

ZUR FRAGE DER SCHÄDELHALTUNG DES HÖHLENBÄREN.

Von

HANS BÜRGEL

(Wien).

Mit 2 Textfiguren und Tafel II und III.

Obwohl uns kaum ein fossiles Tier so in allen Einzelheiten bekannt ist wie der Höhlenbär (*Ursus spelaeus* ROSENM.), war man sich dennoch bis vor kurzem über die Frage seiner Schädelhaltung nicht vollends im klaren. Daß die Haltung des Schädels beim Höhlenbären tatsächlich ein Problem darstellte, also nicht analog der des rezenten Braunbären angenommen werden durfte, erhellt aus einigen Bemerkungen in der Literatur, in welchen mehrfach der Gedanke ausgesprochen wurde, daß der erwachsene Höhlenbär den Schädel gesenkter trug als sein lebender Verwandter. Schon 1924 wurde K. EHRENBURG auf Grund seiner Untersuchungen über die Hinterhauptregion des Höhlenbären zu dieser Annahme genötigt¹⁾. Dieser fand nämlich an den Hinterhauptkondylen juveniler Höhlenbären Epiphysenflächen und Epiphysen, welche Bildung er mit O. ABEL so erklärt, „daß sie vielleicht mit einer Änderung der Schädelhaltung in Verbindung zu bringen sei in der Art, daß der Schädel nach dem zweiten Lebensjahr zufolge seines größeren Gewichtes gesenkter getragen wurde“.

Anläßlich der Untersuchung der Halswirbel von Höhlenbären aus belgischen Höhlen sprach derselbe Autor abermals diese Vermutung aus²⁾).

¹⁾ K. EHRENBURG, Über die Entwicklung der Hinterhauptregion beim Höhlenbären. Spel. Jahrbuch. 5/6, Wien 1924/25;

derselbe, Über Epiphysenbildungen auf den Hinterhauptkondylen fossiler und rezenter Bären. Pal. Hung., II, 3, 1924/25, Budapest 1927.

²⁾ K. EHRENBURG, Die pliozänen Bären Belgiens. Bull. du Mus. royal d'Hist. nat. de Belgique, VII, 3, Brüssel 1931.

Meine eingehende Beschäftigung mit der Morphologie und Mechanik der Wirbelsäule des Höhlenbären war es auch, welche mich dazu führte, zur Frage der Schädelhaltung des Höhlenbären Stellung zu nehmen³⁾. Vergleicht man nämlich die Wirbel des Höhlenbären mit denen des Braunbären, so findet man bei den meisten Wirbeln beider Formen keinen durchgreifenden Unterschied, obwohl solche von vornherein aus verschiedenen Gründen eigentlich zu erwarten wären. Von dieser Übereinstimmung der Wirbel des Höhlenbären mit denen des Braunbären bilden nur die Halswirbel, und von diesen besonders die beiden ersten, eine Ausnahme.

Wenn auch nicht immer, so bestehen doch meist zwischen den atypischen Halswirbeln des Höhlenbären und denen des Braunbären recht deutliche Unterschiede, die letzten Endes nur mit einer verschiedenen Kopfhaltung beider Formen erklärt werden können.

Um die Atlanten des Höhlenbären und des Braunbären zu unterscheiden, hat uns K. EHRENBURG eine recht gute und leicht anwendbare Methode gegeben (2, S. 4):

„Setzt man Atlanten vom Braun- und Höhlenbären mit der Vorderfläche, das heißt mit den occipitalwärts gerichteten Rändern auf eine Tischplatte, so bleiben die Braunbärenatlanten fast immer in dieser Stellung, und zwar fast senkrecht, nur wenig nach hinten geneigt stehen, während die Höhlenbärenatlanten zumeist nach hinten umfallen. Versucht man hingegen diese Atlanten nur mit den oberen Vorderrändern auf eine Tischplatte zu setzen, so verharren in der Regel nur die Höhlenbärenatlanten in dieser Stellung, wobei sie sich von der Senkrechten etwas stärker nach vorne neigen als die Braunbärenatlanten im obigen Falle nach hinten, während die Braunbärenatlanten, in eine derartige Stellung gebracht, gewöhnlich nach vorne umkippen. Wie man sich leicht überzeugen kann, hängt dies damit zusammen, daß beim Braunbären der untere Occipitalrand des Atlas fast gleichweit nach vorne reicht wie der obere, während beim Höhlenbären der obere Occipitalrand im allgemeinen stärker über dem unteren ‚vorspringt‘. Diese Feststellung

³⁾ Für die Ermöglichung dieser Arbeit durch Überlassung des erforderlichen Materials und deren rege Förderung spreche ich meinen hochverehrten Lehrern Sr. Magnificenz Rektor Prof. Dr. O. ABEL, Herrn Prof. Dr. K. EHRENBURG sowie allen jenen Herren, die sonst meine Arbeit unterstützt haben, meinen aufrichtigsten Dank aus.

gelegentlich der Studien in Belgien habe ich seither an Mixnitzer Material und an Wiener Braunbären überprüft und bestätigt gefunden.“

Dieses verschiedene Standvermögen arctoider und spelaeoider Atlanten ist der sinnfällige Ausdruck eines ganzen Komplexes von Merkmalen, in denen sich die Atlanten der beiden Arten unterscheiden. Mehrere solcher Merkmale sehen wir, wenn wir die Wirbel in der Seitenansicht betrachten (Tafel II, a). Während der Kranialrand des Atlas bei *Ursus arctos* stark geschwungen verläuft, bildet der von *U. spelaeus* eine viel einförmigere Linie, welche von vorne-oben nach hinten-unten zieht. Der Winkel, den die vordere Begrenzungslinie des Atlas mit der ventralen in der Seitenansicht einschließt, beträgt bei den abgebildeten Stücken von *U. arctos* 107° , von *U. spelaeus* 117° ; es ergibt sich also hier eine Differenz von 10° . Verfolgt man die Umgrenzungslinie der beiden Wirbel weiter, so fällt ferner die starke Entwicklung des Atlasdorns (Proc. dorsalis atlantis) bei *U. spelaeus* auf. Selbst bei sehr kräftigen Braunbären ist der Atlasdorn nur als recht undeutliches, kranial vorspringendes Höckerchen entwickelt, während er beim Höhlenbären in den allermeisten Fällen als großer dorso-kranial gerichteter Hügel ausgebildet ist. Ein anderes Merkmal, das man allerdings bei seitlicher Ansicht nicht gut bemerken kann, ist die Lage der kaudalen Gelenkflächen. Bei *U. arctos* stehen sie, wenn der Atlas auf seiner ventralen Spange aufruhet, fast genau senkrecht, bei *U. spelaeus* hingegen sind sie bei gleicher Atlasstellung ganz schwach nach oben (dorsalwärts) gerichtet. Ein weiterer Unterschied liegt in der Stellung der Querfortsätze (Atlasflügel). Auf der Abbildung (Tafel II, a) sieht man sehr deutlich, daß der Flügel bei *U. arctos* weit stärker ventralwärts verläuft als bei *U. spelaeus*. Dieser Unterschied tritt noch deutlicher in Erscheinung, wenn man die Atlanten mit ihrer Ventralfläche auf einer Tischplatte liegend betrachtet; bei den meisten Braunbären ruhen dann die Flügelränder auf der Tischfläche auf, während sie beim Höhlenbären stets über der Tischfläche erhoben sind, also mehr horizontal vom zentralen Teil des Atlas abstehen.

Ebenso bestehen Unterschiede zwischen Braun- und Höhlenbär im Epistropheus, und zwar besonders in der Form des Dornfortsatzes (Tafel II, b). Obwohl diese beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist, kann man doch sehr deutlich zwei verschiedene

Typen unterscheiden: Bei dem einen, den man mit Recht den arctoiden nennen kann, hat der Dornfortsatz beträchtliche sagittale Ausdehnung, so daß sein vorderes Ende über der Spitze des Dens zu liegen kommt, während der kaudale Teil nach hinten zu den Wirbelkörper weit überragt; die dorsale Kante ist leicht konvex gekrümmt und verleiht dem Processus spinosus die Form eines Beiles. Beim spelaeoiden Typus hingegen erstreckt sich der Dornfortsatz weit weniger in die Länge als in die Höhe; die kraniale Spitze liegt über der Wurzel des Zahnfortsatzes, auch der kaudale Teil ragt meist nach hinten zu weniger über den Corpus hinaus; dafür ist der Dornfortsatz bedeutend höher, die dorsale Kante zieht in den allermeisten Fällen gerade von vorne-unten nach hinten-oben. Durch diese Art der Ausbildung gewinnt der Dorn des Höhlenbärenepistropheus mehr die Form eines Dreieckes, im Gegensatz zur Beilform beim Braunbären.

Obwohl nun diese Merkmale bei den einzelnen Individuen beider Arten in stärkerem oder geringerem Grade ausgebildet sein können, scheint ihre Schwankungsbreite dennoch so eingeschränkt zu sein, daß sich — in der Regel wenigstens — eine genaue Trennungslinie zwischen Arctos- und Spelaeusformen des Atlas und besonders des Epistropheus ziehen läßt. Wir haben es also hier mit relativ konstanten Artmerkmalen zu tun.

Da nach den Untersuchungen K. EHRENBURG's der Höhlenbärenstamm als ein Zweig der Arctos-Gruppe, der sich im Plistozän in seiner Entwicklung von dieser entfernte, zu betrachten ist⁴⁾, muß man sich die Frage vorlegen, wie sich die Formen der beiden ersten Halswirbel des Höhlenbären von denen des Braunbären ableiten lassen, und was wohl die Ursache dieser Differenzierungen sein mag.

Als ich oben die Atlanten des Höhlen- und des Braunbären verglich, habe ich beide so aufgestellt, daß sie auf ihrer Ventralfläche ruhten. Damit habe ich den Ventralbogen als Relationsbasis genommen und es ergeben sich bei dieser Annahme folgende Unterschiede von *U. spelaeus* gegenüber *U. arctos*:

1. eine starke Richtungsänderung der kranialen Gelenkflächen ventralwärts;

⁴⁾ K. EHRENBURG, Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Plistozän. Pal. Zeitschr. 11, Berlin 1929, S. 68 ff.

2. eine schwache Richtungsänderung der kaudalen Gelenkflächen dorsalwärts;
3. eine Drehung der Atlasflügel derart, daß die kaudale Kante und damit der distale Teil höher zu liegen kommen;
4. weit stärkere Ausbildung des Proc. dors. atlantis.

Nun ist es aber eine Frage, ob man, sobald man die Art der Umformung des Atlas untersuchen will, diese Vergleichsbasis beibehalten darf, denn als solche hat wohl jener Teil des Atlas zu gelten, welcher im Laufe der Umformungen von diesen nicht oder nur wenig berührt wurde. Deshalb darf man den Atlas nicht gesondert betrachten, sondern muß auch die an ihn grenzenden Skeletteile ins Auge fassen. Nimmt man an, daß die Lage des Atlas innerhalb seiner Umgebung konstant blieb, so folgt aus der Änderung der Stellung der kaudalen Gelenkflächen, daß dann auch in den kranialen Gelenkflächen des Epistropheus Änderungen auftreten müßten, da bei ihm kein Grund zur Annahme einer geänderten Stellung gegenüber C_3 vorliegt. Untersucht man aber daraufhin die kranialen Gelenkflächen des Epistropheus, so findet man sie im wesentlichen ebenso geformt wie bei *U. arctos*, woraus folgt, daß auch die kaudalen Gelenkflächen des Atlas keine Lageänderung bezüglich des Epistropheus erfahren haben können, sondern nur gegenüber anderen Teilen des Atlas. Somit müssen die übrigen Atlasteile eine Lageänderung gegenüber ihrer Umgebung erfahren haben. Die konstante Vergleichsbasis bildet somit nicht die ventrale Atlasspange, sondern die kaudale Gelenkfläche.

Bei deren gleicher Einstellung zeigen die Atlanten von *U. arctos* und *U. spelaeus* nunmehr folgendes Bild: Die Flügelstellung ist bedeutend ähnlicher, fast gleich geworden; auch bei *U. spelaeus* richten sich nun die Proc. transversi stark abwärts. Das Auffallende am Atlas des Höhlenbären ist jetzt die etwas schräge Lage des Neuralkanales zur Horizontalen. Dabei liegt der dorsale Bogen nicht wie beim Braunbären über der ventralen Spange, sondern ist so wie vorhin, wenn auch ein wenig schwächer, kranialwärts vorgeschoben. Auch bei dieser Stellung blicken die Gelenkflächen ziemlich stark ventralwärts und nicht genau nach vorne wie bei *U. arctos*. Es müssen also zweifellos Änderungen in der Stellung des Atlas zum Hinterhaupt erfolgt sein, und zwar muß

der Winkel, den die Halswirbelsäule mit dem Schädel einschließt, beim Höhlenbären kleiner sein als beim Braunbären.

Diese Tatsache tritt deutlich in Erscheinung, wenn man die Schädel und die ersten Halswirbel von *U. arctos* und *U. spelaeus* zusammenstellt, wobei die Gelenke zwischen Hinterhaupt, Atlas und Epistropheus in beiden Fällen gleiche Stellung einnehmen müssen (Tafel III, a und b).

Man hat hier zweierlei Lageänderungen bezüglich der Achse der Halswirbelsäule zu unterscheiden:

1. Eine dorsal gerichtete des Atlas,
2. eine ventral gerichtete des Schädels.

Die Messungen der dabei auftretenden Winkeldifferenzen ergaben folgende Werte (vgl. Tafel III, a und b):

	<i>Ursus arctos</i>	<i>Ursus spelaeus</i>
Innenwinkel zwischen Atlas und Frankf.		
Horizontale	156°	118°
Außenwinkel zwischen Halswirbelsäule		
und Frankf. Horizontale	11°	40°
Außenwinkel zwischen Atlas und Hals-		
wirbelsäule	13°	22°
	180°	180°

Nach dieser Messung dürfte sich der Atlas beim Höhlenbären in dorsaler Richtung um ungefähr 10° zur Achse der Halswirbelsäule, der Schädel in ventraler Richtung um ungefähr 30° gedreht haben. Diese Veränderungen werden am deutlichsten im Atlanto-Occipitalgelenk, da sich dort beide Verschiebungen summieren und somit einen Winkelunterschied von ungefähr 40° ergeben.

Mithin ergibt sich die Gewißheit, daß beim Höhlenbären in der relativen Lage zwischen Schädel und Hals Änderungen gegenüber dem arctoiden Vorstadium erfolgt sein müssen. Diese können auf zweierlei Ursachen zurückgeführt werden, je nachdem, welchen Skeletteil (Schädel oder Halswirbelsäule) man als konstant betrachten will. Einerseits wäre es denkbar, daß die Halswirbelsäule ihre Form beibehielt, während sich der Schädel im Hinterhauptgelenk stärker abwärts drehe; andererseits könnte man auch annehmen, daß die Schädelhaltung beim Höhlenbären dieselbe war wie beim Braunbären, daß sich hingegen die Halswirbelsäule stärker aufrichtete. Keine der Möglichkeiten ist ganz von der Hand zu

weisen, deshalb jede einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Und ebenso muß auch erwogen werden, ob nicht beide, Schädel und Wirbelsäule, ihre Haltung geändert haben.

Bei der Untersuchung der übrigen Teile der Wirbelsäule des Höhlenbären zeigte es sich, daß es recht schwer ist, Krümmungsänderungen in der Wirbelsäule festzustellen. Die Ursache hiefür mag darin liegen, daß sich derartige Umgestaltungen nicht bloß auf die Wirbel, sondern auch auf die Intervertebralscheiben auswirken müßten; denn Form und Größe der Bandscheiben sind sehr wesentliche Faktoren für die Form der Wirbelsäule. Ja, aus den Untersuchungen, die beim Menschen hierüber angestellt wurden, geht hervor, daß diese neben den Bändern für die verschiedenen Krümmungen der Wirbelsäule von größter Bedeutung sind⁵⁾. Somit entfielen beim Höhlenbären mindestens die Hälfte der durch verschiedene Krümmungen bewirkten Änderungen in der Wirbelsäule auf die Bandscheiben, die naturgemäß bei fossilen Tieren ganz unserer Beurteilung entzogen sind. Und derjenige Teil der Änderungen, welcher die Form der Wirbel betreffe, müßte sich überdies noch auf eine Reihe von Wirbeln aufgeteilt haben, so daß eine schließliche Änderung der Form des einzelnen Wirbels so klein würde, daß sie unter die Grenze der gewöhnlichen Schwankungsbreite fallen müßte. Besonders in der Halswirbelsäule, wo die Zwischenwirbelknorpel große Dicke aufweisen und mithin die Form der Wirbelsäule stark beeinflussen, ist es kaum möglich, eine tatsächlich stattgefundene Formänderung nachzuweisen. Man könnte allerdings aus der Tatsache, daß in den Hals- und vorderen Brustwirbeln keine Anhaltspunkte für die Annahme einer Änderung der Krümmung der Halswirbelsäule vorliegen, direkt auf das Fehlen einer solchen und somit auf eine andere Schädelhaltung schließen. So berechtigt ein derartiger Schluß auch scheinen möge, ist hier dennoch höchste Vorsicht geboten. Auch die Verkürzung der Hinterextremitäten machte Differenzen in der Wirbelsäule des Höhlenbären gegenüber der des Braunbären sehr wahrscheinlich, dennoch sind solche nicht feststellbar. Und so könnte sich auch eine Änderung in der Gesamtform der Halswirbelsäule in der Form der einzelnen Wirbel weniger ausprägen als man erwarten sollte.

⁵⁾ A. FICK, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Jena 1904.

Um nun ein sicheres Kriterium für die Beurteilung der Schädelhaltung des Höhlenbären zu gewinnen, regte bereits 1924 Dr. TROLL an, das innere Ohr des Höhlenbären zu untersuchen, da die Lage des lateralen Bogenganges einen Schluß auf die Schädelhaltung zulasse⁶⁾).

In der Arbeit LEBEDKIN's finden wir über die Lage des *Canalis semicircularis lateralis* im Raume folgende Hauptsätze⁷⁾ (S. 452 ff.):

Die Bogengänge werden so geordnet, daß bei der für das gegebene Tier typischen Lage des Kopfes die Bogengänge in bezug auf die senkrechte Richtung in streng bestimmten Ebenen liegen. Nämlich: der laterale liegt in horizontaler Ebene, *Canalis semicircularis anterior* und *posterior* liegen in vertikalen Ebenen, was als typisch für den Menschen gilt. Bei räumlicher Einstellung des Schädels in derjenigen Lage wie er beim lebenden Tier gewöhnlich gelagert ist, liegt tatsächlich der laterale Bogengang in horizontaler Ebene. “

„Obgleich meine Beobachtungen nur eine geringe Zahl von Formen umfassen (Mensch, Hund, Maulwurf, Pferd, Kuh, Schwein, Kaninchen, *Maccacus*, *Phocaena*) halte ich mich dennoch für berechtigt die Behauptung aufzustellen, daß in der Reihe der Säuger (vielleicht auch aller Wirbeltiere) die Lage der Bogengänge von der typischen Lage des Kopfes des gegebenen Tieres abhängig ist und durch die Schwerkraft reguliert wird, so daß bei gewöhnlicher Kopflage des Tieres der laterale Bogengang immer in horizontaler Richtung (Ebene) liegt.“

So wertvoll diese Erkenntnis für die Rekonstruktion fossiler Tiere wäre, so bestechend die Ausführungen LEBEDKIN's auch scheinen mögen, kann ich mich eines gewissen Zweifels an deren Richtigkeit doch nicht erwehren. Denn gerade bei der bestbekannten Säugetierform, beim Menschen, stehen die Ergebnisse LEBEDKIN's in Widerspruch zu denen zahlreicher anderer Autoren. Während LEBEDKIN in der oben zitierten Stelle behauptet, daß der laterale Bogengang auch beim Menschen in einer horizontalen Ebene liegt,

⁶⁾ Siehe Diskussionsbemerkungen zu K. EHRENBURG. Über die Verknöcherung der Hinterhauptregion beim Mixnitzer Höhlenbären. Verh. Zool.-Botan. Gesellsch. Wien, 74—75, 1924/25, S. (37).

⁷⁾ LEBEDKIN, Über die Lage des *Canalis semicircularis* bei Säugern. Anatomischer Anzeiger, 58, 1924.

schreibt T. SATO⁸⁾ (S. 180): „Sie“ (die Ebene des lateralen Bogenganges) „schnitt die Horizontale in drei untersuchten Fällen in einem nach hinten und unten offenen Winkel von 25° (einmal rechts) und 23° (zweimal rechts und links)“

Derselbe Autor sagt über den gesamten Bogenapparat an anderer Stelle⁹⁾ (S. 152 f.)

- „a) Die Neigungswinkel der Bogengangflächen zueinander zeigen in allen Altersstufen individuelle Verschiedenheiten.
- b) Die individuellen Verschiedenheiten sind am geringsten am Winkel zwischen den Flächen des frontalen und horizontalen Bogenganges (um 9—13°), viel größer an den beiden anderen Winkeln (um 5—32° bzw. um 7—33°).
- c) Die individuellen Verschiedenheiten an allen drei Winkeln sind beim Erwachsenen größer als beim Fötus und beim Neugeborenen.
- d) Der Neigungswinkel der Bogengangflächen zueinander ist im Durchschnitt
- α) etwas kleiner als ein rechter zwischen dem frontalen und dem horizontalen,
- β) fast gleich einem rechten zwischen dem frontalen und dem sagittalen,
- γ) etwas größer als ein rechter zwischen dem sagittalen und dem horizontalen Bogengang.“

Somit kann die Behauptung LEBEDKIN's, „Canalis semicircularis anterior und posterior liegen in vertikalen Ebenen“, auch nur annähernd richtig sein. Leider konnte ich in den ganz ausgezeichneten Arbeiten H. M. de BURLET's und I. I. I. KOSTER's, soweit sie mir zur Verfügung standen, keine genauen Angaben bezüglich der Lage der Bogengangsebenen zur Horizontalen finden. Die Arbeit dieser Autoren über die Lage der Bogengänge und Maculae acusticae im Kaninchenschädel⁹⁾ enthält wohl die genauesten Messungen, die in dieser Hinsicht je gemacht wurden. Aus dem Text und der Tabelle⁹⁾ (S. 87 f.) der erwähnten Arbeit geht nun folgendes hervor:

⁸⁾ TOSHIO SATO, Richtung und Benennung der Bogengänge des menschlichen Labyrinths. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, 44, 1903.

⁹⁾ H. M. de BURLET und I. I. I. KOSTER, Zur Bestimmung des Standes der Bogengänge und der maculae acusticae im Kaninchenschädel, Archiv für Anatomie, 1916.

1. Die lateralen Bogengänge (Horizontalflächen) liegen annähernd in einer Ebene;
2. die vertikalen Bogengänge (*Canalis semicircularis anterior* und *posterior*) stehen annähernd senkrecht auf den lateralen;
3. die vertikalen Bogengänge einer Seite bilden einen ungefähr rechten Winkel;
4. die vertikalen Bogengänge stehen annähernd senkrecht auf die Horizontalebene.

Weiters ist aus dieser Tabelle indirekt auf die Beziehung des lateralen Bogenganges zur Schädelhaltung zu schließen. Stellt man nämlich einen Kaninchenschädel so auf, daß dessen Schädelbasislinie mit der Horizontalen einen Winkel von ungefähr $1-15^{\circ}$ (individuelle Schwankungen) einschließt, so müssen nach diesen Messungen die lateralen Bogengänge parallel zur Horizontalebene liegen. Diese Lage des Schädels entspricht aber auch ungefähr der gewöhnlichen Schädelhaltung des Kaninchens, was mithin die Behauptung LEBEDKIN's, daß die lateralen Bogengänge parallel zur Horizontalebene liegen, bestätigen würde.

Es scheint mir mithin, daß in manchen Fällen der laterale Bogengang horizontal liegt, doch glaube ich nicht, daß dies immer der Fall sein muß. Die Angabe LEBEDKIN's, daß die Lage der Bogengänge unabhängig von ihrer Umgebung durch die Schwerkraft bestimmt wird, würde schließlich genügen, eine verschiedene Schädelhaltung bei Höhlen- und Braunbär durch eventuell vorhandene Unterschiede in der Lage der Bogengänge zu beweisen, ohne daß deshalb die Frage der wirklichen Schädelhaltung beider Formen diskutiert würde.

Jedenfalls schien es in Anbetracht der vorläufigen Unsicherheit derartiger Untersuchungen nicht ratsam, wertvolles Fossilmaterial zu opfern, da es mir außerdem auch nicht möglich war, exakte Untersuchungsmethoden anzuwenden. Ich beschränkte mich deshalb darauf, drei Schädel rezenter Bären (2 Braunbären und 1 Eisbär) mit einem ganzen Schädel und einer Reihe von Schädelbruchstücken des Höhlenbären zu vergleichen. Ich ging so vor, daß ich an diesem Material teils alle, teils nur die lateralen Bogengänge auspräparierte und die Schädel bzw. Schädelfragmente so aufstellte, daß der laterale Bogengang horizontal lag. Dabei zeigte sich folgendes: Die Schädel von vier erwachsenen Bären (2 Braunbären,

1 Eisbär, 1 Höhlenbär) schieden sich bezüglich der Haltung deutlich in zwei Gruppen: einerseits *Ursus arctos I* und *Ursus maritimus* mit geringerem, anderseits *Ursus arctos II* und *Ursus spelaeus* mit größerem Neigungswinkel (Fig. 1).

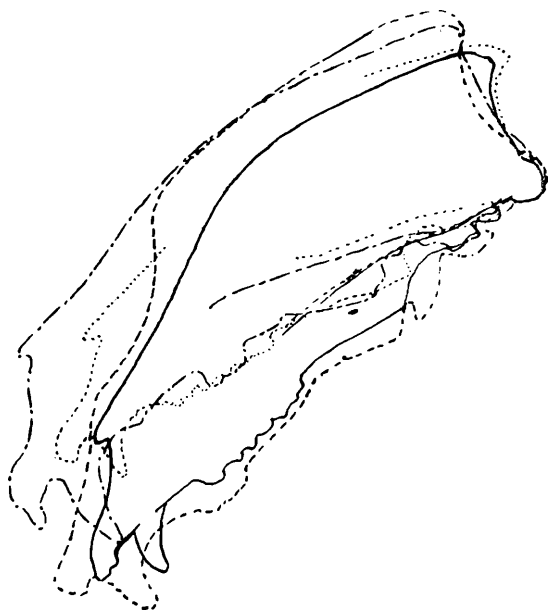


Fig. 1. Einstellung von vier Bärenschädeln nach der Lage des Canalis semicircularis lateralis.

— · — · — · —	<i>Ursus arctos I</i>	—————	<i>Ursus arctos II</i>
— · — · — · —	<i>Ursus maritimus</i>	—————	<i>Ursus spelaeus</i>

Die mit dem ganzen Höhlenbärenschädel verglichenen Schädelfragmente von Höhlenbären zeigten — von geringen Abweichungen abgesehen — die starke Neigung des ganzen Schädels. Die Tatsache aber, daß in diesen wenigen untersuchten Fällen ein Braunbärenschädel mit dem eines Eisbären, anderseits ein solcher mit dem eines Höhlenbären fast übereinstimmt, zeigt deutlich, daß, soferne man die Bogengangstellung als Beweis für die Schädelhaltung gelten läßt, von strengen Arteigentümlichkeiten wahrscheinlich nicht gesprochen werden kann. Es ist ja auch nur natürlich, daß die typische Schädelhaltung — soweit von einer solchen überhaupt gesprochen werden kann — ein rein individuelles Merkmal darstellt, und erst die Zusammenfassung aller Individuen einer Art ergibt ein gewisses Durchschnittsmaß der Schädelneigung, das jedoch nicht

bei allen Individuen derselben Art realisiert sein muß. Nur Untersuchungen an sehr zahlreichen Schädeln können uns über die innerhalb einer Art häufigste Schädelhaltung, über die Zahl der davon abweichenden Formen, über die Variationsbreite und den Grad der Überschneidung zwischen mehreren Arten Aufschluß geben.

Ich bin überzeugt, daß im Laufe solcher Untersuchungen auch Höhlenbärenschädel auftreten werden, welche nicht die starke Neigung obigen Schädels zeigen, sondern geringere, die ganz in den Rahmen der für *U. arctos* typischen Haltung fällt. Denn es treten mitunter auch Höhlenbärenatlanten auf, welche nicht die für *U. spelaeus* typische Form (z. B. den schrägen Verlauf der kranialen Kontur) zeigen, aber zweifellos einem Höhlenbären zugeschrieben werden müssen. So weicht auch der in Fig. 1 abgebildete Höhlenbärenschädel in seiner Haltung bedeutend weniger von den Braunbärenschädeln ab, als z. B. der auf Tafel III, b, abgebildete. Diese Tatsache, daß einerseits Braunbären spelaeusartige Merkmale, anderseits Höhlenbären arctosartige trugen, zeigte sich auch in anderen Eigenschaften der Bären und nötigte zur Aufstellung der Begriffe der arctoiden und spelaeoiden Typen. Ich möchte diese Begriffe hier ebenfalls anwenden, und zwar derart, daß ich die stärkere Schädelneigung dem spelaeoiden, die geringere dem arctoiden Typus zurechne.

Wenn auch die Untersuchung der Lage der Bogengänge vorläufig kein ganz eindeutiges Ergebnis zeitigte, kann man doch sagen, daß auch dieses für die Annahme einer steileren Schädelhaltung beim Höhlenbären spricht. Wir sehen, daß mit dem Fortschreiten unserer Kenntnisse von den anatomischen Eigenheiten des Höhlenbären sich auch die Argumente, welche für jene Schädelhaltung sprechen, häufen. Ich will versuchen, darzulegen, inwiefern auch die Form der atypischen Halswirbel als Argument hiefür betrachtet werden darf. Denn meiner Ansicht nach kann deren Form nur durch eine andere Schädelhaltung erklärt werden. Ich glaube dies am deutlichsten zu machen, wenn ich versuche, den Gang der Umwandlung jener Wirbel von der arctoiden in die spelaeoide Form zu rekonstruieren.

Wir können annehmen, daß vor der spelaeoiden Umformung des Atlas und Epistropheus in den Spannungen der das Kopfgelenk umgebenden Muskulatur ein gewisser Gleichgewichtszustand

herrschte. Die Zunahme des Kopfgewichtes in der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Höhlenbären führte zu einer Störung dieses Gleichgewichtes. Die verstärkte Tendenz des Kopfes, abwärts zu sinken, bewirkte eine Zunahme der Spannungen der dorsalen Hinterhauptmuskulatur, während in der ventral der Wirbelsäule gelegenen eine gewisse Erschlaffung eintrat. Als Reaktion auf die erhöhte Spannung in den dorsalen Partien erfolgte deren Verstärkung, die ihrerseits wieder eine Vergrößerung der Ursprungsflächen an den Wirbeln zur Folge hatte. Für die langen Hinter-

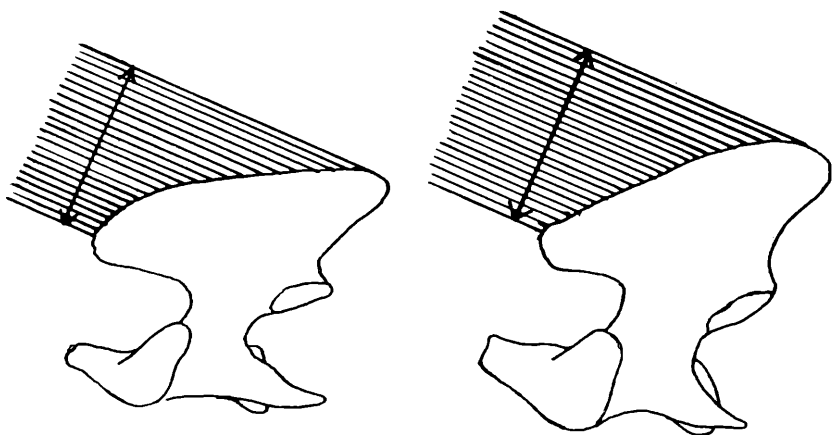


Fig. 2. Schema des Ursprunges der Mm. rectus major et medius am Axisdorn bei *U. arctos* (links) und *U. spelaeus* (rechts). Es zeigt, daß die Neigung der Dorsalkante des Axisdorns und der Querschnitt der bezeichneten Muskel in funktionellem Zusammenhang stehen, so zwar, daß eine Zunahme des Querschnittes jener Muskel einen steileren Verlauf jener Kante erfordert.

hauptmuskeln, die ihren Ursprung von mehreren Wirbeln nahmen, ist es schwer, eine stattgefundene Vergrößerung ihres Querschnittes und ihrer Ursprungsflächen nachzuweisen, weil sich ihre Vergrößerung auf mehrere Wirbeln verteilen mußte und sich dadurch am einzelnen Wirbel nicht in genügender Weise ausprägen konnte. Um so sicherer können wir eine Verstärkung der kurzen dorsalen Hinterhauptmuskeln nachweisen. Die sehr beträchtliche Vergrößerung des Processus spinosus atlantis beim Höhlenbären gegenüber dem *Arctostypus* beweist uns eine weit stärkere Entwicklung des Musculus rectus capitis minor. Die Form des spelaeoiden Epistrophusdorns anderseits kann am besten durch eine größere Ausdehnung der Mm. rectus capitis major und medius erklärt werden

(Fig. 2). Der schräge Abfall der Vorderkante des spelaeoiden Axisdorns muß aber zum Teil auch der geänderten Lage dieser Muskel infolge der schließlich dennoch stattgehabten Schädel senkung zugeschrieben werden.

Denn zuletzt dürfte die Verstärkung der dorsalen Hinterhauptmuskulatur doch nicht genügt haben, um den Schädel in seiner Lage zu erhalten. Es trat eine allmähliche Senkung ein, die gleichzeitig Umwandlungen in der Form des Atlas bedingte. Die dorsal gerichtete Verschiebung der Kondylen bewirkte eine Steigerung des Druckes auf die dorsalen Partien der vorderen Atlasgelenkfläche, die dadurch zu einem beschleunigten Wachstum angeregt wurden. Die ventrale Grenze der kranialen Atlasgelenkfläche rückte, den Kondylen folgend, etwas dorsalwärts, woraus sich eine neue Lage der Ventralfläche des Atlas in bezug auf die kaudalen Gelenkflächen ergeben mußte.

Obwohl W. MARINELLI bei seiner Untersuchung des Höhlenbärenschädels keine Anhaltspunkte für die Bestimmung von dessen Haltung finden konnte¹⁰⁾ (S. 493), glaube ich doch auch in seinen Ergebnissen Argumente für die Annahme einer gesenkteren Schädelhaltung beim Höhlenbären erblicken zu dürfen. Ich will hier nur als ein Beispiel die Form des Foramen magnum heranziehen. MARINELLI betont, daß dieses beim Höhlenbären im Vergleich zu seinen rezenten Verwandten durch Reduktion seines dorsoventralen Durchmessers breit-oval erscheint und gibt hiefür folgende Vergleichswerte:

<i>Ursus malayanus</i>	23 18 = 1,28 ¹¹⁾ : 1
<i>Ursus maritimus</i>	33 : 25 = 1,32 1
<i>Ursus arctos</i>	26 18 = 1,40 1
<i>Ursus spelaeus</i>	38 19 = 2 1

Ich glaube nun, daß diese spelaeoide Breite des Foramen magnum darauf zurückzuführen ist, daß infolge der Schädel senkung die Medulla oblongata im Gebiete des Hinterhauptgelenkes etwas stärker geknickt und hiedurch verbreitert wurde, und daß sich das Foramen magnum der Form ihres Querschnittes entsprechend umgestaltete.

¹⁰⁾ W. MARINELLI, Der Schädel des Höhlenbären: in ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Spel. Monographien, 7—9, Wien 1931, S. 332 ff.

¹¹⁾ Die Angabe im Text 1,18 1 dürfte auf einen Druckfehler zurückzuführen sein.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Annahme einer gesenkteren Schädelhaltung beim Höhlenbären einerseits in keiner Weise unseren Kenntnissen vom anatomischen Bau des Tieres widerspricht, anderseits aber wohl geeignet ist, das Auftreten von Epiphysen auf den Hinterhauptkondylen, die abweichende Form der ersten Halswirbel, die Form des Foramen magnum wie auch die verschiedene Lage der Bogengänge beim Höhlenbären in genügender Weise zu erklären. Überdies bin ich überzeugt, daß bei einem Studium des Schädels des Höhlenbären unter dem Gesichtspunkt der geänderten Schädelhaltung noch manche Tatsachen aufscheinen werden, welche diese Annahme erhärten.

Indeß, so vielsagend alle diese Argumente auch sind, den endgültigen Beweis dafür, daß der Höhlenbär den Schädel steiler abwärts gerichtet trug, liefert uns O. ABEL durch Vermittlung der Kenntnis von den paläolithischen Höhlenbarendarstellungen aus den Höhlen Südfrankreichs.

Tafelerklärungen.

T a f e l II.

- a. Atlanten von *Ursus arctos* (links) und *Ursus spelaeus* (rechts) (verkleinert).
- b. Epistrophei von *Ursus arctos* (links) und *Ursus spelaeus* (Mitte und rechts) (verkleinert).

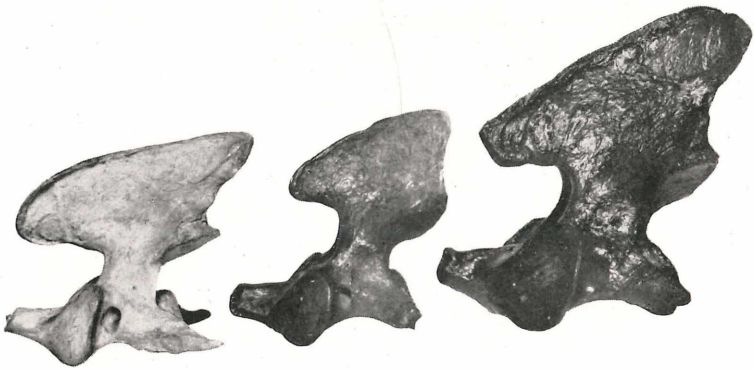
T a f e l III.

- a. Schädel und erste Halswirbel von *Ursus arctos* (verkleinert).
- b. Schädel und erste Halswirbel von *Ursus spelaeus* (verkleinert).

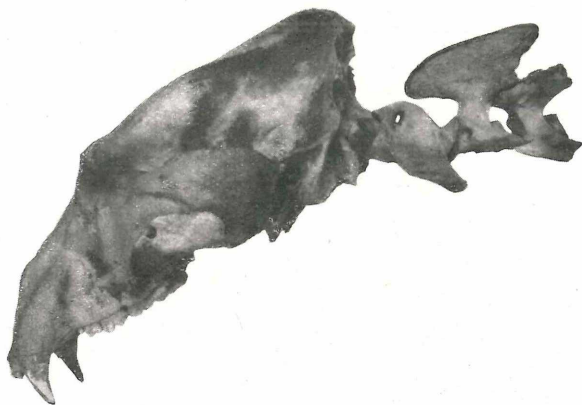
Die abgebildeten Höhlenbärenreste stammen durchwegs aus der Drachenhöhle bei Mixnitz und befinden sich im Paläont. und Paläobiol. Inst. der Univ. Wien; die Braunbärenskeletteile befinden sich im II. Zoolog. Inst. der Univ. Wien.



a.



b.



a.



b.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Bürgl Hans [Johann]

Artikel/Article: [Zur Frage der Schädelhaltung des Höhlenbären. 65-80](#)