

ZBIGNIEW RYZIEWICZ

BADANIA NAD NIEDŹWIEDZIAMI PLIOCEŃSKIMI

Spis treści

	Str.
Streszczenie	199
Wstęp	199
Stan zachowania materiałów	200
Część opisowa	202
<i>Ursus wenzensis</i> Stach, 1953	202
Czaszka	202
Porównanie czaszek <i>Ursus wenzensis</i> Stach, <i>U. etruscus</i> Cuv. i <i>U. arctos</i> L.	207
Rozwój żuchwy i jej uzębienia	210
Uzębienie górnej szczęki	220
Porównanie uzębienia różnych niedźwiedzi plioceńskich	226
Literatura cytowana	235

Streszczenie. — W pracy przedstawiono opis czaszki *Ursus wenzensis* Stach i porównano ją z czaszkami *U. arctos* L., *U. (Thalartcos) maritimus* Phipps i *U. etruscus* Cuv. Zbadano rozwój żuchw i ich uzębienia u osobników młodocianych i porównano je z żuchwami osobników dorosłych i ich uzębieniem. Przeanalizowano uzębienie *U. wenzensis* Stach i *U. boeckhi* Schlosser i porównano je z uzębieniem innych niedźwiedzi kopalnych (*U. rusciniensis* Depéret, *U. arvernensis* Cr. & J., *U. etruscus* Cuv., *U. (Plionarctos) stehlini* Kretzoi) oraz współczesnych (*U. (Helarctos) malayanus* Raffles i in.). W rezultacie tych badań autor doszedł do wniosku, że *U. boeckhi* Schlosser i *U. rusciniensis* Depéret są najpierwotniejszymi przedstawicielami plioceńskich niedźwiedzi rodzaju *Ursus*. Pochodzą one przypuszczalnie od wspólnego przodka, którym prawdopodobnie był *Ursavus brevirhinus* Hofmann, wykazują jednak różne kierunki zmienności, mimo że znajdują się na jednakowym szczeblu ewolucyjnym. Potomkiem *U. boeckhi* Schlosser jest przypuszczalnie *U. wenzensis* Stach, który spośród niedźwiedzi współczesnych pod względem uzębienia nawiązuje najbardziej do *U. (Helarctos) malayanus* Raffles. *U. wenzensis* Stach znajduje się na tym samym szczeblu ewolucyjnym, co *U. etruscus* Cuv. czy *U. arvernensis* Cr. & J., lecz gatunki te realizują inne kierunki rozwojowe.

WSTĘP

Dotychczasowe badania *Ursus wenzensis* Stach i *Ursus boeckhi* Schlosser bądź opierały się na bardzo skromnym materiale, bądź też pozostawiły pewne luki w opracowaniach. W związku z tym, stanowisko systematycz-

ne tych dwóch gatunków niedźwiedzi nie zostało należycie wyjaśnione (Stach, 1953; Schlosser, 1899; Mayerfels, 1928). Obecna praca ma na celu uzupełnienie tych wiadomości, dzięki nie tylko ponownemu przebadaniu dotychczasowego materiału, lecz także na podstawie nowych obfitych materiałów *U. wenzensis*. Przy porównawczym traktowaniu badań, oprócz opisów budowy, ważne są także dane ilościowe, ale nie tylko pomiary bezwzględne, lecz przede wszystkim wskaźniki, tj. wielkości procentowe. Przy opracowaniu czaszek kopalnych uwzględniłem dla celów porównawczych po dwie czaszki niedźwiedzi współczesnych: niedźwiedzia brunatnego (*U. arctos* L.) i niedźwiedzia polarnego (*U. (Thalarctos) maritimus* Phipps), tak dobrane, aby pomiar podstawowy, tj. długość podstawy czaszek (basion-prostion), był możliwie zbliżony, lub identyczny. Dało to możliwość zorientowania się, które wskaźniki są bardziej, a które mniej zmienne, czyli ważniejsze dla charakterystyki budowy czaszki. Przyjąłem za prawdopodobne, że cechy mało zmienne u dwóch par czaszek tak różnych gatunków, jakimi są niedźwiedź brunatny i niedźwiedź polarny, są również mało zmienne u *U. wenzensis*, nadają się więc do charakterystyki czaszki tego niedźwiedzia. Jeśli zaś chodzi o uzębienie, to prócz pewnych szczegółów budowy, brałem pod uwagę nie tylko długość i szerokość poszczególnych zębów, lecz również stosunek długości do szerokości wyrażony w procentach i stosunkową długość poszczególnych zębów w ramach szeregu zębów: górnych P^4-M^2 i dolnych M_1-M_3 , a także stosunek długości P^4 do M^2 i stosunek długości M_1 do M_2 .

Opisane tu czaszki, żuchwy i zęby *U. wenzensis* wypreparowane zostały z brekcji kostnej z Węzów koło Działoszyna w Zakładzie Zoologii Systematycznej P.A.N. w Krakowie i w Katedrze Paleozoologii Uniwersytetu Wrocławskiego. Te ostatnie są własnością Muzeum Ziemi P.A.N. w Warszawie.

Okazy należące do Muzeum Ziemi P.A.N. mają numer inwentarza MZ VIII-Vm-354/1-68 (w skrócie MZ 1-68); okazy należące do Zakładu Zoologii Systematycznej P.A.N. oznaczone są: czaszka holotypu MF 339/60, zaś prawie kompletna czaszka kotypu i wszystkie inne okazy, będące własnością tego Zakładu, mają kolejną numerację MF 833/67/1 i dalsze (oznaczone w tekście MF 1...). Czaszki i żuchwy współczesnych niedźwiedzi, należące do Muzeum Instytutu Zoologicznego Uniwersytetu Wrocławskiego, są oznaczone symbolem IZ.

STAN ZACHOWANIA MATERIAŁU

Opis czaszki holotypu w pracy Stacha (1953) uzupełniam następującą uwagą: długość całkowita tej czaszki wynosi zgodnie z tym, co podaje Stach, od acrocranion do przedniego brzegu alveoli kła 215 mm; okolica siekaczy jest ułamana o około 9 mm, w związku z tym całkowita długość

czaszki młodocianego osobnika holotypu *U. wenzensis* wynosiła 215+9, tj. około 224 mm¹.

Czaszka kotypu (MF 833/67/1) należała do osobnika dorosłego i stan jej zachowania jest stosunkowo bardzo dobry. Daje się ustalić na niej długość podstawy czaszki basion-prostion, a także długość całkowitą czaszki acrocraion-prostion, co jest ważne dla porównania z pomiarami czaszki *U. etruscus* Cuv. podanymi przez Vireta (1954). Punkt pomiarowy prostion wprawdzie się nie zachował, ale da się ustalić dzięki temu, że nieco z prawej strony przedniego brzegu twarzoczaszki zachował się kawałek tego brzegu w stanie nieuszkodzonym. Z tego powodu rekonstrukcja kilku milimetrów tego niewielkiego uszkodzenia do linii medialnej czaszki nie przedstawia trudności.

Stan zachowania czaszki kotypu *U. wenzensis* jest stosunkowo dobry: nieznaczne uszkodzenie przedniego brzegu części twarzowej (praemaxilaria) na linii siekaczy, brak prawej strony twarzoczaszki aż do oczodołu, brak dużej części nasale. Z lewej strony uszkodzona jest okolica oczodołu, choć zachował się ślad lewego otworu podoczodołowego. Brak łuków jarzmowych, jedynie z prawej strony zachowała się nasada łuku jarzmowego z fossa glenoidalis i processus postglenoidalis; uszkodzone są ossa palatina i pterygoidea. Nie zachowało się basisphenoideum i bulla tympani z obu stron, basioccipitale jest nieco uszkodzone (punkt pomiarowy basion zachował się); ułamane są brzegi powierzchni potylicznej, processus jugulares i processus mastoidei, choć nasady ich zachowały się.

Opis czaszki *U. etruscus* oraz pomiary jego czaszki i zębów wzięłem głównie z pracy Vireta (1954) i częściowo z prac Erdbrinka (1953), Ristori'ego (1898) i Reichenau'a (1906). Pomiary zębów *U. rusciniensis* Depéret i *U. arvernensis* Cr. & J. zostały wzięte z pracy Hellera (1949) i Erdbrinka (1953). Pomiary zębów *U. (Thalarctos) maritimus* Phipps, *U. (Helarctos) malayanus* Raffles i *U. (Selenarctos) tibetanus* Cuv. wzięłem z pracy Erdbrinka (1953) zaś *U. arctos* L. z pracy Degerbøla (1933).

Wszystkie pomiary podane są w milimetrach.

Pragnę wyrazić gorące podziękowanie Prof. R. Kozłowskiemu, który, jako Kierownik Zakładu Paleozoologii P.A.N. do r. 1960, umożliwił, dzięki pomocy finansowej tego Zakładu, częściowe wyeksploatowanie i preparowanie brekcji kostnej z Węzów koło Działoszyna. Doc. T. Czyżewskiej, z Katedry Paleozoologii Uniwersytetu Wrocławskiego, wyrażam wdzięczność za pomoc w zorganizowaniu eksploatacji i preparowania brekcji. Prof. A. Halickiej, Dyrektorowi Muzeum Ziemi P.A.N. w Warszawie, dziękuję za przekazanie mi brekcji do preparowania, zaś Prof. K. Kowalskiemu, z Zakładu Zoologii Systematycznej P.A.N. w Krakowie, za od-

¹ Odległość acrocraion — przedni brzeg alveoli kła u niedźwiedzia brunatnego i polarnego wynosi około 96% całkowitej długości czaszki (acrocraion-prostion). Przyjmując ten sam stosunek dla holotypu *U. wenzensis*, gdzie pomiar ten wynosi 215 mm = 96% długości całkowitej, to długość całkowita tej czaszki miałaby 224 mm, tzn. uszkodzenie wynosiło około 9 mm.

danie mi do opracowania okazów niedźwiedzia z Węzów, wypreparowanych w tymże Zakładzie, w szczególności pięknie zachowanej czaszki kotywu *U. wenzensis* Stach. Prof. W. Rydzewskiemu, Dyrektorowi Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Wrocławskiego, wdzięczny jestem za wypożyczenie mi czaszek niedźwiedzi współczesnych, a Doc. K. Myczkowskiemu, z Wyższej Szkoły Rolniczej we Wrocławiu, za wypożyczenie czaszki niedźwiedzia brunatnego.

Prof. M. Kretzoi'owi, z Instytutu Geologicznego w Budapeszcie, dziękuję uprzejmie za udostępnienie mi do opracowania szczątków *Ursus boeckhi* Schlosser.

Rysunki tekstowe wykonał mgr M. Tokarski, a zdjęcia fotograficzne — mgr L. Łuszczewska, za co im również wyrażam podziękowanie.

CZĘŚĆ OPISOWA

URSUS WENZENSIS STACH, 1953

Czaszka

(Fig. 1; Pl. I-III; Pl. V, Fig. 1)

Czaszka kotywu (MF 833/67/1) jest najbardziej podobna do czaszki dorosłego osobnika *U. arctos* spośród czaszek współczesnych niedźwiedzi eurazjatyckich, a spośród kopalnych pliocenkich wykazuje duże podobieństwo do czaszki *U. etruscus* (QSV 85), opisanej przez Vireta (1954, Pl. 3, Fig. 1 a-c). Jest ona większa od przeciętnych rozmiarów czaszki *U. arctos*, choć mieści się w przedziale jej zmienności, bowiem długość bazalna dla *U. wenzensis* wynosi 273, zaś średnia długość bazalna dla *U. arctos* wynosi 265/224—300 (według danych Degerbøla, 1933) dla 19 osobników dorosłych. Schäff (1889) podaje, że średnia długość bazalna dla 19 osobników *U. arctos* wynosi 300 (270—340). Długość całkowita czaszki *U. wenzensis* równa się 303, *U. arctos* średnio 301 (246—340), zaś długość kondylobazalna odpowiednio 295 i 280 (239—317).

Kształtem swym czaszka *U. wenzensis* (Tabela 1) różni się nieco od czaszki *U. arctos* i *U. maritimus*. Jej przednia część twarzowa nad M^1 , czyli nad for. infraorbitalia, jest nieco węższa (wskaźnik: *U. wenzensis* 23,4; *U. arctos* 24 i 23,9; *U. maritimus* 24,4 i 25,6), szersza jest natomiast między orbitami (*U. wenzensis* 28,2; *U. arctos* 25,3 i 23,5; *U. maritimus* 25,9 i 27,7). Szerokość mózgowczaszki jest u *U. wenzensis* prawie taka, jak u *U. arctos* (*U. wenzensis* 30,8; *U. arctos* 30,9 i 32,3; *U. maritimus* 32,3 i 31,7). Szerokość na linii ektorbitaliów (proc. zygomaticus os. frontalis), wykazuje dużą zmienność (*U. wenzensis* 34,8; *U. arctos* 35,5 i 32,9; *U. maritimus* 34,8 i 36,3).

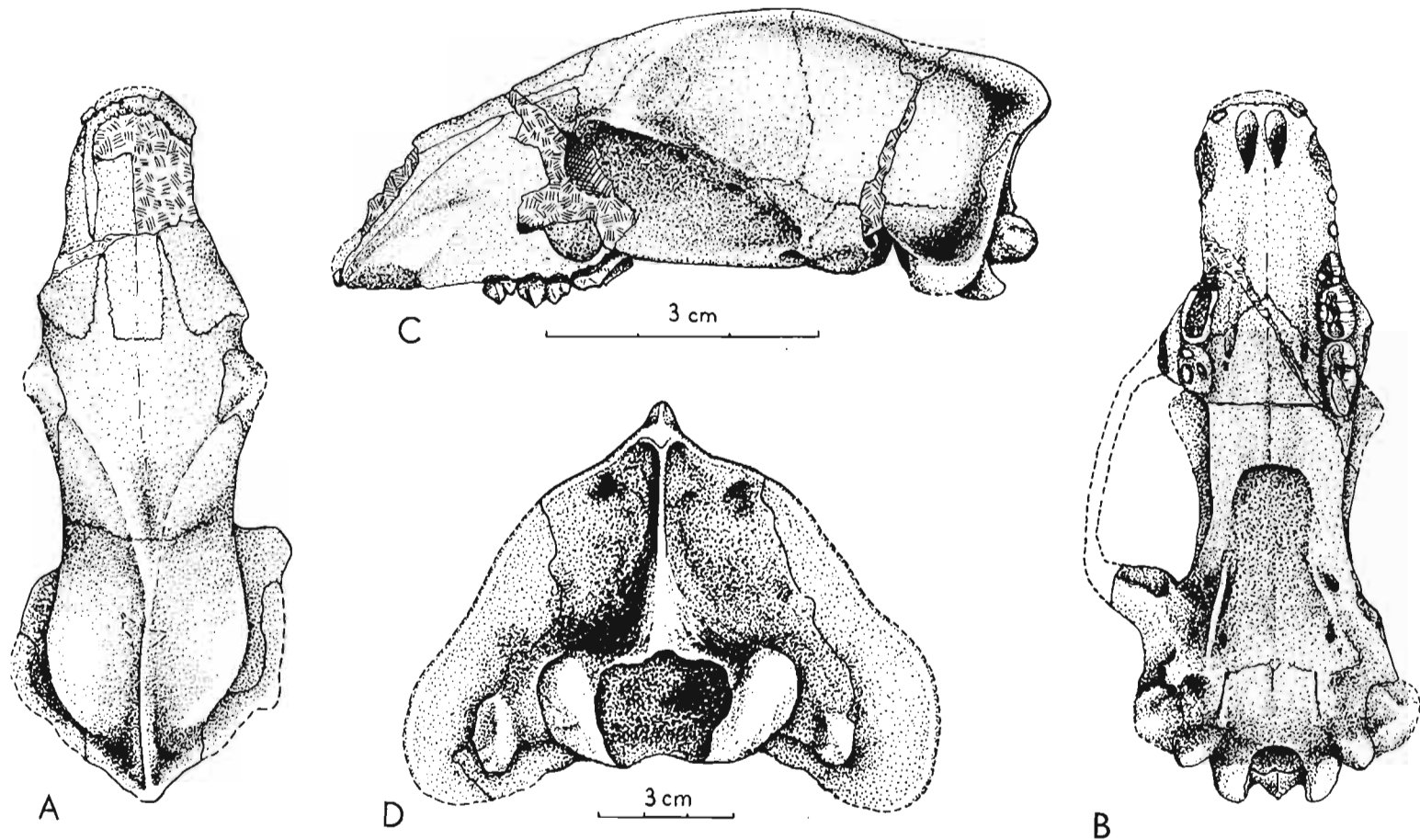


Fig. 1. — *Ursus wenzensis* Stach (MF 833/67/1, kotyp), czaszka: A od góry, B od dołu, C od lewej strony, D od strony potylicy.

Tabela 1
Wielkość i kształt czaszki — *Size and form of skull*

Pomiary i wskaźniki (długość podstawy czaszki = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach	<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1	IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Długość:					
podstawa czaszki (basion-prostion)	273	304	310	328	328
kondylobazalna (condyli-prostion)	295	322	328	347	344
%	108,1	106	105,8	105,8	104,9
całkowita (acrocranium-prostion)	303	348	350	362	353
%	111	114,5	112,9	110,4	107,6
Szerokość:					
nad M ¹ (for. infraorbitalia)	64	73	74	80	84
%	23,4	24	23,9	24,4	25,6
między orbitami	77	77	73	85	91
%	28,2	25,3	23,5	25,9	27,7
przewężenie postorbitalne	65	69	68	67	76
%	23,8	22,7	22	20,4	23,2
na linii ektorbitaliów	(95)*	108	102	114	119
%	(34,8)*	35,5	32,9	34,8	36,3
mózgoczaszki nad otworami słuchowymi zewnętrznymi	84	94	100	106	104
na linii szwu parietotemporalnego					
%	30,8	30,9	32,3	32,3	31,7

* W nawiasach — pomiary części zrekonstruowanych.

Tabela 2
Wysokość czaszki — *Height of skull*

Pomiary i wskaźniki (długość podstawy czaszki = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach	<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1	IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Długość podstawy czaszki	273	304	310	328	328
Wysokość na linii:					
P ¹	55	52	54	58	58
%	20,1	17,1	17,4	17,1	17,1
środek M ¹	61	62	65	67	64
%	22,3	20,4	21	20,4	19,5
tylny koniec M ²	84	91	95	82	83
%	30,8	29,9	30,6	25	25,3
proc. postglenoidalis—szczyt czaszki przed bregma	113	143	134	130	122
%	41,4	47	43,2	34,1	32,6

Wysokość czaszki *U. wenzensis* (Tab. 2) wykazuje większe różnice w porównaniu z czaszkami *U. arctos* i *U. maritimus*, aniżeli szerokość. Pomiary wysokości tych czaszek dają następujące wyniki: twarzoczaszka na przodzie (na linii P¹ i środka M¹) jest wyższa (wskaźnik: *U. wenzensis* 20,1 i 22,3; *U. arctos* 17,1 i 20,4 oraz 17,4 i 21; *U. maritimus* 17,1 i 20,4 oraz 17,1 i 19,5); na wysokości linii łączącej tylne końce M² jest prawie jednakowej wysokości (*U. wenzensis* 30,8; *U. arctos* 29,9 i 30,6; *U. maritimus* 25 i 25,3). Natomiast mózgowcześnie *U. wenzensis* jest niższa (41,4), niż u *U. arctos* (47 i 43,2), a wyższa niż u *U. maritimus* (34,1 i 32,6).

Różnice w wysokości czaszki ilustruje dobrze linia profilu czaszek (Fig. 12) tych niedźwiedzi. Profil czaszki *U. wenzensis* zbliża się najbardziej do profilu czaszki *U. etruscus* (Viret, 1954, Pl. 4, Fig. C).

Stosunek długości mózgowcześnie do twarzoczaszki przedstawia się następująco: mózgowcześnie jest u wszystkich niedźwiedzi dłuższa od twarzoczaszki; jeśli pomiary te odniesiemy do długości podstawy czaszki = 100 (Tab. 3), to różnice między tymi wskaźnikami wynoszą u *U. wenzensis* 9,8, u *U. arctos* 2,6 i 2, u *U. maritimus* 15,3 i 17,3. Wskazuje to, że mózgowcześnie jest u *U. wenzensis* tylko nieco dłuższa niż u *U. arctos*, twarzoczaszka natomiast jest u *U. wenzensis* nieco krótsza.

Tabela 3

Stosunek długości mózgowcześnie do twarzoczaszki
Relation of cranium to face

Pomiary i wskaźniki (długość podstawy czaszki = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach	<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1	IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Długość podstawy czaszki	273	304	310	328	328
Długość:					
mózgowcześnie (basion-M ²)	150	156	158	190	193
%	54,9	51,3	51	58	58,8
twarzoczaszki (M ² -prostion)	123	148	152	140	136
%	45,1	48,7	49	42,7	41,5
Różnica	9,8	2,6	2	15,3	17,3

Podniebienie w odniesieniu do długości podstawy czaszki (Tab. 4) jest nieco dłuższe u *U. wenzensis* (57,5) od tegoż u *U. arctos* (56 i 56,1) i *U. maritimus* (55,7 i 54,3). Szerokość podniebienia natomiast między M² wykazuje dużą zmienność.

Powierzchnia potyliczna (Tab. 5) wykazuje dużą zmienność, lecz, jak wynika ze wskaźników, jest ona u *U. wenzensis* stosunkowo mniejsza, zarówno jeśli chodzi o wysokość (*U. wenzensis* 24,5, *U. arctos* 32,2 i 29,4, *U. maritimus* 30,2 i 27,1), jak i szerokość. Obliczenia wykazują (Tab. 6),

Tabela 4
Podniebienie — *Palate*

Pomiary i wskaźniki (długość podstawy czaszki = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach		<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1		IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Długość podstawy czaszki	273		304	310	328	328
Długość podniebienia (prostion-fossa pterygopalatina).	157		170	174	181	178
%	57,5		56	56,1	55,7	54,3
Szerokość podniebienia między M ²	46		52	46	48	57
%	16,9		17,1	14,8	14,6	17,4

Tabela 5
Powierzchnia potyliczna — *Occipital region*

Pomiary i wskaźniki (długość podstawy czaszki = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach		<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1		IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Długość podstawy czaszki	273		304	310	328	328
Wysokość potylicy (basion-acrocranium)	67		98	91	99	89
%	24,5		32,2	29,4	30,2	27,1
Szerokość na linii proc. mastoidei	(125)		182	149	156	147
%	(45,8)		59,9	48,1	47,6	44,8
proc. jugulares	87		118	104	112	106
%	31,9		38,8	33,5	34,1	32,3
condyli occipitales	56		67	75	76	72
%	20,5		22	24,2	23,2	22

Tabela 6
Kształt powierzchni potylicznej — *Shape of occipital region*

Pomiary i wskaźniki (wysokość potylicy = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach		<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos) maritimus</i> Phipps	
	MF 833/67/1	MF 2	IZ 25	KAW 6	IZ 1902	IZ 150
Wysokość potylicy	70	65	100	92	99	89
Szerokość na linii:						
proc. mastoidei	(125)	108	182	149	156	147
%	(179)	166	182	162	158	165
proc. jugulares	90	78	119	104	112	106
%	125	120	119	113	113	119
condyli occipitales	55	—	67	75	76	72
%	79	—	67	81,5	76,8	80,9

że szerokość maksymalna potylicy (mastoidalna) jest bardzo zmienna: *U. wenzensis* ‰ = 179 i 166, *U. arctos* ‰ = 182 i 162, *U. maritimus* ‰ = 158 i 165. Dotyczy to też, choć w mniejszym stopniu, rozstawienia proc. jugulares i condyli occipitales.

*Porównanie czaszek U. wenzensis Stach, U. etruscus Cuv.
i U. arctos L.*

Czaszka *U. etruscus* (QSV 85) opisana przez Vireta (1954) jest najlepiej zachowaną spośród czaszek pochodzących z Saint-Vallier i przypuszczalnie ze wszystkich znanych dotychczas czaszek tego gatunku. Jednakże zniszczenie okolicy otworu potylicznego bardzo utrudnia badania porównawcze przy pomocy pomiarów. Pomiar długości całkowitej czaszki (acrocraion-prostion) również nie jest dokładny, zniszczony jest bowiem brzeg twarzoczaszki z siekaczami i brakuje, zdaniem Vireta, 7—10 mm. Przyjmując jednak ten pomiar, określony przez Vireta na 358 mm, otrzymujemy następujące wyniki z porównania z czaszką *U. wenzensis* (MP 833/67/1): czaszka dorosłego *U. etruscus* jest znacznie większa od czaszki *U. wenzensis* (dług. 303 mm), a nawet nieco większa od dużych czaszek współczesnego *U. arctos* (348 i 350), nie dorównuje jednak czaszkom *U. arctos subfossilis* L., które, według Degerbøla (1933), osiągają przeciętną długość 381 mm (337—408).

Jeśli chodzi o kształt czaszki *U. etruscus*, to twarzoczaszka jej jest podobna do tejże *U. arctos*. Wskazuje na to zarówno szerokość nad kłami (*U. etruscus* 20,7, *U. arctos* 20,7 i 22) i między orbitami (*U. etruscus* 22,9, *U. arctos* 22,1 i 21,1), jak też jej długość (*U. etruscus* 48, *U. arctos* 48,3 i 52,9). Szerokość ektorbitaliów jest nieco większa (*U. etruscus* 31,3, *U. arctos* 30,7 i 29,4), pomiar ten wykazuje jednak stosunkowo dużą zmienność. U *U. wenzensis* natomiast zarówno szerokość twarzoczaszki między orbitami (24,1 i 25,4), jak i długość (47,8 i 50,5) jest stosunkowo większa.

Mózgoczaszka³ *U. etruscus* wykazuje pewne różnice zarówno w porównaniu z *U. arctos*, jak i *U. wenzensis*: *U. etruscus* ma mózgoczaszkę nieco dłuższą (58,1; *U. wenzensis* 56,7 i 57,1; *U. arctos* 57,8 i 54,6) i wyższą (33,2; *U. arctos* 27,9 i 25,4), ale węższą w okolicy potylicznej (szerokość mastoidalna *U. etruscus* 38,3, *U. wenzensis* 41,3, *U. arctos* 52,6 i 42,6). Podniebienie *U. etruscus* jest wprawdzie nieco krótsze (46,9; *U. wenzensis* 51,8, *U. arctos* 48,9 i 49,7), lecz jego szerokość tylko nieznacznie różni

³ Przy tych porównaniach przyjąłem, jako długość mózgoczaszki, odległość acrocraion — linia ektorbitaliów, a jako długość twarzoczaszki — odległość linii ektorbitaliów — prostion.

się od tegoż u *U. wenzensis* i *U. arctos* (*U. etruscus* 15,4, *U. wenzensis* 15,2, *U. arctos* 15 i 13,1). Nasalia wykazują dużą zmienność długości: *U. etruscus* 25,1, *U. wenzensis* 26,4, *U. arctos* 25 i 31,1. Profil czaszki *U. etruscus* jest podobny do *U. wenzensis*.

Z porównania wszystkich tych wskaźników wynika, że czaszka *U. etruscus* jest bardziej podobna do czaszki *U. arctos*, aniżeli *U. wenzensis*.

Tabela 7

Porównanie czaszek — *Comparison of skulls*

Pomiary i wskaźniki (długość całkowita czaszki = = 100)	<i>U. wenzensis</i> Stach				<i>U. etrus-</i> <i>cus</i> Cuv.	<i>U. arctos</i> L.	
	MF 339/60	MF 833/67/1	MF 2	MZ 1	QSV 85	IZ 15	KAW 6
Długość całkowita czaszki . . .	224	303	—	—	358	348	350
Szerokość czaszki :							
nad kłami	—	—	—	—	74	72	77
%	—	—	—	—	20,7	20,7	22
między orbitami	54	77	—	—	82	77	74
%	24,1	25,4	—	—	22,9	22,1	21,1
ektorbitalia	74	(95)	88	—	112	107	103
%	33	(31,4)	—	—	31,3	30,7	29,4
potylicy mastoidalna	—	(125)	108	—	137	182	146
%	—	(41,3)	—	—	38,3	52,6	42,6
Wysokość mózgowczaszki w miejscu najbardziej wy- pukłym	—	—	—	—	119	97	89
%	—	—	—	—	33,2	27,9	25,4
Szerokość mózgowczaszki nad otworami słuchowymi ze- wnętrznymi na linii szwu parieto-temporalnego	—	84	83	—	—	93	101
%	—	27,7	—	—	—	26,7	28,9
Długość:							
mózgowczaszki (acrocranion- ektorbitalia)	127	176	172	—	208	201	191
%	56,7	58,1	—	—	58,1	57,8	54,6
twarzoczaszki (ektorbitalia- prostion)	107	153	—	—	172	168	185
%	47,8	50,5	—	—	48	48,3	52,9
Podniebienie:							
długość	—	157	—	97	168	170	174
%	—	51,8	—	—	46,9	48,9	49,7
szerokość na linii M ²	—	46	—	44	55	52	46
%	—	15,2	—	—	15,4	15	13,1
Nasalia, długość	—	80	—	—	90	87	109
%	—	26,4	—	—	25,1	25	31,1

Tabela 8

Stosunek długości czaszki do długości szeregu zębów
Relation of skull length to length of tooth row

Gatunki	Liczba osobników	Długość podstawy czaszki	P ⁴ —M ²	%	Długość całkowita czaszki	P ⁴ —M ²	%
<i>U. wenzensis</i> Stach							
MF 833/67/1	1	273	59	21,6	303	59	19,5
MF 339/60	1	—	52	—	224	52	23,2
<i>U. arctos</i> L.							
IZ 18, juv.	1	241	65	27	273	65	23,8
ad.	2	307	73	23,8	349	93	21
<i>U. maritimus</i> Phipps	2	328	60,5	18,5	358	61	18
<i>U. etruscus</i> Cuv. QSV 85	1	—	69	—	358	69	19,3

Z porównania długości szeregu zębów (P⁴—M²) z długością całkowitą czaszki wynika, że wskaźnik ten u *U. etruscus* jest prawie identyczny ze wskaźnikiem *U. wenzensis* (MF 833/67/1 = 19,5 *U. etruscus* Cuv. = 19,3). Wskaźnik ten u *U. arctos* juv. (IZ 18 = 23,8) jest bardzo bliski wskaźnikowi holotypu *U. wenzensis* (MF 339/6) = 23,2.

Badania czaszki *U. wenzensis*, zarówno holotypu opisanego przez Stacha (1953), jak i kompletnej czaszki kotypu, porównanych z czaszkami współczesnych niedźwiedzi *U. arctos* i *U. maritimus*, dały następujące wyniki. Czaszka *U. wenzensis* była zbliżonej wielkości do średnich rozmiarów czaszek *U. arctos*, w każdym razie pozostaje w przedziale zmienności tych czaszek. Dane z literatury (Schäff, 1889; Degerbøl 1933), dotyczące wielkości czaszki *U. arctos*, są bardzo różne. Badania kształtu czaszki *U. wenzensis* wykazały, że istnieje wprawdzie pewne podobieństwo do czaszki *U. arctos*, są jednak liczne różnice, które w porównaniu z *U. maritimus* są jeszcze większe. Twarzoczaszka nad M¹ jest u *U. wenzensis* węższa, niż u *U. arctos*, ale nieco wyższa. W okolicy orbitalnej i postorbitalnej jej wysokość jest zbliżona, ale jest ona szersza; mózgowcześnie jest równie szeroka, lecz niższa. Profil czaszki jest inny, niż u *U. arctos*. Jeśli chodzi o stosunek długości mózgowcześnie do twarzoczaszki, to u *U. wenzensis* mózgowcześnie jest nieco dłuższa, niż u *U. arctos*, lecz krótsza niż u *U. maritimus*, a twarzoczaszka odpowiednio krótsza niż u *U. arctos*, lecz dłuższa niż u *U. maritimus*. Podniebienie *U. wenzensis* jest dłuższe. Długość szeregu zębów P⁴—M² (w odniesieniu do długości basalnej czaszki) jest mniejsza niż u *U. arctos*, lecz większa niż

u *U. maritimus*. Powierzchnia potyliczna jest u *U. wenzensis* mniejsza niż u *U. arctos* (niższa i węższa).

Jeśli porównamy czaszkę *U. etruscus* ze wspomnianymi czaszkami, to okazuje się, że jest ona większa od przeciętnie dużych czaszek *U. arctos* (choć nie dorównuje wielkością czaszkom subfosylnym tego gatunku) i znacznie większa od czaszki *U. wenzensis*. Kształtem jest nieco podobna do czaszki *U. arctos* zarówno pod względem szerokości, jak i wysokości. Jeśli chodzi o stosunkową długość mózgowczaszki i twarzoczaszki w odniesieniu do długości całkowitej czaszki acrocranium-prostion, to u *U. etruscus* mózgowczaszka jest nieco dłuższa niż u *U. arctos*, a prawie jednakowo długa jak u *U. wenzensis*; twarzoczaszka jest nieco krótsza niż u *U. arctos*, a zbliżonej długości u *U. wenzensis*. Pod tym względem stosunki u *U. etruscus* są bliższe tym u *U. wenzensis* niż u *U. arctos*, a różnice są w zakresie zmienności. Również profil czaszki *U. etruscus* bardzo przypomina profil czaszki *U. wenzensis*.

Długość szeregu zębów górnych P^4-M^2 w stosunku do długości całkowitej czaszki jest u *U. wenzensis* (19,5) prawie taka sama, jak u *U. etruscus* (19,3). Szereg zębów dorosłego *U. arctos* jest nieco dłuższy (21), u młodego zaś (IZ 18 = 23,8) jest bardzo zbliżony do szeregu zębów młodego *U. wenzensis* (holotyp MF 339/60 = 23,2).

Rozwój żuchwy i jej uzębienia

(Fig. 2-7; Pl. IV; Pl. V, Fig. 6; Pl. VI, Fig. 1-4)

Materiał obejmuje 16 fragmentarycznych żuchw, należących do 10 osobników młodocianych i 6 dorosłych. Przedstawiam opis 4 żuchw bardzo młodych dla zobrazowania pewnych stadiów rozwojowych i 3 żuchw dorosłych, w różnym stanie zachowania.

Fragment żuchwy najmłodszego osobnika (MZ 47) ma trzeci siekacz I_3 i kieł zaczynający się przebijać. Brak przedtrzonowców względnie ich alweoli, M_1 i M_2 tkwiły we wnętrzu żuchwy (zostały częściowo odpreparowane); M_3 jeszcze się nie wykształcił, zachowała się jedynie alweola wewnątrz nasady wyrostka skroniowego, w której tkwił jeszcze niezwapniały związek tego zęba ustawiony pionowo. Rozmiary alweoli wynoszą 11×6 . Jest to najlepiej zachowana młoda żuchwa, o długości sięgającej od symfizy do końca proc. angularis = 102, wysokość przed M_1 = ok. 23, grubość = 10, wysokość na linii M_2 = ok. 22, grubość = 12,5, odległość od symfizy na górnym brzegu żuchwy do początku M_1 wynosi 35, długość szeregu zębów M_1 i M_2 = 42.

W nieco starszej żuchwie (MZ 25) widać ułamany kieł, zachowały się alweole mlecznych przedtrzonowców DP_1 i DP_2 , są one pojedyncze; alweole DP_3 i DP_4 są podwójne (po dwóch korzeniach). M_1 zaczął się przebijać, M_2 i M_3 już całkowicie wykształcone tkwiły wewnątrz żuchwy

(odpreparowane), M_3 ustawiony prawie pionowo. Wysokość zuchwy przed DP_4 ca. 23, wysokość za $M_2 = 25,5$, odległość alweol między DP_1 i DP_2 równa się ca. 1,5, między DP_2 i DP_3 ca. 2, między DP_3 i DP_4 ca. 1. Odległość od początku alweoli DP_1 do przedniego brzegu M_1 wynosi 25.

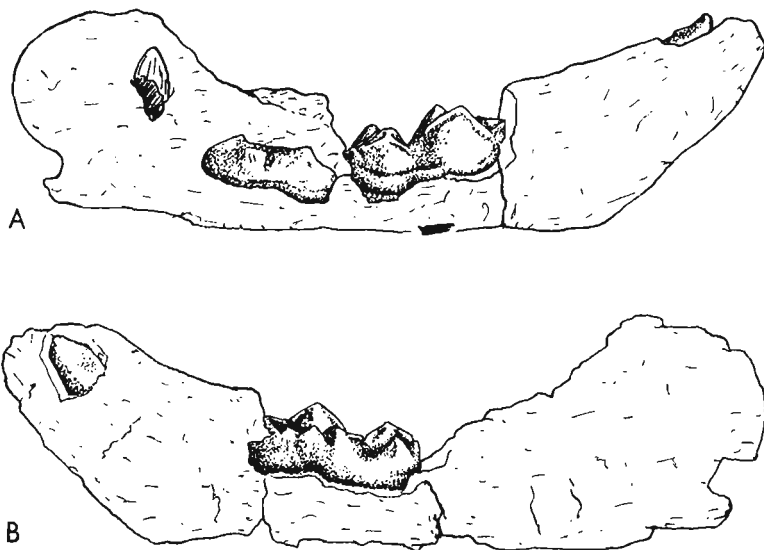


Fig. 2. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 47, juv.): A prawa zuchwa, C, M_1 M_2 sformowane i tkwiące wewnątrz kości zuchwy, alweola niezwapniałego zawiązka M_3 — widok od strony dopoliczkowej, B od strony dojęzykowej; ca. $\times 1$.

Dwa fragmenty zuchwy należą do bardzo młodego osobnika (MF 11), przypuszczalnie nieco starszego od poprzednich. Przedni fragment obejmuje wierzchołek kła i przedtrzonowca o rozmiarach 3×2 ; przypuszczalnie jest to P_2 umieszczony na linii przedniego brzegu wierzchołka przebijającego się kła. Tylny fragment zawiera wierzchołki przebijających się zębów P_3 i P_4 i zaczynające się przebiegać M_1 i M_2 . Grubość zuchwy na linii M_1 wynosi 9.

Fragment zuchwy młodego osobnika (MZ 30) z wystającym I_3 ; wierzchołek kła z dobrze widocznymi trzema grzebieniami odchodzącymi od szczytu; uszkodzona alweola P_1 , tkwiący wewnątrz alweoli P_2 , uszkodzona alweola P_3 , wystający wierzchołek tkwiącego w zuchwie P_4 (częściowo odpreparowane); przebity na zewnątrz w całości M_1 , alweola M_2 i skośnie ustawiony M_3 . Długość $M_1 + M_2$ równa się 38, $M_1 - M_3$ wynosi 52, odległość od przedniego brzegu I_3 do końca M_3 wynosi 95. Wysokość zuchwy przed P_4 równa się 22.

Stosunkowo dobrze zachowana jest zuchwa dorosłego osobnika (MF 10), zawierająca alweolę z korzeniem I_1 , kieł z uszkodzonym wierzchołkiem; brak jest P_1 , zachowały się natomiast P_2 i P_3 , uszkodzona alweola P_4 , uszkodzony na przodzie M_1 , w całości zachowany M_2 i M_3 , ten ostatni

ustawiony poziomo. Proc. temporalis i proc. angularis są ułamane. Proc. articularis jest zachowany niekompletnie, z częścią główki stawowej. Długość zuchwy od przedniego brzegu alweoli I_1 do główki stawowej wynosi 192. Odległość od przedniego brzegu kła do końca M_3 wynosi 120, od



Fig. 3. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 30, juv.): A lewa zuchwa z I_3 , wierzchołkiem C inf., alweolą P_1 , P_2 tkwi w alweoli zuchwy, alweola P_3 , P_4 jeszcze nie przebity, M_1 przebija się, alweola M_2 , M_3 tkwi wewnątrz kości zuchwy (odpreparowany) — widok od strony dojęzykowej, B od strony dopoliczkowej; ca. x 1.

M_3 do główki stawowej 72. Długość M_1 — M_3 wynosi ca. 56. Wysokość zuchwy na linii P_4 równa się 41, na pograniczu zaś M_2 i M_3 — 39.

Fragment zuchwy MF 9 prawie dorosłego osobnika z uszkodzonymi nieco P_4 , M_1 i M_2 i w całości zachowanym M_3 nieco nachylonym: odległość M_1 — M_3 wynosi 57, wysokość zuchwy przed P_4 równa się 41, na granicy M_2 i M_3 — 36.

Zuchwa dorosłego osobnika (MZ 19), to okaz mający P_4 , M_1 i M_2 oraz poziomo ustawiony, uszkodzony M_3 . Długość szeregu zębów M_1 — M_3 wynosi ok. 58, wysokość przed P_4 — 41, grubość 15, wysokość poniżej M_2 — 38, grubość 12,5.

Wysokość zuchwy i jej kształt nie mają większego znaczenia systematycznego, gdyż wykazują pewną zmienność zależną w dużym stopniu od wieku osobnika. Zmiana uzębienia następuje u bardzo młodych niedźwiedzi. Przedtrzonowce mleczne zachowują się w stanie kopalnym wyjątkowo rzadko, są one mniejsze od przedtrzonowców stałych: wskazują na to rozmiary alweol zuchwy MZ 25. Odległości między przedtrzonowcami stałymi są większe, niż między mlecznymi, w związku z wydłużeniem się zuchwy z wiekiem.

Zachowało się kilka sztuk dolnych siekaczy; nie różnią się one budową od siekaczy *U. boeckhi* Schlosser, czy niedźwiedzi współczesnych.

Tabela 9
Siekacze dolnej szczęki — *Incisors of the lower jaw*

Gatunek		I ₁	I ₂	I ₃
<i>U. wenzensis</i> Stach	a-p	5	6,5	7
	MF 339/60 m-l	3	3,5	4
	a-p	—	7,3	—
	MF 14 m-l	—	4,5	—
	a-p	—	—	8,5
	m-l	—	—	6
MZ 47	a-p	—	—	9
	m-l	—	—	5
<i>U. boeckhi</i> Schlosser Ob/2386	a-p	5	6,4	—
	l. m-l	4,5	5	5,3
	a-p	5	6,2	9,3
	pr. m-l	4,5	5,5	7,5

Zachowało się 5 dolnych kłów, w tym 3 dorosłych osobników o wymiarach a-p 20,4, m-l 13,7, z wyraźnie zaznaczonymi trzema grzebieniami (MZ 52 i MF 9): jednym na stronie przednio-wewnętrznej i dwoma na tylnej, jeden medialnie, drugi bardziej po stronie zewnętrznej, sięgający tylko do połowy wysokości korony. Kilka kłów zachowało się w żuchwach osobników młodocianych, widoczne są jednak tylko ich wierzchołki z zaznaczonymi grzebieniami.

Kłó *U. boeckhi*, o którym wspomina Schlosser (1899), nie widziałem. Opisuje on również trzy grzebienie na szklwie korony, podobnie rozmieszczone jak u *U. wenzensis* i masywny, z boków spłaszczony korzeń. Wedle danych Schlossera, wymiary tego kłó wynosiły a-p 21,5, m-l 12,4, długość ok. 74.

Tabela 10
Dolne kły — *Lower tusks*

<i>U. wenzensis</i> Stach	a-p	m-l	a-p/m-l
MZ 43	20	12	60
MF 339/60	20	13,5	67,5
MZ 52	19,5	13,5	69,2
MZ 62	22,5	13,2	58,7
MF 9	20	15	75
średnia	20,4	13,7	66,1

Trzy pierwsze dolne przedtrzonowce (P_1 , P_2 , P_3) w większości wypadków zachowały się jako alweole, względnie korzenie tkwiące w alweolach. P_1 jest tylko na okazie MF 12, ma kształt guzikowaty, z niskim grzebieniem biegnącym od wierzchołka ku przodowi i dopoliczkowo oraz ku tyłowi i dopoliczkowo. Wielkość = 10×8 . P_2 zachował się w dwóch żuchwach (MZ 30 = 4×4 , MZ 43 = $6 \times 3,5$) i w przednim fragmencie żuchwy (MF 11 = 3×3). Alweole P_2 mają rozmiary $3,2 \times 2,5$ (MZ 25) do $4 \times 3,5$ (MF 339/60/2). P_3 zachował się tylko w postaci alweoli o długości od 4 do 5, a szerokości 2,5—3. Odległość między zębami jest różna, zależnie od wieku.

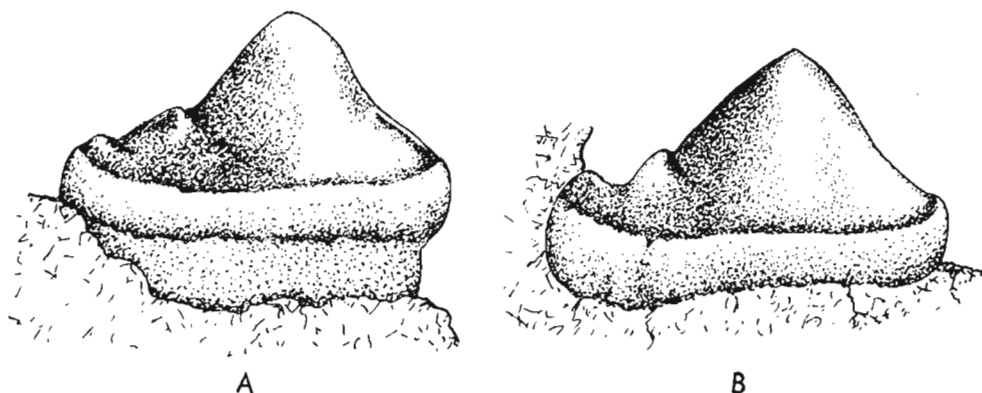


Fig. 4. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 19 i 26): A, B dwa okazy P_4 widziane od strony dojęzykowej, za głównym guzkiem na talonidzie widoczne dwa guzki dodatkowe; ca. $\times 5$.

P_4 jest zbudowany z zaostrego, spłaszczonego z boków i dość wysokiego guzka, z wierzchołkiem przesuniętym nieco na zewnątrz i z obniżonym w tyle talonem. Na talonie występuje niekiedy jeden mały, dodatkowy guzek (MZ 26, Fig. 16; MZ 30, Fig. 5 i 6), albo dwa guzki (MZ 19, Fig. 15). W tym ostatnim wypadku nie ma spłaszczonego talonu, lecz za głównym guzkiem jest obniżony grzebień z dwoma małymi ząbkami. Niskie cingulum otacza cały ząb dookoła. Rozmiary P_4 wahają się (średnia dla 5 osobników): długość średnia 10,3 (10—10,5), szerokość średnia 5,5 (5—6), wysokość średnia 6,4 (5,5—6,5), długość/szerokość 53,2, długość/wysokość 62,8.

U *U. boeckhi* znany jest tylko ostatni przedtrzonowiec uszkodzony, opisany przez Schlossera (1899). Wspomina on o małym dodatkowym guzku znajdującym się na przodzie zęba, którego nie ma *U. wenzensis*. Tylna część zęba natomiast była ułamana, nie wiadomo więc, czy były tam guzki dodatkowe. Wysokość zęba miała wynosić 7,5 mm.

Dolny łamacz M_1 ma pięć guzków: na przodzie parakonid, po zewnętrznej stronie, dopoliczkowej proto- i hypokonid, po wewnętrznej stronie, dojęzykowej, meta- i entokonid.

Parakonid jest to pojedynczy guzek w kształcie trójgraniastego stożka, o tylnej ścianie ustawionej skośnie do osi zęba, bez guzków dodatkowych (MZ 47, 48 i 30; MF 17, 16 i 13), z jednym dodatkowym guzkiem wewnętrznym (MZ 46), lub z jednym guzkiem wewnętrznym i jednym zewnętrznym (MF 15).

Protokonid jest to najsilniejszy, pojedynczy guzek zęba, ma kształt spłaszczonego trójściennego stożka o najdłuższej zewnętrznej ścianie. Od wierzchołka odchodzą trzy grzebienie; przedni o linii niekiedy łagodnie wklęsłej, tylny skierowany skośnie ku środkowi zęba i trzeci ku środkowi zęba pod kątem prostym do osi zęba.

Metakonid jest z boków spłaszczony, ustawiony skośnie do osi zęba i schodzi się z protokonidem w środku zęba, nie stykając się jednak z nim,

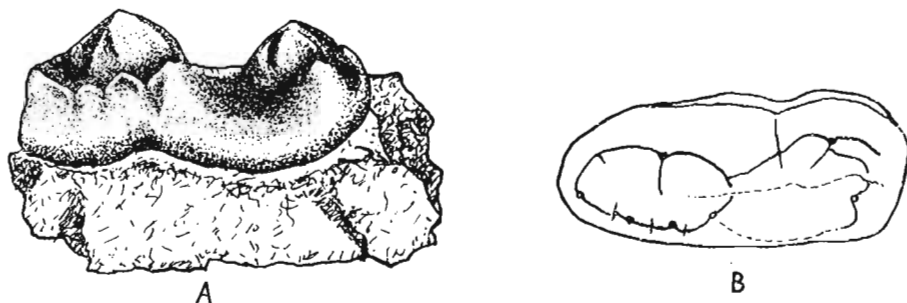


Fig. 5. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 25): M₁ A od strony dojęzykowej, metakonid niższy od protokonidu, zbudowany z głównego guzka z dwoma guzkami dodatkowymi na przodzie, B widok z góry; ca. x 2.

a wierzchołek jego jest przesunięty ku tyłowi w stosunku do wierzchołka protokonidu i znacznie od niego niższy. Metakonid nie ma żadnych guzków dodatkowych (MF 17), lub ma jeden mały guzek dodatkowy przed głównym guzkiem (MF 13 i 30), albo guzków tych jest dwa: przedni nieco większy od środkowego (MZ 46, 47 i 48), na zębie zaś MZ 19 guzków dodatkowych małych, różnej wielkości, jest na przodzie aż cztery.

Talonid M₁ oddzielony jest od trygonidu płaskim obniżeniem, nachylonym dojęzykowo. Na obniżeniu tym ustawiony jest, nieco skośnie do osi zęba, niski ząbkowany grzebień biegnący od protokonidu do hypokonidowi (MZ 30, 47 i 48; MF 13), a nadto może występować na tym obniżeniu mały guzek (MF 15 i 17; MZ 46). Zamiast tego guzka może też występować krótki grzebień, biegnący w kierunku od metakonidu do entokonidu (MZ 19).

Hypokonid jest guzkiem o kształcie półksiężycowatym i takimże grzebieniem; jest niższy od protokonidu. Od jego wierzchołka odchodzi grzebień rozwidlający się, a w tyle występuje mały guzek dodatkowy (hypokonulid).

Entokonid jest to pojedynczy stożkowaty guzek, nie mający grzebienia (MZ 19 i 30; MF 13), lub też grzebienie przedni i tylny biegną półksiężycowato. U niektórych grzebienie tylne hypokonidu i entokonidu łączą się, two-

rząc obramowanie tylnego brzegu zęba (MF 17 i 16). Przeważnie jednak występuje tam wcięcie, rozdzielające oba te guzki talonidu. Cingulum zaznaczone jest silnie po stronie zewnętrznej, dopoliczkowej. Ząb ten u *U. wenzensis* ma talonid szerszy od trygonidu (43,2 i 36,8), u *U. boeckhi* rozszerzenie talonidu jest jeszcze większe (47,2 i 38,5).

Jeśli porównamy szerokość maksymalną zęba (talonid) z jego długością, to okazuje się, że wskaźnik ten u *U. wenzensis* (43,2) jest zbliżony

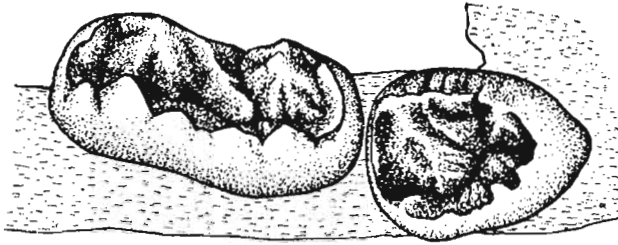


Fig. 6. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 21): M₂ i M₃ od strony językowej, M₃ ustawiony nieco skośnie; ca. x 2.

Tabela II

Pierwszy dolny trzonowiec — *First lower molar*

<i>U. wenzensis</i> Stach	Długość trygonidu	Szerokość trygonidu	%	Szerokość talonidu	%	Różnica	Wysokość protokonidu
MZ 19	23	8,5	37	10,5	45,6	8,6	9,4
MZ 25	23	8	34,8	10	43,5	8,7	10
MZ 30	20	7	35	8,5	42,5	7,5	8,3
MZ 46	22	—	—	8,2	37,3	—	9
MZ 47	23	8	34,8	10	43,5	8,7	9
MZ 48	23	8,2	35,6	10	43,5	7,9	9,5
MF 13	21	7,5	35,7	8,6	41	5,3	8
MF 15	19,3	7,6	39,4	8,3	43	3,6	8,5
MF 16	20	8	40	8,5	42,5	2,5	8
MF 17	19,5	8	41	8,8	45,1	4,1	9
MF 9	23	8	34,8	11	47,8	13	9
średnia	21,5	7,9	36,8	9,3	43,2	7	8,9
zakres zmienności. . .	19,3—24	7—8,5	34,8—41	8,2—11	41—47,8	2,5—13	8—10
<i>U. boeckhi</i> Schlosser							
Ob/533, l.	20,5	7,5	36,6	9,6	46,8	10,2	10
Ob/533, pr. . . .	20	7,7	38,5	10,2	51	12,5	—
Ob/2391	20,5	8,3	40,5	9	43,9	3,4	—
średnia	20,3	7,8	38,5	9,6	47,2	8,7	—

do tego u *U. maritimus* (43,8), natomiast wskaźnik *U. boeckhi* (47,2) jest zbliżony do wskaźnika *U. etruscus* (47,1); wskaźnik *U. arctos* jest jeszcze większy (48,6). Na tej podstawie należałoby przypuszczać, że *U. wenzensis* był bardziej mięsożerny niż *U. boeckhi* i *U. etruscus*, co zresztą zgodne jest z zestawieniem, dotyczącym stosunku długości do szerokości łamacza górnego (P⁴).

Jeśli chodzi o szczegóły budowy łamacza dolnego u *U. boeckhi* (Fig. 7), to parakonid nie różni się od tego u *U. wenzensis*. Protokonid u *U. wenzensis* jest bardziej spłaszczony. Metakonid u *U. boeckhi* jest to mały, pojedynczy, zaostzony stożek, siedzący jakby na wewnętrznym stoku protokonidu; u *U. wenzensis* jest on spłaszczony z boków i nie tak zaostzony, poza tym posiada zwykle guzki dodatkowe, których u *U. boeckhi* brak. Jest tylko jeden ząb *U. wenzensis* (MF 17), którego metakonid nie ma guzków dodatkowych. Sam guzek jest stosunkowo długi, z boków spłaszczony, a wierzchołek ma kształt zaokrąglonego grzebienia. Między trygonidem a talonidem występuje gładkie obniżenie, na którym znajduje się niewielki grzebień, ustawiony w kierunku od protokonidowi (Ob/2391), natomiast na obu zębach Ob/533 grzebienia tego brak. Hypokonid ma również guzek dodatkowy (hypokonulid), nieco większy niż u *U. wenzensis*, a entokonid jest pojedynczy, jak u *U. wenzensis*. Oba tylne guzki połączone są niskim, półkolistym grzebieniem, zamykającym tył zęba.

Ząb M₂ jest szerszy od M₁ i ma również pięć guzków. Parakonid jest niskim, wydłużonym, pojedynczym guzkiem, tworzącym przednio-zewnętrzne obramowanie zęba. Protokonid ma kształt niezbyt wysokiego, trójgraniastego stożka z trzema grzebieniami, idącymi od wierzchołka ku przodowi, ku tyłowi i do środka zęba. Tylony grzebień daje odgałęzienie w kierunku entokonidu nie dochodząc doń; w tym miejscu występuje często guzek dodatkowy tylny (MZ 59, 19, 21, 22 i 25), a nadto bywa drugi guzek bardziej w tyle (MZ 23). U niektórych brak guzków dodatkowych (MZ 48). Metakonid jest największym guzkiem zęba, zupełnie podobnym do protokonidu, lecz po przeciwnej, wewnętrznej (dojęzykowej) stronie trzy grzebienie mają podobny kierunek: ku przodowi, ku tyłowi i do środka zęba. Ten ostatni grzebień dochodzi do odpowiedniego grzebienia protokonidu, rozdzielając środek zęba na pole przednie, obrzeżone parakonidem, przednimi i dośrodkowymi grzebieniami proto- i metakonidu,

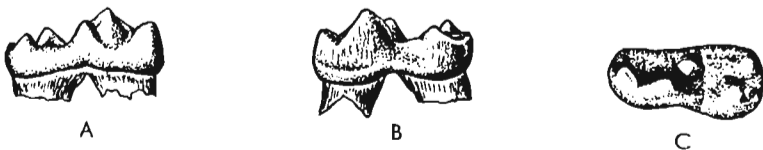


Fig. 7. — *Ursus boeckhi* Schlosser (Ob/533): M₂, A od strony dojęzykowej, metakonid pojedynczy, o wierzchołku przesuniętym ku tyłowi od wierzchołka protokonidu, B od strony dopoliczkowej, C od góry; ca. x 1.

oraz pole tylne, obrzeżone tylnymi i dośrodkowymi grzebieniami proto- i metakonidu, obu guzkami talonidu, hypo- i entokonidem. Na pole tylne wchodzi odgałęzienie dośrodkowe protokonidu, który często jeszcze mie- wa boczne odgałęzienia (MZ 25, 23 i 22). Metakonid ma zwykle dwa guzki dodatkowe: jeden na przodzie i jeden w tyle (MZ 19, 21, 22, 25 i 59); nie- kiedy jednak bywają na przodzie dwa guzki i pojedynczy guzek tylny (MZ 23 i 48).

Hypokonid jest zbudowany z pojedynczego, półkolistego guzka, two- rzącego tylno-zewnętrzne obramowanie zęba, bez guzków dodatkowych (MZ 19, 48 i 59). Niekiedy występuje jeden guzek dodatkowy na przodzie (MZ 25), albo w tyle (MZ 21 i 22), lub też występują dwa guzki dodatko- we: jeden na przodzie i jeden w tyle (MZ 23). Na stoku dośrodkowym guzka głównego występuje niższy guzek dodatkowy, połączony krótkim grzebieniem z wierzchołkiem guzka głównego a od wierzchołka tego guzka dodatkowego biegnie pęk promienisto rozchodzących się grzebieni.

Endokonid składa się z dwu guzków jednakowej lub prawie jednako- wej wielkości, wyjątkowo tylko występuje między nimi mały guzek do- datkowy (MZ 48). W zębie MZ 22 guzek przedni jest większy i od jego wierzchołka odchodzi pęk drobnych grzebieni po wewnętrznym stoku. Tylny brzeg zęba zamknięty jest delikatnie ząbkowanym grzebieniem, powstałym z połączenia tylnych grzebieni hypo- i entokonidu. Granica między trygonidem a talonidem zaznacza się głębokim wcięciem po stro- nie zewnętrznej, tj. między proto- i hypokonidem. Po stronie wewnętrz- nej, dojęzykowej, odgraniczenie to nie jest tak wyraźne.

Cingulum zaznacza się tylko po stronie zewnętrznej. Występują dwa korzenie: przedni, mniejszy pod trygonidem, i tylny, większy pod taloni- dem, ustawiony skośnie ku tyłowi.

M_2 u *U. boeckhi* nie różni się od tegoż *U. wenzensis*, a drobne różnice można interpretować jako zmienność osobniczą. Przedni brzeg zęba, utwo- rzony przez parakonid, jest pojedynczy, choć na zębie Ob/1264 można wyróżnić trzy drobne wyniosłości. Protokonid jest pojedynczy, bez guz- ków dodatkowych, metakonid ma na przodzie w zębie Ob/1264 trzy małe guzki dodatkowe, a ząb Ob/533 ma po jednym guzku dodatkowym na przodzie i w tyle. Ząb Ob/2391 ma powierzchnię nieco startą. Hypokonid jest pojedynczy, bez guzków dodatkowych (Ob/1264, Ob/2391), lub istnieje tylny guzek dodatkowy (Ob/533). Występuje też na nim wachlarz drobnych fałdów. Entokonid składa się z dwu jednakowych guzków. Przednie pole pokryte jest drobnymi wyniosłościami różnie ułożonymi, pole tylne zaś jest płaskie, wchodzi nań tylko skośne odgałęzienie grze- bienia protokonidu.

Zestawienie wskaźników długości do szerokości (Tab. 12) wykazuje, że u mięsożernego *U. maritimus* M_2 jest najwęższy (53,3), po nim zaś idzie *U. wenzensis* (56,3) i kolejno *U. boeckhi* (58,6), *U. arctos* (60,9) i naj- szerszy *U. etruscus* (63,1).

Tabela 12

Drugi dolny trzon owiec — *Second lower molar*

<i>Ursus wenzensis</i> Stach	Długość	Szerokość	%	Wysokość protokonidu
MZ 19	20	11,5	57,5	6
MZ 21	20,5	11,3	55,1	8
MZ 22	20,5	11	51,2	—
MZ 23	19	10	52,6	—
MZ 25	22	12,5	56,8	8,5
MZ 47	20	—	—	7
MZ 48	19,5	11	56,4	7
MZ 51	20	11,5	57,5	—
MZ 59	22,5	13	57,8	7,5
MF 18	20,8	11,5	55,3	7,4
MF 9	20	12,6	57,1	6
MF 19	19,5	12	61,5	7
średnia	20,4	11,4	56,3	7,2
zakres zmienności	19—22,5	10—13	51,2—61,5	6—8,5
<i>U. boeckhi</i> Schlosser				
Ob/533, I.	18,7	10,7	57,2	5,5
Ob/2391	18	10,7	59,2	6,5
Ob/1264	18,7	11,2	59,5	6
średnia	18,5	10,9	58,6	6

M₃ ma kształt jajowaty, o prostym przednim brzegu i bardziej uwypuklonym brzegu wewnętrznym, dojęzykowym. Guzki są rozmieszczone na brzegu zęba w postaci ząbkowanego obramowania. Najwyraźniej zaznaczają się proto- i hypokonid, oddzielone wyraźnym wcięciem na zewnętrznym brzegu (trygonid od talonidu). Po stronie wewnętrznej granica ta nie zaznacza się. Najsilniej wykształcony jest protokonid, który wprawdzie jest niewiele wyższy od innych guzków, ale od jego wierzchołka rozchodzą się nieregularnie, przeważnie wachlarzowato rozmieszczone, fałdy. Z tego powodu stok tego guzka zajmuje dużą część pola środkowego zęba, które jest pokryte licznymi drobnymi brodawkami i fałdami, schodzącymi od brzegów zęba ku środkowi, mającymi przeważnie równoległy przebieg. Pole protokonidu jest oddzielone bruzdą, kończącą się wcięciem na pograniczu z hypokonidem. Hypokonid jest znacznie mniejszy i niższy od protokonidu, a od jego wierzchołka biegnie powyginany grzebień z bocznymi odgałęzieniami. Po stronie wewnętrznej największy jest metakonid, leżący prawie w przednio-wewnętrznym rogu zęba, ale nie różni się on niczym od pozostałych guzków. Cingulum nie zaznacza się. Korzeń jest pojedynczy.

M_3 *U. boeckhi* nie wykazuje większych różnic w budowie od tego zęba *U. wenzensis*.

Stosunek długości do szerokości M_3 wykazuje dużą zmienność i wskaźnik ten u *U. wenzensis* (średnia 75,8) jest najbardziej zbliżony do wskaźnika *U. boeckhi* (75,2), u *U. etruscus* M_3 jest szerszy.

Tabela 13

Trzeci dolny trzonowiec — *Third lower molar*

<i>U. wenzensis</i> Stach	Długość	Szerokość	%
MZ 20	12,5	11	88
MZ 21	15	11,2	74,7
MZ 24	13,6	10,4	76,5
MZ 25	15	12	80
MZ 30	14	11	78,6
MZ 31	14,2	11	77,5
MZ 41	15,2	12	79
MF 10	15,7	10,5	66,9
MF 19	14,5	10	69
MF 9	14,5	10,5	72,4
MF 339/60/2	16,5	12	72,7
średnia	14,6	11,1	75,8
zakres zmienności	12,5—16,5	10—12	66,9—88
<i>U. boeckhi</i> Schlosser			
Ob/533, pr	15	10,5	70
Ob/2391	14,3	11,5	80,4
średnia	14,7	11	75,2

Uzębienie górnej szczęki

(Fig. 8-10; Pl. V, Fig. 2-5; Pl. VI, Fig. 5-6)

Spośród zębów górnej szczęki *U. wenzensis* zachowały się tylko nie-liczne siekacze i kły, a także pierwsze trzy premolary. Nie ma jednak wątpliwości, że występowały wszystkie trzy pierwsze przedtrzonowce, o czym świadczą zachowane alweole. Jest to u niedźwiedzi cechą pierwotną (występują one też u *U. boeckhi*).

Siekacze *U. wenzensis* nie różnią się budową od tych u *U. boeckhi*, a pewne różnice wielkości mają charakter zmienności osobniczej. Siekacze *U. etruscus* (Erdbrink, 1953) są nieco większe (z wyjątkiem I³), bo średnie ich wymiary są następujące: I¹ — 7,3 × 5,8, I² — 7,8 × 6,4, I³ — 11,8 × 8,7.

Górne kły *U. wenzensis* tylko wyjątkowo zachowują się nieuszkodzone, przeważnie mają ułamane wierzchołki. Najlepiej jest zachowany okaz

Tabela 14

Górne siekacze — *Upper incisors*

<i>U. wenzensis</i> Stach	I ¹		I ²		I ³	
	a-p	m-l	a-p	m-l	a-p	m-l
MZ 44	6,8	5,8	—	—	—	—
MZ 63	—	—	—	—	14	8
MZ 63 a, c	5	4,7	—	—	13,5	8,5
MF 2	—	—	6	4	—	—
MZ 69	4,8	2,8	6	6	—	—
średnia	5,5	4,4	6	5	13,8	8,3
<i>U. boeckhi</i> Schlosser						
Ob/2386, l.	5	4,5	6,4	5	—	5,3
Ob/2386, pr.	5	4,5	6,2	5,5	9,3	7,5
Ob/1263	—	—	—	—	—	6,4
średnia	5	4,5	6,3	5,3	9,3	6,4

MZ 52, długości ok. 70 mm. Ma on na korzeniu po stronie wewnętrznej płaskie wgłębienie. U *U. boeckhi* wgłębienie zaznacza się silniej. Na koronie kła tego okazu *U. wenzensis* nie zachowały się grzebienie, a na kłach *U. boeckhi* jest jeden delikatnie ząbkowany grzebień po stronie wklęsłej korony i drugi nieco na zewnątrz.



Fig. 8. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 7): A P⁴ od strony dojęzykowej, deuterokoron leży przed wcięciem rozgraniczającym para- i metakon, ca. x 1,8; B P⁴ widok z góry, ca. x 2.

Stosunek średnich przekroju kłów u niedźwiedzi przedstawia się następująco. Najgrubsze kły występują u mięsożernego *U. maritimus* (80,3); u *U. arctos* i *U. etruscus* kły są węższe (70,1 i 67,4), a najbardziej płaskie są u *P. wenzensis* i *U. boeckhi* (55,1).

Pierwsze trzy górne przedtrzonowce P¹, P² i P³ widoczne są na czaszce będącej holotypem *U. wenzensis* (alweole), jak również na okazie MZ 1 twarzoczaszki młodocianego osobnika (alweole) i na fragmencie szczęki MZ 38. Charakterystyczne jest to, że największy jest P¹, dalej P³, a najmniejszy P², i to zarówno u *U. wenzensis*, *U. boeckhi*, jak i *U. arvernensis*. Natomiast u *U. etruscus* przeciętnie najdłuższym jest P³, a najkrótszym P², podobnie jak u *U. arctos*.

Tabela 15
Górne kły — *Upper tusks*

Pomiary i wskaźnik	<i>U. wenzensis</i> Stach MZ 52	<i>U. boeckhi</i> Schlosser Ob/533	
		l.	pr.
Średnica przednio-tylna (a-p)	20	23,8	22
Średnica poprzeczna (m-l)	13	12,7	12,5
a-p: m-l	65	53,4	56,8

Tabela 16
Długość górnych przedtrzonowców — *Length of upper premolars*

Gatunki		P ¹	P ²	P ³
<i>U. wenzensis</i> Stach	holotyp MF/339/60	6,5 alw.	5 alw.	4 alw.
	MZ 1	7 alw.	4,5 alw.	5 alw.
	MZ 38	7	5	—
	średnia	6,8	4,8	4,5
<i>U. boeckhi</i> Schlosser	Ob/533, l.	7,3	6,0	7
	Ob/533, pr.	7,6	6	6,5
<i>U. etruscus</i> Cuv.	średnie	6,5	5,1	7,1
	wg. Erdbrinka (1953).	5—7	4—6	4—9,5
<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.	średnie	7,1	5,5	6,2
	wg. Erdbrinka (1953).	4,8—9	5,1—6	4,8—7

Górny łamacz P⁴ jest zębem bardzo charakterystycznym dla niedźwiedzi. Są na nim trzy guzki: dwa zewnętrzne, przedni większy parakon i tylny mniejszy metakon oraz mały wewnętrzny deuterokon. Korona jest otoczona przez cingulum, wykształcone równomiernie dookoła zęba; deuterokon przedstawia się jako wyrostek cingulum. Ważna jest nie tylko wielkość zęba, ale też położenie deuterokonu w stosunku do para- i metakonu: położenie deuterokonu przed wcięciem rozgraniczającym oba zewnętrzne guzki jest dla niedźwiedzi cechą pierwotną. U *U. wenzensis* stosunki pod tym względem nie są jeszcze ustalone, jednak u większości okazów deuterokon znajduje się przed tym wcięciem, tzn. w większym lub mniejszym stopniu naprzeciw parakonu; w jednym tylko wypadku (MZ 5) jest on bardziej w tyle, prawie naprzeciw metakonu.

Górny łamacz P⁴ u *U. boeckhi* jest nieco szerszy (Ob/2386 — długość/szerokość 67,7; *U. wenzensis* 66,6), a deuterokon jego znajduje się nieco przed wcięciem między para- a metakodem.

Tabela 17

Górny łamacz — *Upper premolar*

<i>U. wenzensis</i> Stach	P ⁴			Polożenie deuteronu w stosunku do wcięcia odgraniczającego para- kon od metakonu
	Długość	Szerokość	%	
MF 339/60, holotyp, l.	13	9	69,2	przed
MF 833/67/1, l.	14	9,5	67,9	przed
MZ 2 pr.	13,2	9,5	72	przed
MZ 3 pr.	14,2	9	63,4	w środku, naprzeciw wcięcia
MZ 4 l.	14	10	71,4	przed
MZ 5 pr.	14	9,3	66,4	za
MZ 6 l.	13,5	10	74,1	przed
MZ 7 l.	15	10	66,7	przed
MZ 68 pr.	15	8,5	56,7	w środku
MF 5 pr.	15,5	9	58,1	przed
średnia.	14,2	9,4	66,6	
min.	13	8,5	56,7	
max.	15,5	10	74,1	

M¹ ma kształt trapezu; dłuższy jego bok stanowi zewnętrzny brzeg korony. Jest ona zbudowana z pięciu guzków, dwóch zewnętrznych wyższych i trzech wewnętrznych niższych. Z zewnętrznych guzków przedni i najwyższy — to parakon, a tylny — metakon. Wewnętrzne guzki — to przedni i największy protokon, tylny hypokon i najmniejszy, leżący

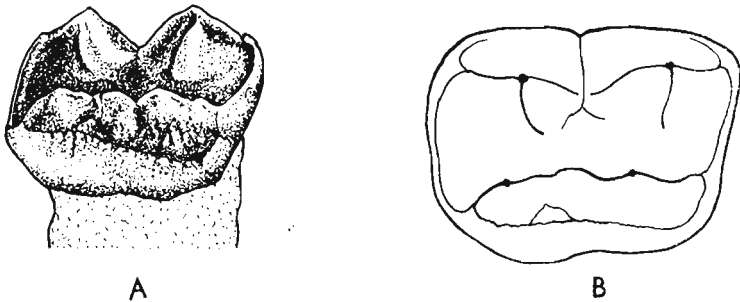


Fig. 9. — *Ursus wenzensis* Stach (MZ 14): A M¹ od strony językowej, ca. x 1,7; B M¹ widok z góry, ca. x 2.

między poprzednimi guzkami — metakonulus. Zewnętrzne guzki mają ostre grzebienie, biegnące wzdłuż od wierzchołków do przodu i do tyłu, równoległe do brzegów zęba. Nadto od parakonu biegnie trzeci grzebień ku środkowi zęba i w tył, a od metakonu trzeci grzebień ku środkowi

zęba i do przodu w kierunku metakonusa. Na guzkach wewnętrznych, więc na protokonie grzebień przebiega równoległe do brzegu zęba, zaś grzebień metakonusa i hypokonusa są ustawione pod kątem skierowanym ku środkowi zęba. Między czterema przednimi guzkami, w środku zęba, znajduje się okrągłe zagłębienie, a w tyle zęba, między meta- i hypokonusem, jest nachylony ku tyłowi stok, gładki albo pokryty drobnymi, podłużnymi fałdkami.

Ściany guzków zewnętrznych po stronie dopoliczkowej są na ogół gładkie, zaś ich ściany dośrodkowe i ściany guzków wewnętrznych są pokryte drobnymi fałdami.

Cingulum występuje dookoła zęba, ale jest wykształcone bardzo nierównomiernie: jest wyższe po stronie wewnętrznej, a naprzeciw grzebieni wszystkich czterech guzków brzeżnych tworzy trójkątne wyniesienia, przechodzące często bezpośrednio w grzebień tych guzków.

M¹ ma trzy korzenie: dwa zewnętrzne pod para- i metakonusem, oraz trzeci wewnętrzny, największy, z podłużną bruzdą po stronie dośrodkowej na pograniczu obu guzków wewnętrznych.

M¹ u *U. boeckhi* w żaden istotny sposób nie różni się od tego zęba u *U. wenzensis*, jest tylko stosunkowo szerszy.

Tabela 18

Pierwszy górny trzonowiec — *First upper molar*

<i>U. wenzensis</i> Stach	Długość	Szerokość	%	Wysokość parakonu
MF 339/60, holotyp	17	13	76,5	8
MF 833/67/1, kotyp	20	15	75	—
MZ 9	19	14	73,7	8,5
MZ 10	18	13,8	76,7	8,7
MZ 12	17,5	14	80	8,2
MZ 13	17,5	14	80	8,4
MZ 14	19,5	16	82,1	10
MF 4	19	14	74,5	—
MF 5	21	16	76,2	9
MZ 68	21	15,7	74,8	9
zakres zmienności	17—21	13—16	73,7—82,1	8—10
średnia	19	14,6	77	—
<i>U. boeckhi</i> Schlosser, Ob/2386 . . .	18,5	16	86,5	—

Drugi górny trzonowiec M² wykazuje dużą zmienność budowy jeśli chodzi o długość, szerokość i wykształcenie korony. W związku z tym, można wyróżnić zęby długie i wąskie (MF 7, MF 833/67/1), krótkie i szerokie (MZ 12) i pośrednie.

Parakon jest największym guzkiem korony i tworzy przedni zewnętrz-

ny brzeg zęba. Od wierzchołka tego guzka biegnie ku przodowi grzebień, który bezpośrednio przechodzi w cingulum. W tym miejscu cingulum tworzy trójkątne wzniesienie. Grzebień przedni rozwidła się. Od wierzchołka parakonu biegnie drugi grzebień ku środkowi zęba i nieco w tył; trzeci grzebień skierowany jest ku tyłowi. Stoki wewnętrzne tego guzka

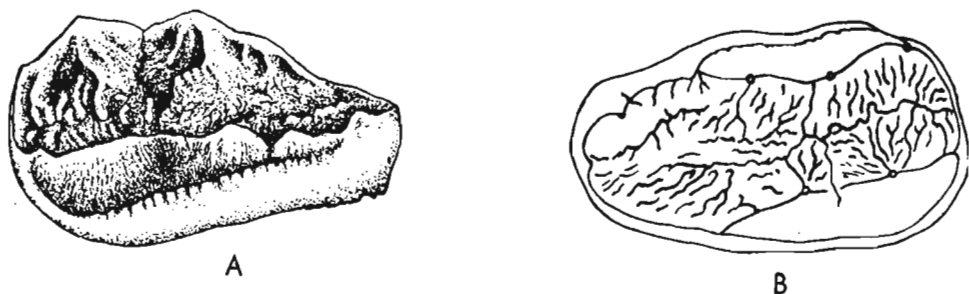


Fig. 10. — *Ursus wenzensis* Stach: M² A (MF 1) od strony dojęzykowej, B (MZ 16) widok z góry; ca. x 2.

bliżej podstawy są delikatnie pofałdowane, podobnie jak stoki wewnętrzne, leżące naprzeciw protokonu. Powierzchnia zewnętrzna guzka jest gładka, a poniżej zaznacza się wyraźnie dość niskie cingulum.

Metakon jest nieco niższy od parakonu, ale przeważnie równie długi albo dłuższy. Ma on również trzy grzebienie: przedni, tylny powyginany, przechodzący w ząbkowany grzebień okalający talon, i dośrodkowy, biegnący w poprzek zęba aż do obniżenia (albo grzebienia), znajdującego się na pograniczu proto- i hypokonu (MF 339/60). Wierzchołek metakonu leży naprzeciw tego obniżenia; niekiedy jest on przesunięty bardziej do środka zęba. Stok zewnętrzny guzka jest prawie gładki, zaś dośrodkowy pokryty drobnymi fałdami.

Protokon jest niski i długi, o płaskim, słabo wyróżniającym się wierzchołku, odsuniętym od cingulum. Przestrzeń, oddzielająca brzeg cingulum od guzka, jest delikatnie pofałdowana. Przedni grzebień jest powyginany, na przodzie rozwidlony (MZ 68), albo biegnący prosto i następnie zagięty tak, że tworzy przednio-wewnętrzny brzeg zęba (MF 833/67/1, kotyp), na którym zaznaczają się niekiedy nieznacznie dwa dodatkowe guzki (MF 339/60, holotyp). Guzki dodatkowe w przedłużeniu przedniego grzebienia występują także na kilku innych zębach (MZ 16, 18 i 68). Zarówno wewnętrzne, jak i zewnętrzne stoki guzka są delikatnie pofałdowane, szczególnie wyraźnie u podstawy guzka.

Hypokon jest zwykle wyższy od protokonu, o wierzchołku przesuniętym do przodu i nieco pochylonym. Zwykle jest on pojedynczy, o tylnej części guzka bardzo wydłużonej, o grzebieniu tylnym powyginanym, od którego odchodzą na stoku wewnętrznym równie powyginane fałdy (MF 833/67/1, kotyp), a niekiedy składa się on z dwóch guzków, tylny

hypokonulus (MZ 67). Tylny grzebień tworzy tylnowo-wewnętrzne obramowanie zęba, a na tylnym brzegu korony występują niekiedy dwa niewielkie, prawie równych rozmiarów guzki (MZ 68). Pole talonu jest szerokie (MZ 68; MF 339/60, holotyp) albo wąskie (MF 833/67/1, kotyp) i grubo pofałdowane (MZ 68), lub fałdy są nieznaczne, a powierzchnia talonu dość gładka (MF 339/60, holotyp; MF 833/67/1, kotyp). Na innych zębach na talonie drobne wyniosłości różnego kształtu i wielkości i różnie rozmieszczone.

Tabela 19

Drugi górny trzonowiec — *Second upper molar*

<i>U. wenzensis</i> Stach	Długość	Szerokość	%	Wysokość parakonu
MF 339/60, holotyp	23	14	60,9	6,4
MF 833/67/1, kotyp	26,5	14	52,8	8
MF 6	25	14	56	6,5
MF 7	24,5	13	53,1	5,5
MF 8	26	15	57,7	9
MZ 12	23	14,5	63	6,5
MZ 15	28	15	53,6	8
MZ 16	26,4	15,8	59,9	8
MZ 68	28,5	16,5	57,9	8
zakres zmienności	23—28,5	13—16,5	52,8—63	5,5—9
średnia	25,8	14,6	57,2	7,3

U *U. boeckhi* w okazie Ob/2386 stosunek długości do szerokości wynosi dla lewego 67,8, dla prawego 61,7 (długość 1.23,6, pr. 24; szerokość 1.16, pr. 14,8), średnia 64,8.

Cingulum na M² występuje po stronie zewnętrznej i wewnętrznej, lecz jest tu silniej zaznaczone. Ogólne rysy budowy M² u *U. boeckhi* są podobne, ale szczegóły nie są dobrze widoczne, gdyż powierzchnia zęba jest silnie starta. Wyróżnia się on kształtem, jest bowiem bardzo szeroki (64,8), wyraźnie szerszy niż u *U. wenzensis* (57,2).

Porównanie uzębienia różnych niedźwiedzi pliocenських
(Fig. 11)

Bogaty stosunkowo materiał *U. wenzensis* pozwolił uzupełnić poprzednie badania tego niedźwiedzia i ustalić jego stanowisko systematyczne w stosunku do innych niedźwiedzi. Również uzupełniające dane dotyczące uzębienia *U. boeckhi* dały pełniejszy obraz tego gatunku, w szczególności jego stosunku do innych kopalnych niedźwiedzi.

Dla tego celu należało wziąć pod uwagę przede wszystkim te zęby,

na których najłatwiej można ustalić cechy pierwotne: są to łamacze górne P^4 i dolne M_1 , a także wzajemny stosunek P^4/M^2 i M_1/M_2 . Ważną cechą jest również procentowa długość poszczególnych zębów (Tab. 21—24, Fig. 11).

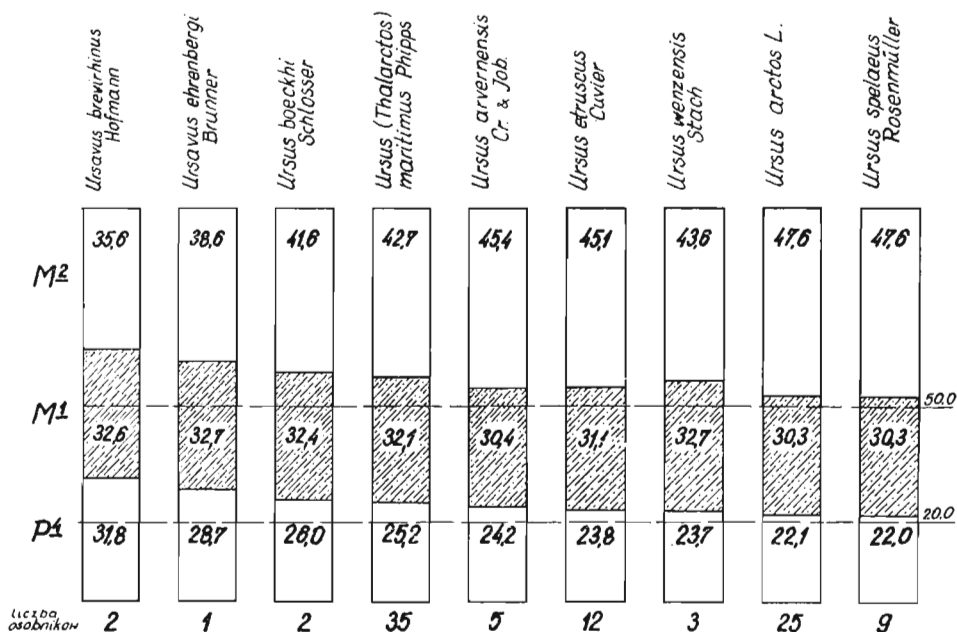


Fig. 11. — Zestawienie procentowej długości zębów górnych P^4 , M_1 i M_2 .

Cechami pierwotnymi występującymi na górnym łamaczu (P^4) są: 1) stosunkowo większa długość łamacza w porównaniu z długością tego zęba u innych gatunków i w porównaniu z innymi zębami, przede wszystkim z M^2 ; 2) położenie deuterokonu w stosunku do para- i metakoniu; położenie deuterokonu przed wcięciem oddzielającym te dwa guzki, względnie naprzeciw tego wcięcia jest cechą pierwotną; położenie bardziej w tyle jest cechą progresywną; 3) brak guzków dodatkowych.

M^2 : pierwotniejsze są zęby krótsze i szersze. M_1 : 1) W dolnym łamaczu ważne jest przede wszystkim wykształcenie metakonidu. Charakter pierwotny ma metakonid w postaci niewielkiego stożka, zaostrego i pojedynczego, tzn. bez guzków dodatkowych. Metakonid spłaszczony z boków, z dodatkowymi guzkami, wskazuje na specjalizację; 2) ząb, którego talonid jest mniej rozszerzony w porównaniu z trygonidem, jest pierwotniejszy.

Nadto u wszystkich zębów o większej ich pierwotności świadczą: guzki zaostrome, stożkowate, bez dodatkowych guzków oraz pofałdowane szkliwo.

Porównanie uzębienia *U. wenzensis* i *U. boeckhi* wykazuje, obok pewnego podobieństwa, dość zasadnicze różnice, wskutek czego nie można

zaliczyć ich do tego samego gatunku, jak to czynili niektórzy badacze (np. Thenius, 1959a,b) na podstawie niekompletnej znajomości materiałów. *U. boeckhi* jest formą znacznie pierwotniejszą od *U. wenzensis*, na co wskazuje zarówno budowa uzębienia, jak i wiek geologiczny: *U. boeckhi* — środkowy pliocen (górný lewant), a *U. wenzensis* — górny pliocen.

W uzębieniu *U. boeckhi* górne i dolne kły są potężniejsze i bardziej spłaszczone (płaskie wgłębienie podłużne po wewnętrznej stronie), natomiast grzebienie na szklawie są rozmieszczone w sposób podobny. U obu tych gatunków występują wszystkie trzy pierwsze przedtrzonowce: P¹, P², P³ i P₁, P₂, P₃; pierwsze przedtrzonowce P¹ i P₁ są największe (u *U. boeckhi* znane są tylko górne przedtrzonowce). Górny łamacz P⁴ bardzo się różni u obu gatunków, na nim zaznacza się szczególnie bardziej pierwotny charakter *U. boeckhi*: przede wszystkim jest on większy i stosunkowo dłuższy, a deuterokon znajduje się przed wcięciem rozgraniczającym para- i metakon. U *U. wenzensis* stosunki pod tym względem nie są ustalone: na 10 zębów, na siedmiu deuterokon jest przed wcięciem, w dwóch — naprzeciw, a tylko w jednym wypadku leży bardziej w tyle. M¹ i M² są u *U. boeckhi* szersze i stosunkowo krótsze.

Zuchwa *U. boeckhi* z dolnymi zębami trzonowymi (Ob/2391) należała przypuszczalnie do tego samego osobnika, co szczęki górne (Ob/2386, lewa i prawa), na co wskazuje porównanie długości szeregu zębów górnych (P⁴—M² = 57,2) i dolnych (M₁—M₃ = 52,8, tj. 92,3%).

Tabela 20

Związek między procentową długością P⁴ a procentową długością i szerokością M²
Ratio of P⁴ length to M² length and width

Gatunki	Liczba osobników	P ⁴	M ²	
		Długość procentowa	Długość procentowa	Szerokość procentowa
<i>Ursavus brevirohinus</i> Hofmann	2	32,6	35,3	72,3
<i>Ursavus ehrenbergi</i> Brunner	1	28,7	38,6	73,3
<i>Ursus boeckhi</i> Schlosser	2	26	41,6	64,8
<i>U. (Thalartos) maritimus</i> Phipps	35	25,2	42,7	58,2
<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.	4	24,1	45,4	57,2
<i>U. etruscus</i> Cuv.	11	23,8	45	57,4
<i>U. wenzensis</i> Stach	3	23,7	43,6	57,2
<i>U. (Helartos) malayanus</i> Raffles	19	23,2	43,1	68
<i>U. arctos</i> L.	24	22,1	47,6	52,1
<i>U. spelaeus</i> Rosenmüller	9	22	47,6	51,7

Łamacz dolny M₁ wykazuje również wyraźne różnice u obu gatunków. Dotyczą one głównie budowy metakonidu. U *U. boeckhi* ma on postać małego, zaostrego, pojedynczego stożka, siedzącego jakby na wewnętrznym stoku protokonidu, ale nieco w tyle w stosunku do jego

Tabela 21

POMIARY UZĘBIENIA GÓRNEJ SZCZĘKI — MEASUREMENTS OF UPPER JAW TEETH

Gatunek		<i>U. wenzensis</i> Stach		<i>U. boeckhi</i> Schlosser Barót-Köpec		<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.		<i>U. etruscus</i> Cuv. Saint-Vallier		<i>U. (Helarctos)</i> <i>malayanus</i> Raffles		<i>U. (Selenarctos)</i> <i>thibetanus</i> Cuv.		<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos)</i> <i>maritimus</i> Phipps		<i>U. „pyrenaicus”</i> Depéret	
		Liczba osob- ników	MZ PAN	Liczba osob- ników	IGeol. Budapeszt	Liczba osob- ników	Reichenau, 1906; Heller, 1909; Erdbrink, 1953 i in.	Liczba osob- ników	Viret, 1954 Erdbrink, 1953	Liczba osob- ników	Erdbrink, 1953	Liczba osob- ników	Erdbrink, 1953	Liczba osob- ników	Degerbøl, 1933	Liczba osob- ników	Erdbrink, 1953	Liczba osob- ników	Erdbrink, 1953
C sup.	a-p	1	20	2	22,9	1	19,1	9	24,6	17	21,2	3	17,8	3	21,3	11	20,8	1	20,5
			—		22—23,8		—		22—27		18—25		17—19		20—22,5		18—23,5		—
	m-l		13		12,6		12,4		16,6		15,6		12,8		14,9		16,7		15,5
	%		—		12,5—12,7		—		14—19		12—18,5		12—14		14,3—15,5		14—18		—
		65		55,1		64,9		67,4		73,6		71,9		70,1		80,3		75,6	
		—		53,4—56,8		—		62,4—72,7		60—83,7		68,6—73,7		68,9—71,5		76,6—85,7		—	
P ⁴	długość. . . .	10	14,2	2	14,9	4	15	13	16	19	10,6	8	12,7	21	15,2	30	15,1	1	14
			13—15,5		14,8—15		14—15,8		14,1—18		9—12		12—14,5		13,2—17,5		14—17		—
	szerość . . .		9,4		10		9,3		11,1		7,6		8,1		11,7		8,9		—
			8,5—10		—		7,3—10,7		9,4—13		6—8,5		7—9		10,2—13,5		8—10		—
%		66,6		67,7		62,3		71,1		72		63,6		77,1		59,4		—	
		56,7—74,1		—		45,4—71,4		62,7—75,9		60—83,3		58,3—69,2		66,9—83,3		51,6—71,4		—	
M ¹	długość. . . .	10	19	2	18,5	4	18,9	13	20,9	20	15,3	11	18,9	25	20,6	35	19,1	1	17
			17—21		—		18—20		18—22,5		13—17,5		17,2—21		18—27		17—21		—
	szerość . . .		14,6		16		14,4		16,3		13,6		14		15,2		14,8		—
			13—16		—		13,5—15,2		14,3—18,4		12—15		13—15		13—17,3		13—16,5		—
%		77		86,5		76,2		78,1		88,9		74,2		73		76,3		—	
		73,7—82,1		—		73,3—80,6		65,9—87,3		80—111,5		65—81,1		64,6—83,3		68,4—83,3		—	
M ²	długość. . . .	9	25,8	2	23,8	4	28,2	12	30,1	19	19,5	20	26,8	21	32,7	35	25,4	1	22
			23—28,5		23,6—24		27,2—29,1		25,5—34,5		18—23		23—31		29,5—36,5		20—30		—
	szerość . . .		14,6		15,4		16,1		17,2		13,2		15,1		17,1		13,8		—
			13—16,5		14,8—16,1		15,3—17		16—19,5		12—15		13—17		15,5—19		12—16		—
%		57,2		64,8		57,2		57,4		68		56,5		52,1		58,2		—	
		52,8—63		61,7—67,8		53,7—62,5		52,8—68,6		58,7—73,2		53,6—60		49—56,8		51,7—70		—	

wierzchołka; u *U. wenzensis* metakonid jest nieco większy, spłaszczony z boków i, prócz guzka głównego, posiada zmienną ilość guzków dodatkowych (1—4). Wyjątek stanowi tylko jeden ząb (MF 17), który nie ma dodatkowego guzka, ale jest spłaszczony podobnie jak w innych zębach *U. wenzensis*. Ząb ten różni się od tego u *U. boeckhi* także tym, że ma nie tak bardzo rozszerzony talonid w stosunku do trygonidu, jak to jest u *U. boeckhi*. M_2 i M_3 nie wykazują bardziej istotnych różnic. Charakterystyczna jest tu również procentowa długość poszczególnych zębów, zwłaszcza górnych (Tab. 22 i 24). Łamacz górny P^4 *U. boeckhi* jest stosunkowo znacznie dłuższy (26) niż u *U. wenzensis* (23,6), zaś M^2 krótszy (*U. boeckhi* 41,6, *U. wenzensis* 43,8).

Można stwierdzić pewną prawidłowość, występującą u niedźwiedzi kopalnych i współczesnych, mianowicie wraz ze skracaniem się P^4 , w szeregu zębów P^4 — M^2 następuje wydłużanie się i zwężanie M^2 (Fig. 11; Tab. 20). Jest to pewien ogólny kierunek zmian ewolucyjnych występujący u niedźwiedzi, związany z przechodzeniem od przeważającej mięsotężności do wszystkożerności, z coraz większą przewagą pokarmu roślinnego. Zmiany te następowały przypuszczalnie u różnych gatunków niedźwiedzi, niezależnie od siebie, w różnym stopniu i w różnym czasie.

Porównanie *U. wenzensis* i *U. rusciniensis* jest następujące: Znana jest jedynie połowa żuchwy jednego osobnika tego gatunku. Spośród zębów najbardziej charakterystyczny jest dolny łamacz M_1 , a w szczególności jego metakonid, który jest niewielkim, pojedynczym, stożkowatym guzkiem. Wskazuje to, że *U. rusciniensis* znajduje się na zbliżonym do *U. boeckhi* szczeblu rozwoju ewolucyjnego, jest więc pierwotniejszy od *U. wenzensis*. Jest to zgodne z ich występowaniem w czasie (*U. rusciniensis* i *U. boeckhi* — środkowy pliocen, *U. wenzensis* — górny pliocen).

U. arvernensis różni się od *U. wenzensis* tym, że ma zęby górne (P^4 — M^2) i dolne (M_1 — M_3) większe. Górne zęby mają podobny kształt, dolne są nieco szersze. Procentowa długość poszczególnych zębów górnych i dolnych jest różna (Tab. 22, 24). Spośród górnych zębów, P^4 jest stosunkowo nieco dłuższy (24,2), a M^2 znacznie dłuższy (45,4); u *U. wenzensis* jest odpowiednio 23,4 i 43,8. W szeregu dolnych zębów procentowa długość poszczególnych zębów jest zbliżona do tejże u *U. wenzensis*. Jeśli chodzi o budowę dolnego łamacza M_1 , to metakonid ma na przodzie mały dodatkowy guzek (prometakonid Hellera, 1949). Jest więc mniej pierwotny, niż *U. boeckhi* lub *U. rusciniensis*, będąc na tym samym mniej więcej szczeblu ewolucyjnym, co *U. wenzensis* i *U. etruscus*. Stopień rozszerzenia zęba ku tyłowi jest podobny do *U. wenzensis*, ale same zęby są szersze.

Zęby *U. etruscus* są znacznie potężniejsze, górne trzonowce są dłuższe przy tej samej prawie szerokości, dolne również dłuższe, ale znacznie szersze niż u *U. wenzensis*. Wielkością są zbliżone do *U. arvernensis* i *U. rusciniensis*, a nawet trochę większe. Górny łamacz P^4 posiada pro-

Tabela 22
 Uzębienie górnej szczęki — *Upper jaw teeth*

Gatunki	Pomiary	Liczba osobników	P ⁴	M ¹	M ²	Σ	P ⁴ /M ²
<i>U. wenzensis</i> Stach	% długość zębów:	3	14	19,3	26	59,3	54,3
	śr.		23,6	32,6	43,8	100	—
	min.		23,1	32,1	43,4	—	—
	max.		24,5	33,1	44,2	—	—
<i>U. boeckhi</i> Schlosser	% długość zębów:	2	14,9	18,5	23,8	57,2	62,4
	śr.		26	32,4	41,6	100	—
	min.		25,9	32,2	41,5	—	—
	max.		26,1	32,6	41,7	—	—
<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.	% długość zębów:	4	15	18,9	28,2	62,3	53,2
	śr.		24,2	30,4	45,4	100	—
	min.		23,9	29,6	39,7	—	—
	max.		25,1	33,8	46,7	—	—
<i>U. etruscus</i> Cuv.	% długość zębów:	12	15,9	20,8	30,1	66,8	53,1
	śr.		23,8	31,1	45	99,9	—
	min.		22	29,4	40,5	—	—
	max.		27	32,5	47,6	—	—
<i>U. (Helarctos)</i> <i>malayanus</i> Raffles	% długość zębów:	20	10,6	15,3	19,5	45,3	54,4
	śr.		23,3	33,6	43,1	100	—
	min.		21,6	32	40,9	—	—
	max.		26,1	35,6	46	—	—
<i>U. (Selenarctos)</i> <i>thibetanus</i> Cuv.	% długość zębów:	6	12,3	19	27	58,3	45,6
	śr.		21,2	32,5	46,3	100	—
	min.		20	31,7	45,3	—	—
	max.		22,3	33,3	47,6	—	—
<i>U. arctos</i> L.	% długość zębów:	25	15	20,6	32,3	67,9	46,6
	śr.		22,1	30,3	47,6	100	—
	min.		20	27,8	43,8	—	—
	max.		24,3	32,6	50	—	—
<i>U. (Thalarctos)</i> <i>maritimus</i> Phipps	% długość zębów:	35	15,1	19,1	25,4	59,6	59,5
	śr.		25,2	32,1	42,7	100	—
<i>U. "pyrenaicus"</i> Dep.	% długość zębów:	1	14	17	22	53	63,6
			26,4	32,1	41,5	100	—

centową długość podobną jak *U. wenzensis*, M_2 zaś jest dłuższy. W szeregu dolnych zębów M_1 jest krótszy, a M_3 dłuższy. Dolny łamacz M_1 prócz tego, że jest krótszy i szerszy, wykazuje większe rozszerzenie ku tyłowi. Metakonid u *U. etruscus* składa się z dwóch guzków, znajduje się więc na podobnym szczeblu rozwoju ewolucyjnego, co u *U. wenzensis* czy *U. arvernensis*. Nie jest wykluczone, że *U. etruscus* jest identyczny z *U. arvernensis*, a różnice są przejawem zmienności osobniczej. Nasuwa się wniosek, że *U. etruscus*, *U. arvernensis* i *U. wenzensis* tworzą grupę niedźwiedzi bardzo zbliżonych do siebie, ale o różnych kierunkach zmienności ewolucyjnej.

Porównanie uzębienia *U. wenzensis* z *U. (Plionarctos) stehlini* Kretzoi przedstawia się następująco. *U. (Plionarctos) stehlini* ma dolne kły mniejsze od kłów *U. wenzensis*, ale nieco grubsze. P_4 jest większy, dłuższy i szerszy, M_1 krótki ale szerszy, o trochę mniej rozszerzonym talonidzie ($46,5 - 40,5 = 6$), niż u *U. wenzensis*. O ile chodzi o stosunkową długość poszczególnych zębów w ich szeregu, to M_1 jest znacznie krótsze, M_3 dłuższe. Metakonid w M_1 jest dwuguzkowy, znajdował się więc na tym samym mniej więcej poziomie rozwoju ewolucyjnego co u *U. wenzensis*, był jednak bardziej wyspecjalizowany.

Jeśli wziąć pod uwagę bliższe powiązania między *U. wenzensis* a współczesnymi niedźwiedziami, może wchodzić w rachubę jedynie niedźwiedź malajski, *U. (Helarctos) malayanus* Raffles. Charakteryzuje się on potężnymi kłami zarówno w górnej, jak i dolnej szczęce, znacznie większymi niż u *U. wenzensis* (mimo, że jest on od niego mniejszy) i nie tak spłaszczonymi, jak to jest u niedźwiedzia z Węzów. Pozostałe zęby *U. (Helarctos) malayanus* są mniejsze i przede wszystkim szersze. Pod względem procentowej długości zębów w ich szeregu, zęby górnej szczęki *U. (Helarctos) malayanus* są bardzo zbliżone do tych u *U. wenzensis*, tylko P^4 i M^2 są trochę krótsze; natomiast wśród zębów dolnej szczęki *U. (Helarctos) malayanus*, M_1 ma jednakową długość procentową, M_2 jest dłuższy, a M_3 krótszy. Budowa górnego łamacza obu gatunków jest podobna w tym znaczeniu, że jakkolwiek deuterokon jest u *U. (Helarctos) malayanus* zwykle szczątkowy, to leży on przeważnie naprzeciw wcięcia rozdzielającego para-i metakon, albo nieco bardziej na przodzie. Łamacz dolny M_1 *U. (Helarctos) malayanus* jest krótszy (pomiar absolutny), lecz szerszy, a rozszerzenie tego zęba ku tyłowi znacznie silniejsze (8, 9)⁵. Metakonid M_1 składa się przeważnie z dwóch prawie jednakowych guzków, choć czasem bywa pojedynczy.

U. (Helarctos) malayanus wykazuje szereg cech archaicznych i wydaje się nawet pod pewnymi względami pierwotniejszy od *U. wenzensis*. Wykazuje przy tym wysoki stopień specjalizacji także w budowie czaszki.

⁵ *U. (Helarctos) malayanus* — pomiar wykonany na 2 osobnikach: długość M_1 16,8, szerokość trygonidu 7,5, procent 44,8; szerokość talonidu 9, procent 53,7, różnica 8,9.

Ze względu na uzębienie można go uznać za bliżej spokrewnionego z *U. wenzensis*, aniżeli z jakimkolwiek innym gatunkiem współczesnych niedźwiedzi.

Porównanie *U. boeckhi* z innymi gatunkami niedźwiedzi jest następująca. U *U. rusciniensis* znana jest tylko połowa żuchwy; jest ona przypuszczalnie większa (dłuższa) niż u *U. boeckhi*, sądząc po długości szeregu zębów M_1 — M_3 (*U. rusciniensis* 64,5, *U. boeckhi* 52,8). Kły *U. rusciniensis* są potężniejsze, również wszystkie pozostałe zęby są większe, dłuższe i szersze, z wyjątkiem M_3 , który jest stosunkowo węższy. Procentowa długość poszczególnych zębów w szeregu: łamacz dolny M_1 jest krótszy, M_3 znacznie dłuższy. Również jeśli chodzi o rozszerzenie M_1 ku tyłowi, to u *U. rusciniensis* jest ono znacznie mniejsze; różnica między procentową szerokością trygonidu i talonidu wynosi u *U. rusciniensis* tylko 6,3, u *U. boeckhi* natomiast 8,7. Budowa metakonidu jest podobna: u obu metakonid jest małym, pojedynczym guzkiem. Na tej podstawie można przyjąć, że *U. rusciniensis* znajduje się na tym samym szczeblu ewolucyjnym, co *U. boeckhi*, lecz oba gatunki reprezentują przypuszczalnie różne kierunki specjalizacji. Pochodzą one prawdopodobnie od wspólnego przodka, którym może być *Ursavus brevirhinus* Hofmann.

Spośród niedźwiedzi z okolic Perpignan, opisanych przez Depéreta (1890, 1892), większy jako *U. rusciniensis*, mniejszy jako *U. „pyrenaicus”*, ten drugi gatunek został uznany przez Theniusa (1947a,b, 1958) za identyczny z *U. boeckhi*. Erdbrink (1953) uważa mylnie, że *U. boeckhi* jest synonimem *U. rusciniensis*. Odnośnie poglądu Theniusa co do identyczności *U. „pyrenaicus”* i *U. boeckhi*, to — jakkolwiek nie widziałem *U. „pyrenaicus”* — jestem skłonny zgodzić się z Theniusem co do górnej szczęki⁶, ze względu na zbliżoną procentową wielkość poszczególnych zębów w szeregu, mimo pewnej różnicy w wielkości absolutnej tych zębów. Bardzo możliwe, że różnice te wynikają ze zmienności osobniczej w ramach gatunku.

	<i>Ursus „pyrenaicus”</i> (wg Erdbrinka, 1953)				<i>Ursus boeckhi</i> (Ob/2386)			
	P ⁴	M ¹	M ²	Σ	P ⁴	M ¹	M ²	Σ
Długość	14,0	17,0	22,0	53,0	14,9	18,5	23,8	57,2
Procentowa długość	26,4	32,1	41,5	100	26,0	32,4	41,7	100

U. arvernensis znacznie się różni od *U. boeckhi* zarówno górnym jak i dolnym uzębieniem. Łamacz górny P⁴ jest u *U. arvernensis* stosunkowo znacznie krótszy, zaś M² znacznie dłuższy. Łamacz dolny ma metakonid

⁶ Żuchwa nie należała na pewno do tego samego osobnika, a nawet mam wątpliwości, czy należała do tego samego gatunku.

Tabela 23

POMIARY UZĘBIENIA DOLNEJ SZCZĘKI — MEASUREMENTS OF LOWER JAW TEETH

Gatunek		<i>U. wenzensis</i> Stach		<i>U. boeckhi</i> Schlosser Barót-Köpec		<i>U. ruscinensis</i> Depéret		<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.		<i>U. etruscus</i> Cuv. Saint-Vallier		<i>U. (Plionarctos)</i> <i>stehlini</i> Kretzoi		<i>U. (Helarctos)</i> <i>malayanus</i> Raffles		<i>U. (Selenarctos)</i> <i>thibetanus</i> Cuv.		<i>U. arctos</i> L.		<i>U. (Thalarctos)</i> <i>maritimus</i> Phipps		
		Liczba osobników	MZ PAN	Liczba osobników	IGeol. Budapeszt	Liczba osobników	Erdbrink, 1953	Liczba osobników	Heller, 1949	Liczba osobników	Viret, 1954 Erdbrink, 1953 Heller, 1949	Liczba osobników	Heller, 1949	Liczba osobników	Erdbrink, 1953	Liczba osobników	Erdbrink, 1953	Liczba osobników	Degerbøl, 1933	Liczba osobników	Erdbrink, 1953	
C inf.	a-p	3	20,8 20—22,5	1	21,5 —	1	27 —	1	19,1 —	12	23,2 20—28	6	19,5 17,3—21,9	17	22,9 19—26	3	18,8 18,5—19	5	21,7 21—22	11	21,1 17,5—24	
	m-l		13,4 12—15		12,4 —		— —		12,4 —		14,8 12—17,5		12,9 11,5—13,7		16,7 14—19		12,7 12—13		15,1 14,5—16		15 13—17	
	%		64,6 58,7—75		57,7 —		— —		64,9 —		64 56,5—73,9		66,5 62,6—78,3		73 64,7—79,2		67,3 63,2—70,3		67,6 62,7—72,1		71 62,5—75	
P ₄	długość	5	10,3 10—10,5	1	12? —	1	12,5 —	1	13,1 —	11	13,7 12—17	4	11,3 11,1—11,4	20	8,2 6,5—9	9	10,4 9—12	23	11,9 10,5—14,2	35	12,6 11—14	
	szerość		5,5 5,3—5,6		5,5 —		8 —		7,5 —		7,7 6,5—9		6,3 5,9—6,6		6,1 4,5—7		6,2 5,2—7,4		6,9 6—8,5		6,9 6,2—8	
	%		53,2 51,4—55		45,8? —		64 —		57,3 —		56,3 50—61,5		55,6 52,6—59,5		74,1 64,3—80		59,2 54,2—66,5		58 52,2—68,2		54,1 50—62,5	
M ₁	Trygonid:		11	długość	3	21,5 19,3—24	1	24 —	1	24 —	12	24,7 —	4	20,3 19,8—21	20	8 —	8	20,7 —	24	22,1 —	35	20,5 —
	szerokość			7,9 7—8,5		11 —		10,6 —		9,5 —		8,3 8—8,5		20,3 19,8—21		17 14,5—19		20,7 19—12,5		22,1 19,5—25		20,5 19—23
	%			36,9 31,2—41		45,8 —		44,2 —		37,1 —		40,5 39,5—41,5		17 14,5—19		20,7 19—12,5		22,1 19,5—25		20,5 19—23		
	Talonid:			długość		21,5 19,3—24		24 —		24 —		24,1 23—26		20,3 19,8—21		17 14,5—19		20,7 19—12,5		22,1 19,5—25		20,5 19—23
	szerokość			9,3 8,2—11		12,5 —		12,3 —		11,3 10—12,3		9,5 9,1—9,7		20,3 19,8—21		17 14,5—19		20,7 19—12,5		22,1 19,5—25		20,5 19—23
	%			43,8 41—47,8		52,1 —		51,3 —		47,1 40—51,3		46,5 45,5—48		17 14,5—19		20,7 19—12,5		22,1 19,5—25		20,5 19—23		
M ₂	długość	12	20,4 19—22,5	3	18,5 18—18,7	1	22 —	2	21,9 21,3—22,4	11	23,3 22—25	3	20,5 19,1—21,3	20	16,1 14—18	18	19,8 18—22	25	23 20—24,5	35	20 18—22	
	szerość		11,4 9,5—13		10,6 10—11,2		14 —		13,8 13—14,5		14,6 13,9—16		13,2 12,5—13,6		10,6 9—12,5		11,4 10—13,5		14 12,3—16,5		11 10—12	
	%		56,3 51,2—61,5		58,8 53,5—59,9		63,6 —		62,9 61—64,7		63,1 60,4—65,5		64,3 63,5—65,4		65,6 60—73,3		57,7 50—61,4		60,9 56,5—68,7		55,3 47,6—60,5	
M ₃	długość	10	14,5 12,5—16,5	2	14,7 14,3—15	1	18,5 —	2	15,9 15,2—16,5	11	17,4 16,3—20	1	16 —	20	10,7 8,5—13	6	15,8 14,2—17	24	18,5 15,5—22	35	14,3 10—17	
	szerość		11,1 10—12		11 10,5—11,5		13 —		13,9 13,5—14,2		13,9 13—15,5		13 —		9,7 8—12		12,4 10,2—14		14,5 13—17		11,2 9—12,5	
	%		75,8 66,9—88		75,2 70—80,4		70,3 —		81,7 81,6—81,8		80 73,7—83,3		81,2 —		92 76,9—105,3		78,6 68—89,6		78,5 67,3—91,9		77,7 67,6—91,7	

Tabela 24

Uzębienie dolnej szczęki — Lower jaw teeth

Gatunki		Pomiary	Liczba osobników	M ₁	M ₂	M ₃	Σ	M ₁ /M ₂
<i>U. wenzensis</i> Stach	% długości poszczególnych zębów	3	22	20,5	14,5	57	107,3	
	śr. %		38,6	36	25,4	100		
<i>U. boeckhi</i> <i>Schlosser</i> (Barót-Köpec)	% długości poszczególnych zębów	1	20,5	18	14,3	52,8	111,8 (109,6— —111,9)	
	śr. %		38,8	34,1	27,1	100		
<i>U. rusciniensis</i> Depéret	% długości poszczególnych zębów	1	24	22	18,5	64,5	109,1	
	śr. %		37,2	34,1	28,7	100		
<i>U. arvernensis</i> Cr. & J.	% długości poszczególnych zębów	2	24	21,9	15,9	61,8	109,6	
	śr. %		38,8	35,4	25,7	99,9		
	min.		38,2	35,2	25,1	—		
	max.		39,7	35,6	26,2	—		
<i>U. etruscus</i> Cuv. (Saint-Vallier)	% długości poszczególnych zębów	11	24,1	23,3	17,4	64,8	103,8	
	śr. %		37,3	35,9	26,8	100		
	min.		35,3	34,7	25,5	—		
	max.		38,3	36,8	28,4	—		
<i>Ursus (Plionarctos)</i> <i>stehlini</i> Kretzoi	% długości poszczególnych zębów	3	20,3	20,5	16	56,8	99	
	śr. %		35,7	36,1	28,2	100		
<i>U. (Helarctos)</i> <i>malayanus</i> Raffles	% długości poszczególnych zębów	20	17	16,1	10,7	43,8	105,6	
	śr. %		38,6	36,8	24,5	99,9		
	min.		36,4	34,7	21	—		
	max.		42,2	39	26,7	—		
<i>U. (Selenarctos)</i> <i>thibetanus</i> Cuv.	% długości poszczególnych zębów	7	19,7	19,9	15,1	54,7	99	
	śr. %		36	36,4	27,6	100		
	min.		34,1	35,1	25,5	—		
	max.		38,2	37,5	29,8	—		
<i>U. arctos</i> L.	% długości poszczególnych zębów	24	22,1	23	18,5	63,6	96,1	
	śr. %		34,8	36,2	29	100		
	min.		32,5	34,5	26,8	—		
	max.		36,4	37,4	31,7	—		
<i>U. (Thalarctos)</i> <i>maritimus</i> Phipps	% długości poszczególnych zębów	24	20,6	20	14,3	54,9	103	
	śr. %		37,5	36,4	26	99,9		
	min.		35,6	34,5	20	—		
	max.		40	40	29,6	—		

zbudowany z dwóch guzków, podobnie jak to jest u *U. etruscus*, u *U. boeckhi* natomiast metakonid jest pojedynczy.

Należy dodać, że nie zgadzam się z Theniusem (1947a,b) jakoby ząb M_1 , znaleziony w Liang-chia-ho (Shansi), miał należeć do nowo utworzonego przez niego gatunku *U. sinomalayanus*. Uważam, że rację ma Zdansky (1927), który oznaczył ten okaz jako należący do *U. cf. boeckhi* Schlosser.



- *Ursus wenzensis* Stach
- *Ursus etruscus* Cuvier
- *Ursus arctos* L.
- · — · — *Ursus (Thalarchos) maritimus* Phipps

Fig. 12. — Schemat zarysu profilu czaszek u niedźwiedzi.

Z porównania czaszek *U. wenzensis*, *U. etruscus* i *U. arctos* (Fig. 12) wynika, że czaszka *U. etruscus* jest zbliżonej wielkości do czaszek dużych niedźwiedzi brunatnych, natomiast czaszka *U. wenzensis* jest mniejsza. Jakkolwiek twarzoczaszka *U. etruscus* jest bardziej podobna do twarzoczaszki *U. arctos*, aniżeli do *U. wenzensis*, to jednak długość procentowa mózgowiczaszki i twarzoczaszki (w stosunku do długości całkowitej czaszki), a także profil czaszki *U. etruscus* jest bardziej podobny do tychże u *U. wenzensis*.

Również długość szeregu zębów (P^4-M^2) w stosunku do długości całkowitej czaszki jest bardziej zbliżona u *U. etruscus* do tej u *U. wenzensis*, niż u *U. arctos*. Pomiarów bezwzględnych uzębienia górnego *U. etruscus* są większe (zęby dłuższe i szersze), jednak procentowa wielkość poszczególnych zębów w szeregu wykazuje pewne różnice: są one mniejsze u *U. wenzensis*, niż u *U. arctos*. Dotyczy to również wskaźnika M^2/P^4 i zębów dolnych (Tab. 21—24).

Na tej podstawie uważam, że *U. etruscus* jest bardziej podobny do *U. wenzensis*, niż do *U. arctos*, zarówno pod względem budowy czaszki jak i uzębienia. Gatunek ten znajduje się na podobnym etapie zmian ewo-

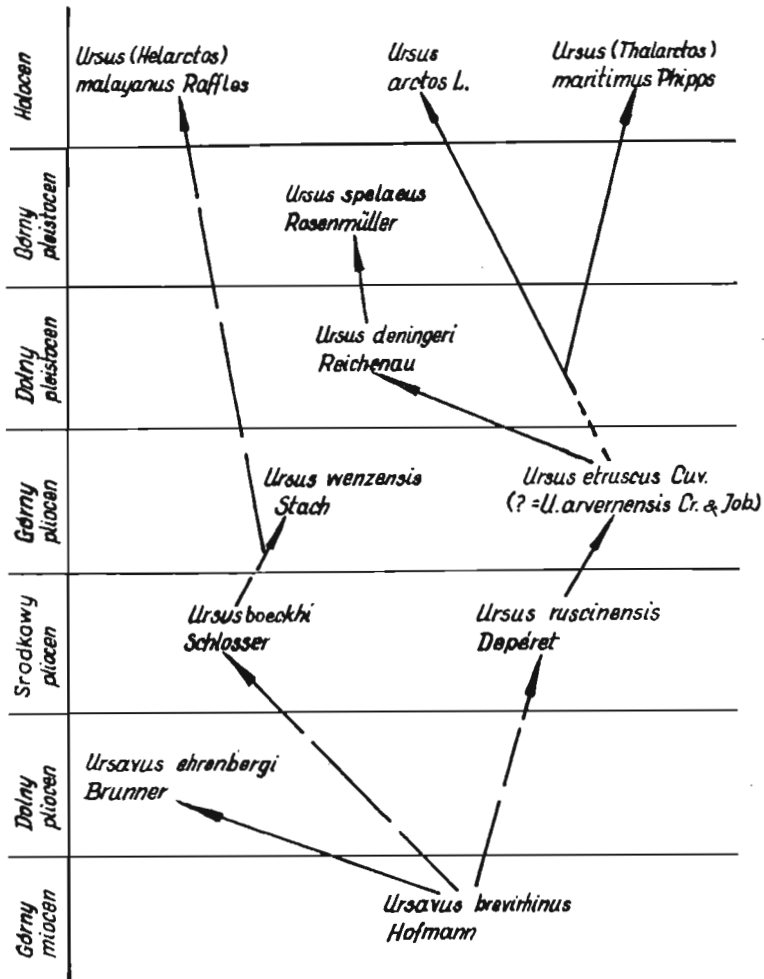


Fig.13 — Drzewo rodowe eurazjatyckich niedźwiedzi rodzaju *Ursus*.

lucyjnych. Różnice między nimi są jednak zbyt duże, aby można było identyfikować *U. etruscus* z *U. wenzensis*. W każdym razie różnice te są mniejsze, niż między *U. wenzensis* a *U. boeckhi*.

Katedra Paleozoologii
 Uniwersytetu Wrocławskiego
 Wrocław, Śienkiewicza 21
 Wrzesień, 1968 r.

LITERATURA CYTOWANA

- BERNSEN, J. J. A. 1932. Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen. VI, VII. — *Natuurhist. Maandbl.*, 21, 2, 20-25, Maastricht.
- BRUNNER, J. 1941. Ein Bärenrest aus den Unterpliozän von Euboea. — *Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl.*, 3, 24-27, Wien.

- DEGERBØL, M. 1933. Danmarks Pattedyr i Fortiden i Sammenligning med recente former (*Ursus arctos* L.). — *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren.*, **96**, 467-528, København.
- DEPÉRET, CH. 1890. Les animaux pliocènes du Roussillon. — *Mém. Soc. Géol. France (Paléont.)*, **3**, 1-88, Paris.
- 1892. Les animaux pliocènes du Roussillon. — *Ibidem*, **3**, 1, 3, 117-136.
- ERDRINK, D. P. 1953. A review of fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based upon their dentition. I and II, Deventer, 1-597, Utrecht.
- HELLER, F. 1949. *Ursus (Plionarctos) stehlini* Kretzoi, der kleine Bär aus den altdiluvialen Sanden von Mauer-Baumental und Mainz-Wiesbaden. — *Sber. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl.*, **11**, 1-60, Heidelberg.
- HOFMANN, A. 1887. Über einige Säugethierreste aus der Braunkohle von Voitsberg und Steieregg bei Wies, Steiermark. — *Jb. K.K. Geol. Reichsanst.*, **37**, 2, 207-218, Wien.
- KRETZOI, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. — *Ann. Mus. Nat. Hungar., Miner., Geol., Palaeont.*, **31**, 88-157, Budapest.
- 1941. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. — *Ibidem*, **34**, 105-138.
- MAYERFELS, M. I. 1928. Az *Ursus böckhi* Schlosser ösmedve maradványai az erdélyi levantei korú lignitből. — *Földt. Szemle*, 1-14, Budapest.
- REICHENAU, W. 1906. Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. — *Abh. Grossherz. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt*, **4**, 2, 202-285, Darmstadt.
- RISTORI, G. 1897. L'Orso Pliocenico di Valdarno e d'Olivola in Val di Magra. — *Palaeontogr. Ital.*, **3**, 15-77, Pisa.
- RODE, K. 1935. Untersuchungen über das Gebiss der Bären. — *Monogr. Geol. Paläont.*, Ser. 2, **7**, Leipzig.
- SCHÄFF, E. 1889. Über den Schädel von *Ursus arctos* L. — *Arch. Naturgesch.*, **55**, 244-267, Berlin.
- SCHLOSSER, M. 1899. *Parailurus angelicus* und *Ursus Böckhi* aus den Ligniten von Baróth-Köpecz. — *Mitt. Jb. K. Ungar. Geol. Anst.*, **13**, 2, 21-31, Budapest.
- 1899. Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. — *Palaeontographica*, **46**, 95-147, Stuttgart.
- STACH, J. 1953. *Ursus wenzensis*, nowy gatunek małego niedźwiedzia pliocenkiego (*Ursus wenzensis*, a new species of a small Pliocene bear.). — *Acta Geol. Pol.*, **3**, 2, 103-136, Warszawa.
- THENIUS, E. 1947a. *Ursavus ehrenbergi* aus dem Pont von Euboea (Griechenland). — *Sber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl.*, Abt. 1, **156**, 3/4, 225-250, Wien.
- 1947b. Bemerkungen über fossile Ursiden. — *Ibidem*, **156**, 3/4, 201-208.
- 1953. Zur Analyse des Gebisses des Eisbären *Ursus (Thalarctos) maritimus* Phipps 1774. — *Säugetierk. Mitt.*, **1**, 14-20, Stuttgart.
- 1958. Über einen Kleinbären aus den Pleistozän von Slavonien nebst Bemerkungen zur Phylognese der Plio-Pleistozänen Kleinbären. — *Acad. Sci. Art. Slov.*, Cl. IV: Hist. Nat., Dissert., 631-646, Ljubljana.
- 1959a. Ursidenphylogenie und Biostratigraphie. — *Ztschr. Säugetierk.*, **24**, 1/2, 78-84, Berlin.
- 1959b. Tertiär. II: Wirbeltierfaunen. 1-328, Stuttgart.
- VIRET, J. 1954. Le loess à banc durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. — *N. Arch. Mus. Hist. Nat.*, **4**, 37-46, Lyon.

- WEGNER, N. 1913. Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). — *Palaeontographica*, 60, 228-230, Stuttgart.
- WEITHOFER, K. A. 1898. Über die tertiären Landsäugetiere Italiens. — *Jb. K.K. Geol. Reichsanst.*, 39, 55-82, Wien.
- ZDANSKY, O. 1927. Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. — *Palaeont. Sinica*, C, 4, 4, 13-15, Peking.

ZBIGNIEW RYZIEWICZ

STUDIES ON PLIOCENE BEARS

Summary

Previous studies (Stach, 1953) on *Ursus wenzensis* Stach from bone breccia of Węże near Działoszyn were based on a scanty material (a crushed skull of a young individual and a few teeth). A further preparation of the breccia supplied a rich material consisting of an almost complete skull of an adult individual, a cranium, a dozen or so lower jaws with teeth and some scores of detached teeth.

Ursus boeckhi Schlosser from Barót-Köpec, described by Schlosser (1899), and another, more abundant material (two halves of upper jaws with a complete dentition, part of a lower jaw with molars and a few detached teeth) of this species, described by Maier v. Mayerfels (1928), were not exhaustively characterized. Consequently, both bears were, despite a difference in geological age, i. e. *U. wenzensis* Stach — Upper Pliocene, and *U. boeckhi* Schlosser — Middle Pliocene (Lower Levant), erroneously assigned (for instance, by Thenius, 1959) to the same species. The present writer's study of the remains of both bears has allowed him to show beyond doubt that these were two different species.

The following results were obtained by the studies of skulls of *U. wenzensis*, i.e. both the holotype described by Stach (1953) and a complete skull of the cotype, as well as by comparing them with the skulls of Recent bears *U. arctos* L. and *U. (Thalarchos) maritimus* Phipps.

The dimensions of the skull of *U. wenzensis* are contained within the range of variability of the skulls of *U. arctos*. The studies on the shape of the skull of *U. wenzensis* have shown that although it is somewhat similar to the skull of *U. arctos*, at the same time it also displays many differences. These differences are particularly great as compared with *U. (Thalarchos) maritimus*. In these comparisons, the present writer took into account not only an absolute magnitude of measurements, but also and primarily their ratio to the length of the cranium base (basion-prosthion).

In front (over M^1), the face in *U. wenzensis* is narrower than in *U. arctos*, but somewhat higher, whereas in the orbital and postorbital regions it is much the same in height but wider. The cranium is identical in width but lower. On the other hand, the profile of the skull is different from that in *U. arctos*, but similar to that in *U. etruscus* Cuv. As regards the proportions of the cranium to the face, the cranium in *U. wenzensis* is somewhat longer (54.9 mm) than in *U. arctos* (51.3 and 51.0 mm), but shorter than in *U. (Thalarctos) maritimus* (58.0 and 58.8), and the facial part in *U. wenzensis* is shorter (45.0) than in *U. arctos* (48.7 and 49.0), but longer than in *U. (Thalarctos) maritimus* (42.7 and 41.5). The palate of *U. wenzensis* is somewhat longer. The length of the P^4 — M^2 tooth row, as compared with the basal length of the skull is smaller (21.6) than in *U. arctos* (24.3 and 23.5), but larger than in *U. (Thalarctos) maritimus* (18.3 and 18.6). In *U. wenzensis*, the occipital surface is relatively smaller than in *U. arctos*, i.e. lower (24.5; in *U. arctos* 32.2 and 29.4) and narrower (spacing of processus mastoidei 45.8, of processus jugulares 31.9, and of condyli occipitales 20.5, in *U. arctos* respectively: 59.9 and 48.1; 38.8 and 33.5; 22.0 and 24.2).

Comparison of skulls of U. wenzensis, U. etruscus and U. arctos

The skull of *U. etruscus* is larger than averagely large skulls of Recent *U. arctos* (although it does not equal in size the skulls of subfossil individuals) and much larger than that of *U. wenzensis*. In shape, width and height its skull is more similar to that of *U. arctos* than that of *U. wenzensis*. On the other hand, the length of cranium (in relation to the total length of the skull, i.e. acrocranium-prosthion) in *U. etruscus* is somewhat larger (58.1) than in *U. arctos* (57.8 and 54.6) and almost identical with that of *U. wenzensis* (58.1 in cotype and 56.7 in holotype), whereas the face is somewhat shorter (48.0) than in *U. arctos* (48.3 and 52.9) and in *U. wenzensis* (50.5 and 47.8). In this respect, the skull of *U. etruscus* is more similar to that of *U. wenzensis* than that of *U. arctos*. Likewise, its profile is also more similar to that in *U. wenzensis*.

Dentition

The most characteristic teeth with best marked primitive features (or more or less specialized characters) were taken into account for the purposes of comparison. This allows one to ascertain an approximate level of their evolutionary development. Carnassial teeth P^4 and M_1 , as well as M^2 are such teeth. Characteristic are also the P^4/M^2 and M_1/M_2 ratios, as well as a percentage of length of individual teeth in the row of teeth, both upper and lower.

In P^4 , primitive characters are: 1) a relatively larger length of a carnassial tooth as compared with the length of this tooth in other species and as compared with other teeth, primarily with M^2 ; 2) a situation of deutercone in relation to para- and metacone; the situation of deutercone before an incision which separates these cusps, or in front of such incision is a primitive character, whereas a more posterior situation of deutercone is a specialized character; 3) a lack of accessory cusps.

In M^2 , shorter and wider teeth are more primitive.

In M_1 : 1) the most important is the development of metaconide, i.e. a metaconide in the form of a single small and pointed cone without accessory cusps is more primitive, whereas a laterally flattened metaconide with accessory cusps indicates specialization; 2) a tooth, whose talonid is less widened than trigonid, is more primitive.

In addition, a higher degree of primitivity is shown in all teeth by: 1) pointed, conical cusps without accessory cusps, and 2) corrugated enamel.

Comparison of dentition in U. wenzensis and in other bears (Tables 21-24)

1) In addition to a certain similarity to *U. wenzensis*, *U. boeckhi* Schlosser displays fundamental differences. The upper and lower canine teeth of *U. boeckhi* are much more powerful and flattened, whereas three crests on enamel, running from the apex, are distributed in a much the same way. All the three premolars (P^1 — P^3 and P_1 — P_3) occur in both species, but P^1 and P_1 are the largest (in *U. boeckhi* lower premolars are unknown). P^4 displays considerable differences. In *U. boeckhi* it is larger, i.e. relatively longer (26.0, as opposed to 23.6) and slightly wider (67.7 to 66.6). Deuterocone is situated before the incision separating para- from metaconid. In *U. wenzensis*, these proportions are not settled, but on the whole they are similar. In *U. boeckhi*, M^2 is shorter (41.7) and wider (64.8) and in *U. wenzensis* resp. 43.8 and 57.2. In *U. boeckhi*, M_1 has metaconide in the form of a single, small, pointed cone which looks as if it was mounted on the internal slope of protoconide and somewhat posteriorly of its apex, whereas in *U. wenzensis* metaconide is slightly larger, laterally flattened and has accessory cusps. In *U. boeckhi*, however, the tooth itself is posteriorly more strongly widened than in *U. wenzensis*, which represents a certain specialization. The P^4/M^2 index of length also differs in the species compared. In *U. boeckhi* it amounts to 62.4 and in *U. wenzensis* to 54.3; the M^2/M^1 index amounts in the former to 128.6 and in the latter to 134.7.

A certain regularity is observed in all bears, both fossil and Recent ones. The shortening of P^4 in the P^4 — M^2 tooth row is accompanied by the extension and narrowing of M^2 (Text-fig. 21, Table 20). This phenomenon makes up a certain trend in evolutionary changes which, in bears, are related with passing from predominant carnivorousness to omnivorousness with a steadily increasing predominance of herbivorousness. These changes probably occur in different species of bears in different time and to a varying extent.

2) *Ursus rusciniensis* Depéret: only its lower jaw with teeth are known. The most characteristic is M_1 whose metaconide occurs in the form of a single, small, conical cusp, similar to that in *U. boeckhi*. This indicates that *U. rusciniensis* has reached a similar evolutionary level as that of *U. boeckhi* and, therefore, is more primitive than *U. wenzensis*. This is in conformity with the time of occurrence. *U. rusciniensis*, the same as *U. boeckhi*, is a Middle Pliocene animal. In addition, in *U. rusciniensis* M_1 is wider (52.1) than in *U. wenzensis* (43.8), but not so strongly extended posteriorly ($52.1 - 45.8 = 6.3$; Table 23) as M_1 in *U. wenzensis* ($43.8 - 36.9 = 6.9$). The absolute length of teeth is larger and, as regards their length as a percentage, M_1 is shorter

(37.2 as compared with 38.6) and M_2 much longer (28.7 as compared with 25.4). The M_1/M_2 index is also larger (109.1 as compared with 107.3 in *U. wenzensis*).

3) *U. arvernensis* has, on the whole, both upper (P^4 , M^1 and M^2) and lower (M_1 , M_2 , M_3) teeth slightly longer, as expressed in absolute measurements, whereas their width is different: P^4 is slightly narrower (62.3 as compared with 66.6 in *U. wenzensis*), M^1 and M^2 are similar in width and lower teeth are wider ($M_1 = 51.3$ as compared with 43.8, and $M_2 = 81.7$ as compared with 75.8). M_1 , a lower carnassial tooth, has metaconide with an accessory cusp and, therefore, its level of evolution is similar to that in *U. wenzensis*. Talonid is slightly more extended (7.1 as compared with 6.9). The P^4/M^2 index is slightly lower (53.2 as compared to 54.3) and the M_1/M_2 index slightly higher (109.9 as compared with 107.3).

4) *U. etruscus* has both upper and lower teeth much more powerful. It is revealed by the percentage ratio of lengths that if P^4 is almost equal in length (23.8 as compared with 23.6), M^2 is much longer (45.0 as compared with 43.8) and the P^4/M^2 ratio amounts to 53.1 (in *U. wenzensis* 54.3). Lower teeth display similar ratios: M_1 is slightly shorter, M_2 almost identical in length and M_3 is longer. The M_1/M_2 ratio = 103.8. In *U. etruscus* M_1 has a metaconide consisting of two cusps and, therefore, its level of evolution is identical with that of *U. wenzensis* and *U. arvernensis*. The posterior extension of M_1 is much stronger (10.0 as compared with 6.9 in *U. wenzensis*). The remark occurs that *U. etruscus*, *U. arvernensis* and *U. wenzensis* make up a group of very similar bears which, however, belong to different species with different trends in their evolutionary variability.

5) *U. (Plionarctos) stehlini* Kretzoi has lower canine teeth smaller than those in *U. wenzensis*. Its P_4 is somewhat longer (11.3) and thicker (55.6), M_1 shorter (20.3) and wider (46.5) and the tooth itself is posteriorly much less extended (46.5-40.5 = 6.0). Metaconide has two cusps. The percentage ratio of length indicates a strongly specialized type with a much shorter M_1 (35.7), much longer M_3 (28.2) and the M_1/M_2 index amounting to 99. *U. (Plionarctos) stehlini* is at the same evolutionary level as *U. wenzensis*, but is much more specialized than the latter species.

6) Of all Recent bears, *U. (Helarctos) malayanus* Raffles is to the greatest extent similar in dentition to *U. wenzensis*. It is marked by powerful upper and lower canine teeth, equal to or even larger than those in *U. wenzensis*, but less flattened. All other teeth are much smaller (shorter), but wider. As regards the percentage ratio of length of particular teeth in the upper and lower row, they are very similar to the teeth of *U. wenzensis* (see table below), but more primitive.

The upper carnassial tooth has a deuterocone, which mostly is vestigial and, even

	<i>Ursus (Helarctos) malayanus</i>	<i>Ursus wenzensis</i>
P^4	23.3	23.6
M^2	43.1	43.8
M_1	38.6	38.6
M_2	36.8	36.0
M_3	24.5	25.4

if more strongly developed, it is situated opposite the incision, separating the para- from metacone, or slightly more anteriorly. As regards percentage, M_1 is identical in length, extends more strongly (8.9) than M_1 of *U. wenzensis* (6.9) and its metaconide consists of two almost identical cusps or, sometimes, may be also single. *U. (Helarctos) malayanus* displays several characters which are more archaic than those in *U. wenzensis* but, at the same time, it is more specialized than the latter species. These two species of bears are much more closely related to each other than to any other Recent bears.

Comparison of U. boeckhi with other species of bears

1) *U. ruscinensis* was probably much bigger than *U. boeckhi* as indicated by the length of the mandibulary tooth row (M_1 — M_2 in *U. ruscinensis* — 64.5, in *U. boeckhi* — 52.8). However, the percentage ratio of their length shows a less primitive character of their dentition, M_1 (37.2) and M_2 (34.1) being shorter and M_3 (28.7) much longer. On the other hand, the M_1/M_2 index is higher (109.1) than that in *U. wenzensis* (107.3). As compared with their length, all teeth are wider, except for M_3 which is narrower (70.3). The posterior extension of M_1 is much smaller (6.3) and the structure of metaconide, a small, single cusp, is similar. On the basis of these facts, we may assume that *U. ruscinensis* is at the same evolutionary level as *U. boeckhi*, but display a somewhat different trend in specialization. It is quite likely that both these species derive from a common ancestor which was *Ursavus brevirohinus* Hofmann.

2) Of two species of bears, *U. ruscinensis* and *U. pyrenaicus* described by Depéret (1890, 1892), the latter was considered by Thenius (1947, 1958) as identical with *U. boeckhi*. Erdbrink (1953) erroneously believed *U. boeckhi* to be a synonym of *U. ruscinensis*. The present writer inclines to agree with his view but only as regards the upper jaw dentition. The mandible did not belong to the same individual and, moreover, we may even doubt if it belong to the same species. The differences in the absolute size are probably contained within the range of the ontogenetic variability:

	<i>Ursus "pyrenaicus"</i> (accord. to Erdbrink, 1953)				<i>Ursus boeckhi</i> (Ob/2386)			
	P ⁴	M ¹	M ²	Σ	P ⁴	M ¹	M ²	Σ
Length	14.0	17.0	22.0	53.0	14.9	18.5	23.8	57.2
%	26.4	32.1	41.5	100	26.0	32.4	41.7	100

3) *U. arvernensis* differs from *U. wenzensis* in both its upper and lower dentition: its P⁴ being relatively much shorter (24.2) and M² much longer (45.4). M_1 has a metaconide consisting of two cusps like that in *U. etruscus*.

4) The present author does not agree with the view of Thenius (1947), who believed that the M_1 tooth, found in Liang-chia-ho (Shansi), belonged to the *U. sino-malayanus* species, erected by him, but agrees with Zdansky (1927) who determined this tooth as that of *U. cf. boeckhi*.

Comparison of skulls of U. wenzensis, U. etruscus and U. arctos

As results from this comparison, the skull of *U. etruscus* is much the same in size as those of large *U. arctos*, while the skull of *U. wenzensis* is much smaller. Although the face of *U. etruscus* is more similar to that of *U. arctos*, than to that of *U. wenzensis*, the percentage ratio of length of the cranium and the face (i.e. to the total length of the skull), as well as the profile of the skull in *U. etruscus* are, however, more similar to those in *U. wenzensis*.

Likewise, the ratio of the length of the P⁴—M² tooth row to the total length of the skull is also more similar to that in *U. wenzensis*, than to that in *U. arctos*. Although the absolute dimensions of the upper dentition in *U. etruscus* are larger (teeth are longer and wider), but the percentage size of individual teeth in the row, despite certain differences, differs to a smaller extent from those in *U. wenzensis*, than from those in *U. arctos*. This is also true of the M²/P⁴ index and of the lower teeth (Tables 21-24).

Because of these facts, the present writer believes that *U. etruscus* is more similar to *U. wenzensis* than to *U. arctos* both in the structure of the skull and in dentition, and should be placed in a similar stage of evolutionary changes. The differences displayed by these species are, however, sufficiently important as to prevent the identification of *U. etruscus* with *U. wenzensis*. On the other hand, these differences are smaller than those occurring between *U. wenzensis* and *U. boeckhi*.

ЗБИГНЕВ РЫЗЕВИЧ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПЛИОЦЕНОВЫХ МЕДВЕДЕЙ

Резюме

В настоящей работе представлено строение черепа *Ursus wenzensis* Stach и проведено его сравнение с черепами современных медведей: *U. arctos* L. и *U. (Thalarctos) martimus* Phipps и ископаемого *U. etruscus* Cuv. Отмечены сходство и различия на основании измерений и коэффициентов. Череп *U. wenzensis* имеет некоторое сходство с *U. etruscus* и *U. arctos*, однако череп *U. etruscus* более сходен с *U. arctos*.

В дальнейшем автором представлены описание морфологии и абсолютные размеры отдельных зубов *U. wenzensis* и *U. boeckhi* Schlosser, а также их относительная длина в ряду. При анализе строения зубной системы приняты во внимание, главным образом, верхние и нижние хищные зубы: в верхних хищных P⁴ расположение деутерокона по отношению к пара- и метакону в нижних

хищных зубах M_1 строение метаконида и степень расширения коронки в заднем направлении.

Автор сравнивает размеры зубной системы этих двух медведей с другими ископаемыми (*U. ruscinensis* Dep., *U. arvernensis* Cr. & J., *U. etruscus* Cuv., *U. (Plionarctos) stehlini* Kretzoi) и современными медведями (*U. (Helarctos) malayanus* Raffles, *U. (Thalarctos) maritimus* Phipps, *U. (Selenarctos) thibetanus* Cuv., *U. arctos* L.).

На основании проведенного анализа автор пришел к выводу, что *U. boeckhi* является представителем очень примитивных медведей, эволюционный уровень которого такой же, как у *U. ruscinensis*, особенно в отношении строения верхнего хищного зуба P^4 и метаконида в нижнем хищном зубе M_1 , который у этих двух видов является единичным бугорком. Разница в длине зубов также свидетельствует о том, что *U. ruscinensis* был более приспособлен к всеядности. Предполагается, что зубная система верхней челюсти *U. „pyrenaicus”* Dep. очень сходна с таковой у *U. boeckhi*, так что обе формы можно считать конспецифичными. Однако можно принять, что *U. wenzensis*, в отношении степени эволюционного развития, близок к *U. arvernensis* и *U. etruscus* (метаконид нижнего хищного зуба построен из главного и добавочных бугорков, M_1 тоже расширенный в заднем направлении), но это иные направления эволюции. То самое относится к *U. (Plionarctos) stehlini*. Среди современных медведей более тесную связь с *U. wenzensis* обнаруживает *U. (Helarctos) malayanus*, но это тоже иной тип специализации.

PLANSZE

Plansza I

Ursus wenzensis Stach

Czaszka widziana od dołu (MF 833/67/1, kotyp); ca. x. 0,5.





Plansza II

Ursus wenzensis Stach

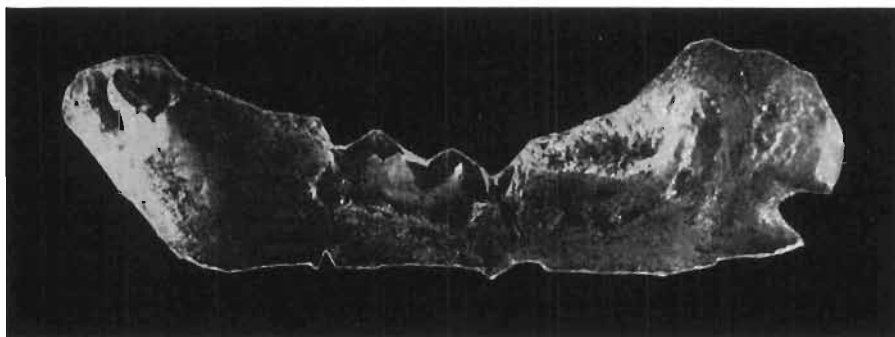
Czaszka widziana od góry (MF 833/67/1, kotyp); ca. x 0,5.

Plansza III

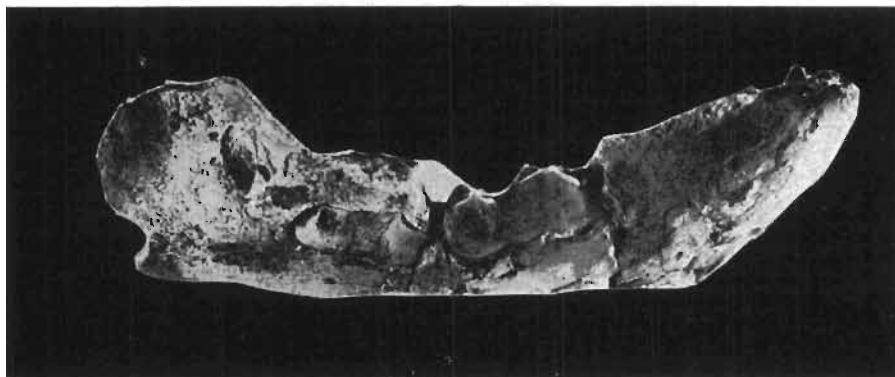
Ursus wenzensis Stach

Czaszka widziana z boku (MF 833/67/1, kotyp); ca. x 0,5.





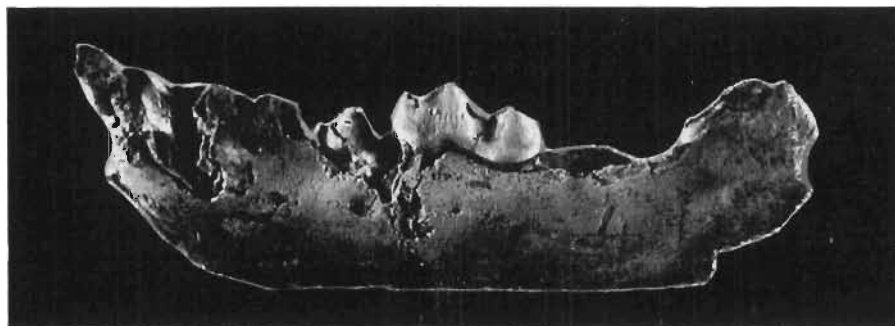
1



2



3



4

Plansa IV

Ursus wenzensis Stach

Fig. 1. Prawa żuchwa, od strony dopoliczkowej (MZ 47, juv.); ca. x 1.

Fig. 2. Prawa żuchwa, od strony dojęzykowej (MZ 47, juv.); ca. x 1.

Fig. 3. Lewa żuchwa, od strony dojęzykowej (MZ 30, juv.); ca. x 1.

Fig. 4. Lewa żuchwa, od strony dopoliczkowej (MZ 30, juv.); ca. x 1.

Plansza V

Ursus wenzensis Stach

- Fig. 1. Powierzchnia potyliczna czaszki (MF 833/67/1, kotyp); ca. x 0,5.
Fig. 2. Łamacz górny P⁴, od strony dojęzykowej (MZ 7); ca. x 2.
Fig. 3. Łamacz górny P⁴, od góry (MZ 7); ca. x 2.
Fig. 4. M¹ od strony dojęzykowej (MZ 14); ca. x 1,7.
Fig. 5. M¹ od góry (MZ 14); ca. x 1,7.
Fig. 6. P₄ od strony dojęzykowej (MZ 26); ca. x 2,5.



1



2



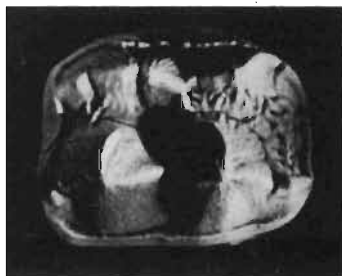
4



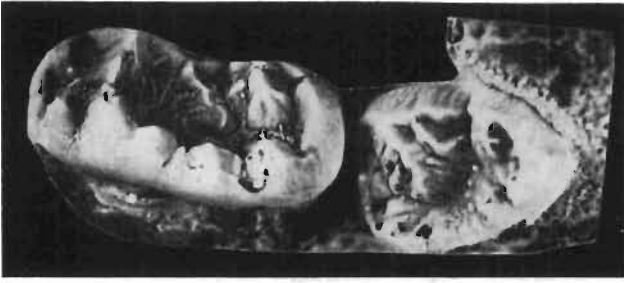
3



6



5



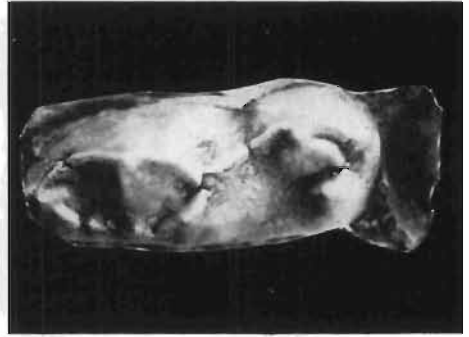
1



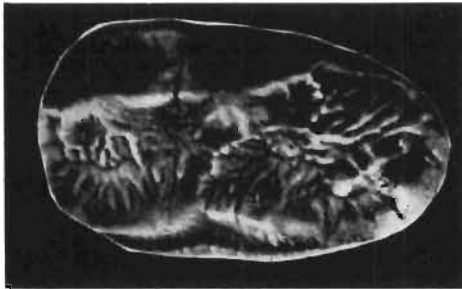
4



2



3



5



6

Plansza VI

Ursus wenzensis Stach

- Fig. 1. M_2 i M_3 od strony dojęzykowej (MZ 21); ca. x 2.
Fig. 2. Łamacz dolny M_1 , od strony dojęzykowej (MZ 25); ca. x 2.
Fig. 3. Łamacz dolny M_1 , od góry (MZ 25); ca. x 2.
Fig. 4. P_4 od strony dojęzykowej (MZ 19); ca. x 2,5.
Fig. 5. M^2 od góry (MZ 16); ca. x 2.
Fig. 6. M^2 od góry (MF 1); ca. x 2.