

**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

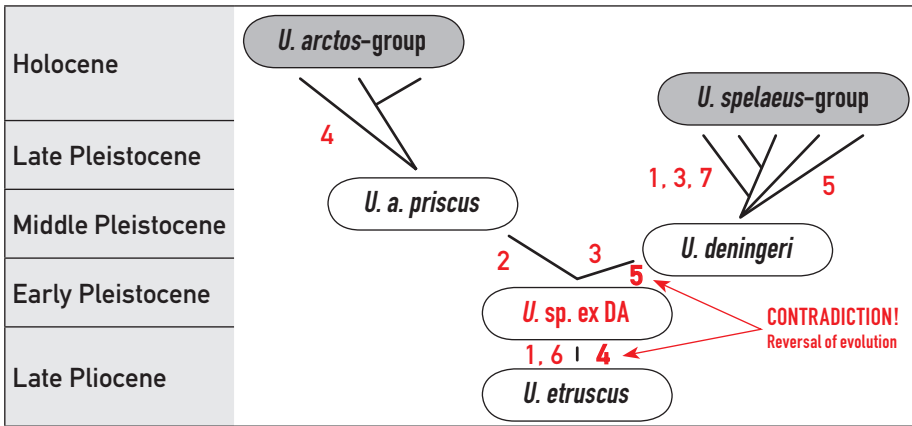
### 7.1 Phylogenetic Hypotheses

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

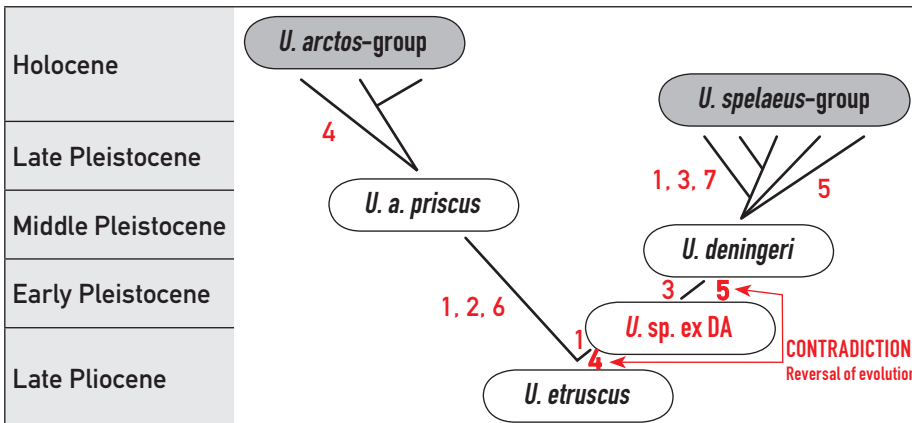
The bears from Deutsch-Altenburg play an important role in phylogenetic considerations and reconstructions, because they are the geologically oldest representatives of that group of Early Pleistocene bears, which we want to call “*süßenbornensis*-group” or, in short, “Süßenborn-group”, and which are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



Evolutionstrends:

- 1 ... allgemeine Vergrößerung
- 2 ... schwache Vermehrung der Kauflächenelemente
- 3 ... starke Vermehrung der Kauflächenelemente
- 4 ... Verlängerung und Verschlangung der Metapodien
- 5 ... Verkürzung und Verplumpung der Metapodien
- 6 ... geringe Reduktion der vorderen Prämolaren
- 7 ... starke Reduktion der vorderen Prämolaren



Evolutionary trends:

- 1 ... general enlargement
- 2 ... slow increase of chewing elements
- 3 ... strong increase of chewing elements
- 4 ... elongation and increase of slenderness of metapodial bones
- 5 ... shortening and increase of plumpness of metapodial bones
- 6 ... minor reduction of anterior premolars
- 7 ... strong reduction of anterior molars

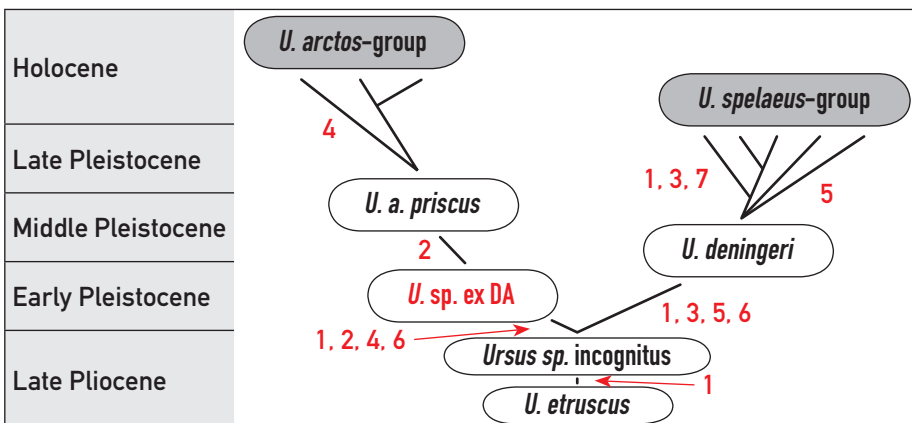
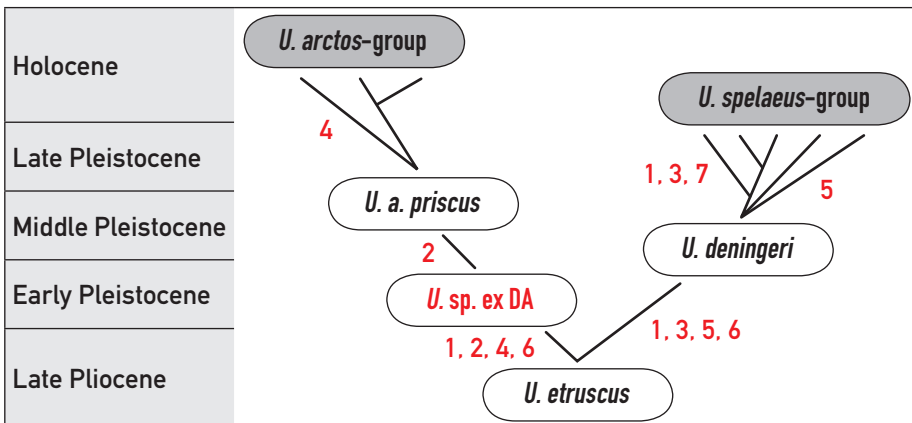


Abbildung 47: Drei hypothetische Stammbäume der Großbären (*Ursus*) mit den wichtigsten Evolutionstrends.

Figure 47: Three hypothetical phylogenetic trees of big bears (*Ursus*) with most important evolutionary trends.

mehrere Vorstellungen, die wir hier zu drei Hypothesen zusammenfassen wollen (siehe Abb. 47).

**Hypothese 1:** Die Bären der Süßenborngruppe sind die gemeinsamen Vorfahren der *arctos*- wie der *spelaeus*-Linie. Gegen diese These spricht, dass die Verlängerung der Extremitäten schon bei den Bären aus Deutsch-Altenburg in die Braunbären-Richtung zeigt, während die Deningerbären durch eine Verplumpung der Metapodien gekennzeichnet sind. Eine Ableitung des *U. deningeri* von *U. a. suessenbornensis* würde einer Umkehr der Evolution das Wort reden und damit das Dollo'sche Prinzip in Frage stellen.

**Hypothese 2:** Die Süßenborngruppe gehört zur Höhlenbärenlinie und ist der Vorläufer von *U. deningeri*. Gegen diese Annahme ist die gleiche Argumentation wie bei der 1. Hypothese ins Treffen zu führen.

**Hypothese 3:** Die altpleistozänen Bären von Deutsch-Altenburg, Süßenborn, Untermaßfeld und Atapuerca sind Angehörige der Braunbären und Vorläufer der mittelpleistozänen Braunbären, die meist als *Ursus priscus* bezeichnet wurden. Gegen diese Theorie kann derzeit kein Argument vorgebracht werden. Es stellt sich dann aber die Frage: wo waren die Vorläufer des Deningerbären im Altpleistozän?

Die Argumente, die zur Prüfung dieser Hypothesen herangezogen werden können, sind evolutive Änderungen von metrischen und morphologischen Eigenschaften, die zu folgenden Evolutionsschritten zusammengezogen werden:

#### Evolutionsschritte:

1. allgemeine Vergrößerung
2. schwache Vermehrung der Kauflächenelemente
3. starke Vermehrung der Kauflächenelemente
4. Verlängerung und Verschlangung der Metapodien
5. Verkürzung und Verplumpung der Metapodien
6. geringe Reduktion der vorderen Prämolaren
7. starke Reduktion der vorderen Prämolaren
8. Vergrößerung der Sinus frontales im Schädel

**ad 1.** Die Stammesgeschichte der Ursiden liefert ein besonders gutes Beispiel für die sogenannte Deperet'sche Regel. Von den miozänen Vorgängern (*Ursavus*) bis herauf zu den spätpleistozänen und holozänen Großbären (Braun-, Eis- und Höhlenbären) kam es zu einer beträchtlichen Größenzunahme aller Körpermaße (RABEDER, 2001). Der Körpergröße wurde bei der taxonomischen Beurteilung von Arten und Unterarten der Gattung *Ursus* eine oft zu große Bedeutung zugemessen; zu wenig wurde bedacht, dass die allgemeine Größenzunahme ein Vorgang ist, der parallel in allen Evolutionslinien zu beobachten ist und sehr adaptiven Charakter hat, wie die Beispiele der „hochalpinen Kleinformen“ zeigen.

**ad 2.** Bezogen auf das urtümlicher Gebiss der Etruskerbären kommt es in der Braunbärengruppe nur zu einer schwachen Vermehrung von Kauflächenelementen, am markantesten an den 4. Prämolaren ablesbar: der unicuspid p4 inf. (nur Protoconid) ist bis herauf zu den rezenten Braunbär häufig, zusätzliche Trigonidhöcker

which we want to summarize into three hypotheses here (see fig. 47).

**Hypothesis 1:** The bears of the Süßenborn-group are the mutual ancestors both of the *arctos* and *spelaeus* line. An argument against this hypothesis is that the elongation of the extremities in the bears from Deutsch-Altenburg already tends towards the brown bear lineage, whereas the Deninger bears are characterized by an increased stoutness of the metapodial bones. A derivation of *U. deningeri* from *U. a. suessenbornensis* would be a reversal of evolution and thus would question Dollo's Principle.

**Hypothesis 2:** The Süßenborn-group belongs to the cave bear line and is the precursor of *U. deningeri*. Against this assumption, the same argumentation as against hypothesis 1 can be put forward.

**Hypothesis 3:** The Early Pleistocene bears of Deutsch-Altenburg, Süßenborn, Untermaßfeld and Atapuerca are members of the brown bears and are precursors of the Middle Pleistocene brown bears, which have generally been described as *Ursus priscus*. There is no argument against this theory yet. But the question remains: where were the precursors of the Deninger bear in the Early Pleistocene?

The arguments, which can be called upon to test these hypotheses are gradual evolutionary changes of metric and morphological characteristics, which can be summed up by the following evolutionary steps:

#### Evolutionary steps:

1. General size increase
2. Slight increase of chewing surface elements
3. Strong increase of chewing surface elements
4. Elongation and slimming of the metapodials
5. Shortening and increased stoutness of the metapodials
6. Slight reduction of the front premolars
7. Strong reduction of the front premolars
8. Enlargement of the sinus frontales in the skull

**ad 1.** The phylogeny of the ursids provides an extraordinary good example for the so-called Deperet's Law. From the Miocene precursors (*Ursavus*) up to the Late Pleistocene and Holocene ursids (brown, polar and cave bears), a considerable size increase of all body dimensions took place (RABEDER, 2001). In taxonomic considerations of species and subspecies of the genus *Ursus*, too much importance was attributed to the size of the animals; it was not enough taken into consideration that a general size increase is a process that can be seen parallel in all evolutionary lines and has a very adaptive character, as the examples of the "high alpine pygmy forms" (high alpine nanism) show.

**ad 2.** In relation to the more primitive dentition of the Etruscan bears, there is only a slight increase of masticatory elements, most markedly apparent in the fourth premolars: the single-cuspid p4 inf. (only with protoconid) is frequent up to the extant brown bears, additional trigonid cusps such as paraconid and metaconid remain

wie Paraconid und Metaconid bleiben klein oder sind nur angedeutet (vgl. Abb. 24). Der P4 sup. bleibt dreihöckerig mit Para-, Meta- und Protocon; accessorische Elemente wie Metaconulus, Metaloph oder Protoloph kommen kaum vor (vgl. Abb. 23). Die Molaren behalten größten Teils das alte Muster, am m1 und m2 inf. gibt es kein Enthypoconid und meist nur ein Entoconid, am M2 sup. keinen Metaloph und insgesamt wesentlich weniger Sekundärhöcker (s. RABEDER, 1999)

ad 3. Schon bei den geologisch ältesten Deningerbären (Hundsheim) ist der Einbau zusätzlicher Höcker deutlich erkennbar. Die Unterkiefer-p4 neigen zur Ausbildung von Para- und Metaconid und sind somit mehrhöckerig, wohl der deutlichste Unterschied im Gebiss der Deninger- und der Braunbären. An den Molaren füllen viele accessorische Höcker die Flächen zwischen den Haupthöckern. Diese starke Vermehrung der Kaelemente setzt am Beginn des Mittelpleistozäns ein und findet ihren Höhepunkt bei den jungpleistozänen Höhlenbären der *U. ingressus*-Linie.

ad 4. Die Metapodien der Braunbärengruppe sind nicht urtümlich wie beim Etruskerbären sondern allometrisch verlängert, d.h die Längenzunahme der Extremitäten übertrifft die anderer Skelettelemente, z.B. der Zähne, bei weitem. Es kommt dabei zu einer „Verschlankung“ der Metapodien, wobei die inneren Strahlen (Mc1-2, Mt1-2) von der Verlängerung stärker erfasst werden als die äußeren.

ad 5. Die Metapodien der Höhlenbärenlinien verlängern sich gegenüber *U. etruscus* nur um das Maß der allgemeinen Körpergrößenzunahme, sie werden aber deutlich plumper. Diese „Verplumpung“ setzt sich allmählich durch und erreicht bei *Ursus ingressus* ihren Höhepunkt.

ad 6. Im Vergleich zu *Ursus etruscus* kam es bei allen Vertretern der pleistozänen Großbären zu Reduktionen an den vorderen Prämolaren. Am stärksten betroffen waren die P2 sup. und p2 inf. Die Zähne werden kleiner und die Abstände zu den benachbarten Prämolaren größer, was auch auf die allometrische Verlängerung der Kiefer zurückzuführen ist. Schließlich kam es zur völligen Unterdrückung der P2. Zu ähnlichen Reduktionen kam es am P1 sup. und am p3 inf., während die P3 sup. und die p1 inf. meist erhalten geblieben sind. Es gibt aber auch Mandibeln mit p2, während der p3 fehlt. Insgesamt schwankt die Zahnformel beträchtlich von einem Individuum zum nächsten; diese „geringe Reduktion der vorderen Prämolaren“ ist typisch für die rezenten Braunbären aber auch für die Süßenborn-Gruppe des Altpleistozäns.

ad 7. Bei der „starken Reduktion“ kommt es sehr rasch zum Verlust der P1 und P2 sup. sowie der p2 und p3 inf. Nur noch selten treten der p1 inf. und der P3 sup. auf, bis diese so selten sind, dass man ihre Existenz als Atavismus bezeichnen kann. Als letzter wird der P3 sup. eliminiert, der bei manchen Höhlenbären noch mit beachtlichen Prozentzahlen auftritt (RABEDER, 1999) Dieser Modus der starken Prämolaren-Reduktion ist typisch für *Ursus deningeri* und die Höhlenbären.

ad 8. Bei den Höhlenbären kommt es zu mächtigen Sinusbildungen im Schädeldach. Dabei erfasst diese Pneumatisierung des Schädels nicht nur das Os frontale sondern auch das Os parietale. Es kommt also zur Bildung

small or are only hinted at (compare fig. 24.). The upper fourth premolar remains tri-cuspid with its characteristic cusps: para-, meta- and protocone; accessory elements such as metaconulus, metaloph or protoloph rarely occur (compare fig. 23.). The molars mostly retain the old pattern, there is no enthypoconid and mostly only one entoconid in m1 and m2, there is also no metaloph on M2 sup. and on the whole there are distinctly less secondary cusps (see RABEDER, 1999).

ad 3. Already in the geologically oldest Deninger bears (Hundsheim), the formation of additional cusps is clearly discernible. The lower p4 tend to form a para- and metaconid and are therefore multi-cuspid, probably the most distinct difference in the dentition of Deninger and brown bears. Many accessory cusps fill the space between the main cusps in the molars. This strong increase of chewing surface elements starts at the beginning of the Middle Pleistocene and reaches its maximum in the Late Pleistocene cave bears of the *U. ingressus*-lineage.

ad 4. The metapodials of the brown bear group are not primitive as in the Etruscan bear, but are allometrically elongated, i.e., the length increase of the extremities surpasses the length increase of other skeletal elements, for instance, the teeth, by far. This results in a “slimming” of the metapodials, whereas the inner digits (mc 1-2, mt 1-2) are more affected by lengthening than the outer ones.

ad 5. The metapodials of the cave bear lineages are lengthened compared to *U. etruscus* only by the degree of the general body size increase, but they grow distinctly stouter. This “increased plumpness” slowly prevails and reaches its maximum in *Ursus ingressus*.

ad 6. Compared to *Ursus etruscus*, reductions concerning the front premolars took place in all representatives of the Pleistocene ursids. The P2 sup. and p2 inf. were most strongly affected. The teeth grow smaller and the space between the neighbouring premolars grow larger, which can be ascribed to the allometric elongation of the jawbones. Finally, the P2 were completely suppressed. Similar reductions took place in the P1 sup. and the p3 inf., while the P3 sup. and the p1 inf. were mostly maintained. But there also exist mandibles with p2, while the p3 is missing. Altogether, the dental formula varies greatly from one individual to the next; this “slight reduction of the front premolars” is typical for the extant brown bears, but also for the Süßenborn group from the Early Pleistocene.

ad 7. In the course of the “strong reduction”, the P1 and P2 sup., as well as the p2 and p3 inf., are quickly lost. The p1 inf. and the P3 sup. only seldom occur, until these teeth are so rare that their existence can be termed as atavism. The P3 sup., which still occurs in some cave bears with considerable percentages (RABEDER, 1999) is eliminated as the last one. This mode of “strong reduction of the front premolars” is typical for *Ursus deningeri* and the cave bears as well.

ad 8. In cave bears, a mighty sinus development takes place in the cranial roof. At the same time, the pneumatization of the skull not only affects the os frontale but also the os parietale. A fronto-parietal sinus is formed,

eines frontoparietalen Sinus, der das Gehirn dorsal völlig überlagert. Bei den Braunbären ist die Pneumatisierung auch sehr ausgeprägt, sie erfasst auch das Scheitelbein; im Os parietale liegen aber nur einige Kammern, deren Größe sich nach caudal rasch verkleinert.

**Schlussfolgerung:** Von den drei hier diskutierten Hypothesen ist nach den bisherigen Befunden nur die dritte Hypothese widerspruchsfrei. Die Aufspaltung in die zwei Gruppen Braunbären einerseits und Höhlenbären andererseits muss vor dem Beginn des Altpleistozäns erfolgt sein, weil die Spezialisierung in Richtung *Ursus arctos* schon am Material von Deutsch-Altenburg deutlich zu erkennen ist, siehe Diagramm 44 und 45.

which completely superimposes the brain dorsally. In the brown bears, the pneumatisation is also very pronounced, it also affects the os parietale; but in the os parietale, there are only some cavities, the size of which quickly diminishes towards caudally.

**Conclusion:** Of the three hypotheses discussed here, only the third one is free of contradictions, according to previous results. The split into the two groups of brown bears on the one hand and the cave bears on the other hand must have taken place before the beginning of the Early Pleistocene, because the specialization towards *Ursus arctos* is already distinctly discernible in the Deutsch-Altenburg material, see diagrams 44 and 45.

### 7.2. Gruppierung

### 7.2. Grouping

#### Gruppierung nach Gebiss- und Extremitätenlängen

#### Grouping According to Dental Length and Length of Extremities

Im Folgenden soll versucht werden, die zuvor in Kapitel 7.1 beschriebenen Evolutionstendenzen der pleistozänen Großbären für eine funktionsmorphologisch begründete Gruppierung der pleistozänen Bärenfaunen heranzuziehen, indem wir sie auf zwei Hauptkomponenten focussieren:

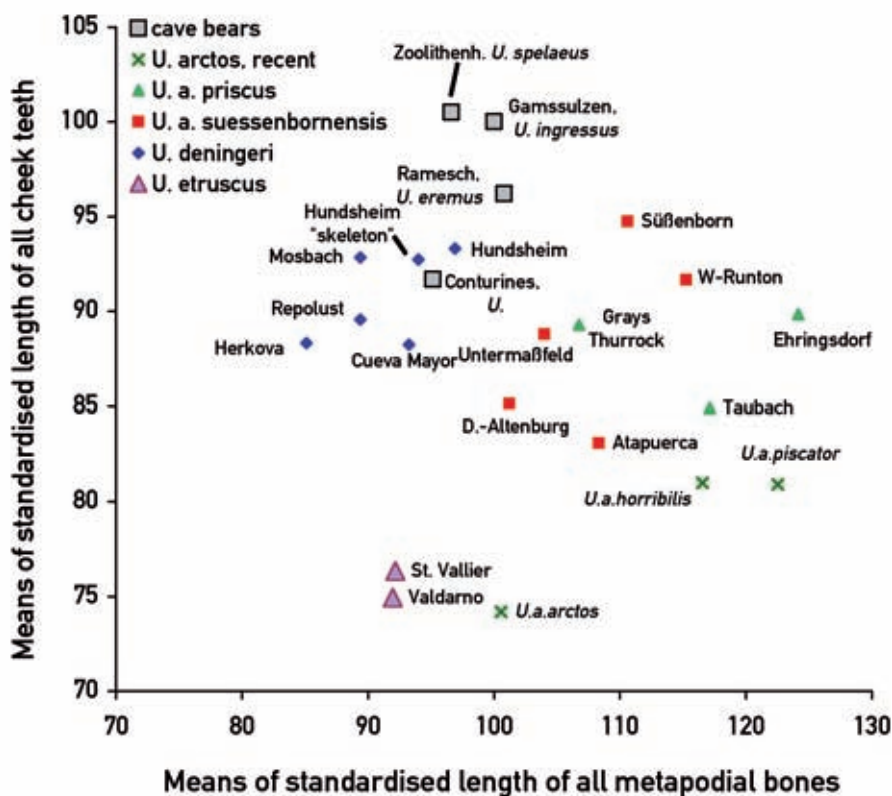
Below, it shall be tried to use the evolutionary trends found within Pleistocene ursids, described in chapter 7.1, for a grouping of the Pleistocene bear faunas, which is based on functional morphology by focusing our attempt on two main components:

1. auf die Verplumpung der Metapodien und die starke Vergrößerung der Backenzähne bei den Höhlenbären einerseits und
2. auf die Verlängerung und dadurch „Verschlankung“ der Extremitäten bei den Braunbären, während die Proportionen der Backenzähne urtümlich (etruscoid) bleiben.

1. on the increased plumpness of the metapodials and the strong enlargement of the cheek teeth in the cave bears on the one hand and
2. on the elongation and thereby caused “slimming” of the extremities in brown bears, while the proportions of the cheek teeth remain primitive (etruscoid).

Diagramm 45: Mittelwerte aller Zahn- und Metapodienlängen im Bezug zueinander.

Diagram 45: Means of all teeth and metapodial lengths in correlation.



Die Relation zwischen Gebiss und Extremitäten lässt sich nach der Datenlage am besten an den Mittelwerten der Zahn- bzw. Metapodien-Längen festmachen. Um auch Faunen mit geringer Stückzahl einbeziehen zu können, wurden die arithmetischen Mittel aller in dieser Studie gemessenen Backenzahlängen, also aller Molaren und 4. Prämolaren, den Mittelwerten der „größten Länge“ aller messbaren Metapodien gegenübergestellt. Dazu mussten alle Werte standardisiert werden: als Standard dienen die Mittelwerte von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle (siehe Tab. 1). Im Diagramm 46, einem Streudiagramm, zeigt sich eine Gruppierung, die auf der unterschiedlichen Länge von Zähnen und Metapodien beruht. Wie zu erwarten gruppieren, platzieren sich die Faunen der Süßenborn-Gruppe zwischen die Höhlenbärengruppe (mit *U. deningeri*, *U. spelaeus*, *U. eremus* und *U. ladinicus*)

The relation between dentition and extremities can be shown best – according to data – by the means of lengths of teeth and metapodial bones as well. In order to include also faunas with a low number of specimens, the arithmetic means of all measured lengths of all cheek teeth used in this study, i.e. of all molars and 4<sup>th</sup> premolars, were contrasted to the means of the “greatest length” of all measurable metapodial bones. For this purpose all values had to be standardised: the means of *Ursus ingressus* from Gamssulzen cave served as a standard (see tab. 1). Diagram 45, a scatter-plot, shows a grouping, which is based on the differences of lengths of teeth and metapodial bones. As expected, the faunas of the Süßenborn group are situated between those of the cave bear group (with *U. deningeri*, *U. spelaeus*, *U. eremus* and *U. ladinicus*) and those of the Late Pleisto-

Site	Group	Name of Taxon	Geological Age	Metapodia		Dentes		Data Ref.
				Length	n	Length	n	
Slovenia	Extant brown bears	<i>U. arctos arctos</i>	Holocene	108.44	10	77.64	7	1)
Bulgaria		<i>U. arctos arctos</i>	Holocene	102.97	20	74.18	14	1)
N-America		<i>U. arctos horribilis</i>	Holocene	119.50	20	81.00	14	1)
Kamtchatka		<i>U. arctos piscator</i>	Holocene	125.29	20	80.92	14	1)
Ehringsdorf	<i>U. “priscus”</i> group	<i>U. arctos</i>	Middle/Late	124.14	2	89.85	50	3)
Taubach		<i>U. arctos</i>	Pleistocene	117.13	149	84.92	59	3)
Grays Thurrock		<i>U. arctos “priscus”</i>	Late Pleistocene	106.73	19	89.30	30	2)
Herkova	Deninger bears	<i>U. deningeri</i>	Late Middle	85.13	84	88.34	261	1)
Repolust		<i>U. “deningeroides”</i>	Pleistocene	89.41	510	89.56	353	1)
Cueva Mayor		<i>U. deningeri</i>	early Middle Pleistocene	93.29	395	88.23	644	10)
Mosbach				89.4	21	92.85	67	11), 12)
Hundsheim total				96.90	151	93.32	65	1)
Hundsh. “skeleton”				94.01	17	92.75	8	1)
Conturines				95.17	448	91.70	669	1)
Gamssulzen	Cave bears	<i>U. ingressus</i>	Late Pleistocene	100.00	522	100.00	623	1)
Ramesch		<i>U. eremus</i>		100.79	612	96.20	610	1)
W-Runton		<i>U. cf. “savini”</i>		Early Pleistocene	115.25	15	91.66	1
Untermaßfeld	<i>U. “rodei”</i>	104.01	5		88.81	32	5)	
Atapuerca	<i>U. “dolinensis”</i>	108.32	4		83.10	50	6)	
Süßenborn	<i>U. suessenbornensis</i>	110.59	7		94.74	30	7), 8)	
Deutsch-Altenburg	sp.	101.24	2		85.13	59	1)	
St. Vallier	Etruscan bear	<i>U. etruscus</i>	Pliocene	91.96	8	74.93	70	9)
Valdarno		<i>U. etruscus</i>		92.18	33	76.33	216	9)

**Tabelle 40:** Material und standardisierte Werte aller Metapodien und Backenzähne zu den Diagrammen 8-1 und 8-2.

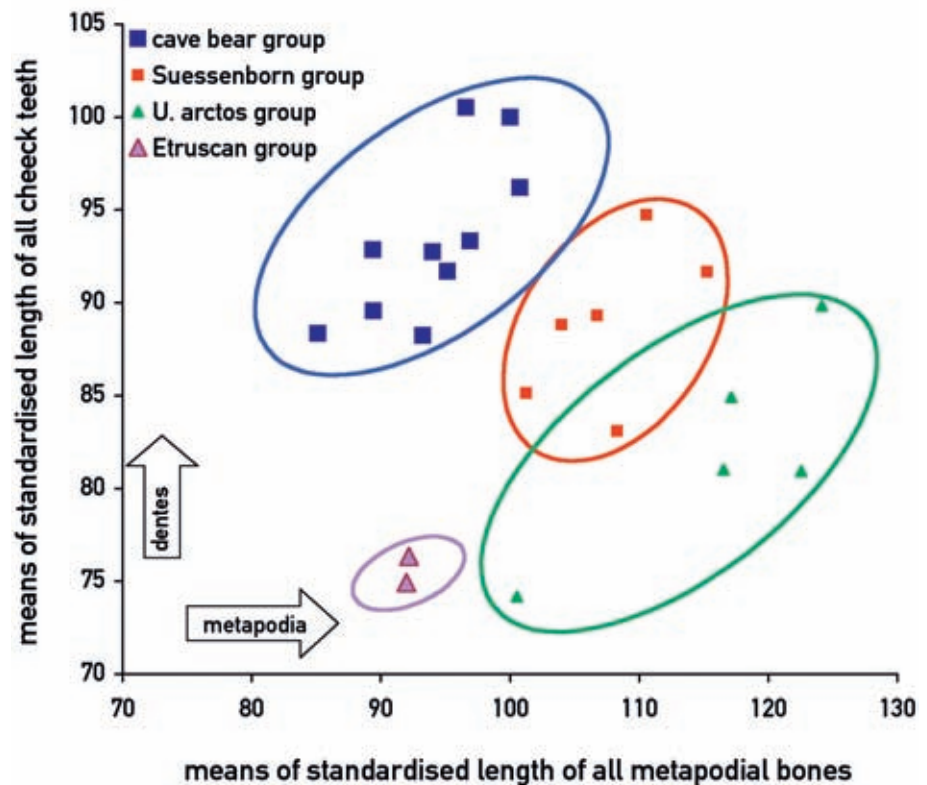
**Table 40:** Material and standardised values of all metapodial bones and cheek teeth represented in diagram 8-1 and 8-2.

**Data:** 1) original, 2) KURTÉN, 1959; 3) KURTÉN, 1975, 1977; 4) STUART et al., 2008, 5) MUSIL, 2001; 6) GARCIA & ARSUAGA, 2001; 7) SOERTEL, 1926, 8) KOPY, 1953; 9) MAZZA & RUSTIONI, 1992; 10) TORRES, 2008 (pers. Mitt.); 11) BARYSHNIKOV, 2007; 12) ATHEN, 2007

**Data:** 1) original, 2) KURTÉN, 1959; 3) KURTÉN, 1975, 1977; 4) STUART et al., 2008, 5) MUSIL, 2001; 6) GARCIA & ARSUAGA, 2001; 7) SOERTEL, 1926, 8) KOPY, 1953; 9) MAZZA & RUSTIONI, 1992; 10) TORRES, 2008 (pers. comm.); 11) BARYSHNIKOV, 2007; 12) ATHEN, 2007

**Diagramm 46:** Gruppierung der *Ursus*-Faunen nach Zahn- und Metapodienmaßen. Verglichen werden die Mittelwerte der standardisierten Längen aller Metapodien und Backenzähne (4. Prämolaren und Molaren) von Fundkomplexen oder von einem zusammengehörigen Skelett, siehe Tab. 40.

**Diagram 46:** Arrangement of *Ursus* faunas ordered by tooth and metapodial measurements. The means of standardised lengths of all cheek teeth (4<sup>th</sup> premolars, molars) and metapodial bones from faunal complexes or from individual skeleton are compared, see tab. 40.



und die jungpleistozänen und rezenten Braunbären. Diese Gruppierung ist erstaunlich, wenn man bedenkt, dass die Qualität der hier verwendeten Mittelwerte sehr verschieden ist, wie in der folgenden Materialübersicht (Tabelle 40) dokumentiert wird. Einerseits wurden die Mittelwerte aus sehr großen Datenmengen ermittelt (z.B. bei allen Höhlenbärenfaunen aber auch bei *U. deningeri* von der Herkova jama, Hundsheim, Atapuerca - Cueva Mayor), andererseits sind die Mengen der verwertbaren Daten sehr gering (z.B. Süßenborn, W-Runton) und bei den Werten der rezenten Bären handelt es sich um die Mittelwerte der standardisierten Längen von Zähne und Metapodien eines Individuums.

Die Gruppierung lässt sich mit zwei prinzipiellen Evolutionstendenzen erklären: Verglichen mit dem urtümlichen *U. etruscus* sind alle späteren Bärenassoziationen größer; während bei der Höhlenbärengruppe die Backenzähne stark vergrößert werden und die Metapodienlänge nur mäßig zugenommen hat, kommt es bei der Braunbärengruppe vor allem zu einer Verlängerung der Metapodien aber auch zur Vergrößerung der Zähne, die mit der allgemeinen Zunahme der Körpergröße einhergeht. Der europäische Braunbär unterscheidet sich vom Etruskerbären hauptsächlich in den Metapodienlängen.

### 7.3. Stammbaum der Braun- und Höhlenbären

Die Theorien und Hypothesen über die Stammesgeschichte der Bären haben sich in den letzten zehn Jahren grundlegend verändert. Durch die Analyse der mitochondrialen DNA nicht nur der rezenten Braun- und Eisbären sondern

cene brown bears and the extant brown bears as well. This grouping is remarkable, considering that the quality of these means used here is very different, as is documented in the following material overview (table 40). On one hand the means were determined from very large amounts of data (for instance of all cave bear faunas, but also of *U. deningeri* from Herkova jama, Hundsheim, Atapuerca - Cueva Mayor), and, on the other hand the amounts of usable data are very small (for instance Süßenborn, W-Runton). The values of the extant bears used in this study represent the means of standardised lengths of teeth and metapodial bones of only one individual each.

The grouping can be explained by two principal evolutionary tendencies: Compared to the primitive *U. etruscus*, all later bear associations are larger; while the cheek teeth are strongly increased in size in the cave bear group and the length of metapodial bones has increased only moderately, an elongation of the metapodial bones above all takes place in the brown bear group, but also a size increase of the teeth, but only associated with a general increase of body size. The European brown bear mainly differs from the Etruscan bear by the length of metapodial bones.

### 7.3. Phylogenetic Tree of Brown and Cave Bears

The theories and hypotheses about the phylogeny of bears have changed fundamentally during the last ten years. By analysis of mitochondrial DNA, not only of extant brown and polar bears, but also of fossil, especially Late

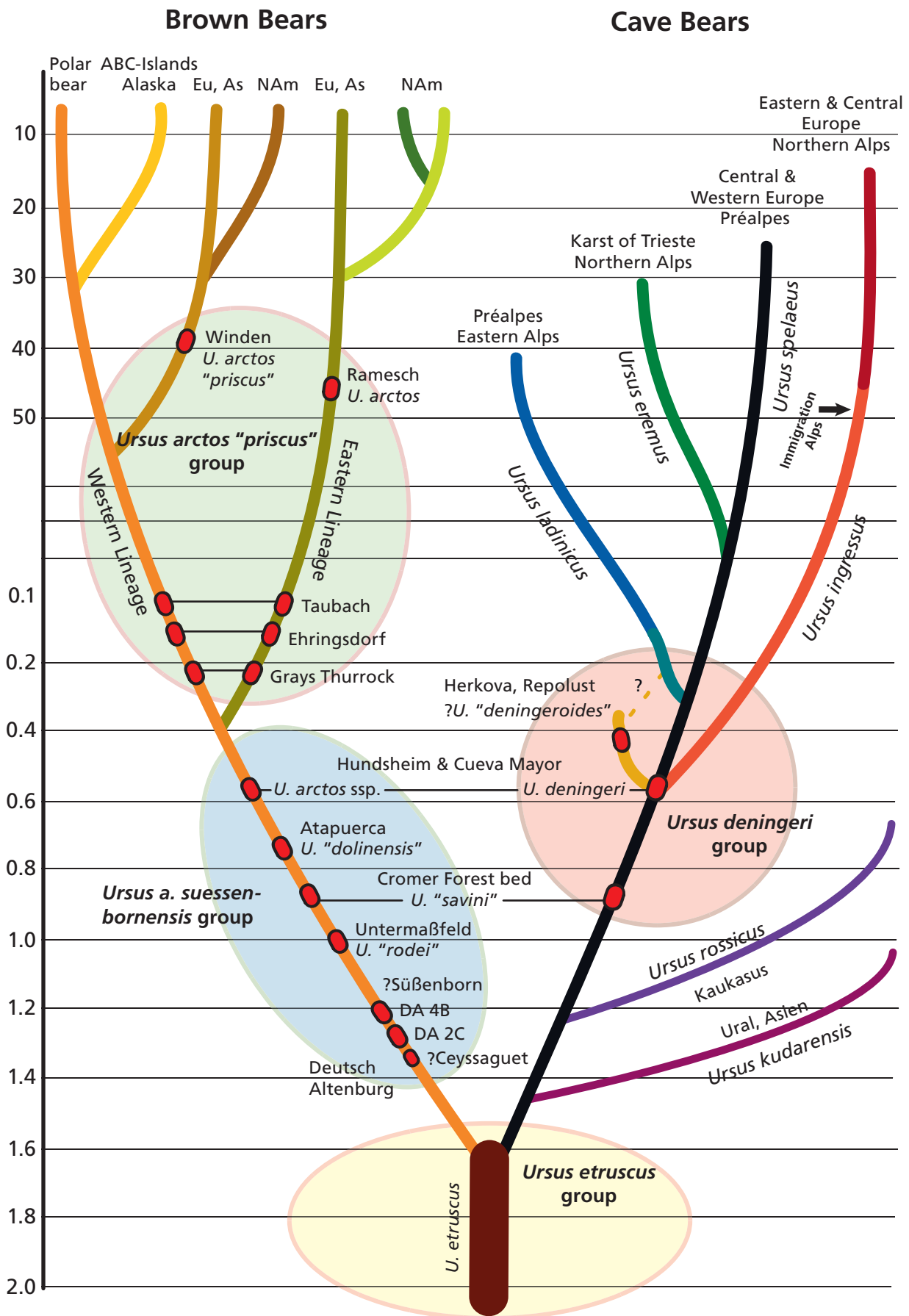


Abbildung 48: Der neue Stammbaum der Großbären (Genus *Ursus*, Ursidae), siehe RABEDER & HOFREITER (2004), KNAPP et al. (2009).

Figure 48: The new phyletic tree of Big Bears (genus *Ursus*, Ursidae), s. RABEDER & HOFREITER (2004), KNAPP et al. (2009).



auch der fossilen, vor allem jungpleistozänen Braun- und Höhlenbären wurde der so genannte „alte Stammbaum“ als eine grobe Vereinfachung der tatsächlichen Phylogenie entlarvt. In der Höhlenbären-Gruppe entstand durch die Aufspaltung in mehrere Arten bzw. Unterarten ein kompliziertes, noch nicht in allen Einzelheiten erklärbares Bild (HOFREITER et al., 2002, 2004; RABEDER & HOFREITER, 2004; RABEDER et al., 2004; KRAUSE et al., 2008), aber auch die Stammesgeschichte der Braunbären (und ihr Verhältnis zum Eisbären) erwies sich als wesentlich komplizierter als ursprünglich angenommen (TABERLET & BOUVET, 1994; SHIELDS et al., 2000). Der in Abb. 48 dargestellte „Stammbaum“ stellt nur eine Momentaufnahme dar, weil damit gerechnet werden muss, dass sich das Verzweigungsmuster in den nächsten Jahren noch wesentlich erweitern wird. Die vermutliche systematische und chronologische Position der Bären aus Deutsch-Altenburg sowie der wichtigsten Vergleichsfaunen sind in die Graphik detailliert aufgenommen worden.

## 8. Dank

Für die Überlassung von Originaldaten danken wir Herrn Trinidad de Torres (Head of Environmental Research Group Madrid, School of Mines, Universidad Politécnica de Madrid: metapodial data of Atapuerca - Cueva Mayor), Herrn Reinhard Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) für die Metapodienmaße von *Ursus suessenbornensis*, Frau Nuria García (Instituto de Salud Carlos, Madrid, Equipo de Investigación de Atapuerca: metapodial data of *Ursus dolinensis* from Atapuerca - Gran Dolina), Herr Wolf-Dieter Kahlke, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar, stellte uns einen Abguss einer Vergleichsmandibel von *Ursus rodei*, Untermaßfeld, zur Verfügung. Herr Lutz Maul, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar, unterstützte uns mit wertvollen Informationen über die stratigraphische Stellung deutscher Ursiden-Fundstellen.

Die Illustrationen für diese Monographie verdanken wir Herrn Rudolf Gold (Photographie), Herrn Norbert Frotzler (Graphik) und Frau Nadja Kavcik (Computergraphik, alle: Institut für Paläontologie der Universität Wien).

Herrn Prof. Erich Thenius und Frau Anneke van Heteren (London) danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Diese Monographie entstand im Rahmen eines Forschungsprojektes der Österreichischen Akademie der Wissenschaften unter dem Titel „Quartärpaläontologie und Speläologie“ (LNOe0038), gefördert aus Mitteln der Niederösterreichischen Landesregierung.

Pleistocene brown and cave bears, the so-called “old phylogenetic tree” was shown to be a rough simplification of the actual phylogeny. By splitting into several species and sub-species within the cave bear group, a complicated picture of the speciation within the brown and cave bear group emerged, which is not yet explicable in all detail(s) (HOFREITER et al., 2002, 2004; RABEDER & HOFREITER, 2004; RABEDER et al., 2004; KRAUSE et al., 2008). But the phylogeny of the brown bears (and also their relation to the polar bear) also proved to be much more complicated than originally assumed (TABERLET & BOUVET, 1994, SHIELDS et al., 2000). The “phylogenetic tree”, which is depicted in fig. 48, has only the nature of a snapshot, because it must be reckoned that the branching patterns will substantially change in the next years. The most likely systematic and chronological position of the bears from Deutsch-Altenburg, as well as those of the most important faunas which are used for comparison, have been entered in detail in the graphic.

## 8. Acknowledgements

For the concession of original data, we thank Mr. Trinidad de Torres (Head of Environmental Research Group Madrid, School of Mines, Universidad Politécnica de Madrid: metapodial data of Atapuerca - Cueva Mayor), Mr. Herrn Reinhard Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) for the metapodial data of *Ursus suessenbornensis*, Ms. Nuria García (Instituto de Salud Carlos, Madrid, Equipo de Investigación de Atapuerca: metapodial data of *Ursus dolinensis* from Atapuerca - Gran Dolina), Mr. Wolf-Dieter Kahlke, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar, provided us with a cast of a mandible of *Ursus rodei*, Untermaßfeld, for comparison. Mr. Lutz Maul, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar, provided us with valuable information about the stratigraphic position of German ursid sites.

For the illustrations of this monography, we wish to thank Mr. Rudolf Gold (photography), Mr. Norbert Frotzler (graphics) and Ms. Nadja Kavcik (computer graphics), all of them: Institute of Palaeontology, University of Vienna.

We are also indebted to Prof. Erich Thenius and Ms. Anneke van Heteren (London) for the critical review of the manuscript.

This monography is the result of a research-project of the Austrian Academy of Sciences with the title „Quartärpaläontologie und Speläologie“ [transl: Palaeontology and Speleology of the Quaternary] (LNOe0038) and was financially supported by the Government of Lower Austria.