material: two related pieces of breccia with a largely preserved right lower forelimb skeleton and the adhering manus.