

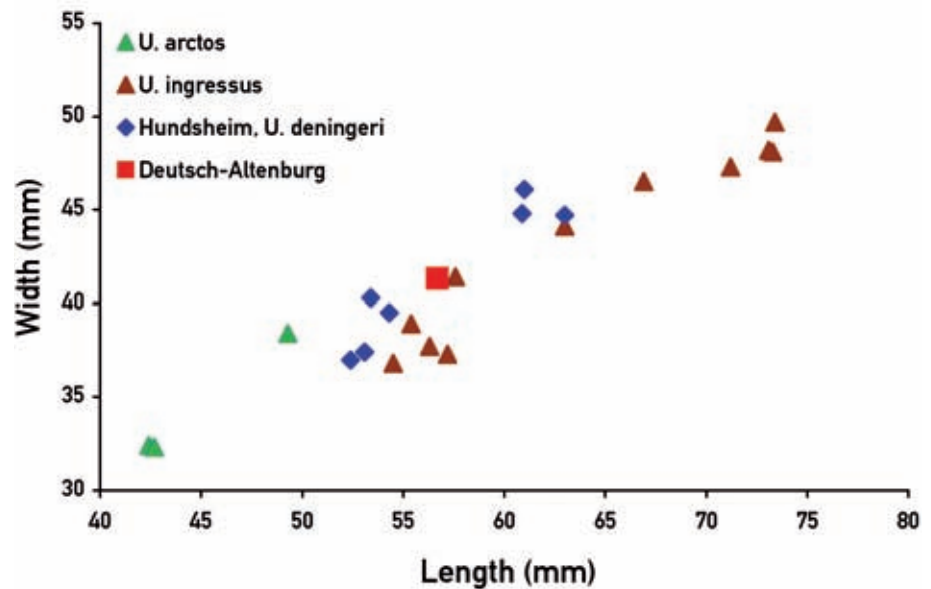
**Tabelle 37:** Patella von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg.

Layer	Inv. no.	Side	Total Length	Length of facies articularis	Width	Depth
DA4B	18/93	dex.	56.7	44.9	41.3	28.3

**Table 37:** Patella of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg.

**Diagramm 27:** Vergleich der Dimensionen der Patella aus Deutsch-Altenburg mit den Werten eines Deningerbären (Hundsheim), eines Höhlenbären (*U. ingressus*, Gamssulzenhöhle) und des rezenten Braunbären (*U. arctos arctos*).

**Diagramm 27:** Comparison of the dimensions of the patella from Deutsch-Altenburg to the values of the Deninger bear from Hundsheim, cave bear (*U. ingressus* from Gamssulzen cave) and extant brown bear (*U. arctos arctos*).



*deningeri*) und aus der Gamssulzenhöhle (*U. ingressus*) sind distal breiter gerundet. Dimensionell liegt das Stück aus Deutsch-Altenburg zwischen den kleinen (weiblichen) und großen (männlichen) Patellen aus Hundsheim. Die Patella aus Deutsch-Altenburg stammt daher wahrscheinlich von einem männlichen Tier. Die Patellen eines hoch evoluierten Höhlenbären wie hier am Beispiel von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle sind wesentlich größer als die alt- und mittelpleistozänen Kniescheiben aber morphologisch kaum verschieden, vgl. auch TORRES (1988:150–151, fig. 4.8–4.10).

(*U. deningeri*) and from the Gamssulzen cave (*U. ingressus*) also are distally more broadly rounded. Dimensionally, the Deutsch-Altenburg specimen is between the smaller (probably female) and the large (probably male) patellas from Hundsheim. Therefore the patella from Deutsch-Altenburg most likely is from a male individual. The patellas of a highly evolved cave bear, such as *Ursus ingressus* from Gamssulzen cave, are distinctly larger than the Early and Middle Pleistocene kneecaps, but morphologically barely different, see also TORRES (1988:150–151, fig. 4.8–4.10).

## 6. Systematische Stellung

### 6.1. Taxonomische Zusammengehörigkeit der Funde

Die ersten Ursiden-Funde im Steinbruch Hollitzer von Bad Deutsch-Altenburg waren größtmäßig so verschieden, dass zunächst die Meinung entstand, dass hier zwei verschiedene *Ursus*-Arten vorliegen: *Ursus etruscus* und *Ursus* cf. *deningeri* (DÖPPES & RABEDER, 1997). Das nun vorliegende Material ist aber so umfangreich, dass die Variationsbreite zumindest erahnt werden kann. Das am häufigsten überlieferte Element ist der M1 sup. Die Variabilität seiner Längen- und Breiten-Werte werden im Diagramm 7 mit anderen fossilen Bärenassoziationen verglichen, deren artliche Einheit unumstritten ist. Es zeigt sich, dass die Wertepaare aus Deutsch-Altenburg in einer Verteilungsellipse liegen, die nicht größer ist

## 6. Systematic position

### 6.1. Taxonomic Uniformity of the Findings from Deutsch-Altenburg

The very first finding of ursid remains within the area of the Hollitzer quarry in Bad Deutsch-Altenburg differed so much in size that these findings were attributed to different species of bears: *Ursus etruscus* and *Ursus deningeri* (DÖPPES & RABEDER, 1997). Since then additional findings were made it became possible to estimate the range of variability of these animals. The most abundant skeletal element is the upper M1. Its variability is shown in diagram 7 and 21, a scatterplot of length versus width of the upper M1 from Deutsch-Altenburg and other fossil faunas of undoubted specific attribution of the bears. It is clear that the values from Deutsch-Altenburg are located in an elliptical area of distribution which does

als bei den Faunen aus dem Pliozän (*U. etruscus*), dem unteren Mittelpleistozän (*U. deningeri*) und dem oberen Mittelpleistozän (*U. arctos*). Da auch die morphologischen Merkmale der Kaufläche keine Unterschiede zwischen dem größten M1 (DA4B/18/16) und den kleineren (DA4B/18/14 und 18/16 sowie DA2C1/28/1) erkennen lassen, gibt es keinen Grund, die spezifische Zusammengehörigkeit aller M1 sup. zu bezweifeln.

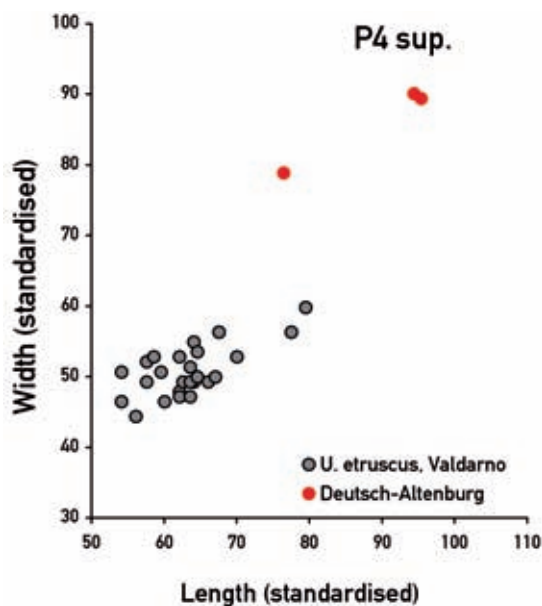
Auch bei den anderen Zähnen und auch bei den postcranialen Elementen liegen die Minima und Maxima so dicht bei einander, dass eine Aufteilung in zwei Taxa nicht in Frage kommt.

Durch morphologische und metrische Vergleiche mit pliozänen (*U. etruscus*), etwa altpleistozänen (*U. dolinensis* und *U. rodei*) sowie mittelpleistozänen Bärenformen (*U. deningeri* und *U. arctos priscus*) sollen zunächst die Unterschiede und Übereinstimmungen dokumentiert werden.

## 6.2. Vergleich mit *Ursus etruscus* CUVIER

Die Zähne und Metapodien von *U. etruscus* sind im Allgemeinen kleiner als die Deutsch-Altener Stücke. Es gibt jedoch interessante Unterschiede zwischen den einzelnen Kategorien der Fossilien, weshalb im Folgenden auf die Details näher eingegangen wird:

**Längen- und Breiten-Werte der Molaren (Diagr. 29):** Die beiden Verteilungsareale der standardisierten Werte (Standard Gamssulzenhöhle, siehe Kapitel 1) überlappen sich mit etwa einem Drittel. Drei Zähne (zwei M2 und ein M1 sup.) liegen mit ihren Werten weit außerhalb der *etruscus*-Verteilung, während sich die anderen im oberen Drittel dieser Verteilung zusammendrängen.



**Diagramm 28.1-2:** Vergleich der Dimensionen der 4. Prämolaren: *Ursus* sp. Deutsch-Altener (Early Pleistocene) – *U. etruscus* (Pliozän). Data: MAZZA & RUSTIONI, 1992 und original Daten.

not exceed the ones from other faunas of Pliocene (*U. etruscus*), the lower middle Pleistocene (*U. deningeri*) and the upper middle Pleistocene 8 (*U. arctos*). As there are no morphological differences on the occlusal surfaces of the biggest upper M1 (DA4B/18/16) and the smaller specimens (DA4B/18/14 and DA2C1/18/1) too there is no reason to doubt on the taxonomic uniformity of the upper M1 from Deutsch-Altener.

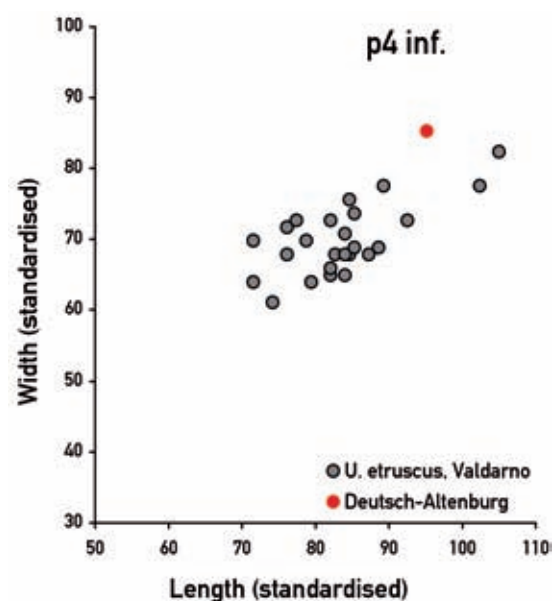
The same is also true for the other teeth and postcranial skeletal elements as their minima and maxima are close together, i.e. there is no reason to suspect a splitting into different taxa.

By means of comparison of metrics and morphology with Pliocene (*U. etruscus*) lower Pleistocene (*U. dolinensis*, *U. rodei*) and middle Pleistocene bears (*U. deningeri*, *U. arctos priscus*) the differences and similarities between these bears shall be documented.

## 6.2. Comparison with *Ursus etruscus* CUVIER

In general the teeth and metapodial bones of *U. etruscus* are somewhat smaller than their counterparts from Deutsch-Altener. As there are interesting differences between the different categories of fossils the details shall be presented below:

**Length and width of molars (diagr. 29):** both distribution areas of the standardised values overlap each other by approximately one third. The standard population is the Gamssulzen fauna, see chapter 1. Three teeth (two upper M2 and one upper M1) are far away from the distribution area of *U. etruscus* whereas the others are closely together in the upper third of this distribution.



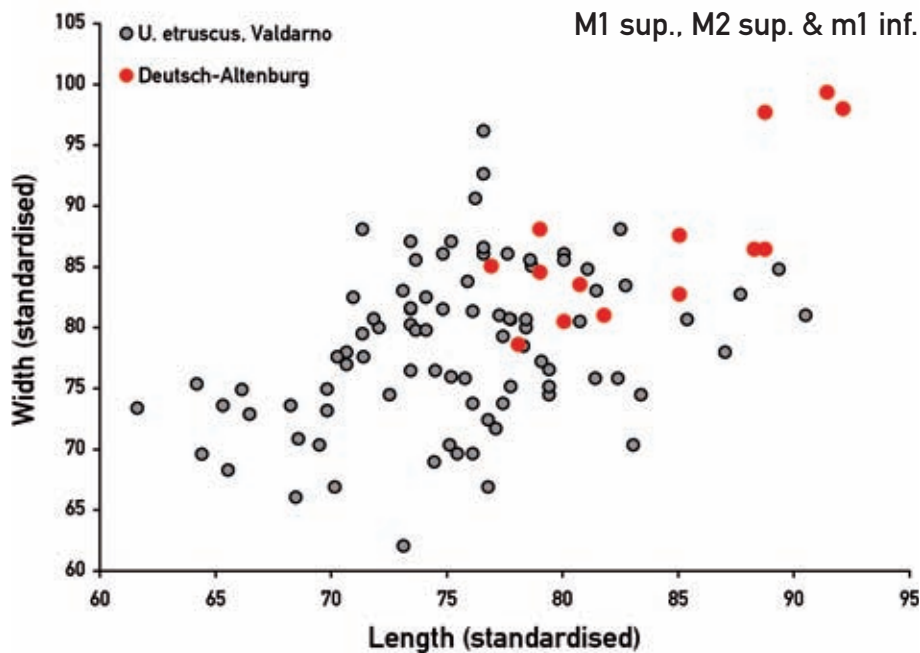
**Diagram 28.1-2:** Comparison of measurements of fourth premolars: *Ursus* sp. Deutsch-Altener (Early Pleistocene) – *U. etruscus* (Pliozän). Data: MAZZA & RUSTIONI, 1992 und original data.

**Diagramm 29:** Vergleich der Dimensionen der Molaren des Bären aus Deutsch-Altenburg (Altpleistozän) und von *U. etruscus* (Valdarno, Pliozän).

Data: MAZZA & RUSTIONI, 1992 und original Daten.

**Diagramm 29:** Comparison of metric values of bear molars from Deutsch-Altenburg to values of *U. etruscus* (Valdarno, Pliocene)

Data: MAZZA & RUSTIONI, 1992 and original data.



**Längen- und Breiten-Werte der Prämolaren (Diagr. 28.1-2):** Groß sind die Unterschiede bei den Oberkiefer-P4. Die Deutsch-Altenburger Stücke haben sich nach der Länge aber besonders von der Breite weit vom *etruscus*-Feld entfernt, während beim einzigen überlieferten p4 inf. die Distanz zu *U. etruscus* gering ist.

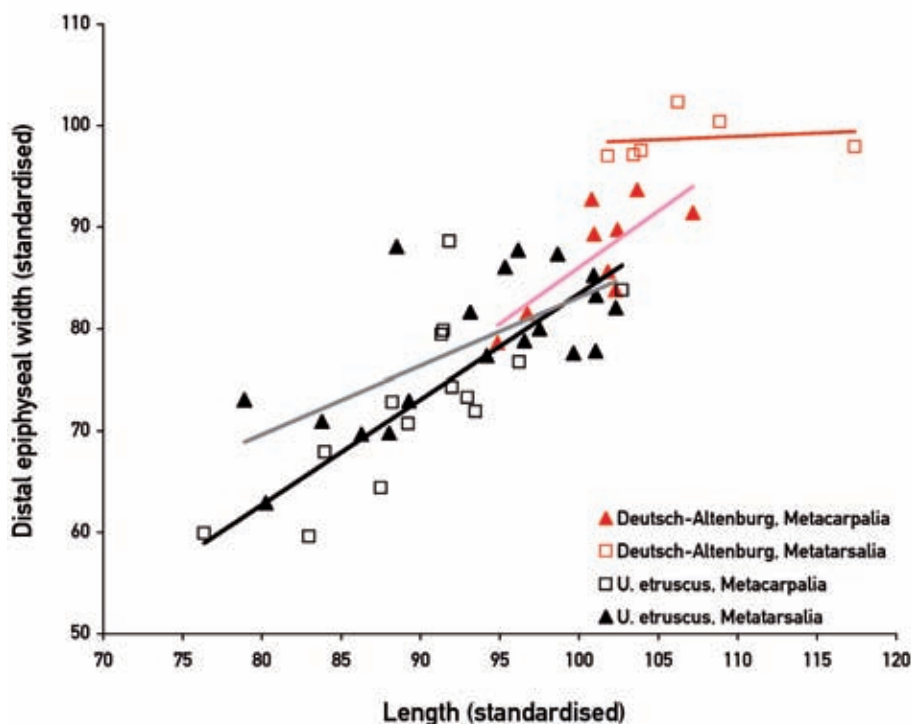
**Längen- und Breiten-Werte der Metapodien (Diagr. 30):** Die Wertepaare der Metapodien verhalten sich im Allgemeinen wie die Zähne: die meisten Punkte liegen außerhalb der *etruscus*-Verteilung, einige im oberen Randbereich. Wenn man die Metapodien jedoch im Diagramm nach vorderen und hinteren Extremitäten getrennt betrachtet, erkennt man, dass die Vergrößerung

Length and width of the premolars (diagram 28.1-2): There are big differences in the upper P4. The specimens from Deutsch-Altenburg differ in length but even more in width from the distributional ellipse of *U. etruscus*. The single lower P4 known from Deutsch-Altenburg shows only differs only a little from those of *etruscus*.

**Length and width of metapodial bones (diagr. 30):** The trends that can be detected in teeth are also true for the pairs of values of metapodial bones. Most of the values from the bear from Deutsch-Altenburg are located outside the distribution area of *U. etruscus*, some of them in the region of the upper margin. If you separate the metacarpal from the metatarsal bones it becomes

**Diagramm 30:** Vergleich der Metapodienmaße von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg und *Ursus etruscus* aus dem Pliozän von Valdarno, getrennt nach Metacarpalia und Metatarsalia.

**Diagramm 30:** Comparison of metapodial bones of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg to *Ursus etruscus* from Valdarno (Pliocene), metacarpalia and metatarsalia separated.



gegenüber den Etruskerbären vor allem und im erhöhten Ausmaß die Metatarsalia betrifft. Aus dem Vergleich der Korrelationsgeraden ist zu entnehmen, dass die Metatarsalia außerdem überdurchschnittlich in die Länge gezogen und dadurch schlanker wurden.

**Zusammenfassung:** Die Zähne und Metapodien aus Deutsch-Altenburg sind einer *Ursus*-Species zuzuordnen, die deutlich größer war als der Etruskerbär. Überlappungen im Verteilungsmuster der Größen-Werte sprechen sehr dafür, dass die Deutsch-Altenburger Bären des Altpleistozäns die Nachfolger des kleineren *U. etruscus* aus dem Pliozän sind. Die Evolutionsschritte, welche die beiden Faunen trennen, sind:

1. Allgemeine Vergrößerung.
2. Überdurchschnittliche Vergrößerung, v.a. Verbreiterung der P4 sup.
3. Überdurchschnittliche Vergrößerung, v.a. Verlängerung der Metatarsalia.

### 6.3. Vergleich mit *Ursus deningeri* von REICHENAU (Diagr. 31-33)

Nach den Längen- und Breiten-Werten aller überlieferten Molaren waren die Backenzähne des Deutsch-Altenburger Bären von gleicher Größe wie die entsprechenden Zähne von *Ursus deningeri*. Die Wertepaare von Deutsch-Altenburg liegen zur Gänze in den Verteilungsarealen der mittelpleistozänen *deningeri*-Faunen, das gilt für die Molaren ebenso wie für die P4 sup.

Morphologisch sind die Backenzähne von *Ursus deningeri* deutlich höher evoluiert. Sowohl die 4. Prämolaren als auch die m1, M1 und M2 haben accessorische Höcker oder Kauleisten eingebaut (s. Abb. 23-27). Die Reduktion der vorderen Prämolaren (p1-p3) scheint bei *U. deningeri* weiter fortgeschritten zu sein als beim Altenburger Bären, wie ein Vergleich der Kieferreste von *Ursus deningeri* aus

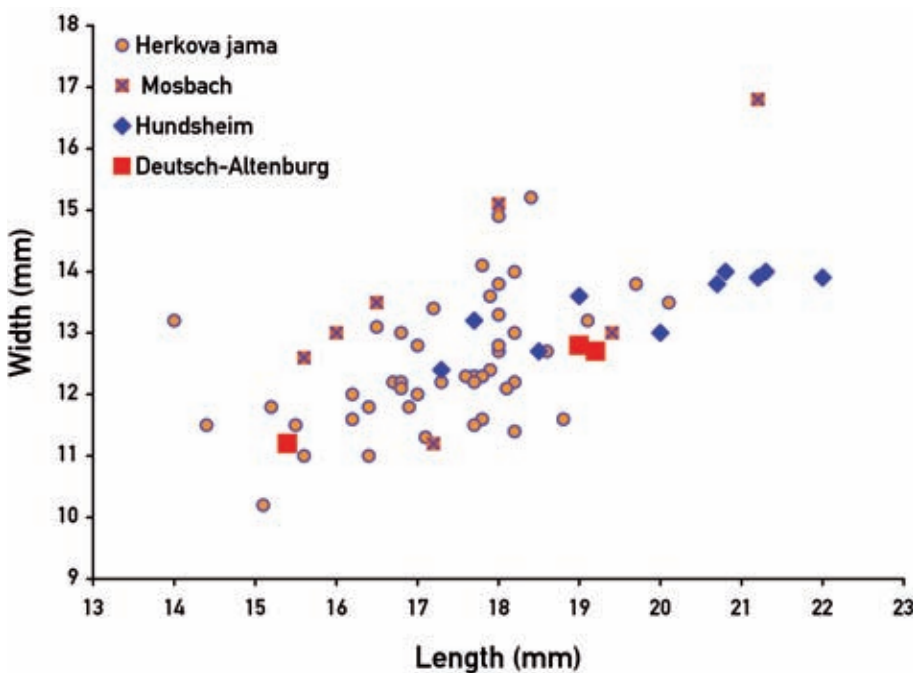
obvious that the increase in size is predominantly due to metatarsal bones. Moreover, a look at the correlation line shows, that the metatarsals increased their length on expense of width and depth and that they became more slender.

**Summary:** Teeth and metapodial bones from Deutsch-Altenburg belonged to a species of *Ursus* that was significantly bigger than *U. etruscus*. The overlapping in the distribution of length speaks in favour of the hypothesis that the Lower Pleistocene bears from Deutsch-Altenburg were descendants of the on average smaller Pliocene *U. etruscus*. The evolutionary steps, separating both faunas, are:

1. A general increase in size.
2. A more than usual increase in width of the upper fourth premolars.
3. A more than usual increase in length of the metatarsal bones.

### 6.3. Comparison with *Ursus deningeri* von REICHENAU (Diagr. 31-33)

According to the values of length and width of the molars the cheek teeth from Deutsch-Altenburg are of the same size like their counterparts of *U. deningeri*. The distribution areas of the bears from Deutsch-Altenburg and *U. deningeri* are more or less identical, this is true for the molars as well as for the upper premolars. When compared to the bears from Deutsch-Altenburg the cheek teeth of *U. deningeri* are significantly higher evolved. The fourth premolars as well as upper and lower M1 and M2 show accessorial cusps and ridges, see fig. 23-27. The reduction of the mesial premolars (p1-p3) seems to be more progressive in *U. deningeri* than in the bears from Deutsch-Altenburg. This is deduced by a comparison of jaws from *U. deningeri* from Hundsheim (Early Mid-

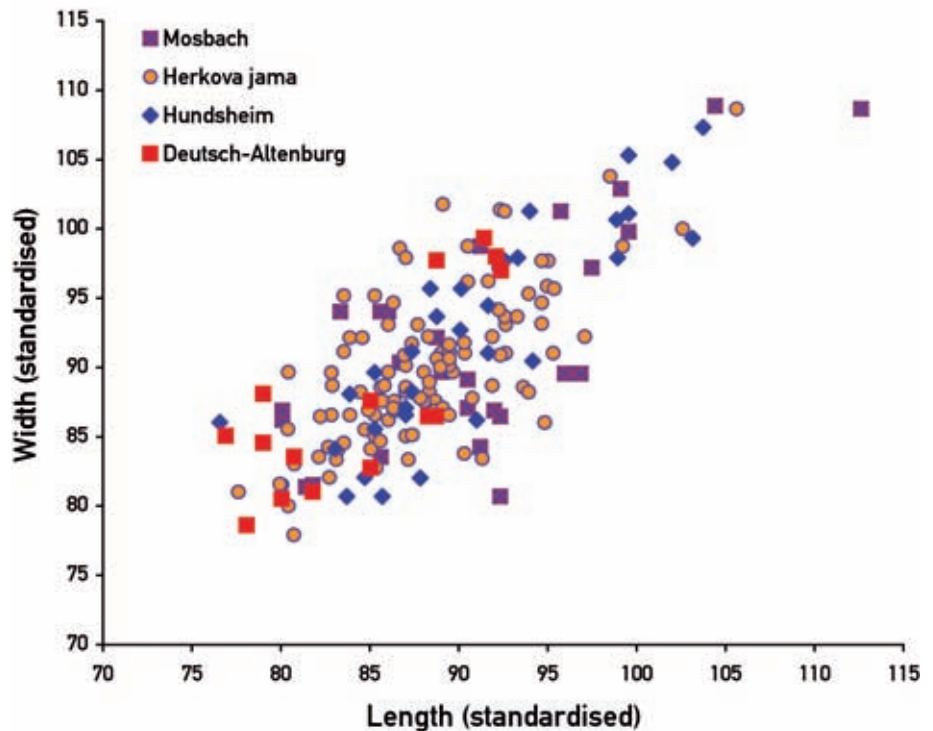


**Diagramm 31:** Vergleich der P4 sup. von Deutsch-Altenburg und von *Ursus deningeri*.

**Diagram 31:** Comparison of P4 sup. from Deutsch-Altenburg and *Ursus deningeri*.

**Diagramm 32:** Vergleich der m1 inf., M1 sup. und M2 sup. aus Deutsch-Altenburg mit den entsprechenden Zähnen von *Ursus deningeri* aus Mosbach, Hundsheim und Herkova jama. Dazu wurden die Längen- und Breiten-Werte standardisiert. Als Standard dienen die Mittelwerte von *Ursus ingressus* aus der Gams-sulzenhöhle.

**Diagram 32:** Comparison of m1 inf., M1 sup. and M2 sup. from Deutsch-Altenburg to analog teeth of *Ursus deningeri* from Mosbach, Hundsheim and Herkova jama. The mean values of *Ursus ingressus* from Gamssulzen cave act as standards.

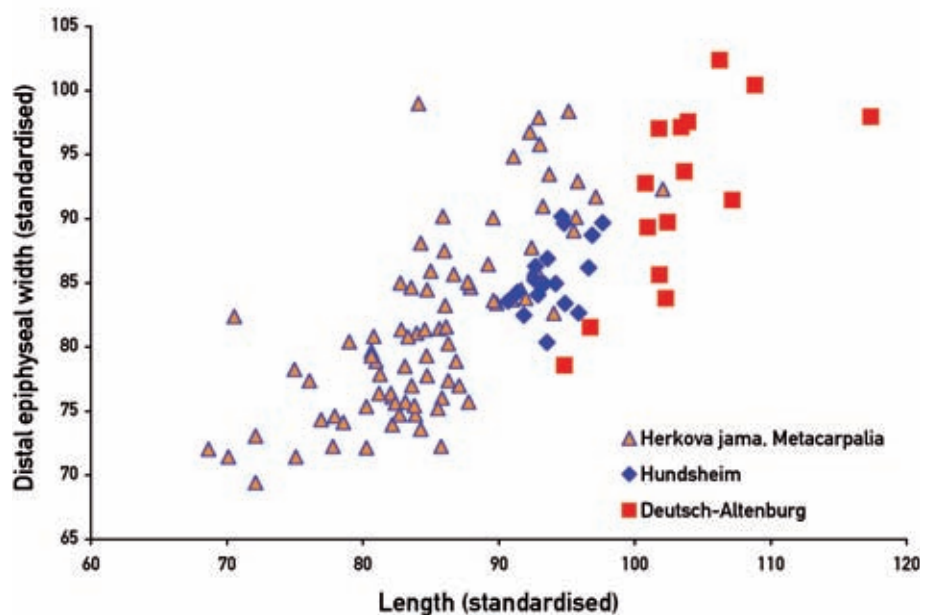


Hundsheim (älteres Mittelpleistozän) und von der Herkova jama (jüngeres Mittelpleistozän) zeigen: von insgesamt 25 Exemplaren war nur an einer Mandibel ein p1 ausgebildet, die p2 und p3 fehlen völlig. Bei den Oberkieferzahnreihen sind insgesamt nur sieben Stück so gut erhalten, dass über die vorderen Prämolaren eine Aussage zu treffen ist. Nur an zwei Oberkiefern war mit Sicherheit ein P1 vorhanden, an drei Kiefern ein P3. (s. Tab. 38.). Von *U. deningeri* aus den Mosbacher Sanden ist ein natürlicher Endocranialausguss bekannt (EDINGER, 1929), der jedoch so fragmentarisch ist, dass keine Aussage über morphologische Ähnlichkeiten zum Deutsch-Altenburger Fund gemacht werden können.

dle Pleistocene) and from Herkova jama (Later Middle Pleistocene): from a sample of n = 25 specimens there was only one mandible with a lower P1, the lower P2 and P3 are missing. There are only seven maxillary bones (fragments) preserved that allow a conclusive description of the upper mesial premolars (P1-P3). Only two of these specimens show an alveolus for a P1 without any doubt and three specimens show an upper P3 or its alveolus, see table 38. There is a natural endocrast of a skull of *U. deningeri* known from Mosbach (Germany) and published by EDINGER (1929). It is a pity that this specimen is so poorly preserved that it is not possible to compare it with the skulls from Deutsch-Altenburg.

**Diagramm 33:** Vergleich aller Metapodien aus Deutsch-Altenburg mit den entsprechenden Elementen von *Ursus deningeri* aus Mosbach, Hundsheim (Skelettfund) und Herkova jama. Dazu wurden die Längen- und Breiten-Werte standardisiert. Als Standard dienen die Mittelwerte von *Ursus ingressus* aus der Gams-sulzenhöhle (WITHALM, 2001).

**Diagram 33:** Comparison of all metapodial bones from Deutsch-Altenburg to analog bones of *Ursus deningeri* from Mosbach, Hundsheim and Herkova jama. The mean values of *Ursus ingressus* from Gamssulzen (WITHALM, 2001) cave act as standards.



a. Os mandibulare								
Site	Species	Inv.no.	p1	p2	p3	p4	Side	Data
Hundsheim	<i>deningeri</i>	„Skeleton“	-	-	-	+	sin.	ZAPFE, 1948
Hundsheim	<i>deningeri</i>		-	-	-	+	dex.	
Hundsheim	<i>deningeri</i>	HH II	-	-	-	+	dex.	ZAPFE, 1948
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/404	-	-	-	+	dex.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/405	-	-	-	+	sin.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/410	-	-	-	+	sin.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/411	-	-	-	+	dex.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/412	-	-	-	+	sin.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/413	-	-	-	+	dex.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/414	-	-	-	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	102	-	-	-	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	109	-	-	-	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	113	+	-	-	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	124	-	-	-	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	137	-	-	-	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	151	-	-	-	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	169	-	-	-	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	174	-	-	-	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	178	-	-	-	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	191	-	-	-	+	dex.	original
b. Os maxillare								
Site	Species	Inv.no.	p1	p2	p3	p4	Side	Data
Hundsheim	<i>deningeri</i>	„Skeleton“	-	-	+	+	sin.	ZAPFE, 1948
Hundsheim	<i>deningeri</i>		-	-	+	+	dex.	
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/406	+	?	?	+	sin.	original
Hundsheim	<i>deningeri</i>		+	?	?	+	dex.	
Hundsheim	<i>deningeri</i>	5/300	?	?	+	+	sin.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	137	-	-	+	+	dex.	original
Herkova jama	<i>deningeri</i>	132	-	-	-	+	dex.	original

**Tabelle 38:** Variabilität der Prämolarenanzahl bei *Ursus deningeri*.

**Table 38:** Variability of number of premolars at *Ursus deningeri*.

Die größten Unterschiede zu *U. deningeri* bestehen in den Dimensionen der Metapodien. Alle Metapodien aus Deutsch-Altenburg sind länger und schlanker als die Vergleichsstücke von *U. deningeri* aus Mosbach, Hundsheim und Herkova jama, siehe Diagramm 32.

Der Bär aus Deutsch-Altenburg hatte längere und schlankere Extremitäten als der Etruskerbär aber auch als der Deningerbär, während dieser seine Metapodien gegenüber *U. etruscus* nur mäßig oder gar nicht verlängert, aber verdickt hat: die Extremitäten des Deningerbären waren plumper. Damit zeigt der Deutsch-Altenburger Bär eine Evolutionstendenz, die nicht zum Deningerbären und somit nicht zu den Höhlenbären führen kann.

#### 6.4. Vergleich mit mittel- und jungpleistozänen Braunbären (*Ursus arctos „priscus“*, Diagr. 34-35)

Ab dem Mittelpleistozän dominieren in den europäischen Bärenfaunen Angehörige der *Ursus deningeri*-Gruppe, während die Funde von Braunbären relativ sehr selten sind. Das hat zu der Hypothese geführt, dass die Braunbären

The most severe differences between *U. deningeri* consist in the dimensions of the metapodial bones. Every single metapodial is longer and more slender than their counterparts of *U. deningeri* from Mosbach, Hundsheim and Herkova jama, for more details see diagram 32.

The bears from Deutsch-Altenburg had longer and more slender extremities than *U. etruscus* and *U. deningeri*. In comparison to *U. etruscus* the latter did not develop longer metapodial bones but, instead of this more wide and deep metapodial bones: i.e. the metapodial bones of *U. deningeri* became plumper. This means that the evolutionary tendencies in the bears from Deutsch-Altenburg do not point towards *U. deningeri* and thus not towards cave bears.

#### 6.4. Comparison with Middle and Late Pleistocene Brown Bears (*Ursus arctos „priscus“*, Diagr. 34-35)

From the Middle Pleistocene on the European ursid fauna is dominated by *U. deningeri* and its relatives whereas there are only a few fossil remains of *U. arctos*. This fact led to the conclusion that there were no brown bears in the Early

im Alt- und im tieferen Mittelpleistozän in Europa fehlten und erst an der Wende zum Jungpleistozän aus Asien eingewandert seien (MAZZA & RUSTIONI, 1994).

Aus dem jüngeren Mittelpleistozän sowie aus dem Jungpleistozän sind jedoch aus einigen Fundstellen meist relativ großwüchsige Braunbären bekannt geworden, die als *Ursus arctos*, *U. arctos priscus*, *U. priscus* oder *U. prearctos* bezeichnet worden sind. Für den Vergleich mit den Deutsch-Altenburger Funden sind vor allem jene Braunbärenfundstellen interessant, an denen nicht nur Zahn- und Kieferreste sondern auch Metapodien in größerer Zahl geborgen werden konnten. Es ist dies vor allem die Fundstelle Grays Thurrock (England), die sowohl Zahn- als auch Metapodien-Daten geliefert hat sowie Ehringsdorf (Thüringen) mit reichen Zahndaten. Die Bärenreste von beiden Fundorten wurden von B. KURTÉN (1959, 1975) bearbeitet. Kleinere Braunbär-Populationen kennt man auch von Jaurens (Frankreich) und Winden (Österreich).

Ein Vergleich der Dimensionen aller überlieferten Backenzähne ist auf einem Diagramm durch Standardisierung der Längen- und Breiten-Werte möglich. Als Standard dienen uns wieder die Mittelwerte von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle (RABEDER, 1995; WITHALM, 2001). Die Zähne aus Deutsch-Altenburg liegen mit ihren Längen- und Breiten-Werten im unteren Drittel der Verteilungsareale der mittelpleistozänen Braunbären (Diagr. 34).

Für den Vergleich der Dimensionen der Extremitäten ist die Fauna von Grays Thurrock besonders aufschlussreich, weil hier eine relativ große Anzahl von messbaren Stücken vorliegt (KURTÉN, 1959). Nach den standardisierten Werten aller vorliegenden Metapodien von Deutsch-Altenburg und Grays Thurrock zeigt sich

and Middle Pleistocene of Europe and that they migrated from Asia to Europe in the turn of the Late Pleistocene (MAZZA & RUSTIONI, 1994).

But some sites from younger Middle Pleistocene and the Late Pleistocene bore remains of relatively big sized brown bears, which were previously published under names such as *U. arctos*, *U. arctos priscus*, *U. priscus* and *U. prearctos*. A special interest for comparison with the bears from Deutsch-Altenburg is devoted to the sites which did not only bear teeth, mandibles and maxillary remains, but also where greater number of metapodial bones were unearthed. A site that fulfils the aforementioned criteria of being rich in teeth and metapodial bones is Grays Thurrock (GB) and Ehringsdorf (Thuringia, Germany), which mainly delivered teeth. It was Björn KURTÉN (1959, 1975) who worked on and consequently published the ursid remains from both sites. Smaller populations of brown bears are also known from Jaurens (France) and Winden (Austria).

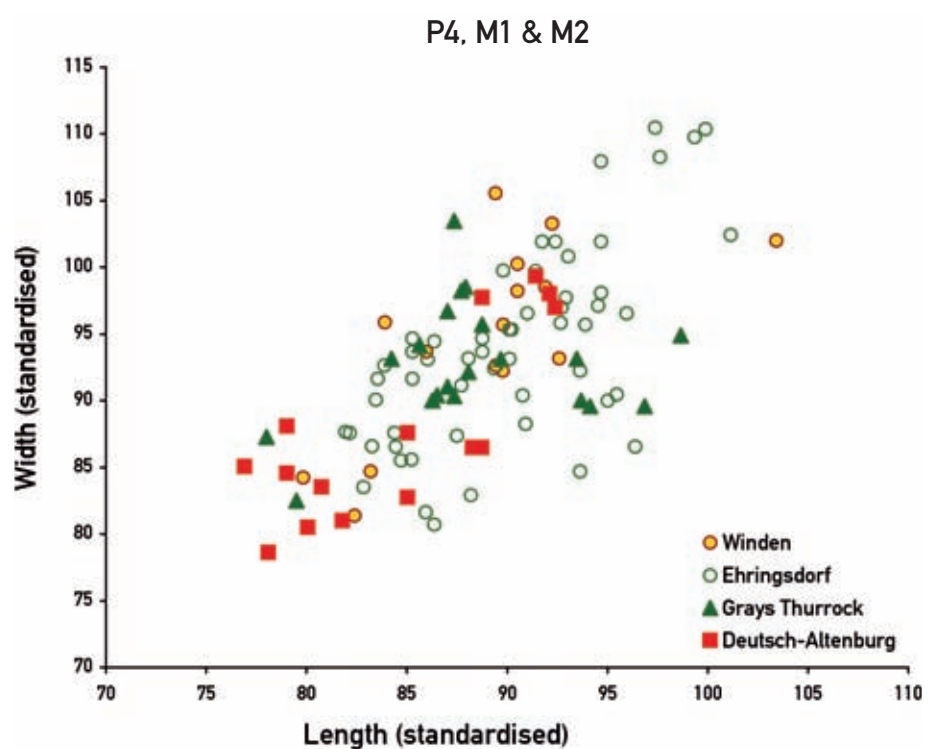
A comparison of the dimensions of all available cheek teeth is possible by means of standardisation of the measured values of length and width. Once again the used standard is the population of *U. ingressus* from Gamssulzen cave (RABEDER, 1995; WITHALM, 2001). In a scatter-plot of length versus width, the teeth from Deutsch-Altenburg are situated in the lower third of the distribution area of Middle Pleistocene brown bears (diagr. 34).

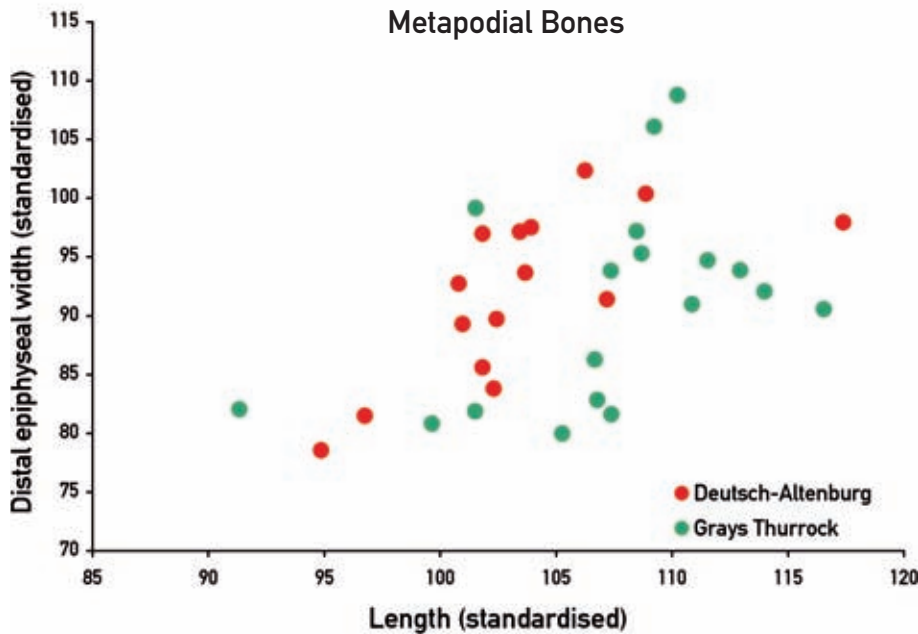
A fauna, which is crucial for the comparison of the dimensions of extremities is the fauna from Grays Thurrock, mainly because of the huge amount of specimens, which can be measured (KURTÉN, 1959). Based to the standardised values of all metapodial bones from Deutsch-Altenburg and Grays Thurrock, a far reaching congruence

**Diagramm 34:** Vergleich der standardisierten Längen- und Breiten-Werte der 1. und 2. Molaren sowie des P4 sup. von mittel- und jungpleistozänen Braunbären und dem Bären von Deutsch-Altenburg. Als Standards dienen die Mittelwerte der Gamssulzenhöhle (RABEDER, 1995).

**Diagram 34:** Standardised values of lengths and widths of the first and second upper and lower molars and the upper P4 of selected Middle and Late Pleistocene brown bears in comparison to Deutsch-Altenburg. Standard: means of Gamssulzen cave (RABEDER, 1995).

Data: KURTÉN, 1975 (Ehringsdorf); KURTÉN, 1959 (Grays Thurrock) and original.





**Diagramm 35:** Vergleich der standardisierten Längen- und Breiten-Werte aller Metapodien der mittelpleistozänen Braunbären von Grays Thurrock und der Bären von Deutsch-Altenburg. Als Standards dienen die Mittelwerte der Gamssulzenhöhle (RABEDER, 1995).

**Diagram 35:** Standardised values of lengths and widths of metapodial bones of Middle Pleistocene brown bears from Grays Thurrock in comparison to Deutsch-Altenburg. Standard: mean values of Gamssulzen cave (RABEDER, 1995).

**Data:** KURTÉN, 1959 (Grays Thurrock) and original data.

eine weitgehende Übereinstimmung: die Wertepaare des Deutsch-Altenburger Bären liegen zur Gänze im Verteilungsareal der mittelpleistozänen Metapodien aus Grays Thurrock, im Mittel sind diese aber etwas länger und daher schlanker als die altpleistozänen Stücke (siehe Diagramm 35).

Die Bärenreste aus der Fundstelle Deutsch-Altenburg unterscheiden sich weder in den Dimensionen der Zähne noch der Metapodien von den mittelpleistozänen Vertretern der *Ursus arctos*-Gruppe.

Der taxonomische Status von *Ursus priscus* GOLDFUSS, 1818 wurde vor kurzem von M. Pacher untersucht (PACHER, 2007). Der Artname *Ursus „priscus“* hat Priorität vor *U. „fossilis“* GOLDFUSS, 1821 und anderen Synonymen. Der Typusschädel aus der Zoolithenhöhle, aufbewahrt am British Museum, lässt jedoch keine Unterschiede zum rezenten *U. arctos* erkennen. Es gibt bisher weder radiometrische Altersdatierungen noch DNA-Analysen. Nach den vergleichbaren Maßen der Zähne liegen die Werte des Typusschädels völlig im Verteilungsareal des Deutsch-Altenburger Bären.

### 6.5. Vergleich mit den mittelpleistozänen Braunbären von Hundsheim und Atapuerca - Cueva Mayor (Diagr. 36)

In beiden relativ reichen Ursiden-Materialien von Hundsheim und der Cueva Mayor in Atapuerca dominieren die Reste des Deningerbären. Im Vergleichsdiagramm 36 werden die Längen- und Breitenwerte aller messbaren Metapodien in standardisierter Form mit den Deutsch-Altenburger Stücken sowie mit den Metapodien der Herkova jama verglichen. Die Fauna dieser Höhle wurde zum Vergleich herangezogen, weil in dieser Fauna bisher kein Rest eines Braunbären zu finden war. Im Streudiagramm 36 zeigt sich, dass die Verteilung der Metapodienwerte

emerges: the whole distribution area of the metapodial bones from Deutsch-Altenburg is lying within the distribution area of the Middle Pleistocene metapodials from Grays Thurrock. The latter are in general a little longer and thus more slender than their Early Pleistocene counterparts (see diagram 35).

The ursid remains from the site Deutsch-Altenburg do neither differ in metrics of teeth nor of metapodial bones from Middle Pleistocene members of the *U. arctos* group.

In a recent work PACHER (2007) was dealing with the taxonomic status of *U. priscus* GOLDFUSS (1818) and concluded that the name *Ursus priscus* has priority over other synonyma like *Ursus „fossilis“* GOLDFUSS (1821). The type specimen of *U. priscus*, a skull from Zoolithenhöhle (Germany), which is stored in the British Museum, shows no significant differences to a modern brown bear. Until now there is no radiometric data and also no DNA-analysis of this specimen available. Based on the metrics of teeth there is no difference visible between this bear and the bears from Deutsch-Altenburg.

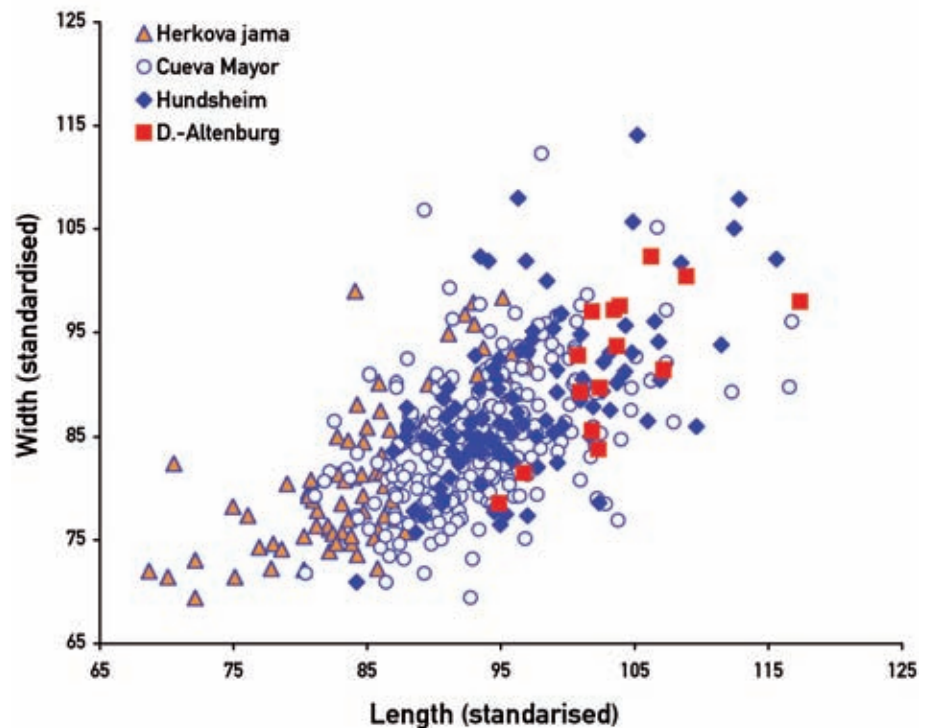
### 6.5. Comparison with Middle Pleistocene Brown Bears from Hundsheim and Atapuerca - Cueva Mayor (Diagr. 36)

The rich ursid faunas of Hundsheim (Lower Austria, Austria) and Cueva Mayor (Atapuerca, Spain) are both dominated by *Ursus deningeri*. Diagram 35 shows a comparison of standardised length and width of all useable metapodial bones from the above mentioned sites with those of Bad Deutsch-Altenburg and Herkova jama (Slovenia). The latter site was chosen because, until now, no remains of *Ursus arctos* were found. Diagram 36, a scatter-plot, shows an asymmetrical distribution of metapodial measurements from Hundsheim and



**Diagramm 36:** Vergleich der standardisierten Längen- und Breitenwerte der Ursiden-Metapodien von mittelpleistozänen Fundstellen und von Deutsch-Altenburg.

**Diagramm 36:** Comparison of standardised values of length and breadth of ursid metapodial bones from Middle Pleistocene sites and from Deutsch-Altenburg.



von Hundsheim und Atapuerca-Cueva Mayor asymmetrisch sind, d.h. die Mehrheit der Punkte liegt in einer Verteilungsellipse, die sich eng an jene der Herkova jama anschmiegt. Es gibt aber in beiden Faunen eine nicht so kleine Anzahl von Wertepaaren, die weit außerhalb der *deningeri*-Verteilung liegen, hauptsächlich im Bereich der rezenten und fossilen Braunbären. Wie schon bei der Beschreibung der einzelnen Metapodien angedeutet glauben wir, dass sich in den Ursidenfaunen der beiden Fundstellen auch Reste von Braunbären befinden. Nach Einzelzähnen ist die Unterscheidung zwischen *Ursus deningeri* und einem Angehörigen der *U. arctos*-Linie schwierig, weil urtümlich gebliebene Prämolaren und Molaren in beiden Gruppen auftreten. In der Länge und Schlankheit der Metapodien (und wohl auch der Langknochen) unterscheiden sich die Angehörigen der *deningeri*-Gruppe und noch stärker die Höhlenbären von den Braunbären deutlich; eine eindeutige Grenzziehung zwischen den Metapodienwerten der beiden Gruppen ist jedoch nicht möglich, wie das Diagramm 36 deutlich zeigt.

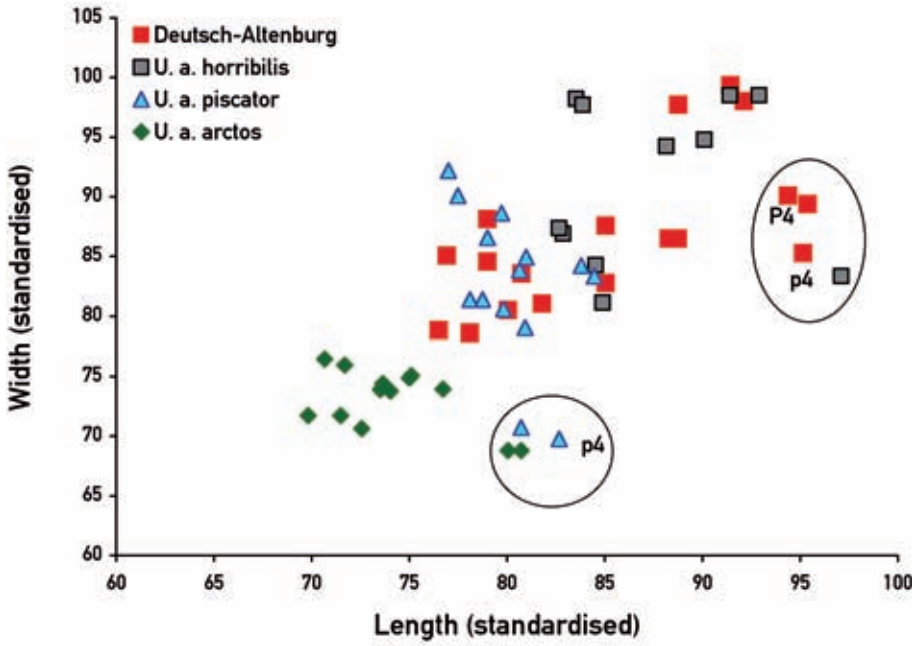
#### 6.6. Vergleich mit *Ursus arctos* LINNAEUS 1759, rezent (Diagr. 37-38)

Die Ursidenreste aus Deutsch-Altenburg sind durchwegs größer als die entsprechenden Elemente des rezenten europäischen Braunbären, *Ursus arctos arctos*. Wenn man aber die Variabilität der heutigen Braunbären in Asien und Nordamerika hinzufügt, erkennt man, dass die Deutsch-Altenburger Bären nicht aus dem Rahmen fallen. Zum Vergleich wurde die Gebiss- und Metapodien-Werte von je einem Individuum des europäischen Braunbären (männlich, Inventarnummer NMW44240), des Kamtschatkabären (*Ursus arctos piscator*, männlich, Inventarnummer NMW31596) und eines Grizzly (beschriftet

Atapuerca, Cueva Mayor, i.e. most of the points are gathered together in an ellipsoid, which lies close to that of Herkova jama. Within both faunas, there are several points that are far away from the distribution area of *Ursus deningeri*, mainly in the region of fossil and extant brown bears. As indicated in the chapter on metapodial bones, we believe, that both faunas, Hundsheim and Cueva Mayor, also comprise rests of brown bears. Based only on single teeth, a discrimination between *Ursus deningeri* and *U. arctos* is difficult, because within both taxa it is possible, that primitive morphotypes of premolars and molars persist. Another possibility to discriminate between the aforementioned taxa is based on length and slenderness of metapodial bones, and probably also of long bones as well, as both, *U. deningeri* and cave bears, differ from *U. arctos* in this characteristic. Cave bears differ from *U. arctos* even stronger than *U. deningeri*, but a conclusive discrimination based on metapodial bones only is not possible, a fact that is clearly demonstrated in diagram 36.

#### 6.6. Comparison with *U. arctos* LINNAEUS 1759, extant (Diagr. 37-38)

The ursid remains from Deutsch-Altenburg are in general bigger than the corresponding elements of extant brown bears (*U. arctos arctos*) of Europe are. However, when taking into account the variability of modern brown bears from Asia and North America, the bears from Deutsch-Altenburg fit perfectly well into the variability range of modern *U. arctos*. For comparison one individual of the following modern brown bears were used: European brown bear, *U. arctos arctos*, male, inv.-no.: NMW 44240; *U. arctos piscator*, male, inv.-no.: NMW 31596 and *U. arctos* aff. *horribilis*, sex indet., inv.-no.:



**Diagramm 37:** Vergleich der Deutsch-Altenburger Zahnwerte (Molaren und P4) mit den Werten je eines Vertreters von drei rezenten Unterarten des Braunbären. Alle Werte sind standardisiert (Standard: Mittelwerte des Gamssulzenbären, *U. ingressus*).

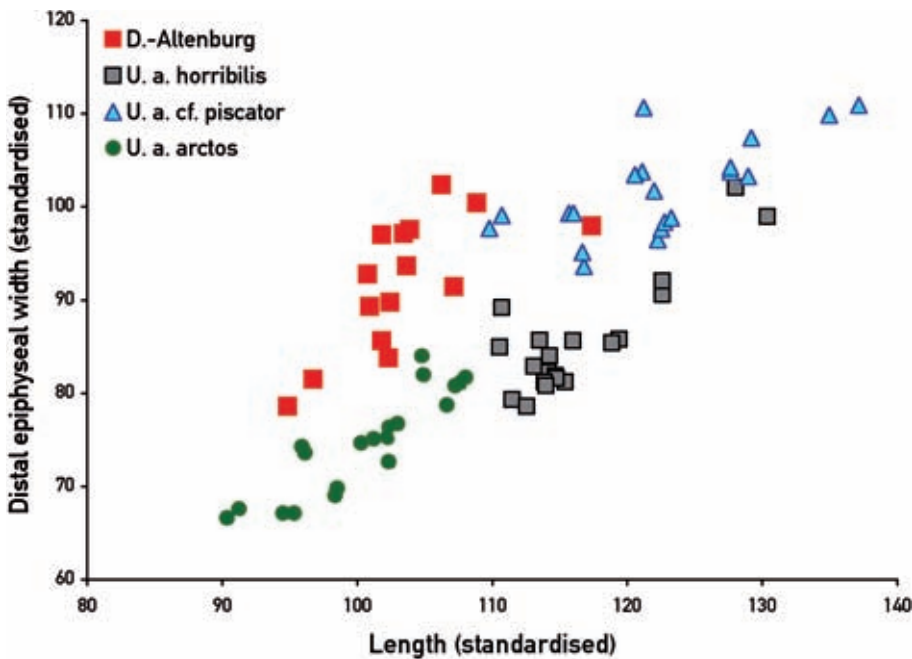
**Diagramm 37:** Comparison of length and width of molars and fourth premolars from Deutsch-Altenburg to values of three recent subspecies of the brown bear. All values are standardised (standard: means of Gamssulzen bear, *U. ingressus*).

als *U. arctos* aff. *horribilis*, Geschlecht nicht bestimmt, Inventarnummer NMW2570) vom Naturhistorischen Museum in Wien herangezogen. Die Dimensionen der Molaren und der 4. Prämolaren liegen mit ihren Längen- und Breiten-Werten im Verteilungsareal des Grizzly- und des Kamtschatkabären, während die Messwerte des Europäischen Braunbären deutlich zurück bleiben (siehe Diagramm 37).

Der Kamtschatkabär hat die längsten Metapodien, der Grizzly die schlanksten. Aus dem Diagramm 38 ist abzulesen, dass die Verlängerung der Extremitäten als Hauptunterschied zwischen mittel- und altpleistozänen Braunbären einerseits und den heute lebenden Braunbären andererseits genannt werden kann.

NMW 2570. All specimens are stored in the Museum of Natural History in Vienna. In the distribution area the values (length versus width) of the bears from Deutsch-Altenburg are located in the range of *U. arctos piscator* and *U. arctos* aff. *horribilis*, whereas the measurements of the European brown bears are significantly smaller (see diagram 37).

*U. arctos piscator* has the longest metapodial bones and *U. arctos* aff. *horribilis* has the most slender metapodial bones. It can be deduced from diagram 38 that the increase in size of extremities is the most striking difference between Lower- and Middle Pleistocene brown bears on one hand and between the subspecies of modern brown bears on the other hand.



**Diagramm 38:** Vergleich der Deutsch-Altenburger Metapodienwerte mit den Werten je eines Vertreters von drei rezenten Unterarten des Braunbären. Alle Werte sind standardisiert (Standard: Mittelwerte des Gamssulzenbären).

**Diagramm 38:** Comparison of length and width of metapodial bones from Deutsch-Altenburg to values of three recent subspecies of the brown bear. All values are standardised (standard: means of Gamssulzen bear, *U. ingressus*).

In der Länge und auch in der Schlankheit bleiben die Deutsch-Altenburger Metapodien zusammen mit den mittelpleistozänen Stücken von Grays Thurrock hinter den rezenten Vergleichsstücken zurück. Die Unterschiede zu den modernen Braunbären sind nicht größer als die zwischen den rezenten Unterarten.

### 6.7. Vergleich mit *Ursus süßenbornensis* SOERGEL, 1926 aus Süßenborn

Im Jahre 1926 wurden von W. SOERGEL die spärlichen Reste eines mittelgroßen Bären aus der altpleistozänen Fundstelle Süßenborn (Thüringen) als Grundlage einer neuen Art (*Ursus süßenbornensis*, korrekte Schreibweise *U. suessenbornensis*) beschrieben. Das ursprüngliche Material bestand nur aus: ein M1 sup., ein m2 inf., vier Caninus-Fragmente, je ein Humerus-, ein Radius- und ein Calcaneus-Fragment sowie eine Phalanx1. Als Grund für die Errichtung einer eigenen Art gibt der Autor vor allem die Unterschiede zu *U. deningeri* an: „Mit Sicherheit ergibt sich, daß der Bär von Süßenborn ein anderer ist als *U. Deningeri* von Mosbach und Mauer. ... steht formal zwischen *U. Deningeri* und *U. arctos* ...“, während er an Differenzen zu *U. arctos* nur wenige anführen konnte. Ergänzendes Material wurde von F.-Ed. KOPY (1953) beschrieben: Ein Os hamatum sowie alle fünf Metacarpalia der linken Hand. Kopy konstatierte: „... que leur grandeur est identique à celle de l'ours des cavernes, mais qu'ils sont un peu moins massifs et ont conservé des caractères étrusco-arctoides.“ Die von KOPY (1953) erkannte und auch zeichnerische wiedergegebene Schlankheit des Hakenbeins (Os hamatum) und der Metacarpalia (fig. 1 und 2) ist es vor allem, die uns auf die Idee bringt, dass der Bär von Süßenborn dem Deutsch-Altenburger Bären

As a result of this comparison it must be stated that the bears from Deutsch-Altenburg, *U. arctos* “*priscus*” from Grays Thurrock and the big modern brown bears form a unit in respect of morphology and metrics. The differences to the modern brown bears are not bigger than between the extant subspecies.

### 6.7. Comparison with *Ursus süßenbornensis* SOERGEL, 1926 from Süßenborn

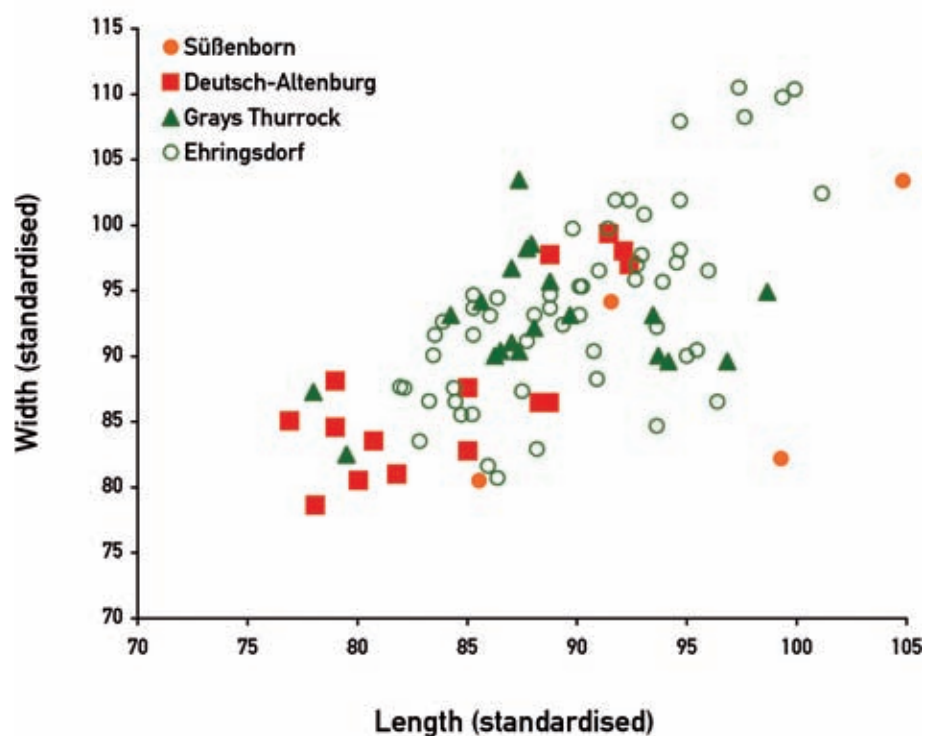
In 1926 Wilhelm SOERGEL described the few remains of a medium sized bear from Early Pleistocene site Süßenborn (Thuringia) in Germany. He named the new species *Ursus süßenbornensis*, correctly written as *Ursus suessenbornensis*. The original material consists of an upper M1, one lower M2, four fragments of canines, a fragment of Humerus, Radius, and Calcaneus and one phalanx. In his paper Soergel argued with the differences of these remains to *Ursus deningeri*. He wrote: “It shows up with certainty that the bear from Süßenborn is something else than *U. deningeri* from Mosbach and Mauer. ... formally he stands between *U. Deningeri* and *U. arctos* ...” But the author did not argue with the differences between the bears from Süßenborn and *U. arctos*.

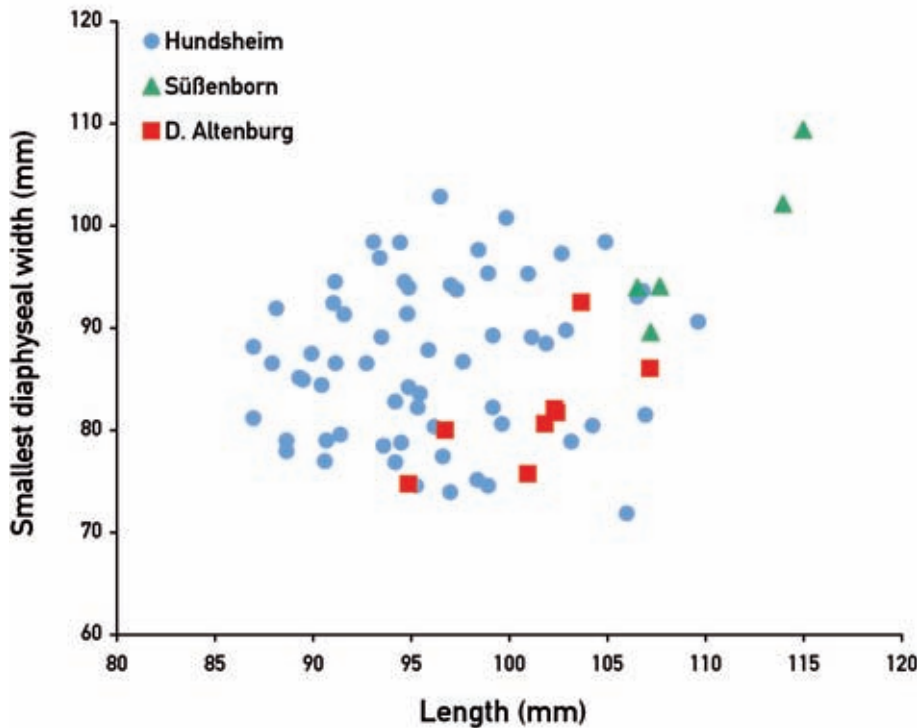
Eduard KOPY (1953) described additional material: one hamatum and a complete set of metacarpal bones from one individual. He wrote: “... que leur grandeur est identique à celle de l'ours des cavernes, mais qu'ils sont un peu moins massifs et ont conservés des caractères étrusco-arctoides.” It was KOPY (1953) who realized and sketched the slenderness of the hamatum and of the metacarpal bones that led us towards the hypothesis that the bear from Süßenborn is more closely related to those of Deutsch-Altenburg. The narrow crown of the lower M1 is an unusual feature

**Diagramm 39:** Vergleich der Längen- und Breiten-Werte der Molaren aus Süßenborn mit alt- und mittelpleistozänen Backenzähnen von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg und *Ursus arctos* aus Ehringsdorf und Grays Thurrock.

**Diagram 39:** Comparison of standardised values of molars from Süßenborn to values of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg and of *Ursus arctos* from Ehringsdorf and Grays Thurrock.

**Data:** SOERGEL, 1926 (Süßenborn); KURTÉN, 1959 (Grays Thurrock) and 1975 (Ehringsdorf) and original data.





**Diagramm 40:** Die Metacarpalia von *Ursus suessenbornensis* im Vergleich mit den Werten von *U. deningeri* und *U. arctos* aus Hundsheim, *Ursus* aus Deutsch-Altenburg und *U. arctos*, rezent.

**Diagram 40:** The metacarpal bones of *Ursus suessenbornensis* in comparison to the values of *U. deningeri* and *U. arctos* from Hundsheim, *Ursus* from Deutsch-Altenburg and *U. arctos*, extant.

**Data:** Koby (1953), R. ZIEGLER (pers. comm.) and original.

nahe steht. Die im Verhältnis zu den Zähnen langen und schlanken Metapodien sprechen für eine Zugehörigkeit zur *Ursus arctos*-Gruppe. Da Koby (1953) für die Breite der Metacarpalia nicht die kleinste Diaphysenbreite sondern „largeur au milieu“ anführt, sind die Breitenwerte der Metacarpalia von Reinhard Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) neu erhoben worden, wofür wir uns vielmals bedanken. Für die Revision der Süßenborn-Bären durch KURTÉN (1969) ist weiteres Material dazugekommen: 5 Mandibelfragmente, 4 Canini, 1 m1 inf., 5 m2 inf., 1 M2 sup., 2 Ulna-Fragmente, 1 Metacarpale 3-Fragment, 1 Metacarpale 5, 1 Metatarsale 5, 2 Phalangen, 1 Calcaneus-Fragment.

Die Längen- und Breiten-Werte des M1 liegen im Verteilungsareal von mittelpleistozänen Braunbären aber auch Deningerbären mit mindestens einer Ausnahme: der M2 sup. (Länge= 47,2 mm) übertrifft alle entsprechenden Werte der Braunbären und könnte dem *deningeri*-Kreis zuzuordnen sein. Die zusätzlichen Metapodien passen zu den von Koby erhobenen Werten. Auch Kurtén kommt zu dem Schluss, dass die Metapodien von Süßenborn „schlanker als bei *Ursus spelaeus* und somit zierlicher als gewöhnlich bei *Ursus deningeri* ...“ und „*arctos*-ähnlich gebaut“ sind. Ein Diagramm mit den Längen- und Breitenwerten des Metacarpale 5 (KURTÉN, 1969:Abb. 7) untermauert diese Ansicht eindrucksvoll. Warum KURTÉN (1969) die Süßenborner Bärenreste schließlich doch zu *U. deningeri* stellt, ist aus der Publikation nicht klar ersichtlich; mag sein, dass ihn die relativ großen Dimensionen davon abgehalten haben, hier einen Angehörigen der *arctos*-Gruppe zu vermuten: „Die beträchtliche Größe und die schlanken Gliedmaßen deuten vielleicht auf eine verhältnismäßig schnellfüßige Steppenrasse hin“ (Anm.: gemeint ist eine Steppenrasse des Deningerbären).

whereas the metrics are within the variability of Middle Pleistocene *U. arctos* but also of *U. deningeri*. In relation to the dimensions of teeth the metapodial bones are slender and are a reasonable argument for an assignment of *U. suessenbornensis* to the *arctos*-group. Due to the fact that Koby (1953) did not use the smallest diaphyseal width, but instead of this, the “largeur au milieu”, the widths of Kobys specimens were taken again by Reinhard Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) to whom we are deeply indebted for his assistance. For the revision of the bears from Süßenborn by KURTÉN (1969) additional material was included: 5 fragments of mandibles, 4 canines, 1 lower m1, 5 lower m2, 1 upper M2, 2 ulna fragments, 1 fragment of a 3<sup>rd</sup> metacarpal, 1 metacarpal 5, 1 metatarsal 5, 2 phalanges and 1 fragment of a calcaneus.

A scatter plot shows that length and width of the upper M1 is within the distribution of Middle Pleistocene brown bears and *deningeri*-bears. There is only one exception: The upper M2 (length = 47.2 mm) supersedes all known brown bears and probably belongs to *U. deningeri*. The additional metapodial bones fits well to the data collected by Koby. Also KURTÉN (1969) concludes that the metapodial bones from Süßenborn are more slender than in *U. spelaeus*, also more slender than in *U. deningeri*, and thus more similar to *U. arctos*. A diagram of length versus width (KURTÉN, 1969:Abb. 7) shows this very well. The reason for his attribution of this bear to *U. deningeri* remains unclear, as it is not really documented in this publication. It is very likely that the big-sized bear led him to the conclusion that this animal does not belong to the *arctos*-group but to *U. deningeri*. He wrote: “The considerable size and the slender extremities may indicate a relatively fleet-footed steppe variety” (remark: a steppe variety of *U. deningeri* is meant).

**Zusammenfassung:** Die Bärenreste aus Süßenborn stimmen in der Tendenz der Verlängerung der Metapodien mit dem Deutsch-Altenburger Bären überein, sind aber im Schnitt etwas größer, was mit dem geringeren geologischen Alter und/oder mit Geschlechtsunterschieden (die Süßenborner Stücke stammen von männlichen Individuen) erklärt werden kann.

### 6.8. Vergleich mit den Bären des Cromer Forest-bed

Reste von Ursiden aus dem Cromer Forest-bed Ostenglands sind schon seit mehr als 150 Jahren bekannt. Für diese Fossilien hat C.W. ANDREWS im Jahre 1922 den Artnamen *Ursus savini* geschaffen. Als Typusexemplar wählte er eine Mandibel aus, die von der Fundstelle Bacton stammt und schon bei Owen (1846, s. ANDREWS, 1922) abgebildet worden ist. Weiteres Material stammt zum Teil auch von anderen Fundstellen wie z.B. ein sehr großes Maxillarfragment aus Overstrand, dessen Zähne die Dimensionen großer Höhlenbären erreichen (M2-Länge: 50 mm). Andererseits hat Andrews auch relativ kleine Exemplare in die neue Art einbezogen: ein rechtes Maxillarfragment mit einem M2 von nur 36,5 mm Länge.

Der Status von *U. savini* wurden von verschiedenen Autoren unterschiedlich gesehen: entweder als eigene Art und Vorläufer von *U. deningeri*, als Angehöriger des Deningerbären oder als Zwischenform des Deninger- und des Höhlenbären. Diese Unsicherheit mag auch daran liegen, dass die Reste des sogenannten „common bear of the Cromer Forest-bed“ aus geologisch verschiedenen alten Fundschichten stammen und somit hier Elemente mit verschiedener Evolutionshöhe zusammengelegt wurden.

Da heute ein viel größeres Vergleichsmaterial von *Ursus deningeri* zur Verfügung, kann die Frage nach der systematischen Stellung dieser Bären neu behandelt werden. Nach den Dimensionen der Backenzähne liegen die Stücke von *U. savini* ohne Ausnahme im Verteilungsareal von *U. deningeri*. Selbst die größten und kleinsten Wertepaare (n. BARISHNIKOV, 2007) liegen innerhalb der Verteilungsovale von Hundsheim und Herkova jama. Postkraniale Elemente aus den alten Sammlungen wurden bisher nicht beschrieben. Andrews merkte aber an, dass die überlieferten „... limb-bones ... indicate that this species was a heavily built shortlegged animal“. Die von ANDREWS (1922) angeführten Unterschiede zu *U. deningeri* sind heute angesichts des viel größeren Materials des Deningerbären nicht zu halten:

„(1) in *U. deningeri* pm4 is always a narrow cone without the inner tubercle, which is often more or less developed in *U. savini*“ Die Variabilität des p4 inf. umfasst bei der Fauna von Hundsheim den Morphotyp A (ohne Nebenhöcker), aber auch B1/C1 und A/C1 (mit ein oder zwei kleinen Nebenhöckern, in der Fauna der Herkova jama dominiert schon der Morphotyp C1 (mit Proto-, Para- und Metaconid)

„(2) in *U. savini* the third lower molar ... is broader in proportion to its length ...“. Das Breiten/Längenverhältnis

**Conclusion:** In general the bear remains from Süßenborn show the same trend of lengthening the metapodial bones as the bears from Deutsch-Altenburg do. Their on average bigger dimensions can be solely explained by their lower geologic age and/or with sexual dimorphism (the specimens from Süßenborn are from male individuals).

### 6.8. Comparison with the Bears from Cromer Forest-Beds

Ursid remains from Cromer Forest-beds are known since more than 150 years. C.W. ANDREWS described these fossils in 1922 under the name *Ursus savini*. As holotype he chose a mandible, originating from the site Bacton, which was already published along with a picture by Owen (1846, see ANDREWS, 1922). Additional material was also found elsewhere like, for instance, a fragment of a really huge maxillary from Overstrand. Its teeth come close to the dimensions of huge cave bears (length of M2 = 50 mm). But, on the other hand, Andrews also included in this species relatively small specimens like another fragment of a right maxillary bone with an M2 of only 36.5 mm length.

There are different points of view concerning the taxonomic status of *U. savini* according to different authors: as a species on its own, as predecessor of *U. deningeri*, as part of *U. deningeri* or as an intermediate form between *U. deningeri* and *U. spelaeus*. This uncertainty about the taxonomic status of the “common bear of Cromer Forest-beds” is partly rooted in the fact that the fossil remains were collected in layers of different geologic age which finally results in a mixture of bears of different evolutionary levels.

Due to the increase of comparative material of *U. deningeri* it is possible to reconsider the systematic position of *U. savini*. In respect of size the cheek teeth of *U. savini* are within the variability of *U. deningeri* without any known exception. Even the smallest and biggest teeth (see BARYSHNIKOV, 2007) are within the distribution ovals of Hundsheim and Herkova jama. Until now nothing was published on postcranial material, from the old collections of *U. savini*. But it was only Andrews who remarked that “... the limb bones ... indicate that this species was a heavily built and short legged animal.” Because of the significantly increased material of the Deninger bear, the diagnostic differences between *U. savini* and *U. deningeri* that ANDREWS (1922) published are now out of date:

„(1) in *U. deningeri* pm4 is always a narrow cone without the inner tubercle, which is often more or less developed in *U. savini*“.

The variability of the lower P4 from Hundsheim ranges from morphotype A (no additional cusp) to B1/C1 and even A/C1 (one or even two additional cusps). In the fauna from Herkova jama there is a domination of morphotype C1 with proto-, para- and metaconid.

„(2) in *U. savini* the third lower molar ... is broader in proportion to its length...“. The quotient of width and length of the lower M3 ranges in Hundsheim from 68%

des m3 schwankt bei *U. deningeri* aus Hundsheim zwischen 68 und 82%, aus der Herkova jama zwischen 61 und 94%. Die m3 aus Bacton liegen mit Werten zwischen 66,7 und 76,7 innerhalb der Variation des Deningerbären. Es gäbe somit keinen einzigen Grund, alle Bären des Cromer forest-bed nicht zu *Ursus deningeri* zu stellen und *U. savini* als jüngeres Synonym von *U. deningeri* zu betrachten, wären da nicht die neuen Funde von West-Runton.

#### 6.8.1. Vergleich mit *Ursus cf. savini* ANDREWS 1922, West-Runton

Grabungen an der klassischen Fundstelle West-Runton in den Jahren 1992 und 1995 durchgeführt vom Cromer Museum und dem Norwich Castle Museum (STUART, 1997) brachten einige Ursidenreste. An Zähnen sind ein Prämolare (P4) und mehrere Molaren (ein m1, zwei M1, zwei M2) vorhanden, an Metapodien ein Metacarpale 2 und ein Metatarsale 2. Obwohl das Material sehr klein ist, lässt sich ein wichtiger Schluss ziehen: Morphologisch stehen sowohl die Zähne als auch die Metapodien dem Braunbären nahe (LEWIS et al., in Druck). Während der untere m1 mit seinem Dimensionen mitten im Verteilungsfeld von *Ursus deningeri* liegt (Diagr. 41), sind die beiden Metapodien (Diagr. 42) viel länger und schlanker als beim Deningerbären und stehen den Metapodien von *Ursus a. priscus* aus Grays Thurrock sehr nahe. Durch die neuen Funde von West-Runton entsteht zumindest der

to 82% and extends in the fauna from Herkova jama to a range from 61% to 94%. The lower M3 from Bacton with indices of 66.7% and 76.7% are lying within the variability of *U. deningeri*. If so, there would be no reason for a specific separation of the bears from Cromer Forest-beds from *U. deningeri* and to regard *U. savini* thus as a younger synonym of *U. deningeri*. This would be true only if there were not the findings from West-Runton.

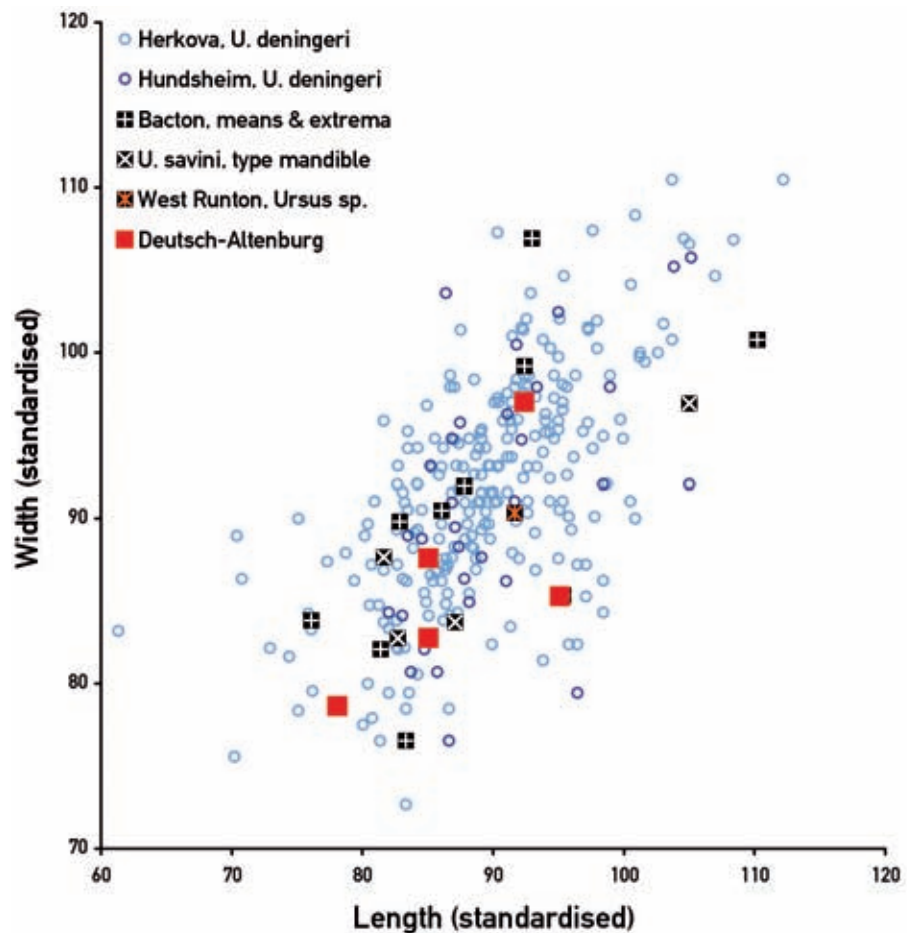
#### 6.8.1. Comparison with *Ursus cf. savini* ANDREWS, 1922 from West-Runton

The excavations in the classical site West-Runton which were carried out in the years 1992 and 1995 by the Cromer Museum in cooperation with the Norwich Castle Museum (STUART, 1997) brought also some ursid remains. Amongst this material there were several molars, a lower m1, two M1 and two M2 as well as two metapodial bones: a second metacarpal and a second metatarsal bone. Despite the very limited material it allows an important conclusion: from a morphological point of view, the teeth and metapodial bones are close to the brown bear (LEWIS et al., in press), whereas the first lower molar is within the range of variability of *U. deningeri* (see diagram 41) the two metapodial bones (see diagram 42) are longer and much less plump than those of *U. deningeri* and come close to those of *U. arctos priscus* aus Grays Thurrock. Based on the findings from West-Runton it can be assumed that

**Diagramm 41:** Vergleich der standardisierten Werte aller Unterkieferbackenzähne von *U. savini* (Typusmandibel und die Mittelwerte und Extremwerte aus Bacton), von *Ursus sp.* aus West-Runton, von *Ursus deningeri* aus Hundsheim und Herkova jama sowie von *Ursus sp.* aus Deutsch-Altenburg.

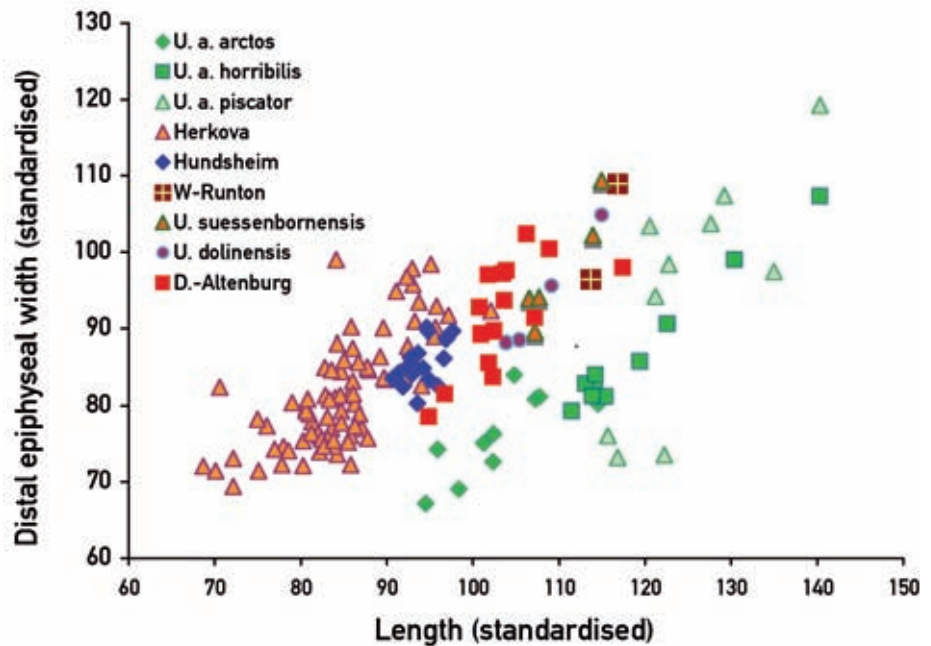
**Diagram 41:** Standardised values of all lower cheek teeth of *U. savini* (type mandible and extrema from Bacton), of *U. deningeri* from Hundsheim and Herkova jama and of *Ursus sp.* from Deutsch-Altenburg.

Data: ANDREWS (1922), BARISHNIKOV (2007), LEWIS et al. (in press) and original.



**Diagramm 42:** Vergleich der Längen- und Breitenwerte der beiden Metapodien von West-Runton mit den Werten von *U. deningeri*, Hundsheim und Herkova jama und *U. arctos*, rezent sowie von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg und Atapuerca.

**Diagram 42:** Comparison of length and width values of both metapodial bones from West-Runton to values of *U. deningeri*, Hundsheim and Herkova jama, *U. arctos*, recent and von *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg and Atapuerca. Data: LEWIS et al., in press (W-Runton), GARCIA & ARSUAGA, 2001 (*U. dolinensis*), Ziegler, pers. comm., 2008 (*U. suessenbornensis*) and original.



Verdacht, dass in den Cromer Forest-beds nicht nur die Höhlenbärenlinie mit *U. „savini“* (= *U. deningeri*) sondern auch die Braunbärenlinie vertreten war.

there was not only a member of the cave bear line (*U. „savini“* = *U. deningeri*) in the Cromer Forest-beds but also one of the *U. arctos* line.

### 6.9. Vergleich mit *Ursus „dolinensis“* und *Ursus „rodei“*

Im selben Jahr wurden für altpleistozäne Bärenreste aus Atapuerca in Nordspanien und aus Untermaßfeld in Thüringen zwei Arten geschaffen, deren Synonymie sich dann bald herausstellte: *Ursus dolinensis* GARCIA & ARSUAGA, 2001 aus der Trinchera Dolina von Atapuerca hat wegen des Erscheinungsdatums die Priorität vor *Ursus rodei* MUSIL, 2001 aus dem Untermaßfeld südlich der Kreisstadt Meiningen.

Beiden gemeinsam sind die mittelgroßen Dimensionen der Molaren und 4. Prämolaren (Diagramm 42) sowie die einfache Form der p4 inf. und P4 sup. Die Mehrheit der Backenzähne von *U. dolinensis* und *U. rodei* liegen mit ihren Dimensionen im Bereich der Deutsch-Altenburger Zähne, bei den Zähnen aus Atapuerca ist jedoch auffällig, dass es einige sehr kleine Exemplare gibt, die weit außerhalb des Verteilungsfeldes zu liegen kommen. Einige Zähne sind schmaler und bei einem m3 inf. mit aberranten Längen- und Breitenwerten muss bezweifelt werden, ob er artlich zu den anderen gehört. Zusammen decken die Werte von Untermaßfeld und von Atapuerca die Punktwolke der Deutsch-Altenburger Zähne aber auch der Zähne des mittelpleistozänen *U. a. priscus* aus Grays Thurrock und Ehringsdorf ab.

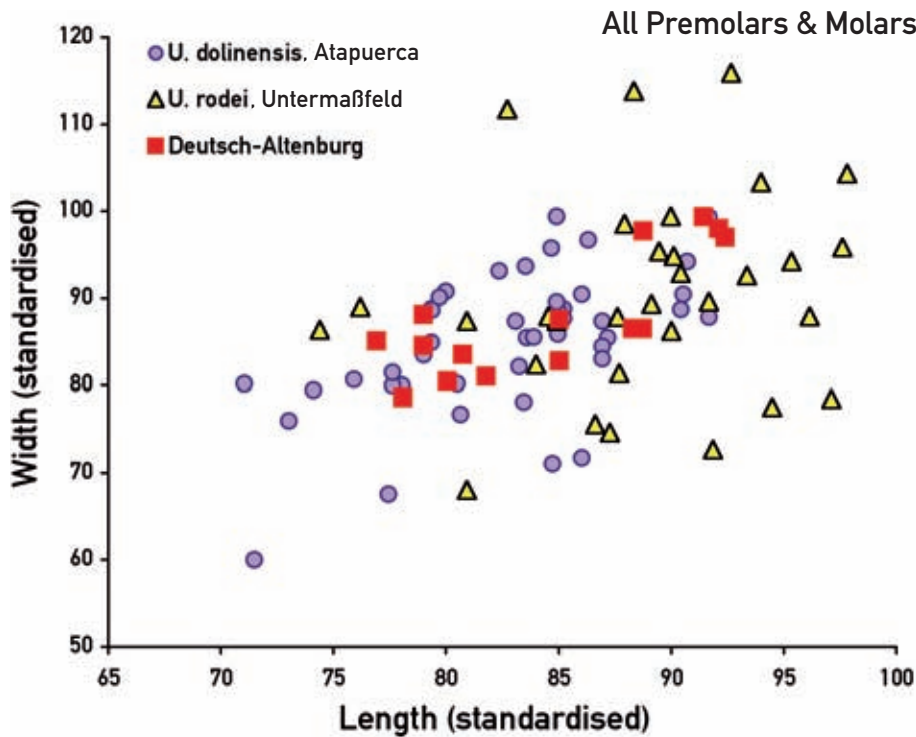
Die Anzahl der entwickelten Prämolaren schwankt beim Unterkiefer zwischen 4 und 1, d.h. alle Stadien kommen vor: p1, p2, p3, p4 (*dolinensis*, Ata91; *rodei*, 15522 dex.), p1, p2, p4 (*dolinensis*, Ata96; *rodei*, 18904), p1, p4 (*rodei*, 22380; DA4B/18/36), siehe Tab. 39.

### 6.9. Comparison with *Ursus „dolinensis“* and *Ursus „rodei“*

In 2001 two more species of Early Pleistocene bears were erected. One of them was erected on material from the famous site Atapuerca in the north of Spain and the other one in Untermaßfeld (Thuringia, Germany). Later it turned out that they are synonyms. The name of the Spanish bear, *Ursus dolinensis* GARCIA & ARSUAGA, 2001, has priority over the German bear, *Ursus rodei* MUSIL, 2001 from Untermaßfeld in the south of Meiningen.

Both bears have the following characters in common: medium sized fourth premolars and molars, see diagram 42, and the simple morphology of the P4. Most of the molars of both species, *U. dolinensis* and *U. deningeri*, show dimensions similar to the molars from Deutsch-Altenburg. The material from Atapuerca shows some astonishingly small teeth that are far away from the usual range of variability. Some teeth are obviously narrower than usual and one lower m3 is so different in length and width that it seems doubtful that it can be attributed to the same species as the other specimens. When put together, the teeth from Untermaßfeld and Atapuerca cover the variability of teeth from Deutsch-Altenburg and also those of the Middle Pleistocene *U. a. priscus* from the sites Grays Thurrock and Ehringsdorf.

The number of lower premolars varies strongly, i.e. between one and four teeth, with different configurations: p1, p2, p3, p4 (*dolinensis* Ata91; *rodei*, 15522 dex.), p1, p2, p4 (*dolinensis*, Ata96; *rodei*, 18904), p1, p4 (*rodei*, 22380; DA4B/18/36), see tab. 39.



**Diagramm 43:** Vergleich der standardisierten Längen- und Breiten-Werte der Backenzähne von *Ursus* sp. aus Deutsch-Altenburg, *U. „rodei“* aus Untermaßfeld und *U. „dolinensis“* aus Atapuerca.

**Diagram 43:** Comparison of standardised length and width of cheek teeth of *Ursus* sp. from Deutsch-Altenburg, *U. „rodei“* from Untermaßfeld and *U. „dolinensis“* from Atapuerca.

**Data:** MUSIL, 2001, GARCIA & ARSUAGA, 2001 and original.

Die Oberkieferzahnreihe ist nur in drei Fällen so weit erhalten, dass die Prämolarenformel erkennbar ist. Es fehlt einmal der P2 (*rodei* 19554) und einmal der P3 (DA4B/18/37) und einmal waren alle Prämolaren vorhanden. Dieses starke Schwanken der Zahnformel ist auch von den rezenten Braunbären bekannt (NIETHAMMER et al., 1993). Sowohl nach den Dimensionen als auch nach der Form und Anzahl der Prämolaren besteht Übereinstimmung mit den *Ursus*-Resten aus Deutsch-Altenburg. Unterschiede im Bau der Mandibeln werden für *U. dolinensis* angegeben (GARCIA & ARSUAGA, 2001: „condyles (of *U. arctos*) is more elongated and slender“), sie liegen in der breiten Variabilität der fossilen und rezenten Mandibeln.

Am wichtigsten scheinen auch hier die Elemente des postcranialen Skeletts zu sein. Die Anzahl der überlieferten Bären-Metapodien aus Untermaßfeld und Atapuerca ist im Vergleich zur Menge der Zähne relativ gering, ihre Längen- und Breitenwerte (Diagramm 42) lassen trotzdem eindeutig erkennen, dass sie gegenüber *U. etruscus* und *U. deningeri* nicht nur absolut sondern auch relativ verlängert sind und daher auch schlanker sind. Die Wertepaare der Metapodien liegen zur Gänze im Verteilungsfeld von Deutsch-Altenburg, das auch die Werte von Süßenborn und West-Runton umschließt und sich mit dem Verteilungsfeld des *Ursus a. priscus* aus Grays Thurrock deckt.

#### 6.10. Vergleich mit *Ursus „etruscus“* von Ceyssaguet (Haute Loire, Frankreich)

Die altpleistozäne Fauna von Ceyssaguet enthält hauptsächlich Reste von großen Herbivoren wie *Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, *Equus* und *Praemegaceros* aber auch gut

There are only three maxillary bones left which show the configuration of upper premolars. In *U. rodei* (19554) the P2 is missing. The P3 is missing in a specimen from Deutsch-Altenburg (DA4B/18/37) and the last of the three specimens shows all premolars. This kind of variability is also known from modern brown bears (NIETHAMMER et al., 1993). In respect of size, number and morphology of the premolars the bears from Atapuerca and Untermaßfeld fit perfectly well into the variability of Deutsch-Altenburg. Diagnostic differences are reported for the lower mandibles of *U. dolinensis* GARCIA & ARSUAGA, 2001: “condyles (of *U. arctos*) is more elongated and slender”, but they are still within the variability of fossil and extant mandibles.

Also in this case the elements of the postcranial skeleton seem to be very important for differential diagnosis. The number of metapodial bones from Untermaßfeld and Atapuerca is – in relation to the number of teeth – comparably small. Nevertheless it is obvious that their metapodial bones are longer in absolute numbers and also relatively and that they are thus more slender than those of *U. etruscus* and *U. deningeri*. The pairs of variates of metapodial bones from Atapuerca and Untermaßfeld are covered by the distribution area of those from Deutsch-Altenburg, which also covers the variability of the bears from Süßenborn and West-Runton as well as *U. a. priscus* from Grays Thurrock.

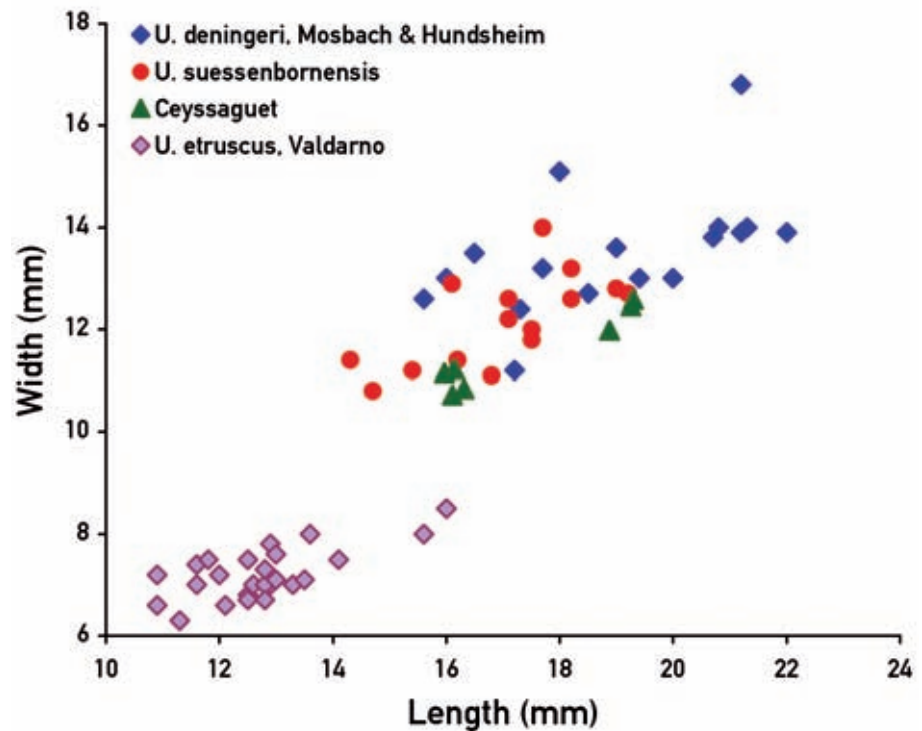
#### 6.10. Comparison with *Ursus „etruscus“* from Ceyssaguet (Haute Loire, France)

The Early Pleistocene fauna of Ceyssaguet mainly contains remains of large herbivores such as *Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, *Equus* and *Praemegaceros*, but also well-



**Diagramm 44:** Vergleich der Längen- und Breiten-Werte des P4 sup. aus Ceysaguet mit *U. etruscus*, *U. deningeri* und *U. suessenbornensis*.

**Diagram 44:** Comparison of length and width values of P4 sup. from Ceysaguet to *U. etruscus*, *U. deningeri* and *U. suessenbornensis*.



erhaltene Reste von Carnivoren (Felidae: *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens*, *Lynx lynx*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera „onca“ gombaszoegensis*, Hyaenidae: *Pachycrocuta brevirostris*, Canidae: *Canis etruscus*, *Canis cf. falconeri*, *Vulpes alopecoide* und Ursidae, siehe TSOUKALA, 2004). Die Bärenreste wurden auf Grund der Dimensionen und der urtümlichen Merkmale zu *Ursus etruscus* gestellt. Sie entstammen einem gelben lössähnlichen Sediment („limons sableux“), der über vulkanischen Schlacken („scorie“) liegt, die mit ca. 1,3 Ma datiert wurden (pers. Mitteilung E. TSOUKALA). Die Bärenreste aus Ceysaguet wären damit die geologisch jüngsten Vertreter von *Ursus etruscus*.

Wegen dieser Zeitstellung ist auch die Frage zu diskutieren, ob hier ebenfalls ein Vertreter der Süßenborn-Gruppe vorliegen kann. Das urside Fossilmaterial besteht aus gut erhaltenen Schädelresten mit vielen Zähnen, das postkraniale Skelett ist aber nur sehr mangelhaft überliefert. So gibt es kein einziges Metapodium, an dem man die Besonderheit der *arctos*-Linie – v.a. die Verlängerung und Verschlangung der Extremitäten – erkennen könnte. Nun unterscheidet sich *U. etruscus* auch in den Dimensionen der Zähne von den Nachfolgern aus der *Ursus deningeri*- und aus der *U. suessenbornensis*-Gruppe.

Besonders deutlich sind die Unterschiede an den Oberkiefer-P4 (Diagr. 44): die P4 aus Ceysaguet liegen im Verteilungsfeld von *Ursus deningeri* aus Mosbach und Hundsheim sowie von *U. suessenbornensis* aus Atapuerca, Untermaßfeld und Deutsch-Altenburg. Die Bären von Ceysaguet gehören mit größerer Wahrscheinlichkeit zum Süßenborn-Formenkreis. Da jedoch auch die Möglichkeit besteht, dass hier ein früher Vertreter der *U. deningeri*-Gruppe vorliegt, schlagen wir die Bezeichnung „*Ursus cf. suessenbornensis*“ vor.

preserved remains of carnivores (felidae: *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens*, *Lynx lynx*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera „onca“ gombaszoegensis*, hyaenidae: *Pachycrocuta brevirostris*, canidae: *Canis etruscus*, *Canis cf. falconeri*, *Vulpes alopecoide* and ursidae, see TSOUKALA, 2004). The bear remains were classified as *Ursus etruscus*, due to their dimensions and primitive characteristics. They are from a yellow loess-like sediment („limons sableux“), which overlies volcanic slags („scorie“), which were dated at about 1.3 Ma (personal communication by E. TSOUKALA). The bear remains from Ceysaguet would therefore be the geologically youngest representatives of *Ursus etruscus*.

Because of this time setting, the question has to be discussed whether this could also be a representative of the Süßenborn group. The ursid fossil material consists of well-preserved cranial remains with many teeth, but the postcranial skeleton material is only very sparse. There is not a single metapodium in which one could see the particular feature of the *arctos* lineage – especially the elongation and slimming of the extremities. But *U. etruscus* also differs from its successors of the *Ursus deningeri* and *Ursus suessenbornensis* group also by the dimensions of the teeth.

The differences are particularly obvious in the upper P4 (diagr. 44): the P4 from Ceysaguet are within the distribution area of *Ursus deningeri* from Mosbach and Hundsheim, as well as within that of *U. suessenbornensis* from Atapuerca, Untermaßfeld and Deutsch-Altenburg. The bears from Ceysaguet most likely belong to the Süßenborn group. But since there is also the possibility that an early representative of the *U. deningeri* group exists here, we suggest – for this purpose – the term “*Ursus cf. suessenbornensis*”.

### 6.11. Conclusiones

Die Bären von Deutsch-Altenburg, Untermaßfeld, Atapuerca, Süßenborn und wahrscheinlich auch West-Runton bilden eine Gruppe altpleistozäner Ursiden, die sich deutlich von *U. etruscus* unterscheiden (allgemein größer, Gebiss höher evoluiert, Metapodien verlängert) aber auch von *U. deningeri* (Gebiss urtümlicher, Metapodien stark verlängert); sie stehen den Braunbären viel näher als den urtümlichen Formen der Höhlenbärengruppe. Wegen der Verlängerung und „Verschlankung“ der Metapodien kommen sie als Vorläufer der Deningerbären nicht in Frage, sondern sind als geologisch älteste Braunbären aufzufassen.

#### Species oder Subspecies?

Wegen der weitgehenden Übereinstimmungen mit den großwüchsigen mittel- und jungpleistozänen Bären, die meist als *Ursus arctos priscus* bezeichnet wurden, ist eine Abgrenzung dieser altpleistozänen Bären als eigene Art sehr schwierig. Für eine eventuelle subspezifische Bezeichnung (im Sinne einer Chronosubspecies) hätte der Name *Ursus arctos suessenbornensis* SOERGEL, 1926 die Priorität vor *U. a. dolinensis* und *U. a. rodei*.

Andererseits liegen die taxonomischen Verhältnisse ganz ähnlich wie bei der Abgrenzung von *Ursus deningeri* zu den Höhlenbärenarten (*U. spelaeus*, *U. eremus*, *U. ladinicus* und *U. ingressus*). Auch hier ist der Übergang fließend, weshalb manchmal der Deningerbär nur als Unterart von *Ursus spelaeus* verstanden wurde (s. THENIUS, 1956). Schließlich soll nicht unerwähnt bleiben, dass sich die alt- und mittelpleistozänen Braunbären, die wir auch als „*Ursus a. suessenbornensis*-Gruppe“ bezeichnen (s. Abb. 8.2), von den rezenten Braunbären zumindest in den Metapodien stärker unterscheiden als die rezenten Subspecies untereinander.

Der taxonomische Name der Bären aus dem Altpleistozän sowie die Synonyme lauten daher:

*Ursus arctos suessenbornensis* SOERGEL, 1926

OR

*Ursus suessenbornensis* SOERGEL, 1926

#### Synonymie:

- 1926 *Ursus süssenbornensis* n.sp.; — SOERGEL, Der Bär von Süßenborn...:153  
 1953 *Ursus süssenbornensis* SOERGEL; — KOPY, Note sur la main de l'Ursidé de Süßenborn:333–335  
 1969 *Ursus deningeri* v. REICHENAU; — KURTÉN, Die Carnivorenreste...:736–745  
 1995 *Ursus deningeri* v. REICHENAU; — GROISS, J., Untersuchungen...:115–123  
 1997 *Ursus etruscus*; — DÖPPES & RABEDER, Pliozäne...:246.  
 1997 *Ursus deningeri*; — DÖPPES & RABEDER, Pliozäne...:246, 268.  
 2001 *Ursus dolinensis* n.sp.; — GARCIA & ARSUAGA, *Ursus dolinensis*, a new species...:717–725  
 2001 *Ursus rodei* n.sp.; — MUSIL, Die Ursidenreste...:633–658.

### 6.11. Conclusions

The bears from Deutsch-Altenburg, Untermaßfeld, Atapuerca, Süßenborn and very likely also those from West-Runton form a group of Early Pleistocene bears which differ significantly from *U. etruscus* (in general bigger, higher evolved dentition and elongated metapodial bones) and also from *U. deningeri* (more primitive dentition, metapodial bones strongly elongated). In general these bears are much closer to brown bears than to primitive forms of the cave bear group. Because of the longer and thus more slender metapodial bones they are not predecessors of *U. deningeri* but, instead of this, they seem to be the oldest brown bears.

#### Species or subspecies?

Due to the extensive congruencies with Middle- and Late Pleistocene bears, which are usually gathered together under the term *Ursus arctos priscus*, it is not legitimate to split these Early Pleistocene bears as a separate species apart. If a subspecific separation of these Early Pleistocene bears in the sense of a chronosubspecies is aimed the nomen *Ursus arctos suessenbornensis* SOERGEL, 1926 has priority over *Ursus arctos dolinensis* and *Ursus arctos rodei*.

On the other hand, the taxonomic separation seems to be quite similar to that of *Ursus deningeri* and the cave bear group, i.e. *U. spelaeus*, *U. eremus*, *U. ladinicus* and *U. ingressus*. In this case too, the transition is gradual, which resulted in a taxonomic position of *U. deningeri* on sub-species level only (see THENIUS, 1956). Finally, it should be stated that the brown bears from Early- and Middle Pleistocene, which we will refer to as “*Ursus a. suessenbornensis* group” (see fig. 45.) differ from the extant brown bears stronger than the subspecies of the extant brown bear from each other, at least in respect of the metapodial bones.

Thus the taxonomic correct name of these Early Pleistocene bears and their synonyms is:

*Ursus arctos suessenbornensis* SOERGEL, 1926

OR

*Ursus suessenbornensis* SOERGEL, 1926

#### Synonymy:

- 1926 *Ursus süssenbornensis* n.sp.; — SOERGEL, Der Bär von Süßenborn...:153  
 1953 *Ursus süssenbornensis* SOERGEL; — KOPY, Note sur la main de l'Ursidé de Süßenborn:333–335  
 1969 *Ursus deningeri* v. REICHENAU; — KURTÉN, Die Carnivorenreste...:736–745  
 1995 *Ursus deningeri* v. REICHENAU; — GROISS, J., Untersuchungen...:115–123  
 1997 *Ursus etruscus*; — DÖPPES & RABEDER, Pliozäne...:246.  
 1997 *Ursus deningeri*; — DÖPPES & RABEDER, Pliozäne...:246, 268.  
 2001 *Ursus dolinensis* n.sp.; — GARCIA & ARSUAGA, *Ursus dolinensis*, a new species...:717–725  
 2001 *Ursus rodei* n.sp.; — MUSIL, Die Ursidenreste...:633–658.

**Tabelle 39:** Variabilität der Prämolarenanzahl bei altpleistozänen Bären.

**Table 39:** Variability of number of premolars in Early Pleistocene bears.

**Data:** MUSIL, 2001, GARCIA & ARSUAGA, 2001 and original.

a. Os mandibulare							
Site	Species name	Inv.no.	p1	p2	p3	p4	Side
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	15522	+	+	+	+	dex.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	15522	+	-	-	+	sin.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	18901	+	-	+	+	dex.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	18901	+	-	+	+	sin.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	22380	-	-	-	+	dex.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	22380	-	-	-	+	sin.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	18008	+	+	+	+	dex.
Atapuerca	<i>dolinensis</i>	Ata96	+	-	+	+	sin.
Atapuerca	<i>dolinensis</i>	Ata91	+	+	+	+	dex.
Deutsch-Altenburg	sp.	18/36	+	-	-	+	sin.
b. Os maxillare							
Site	Species name	Inv.no.	p1	p2	p3	p4	Side
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	19554	+	-	+	+	dex.
Untermaßfeld	<i>rodei</i>	19554	?	?	+	+	sin.
Atapuerca	<i>dolinensis</i>	E7-1	?	?	+	+	dex.
Atapuerca	<i>dolinensis</i>	H7-108b	?	?	+	+	sin.
Deutsch-Altenburg	sp.	18/37	+	+	-	+	dex.
Deutsch-Altenburg	sp.	18/37	+	+	+	+	sin.

**Diagnose:** Mittelgroße Bären des europäischen Alt- bis Mittelpleistozäns, die sich von rezenten Braunbären nur durch die etwas kürzeren und plumperen Extremitäten unterscheiden.

**Fundstellen:**

**Altpleistozän:** Deutsch-Altenburg 2, 4B und 49, Süßenborn, Untermaßfeld, Atapuerca - Gran Dolina, West-Runton, ?Ceyssaguet

**Mittelpleistozän:** Grays Thurrock, ?Hundsheim, ?Atapuerca - Cueva Mayor

**Diagnosis:** Medium sized bears of the Early to Middle Pleistocene of Europe, which differ from modern brown bears only by having little shorter and plumper extremities.

**Sites:**

**Early Pleistocene:** Deutsch-Altenburg 2, 4B und 49, Süßenborn, Untermaßfeld, Atapuerca - Gran Dolina, West-Runton, ?Ceyssaguet

**Middle Pleistocene:** Grays Thurrock, ?Hundsheim, ?Atapuerca - Cueva Mayor

## 7. Phylogenie

## 7. Phylogeny

### 7.1. Stammesgeschichtliche Hypothesen

### 7.1 Phylogenetic Hypotheses

Für stammesgeschichtliche Überlegungen und Rekonstruktionen spielen die Bären aus Deutsch-Altenburg eine wichtige Rolle, weil sie die geologisch ältesten Vertreter dieser altpleistozänen Bären sind, die wir als „Süßenbornensis-Gruppe“ oder kurz „Süßenborn-Gruppe“ nennen wollen und die chronologisch zwischen den Funden des Etrusker- und die des Deninger-Bären stehen.

Mit der phylogenetischen Deutung dieser Bären steht die Frage im Zusammenhang, wann und wo es zur Aufspaltung des *Ursus*-Stammes in eine Braunbären- und eine Höhlenbärenlinie gekommen ist. Mehrere Modelle werden und wurden diskutiert. Unbestritten ist die Rolle der Etruskerbären als Wurzelgruppe beider Linien. Über den Ablauf der weiteren Stammesgeschichte gibt es

The bears from Deutsch-Altenburg play an important role in phylogenetic considerations and reconstructions, because they are the geologically oldest representatives of that group of Early Pleistocene bears, which we want to call “*süßenbornensis*-group” or, in short, “Süßenborn-group”, and which are chronologically between the finds of the Etruscan and those of the Deninger bear.

Connected to the phylogenetic interpretation of these bears is the question of where and when the *Ursus* phylogenetic tree was split into a brown bear and cave bear line. Several working hypotheses have been discussed and are being discussed. The role of the Etruscan bear as the origin of both lines is undisputed. There are several conceptions about the course of the further phylogeny,