

# MORPHOLOGISCHE UND FUNKTIONELLE ANALYSE DER WIRBELSÄULE DES HÖHLENBÄREN I.

Von  
**HANS BÜRGL**  
(Wien).

Mit 7 Textabbildungen und Tafel VII—VIII.

## 1. Die Zusammensetzung der Wirbelsäule.

Die verschiedenen Vorgänge, welche die Höhlenbärenknochen innerhalb der Höhlen umlagern und verschwemmen (EHRENBERG, 1), bringen es mit sich, daß trotz deren reichen Vorkommen annähernd ganze Skelette zu den größten Seltenheiten gehören. Eine vollständige Wirbelsäule im besonderen ist meines Wissens überhaupt noch nie gefunden worden. Auch die von F. VON HOCHSTETTER geborgenen und im Wiener Naturhistorischen Museum aufgestellten drei Skelette, die er als je einem Individuum zugehörig bezeichnet (2, 3), können wohl im Verband gefunden worden sein, sind jedoch, so wie sie gegenwärtig montiert sind, schon allein auf Grund einer Betrachtung ihrer Wirbelsäulen als Teile mehrerer Individuen anzusprechen. Aus mehreren Wirbeln bestehende Teilregionen sind zwar auch nicht gerade häufig, doch standen mir, dank des sorgfältigen Vorgehens bei den Ausgrabungen des Wiener Paläontologischen und Paläobiologischen Instituts in mehreren österreichischen Höhlen (ABEL-KYRLE, 4, EHRENBERG, 5, 6), einige solcher Wirbelsäulenabschnitte zur Verfügung. Durch Herrn Prof. K. EHRENBERG<sup>1)</sup> erhielt ich Kenntnis von einer fast vollständigen Höhlenbärenwirbelsäule aus der Caverne de Goyet in Belgien, die sich im Brüsseler Museum befindet und angeblich einem Individuum an-

---

<sup>1)</sup> Meine verehrten Lehrer Prof. O. ABEL und Prof. K. EHRENBERG unterstützten und förderten meine Untersuchungen in weitestgehendem Maße, wofür ich ihnen auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank ausspreche.

gehörte<sup>2)</sup>). Durch Vermittlung des Herrn Prof. K. EHRENBERG stellte mir Herr Direktor Prof. VAN STRAELEN in überaus dankenswerter Weise Lichtbilder dieser Wirbelsäule zur Verfügung, die mir im Laufe meiner Untersuchungen zu einer wertvollen Stütze wurden.

Die Grundlagen meiner Untersuchungen boten neben einer großen Zahl von einzelnen Wirbeln (ungefähr 500) jene genannten Wirbelsäulenabschnitte aus österreichischen Höhlen, die ihrer Wichtigkeit wegen angeführt seien:

C <sub>3</sub> — T <sub>2</sub> <sup>3)</sup>	} aus der Drachenhöhle bei Mixnitz (Steiermark)	} (Paläontolog. und Paläobiolog. Institut d. Univ. Wien)
C <sub>3</sub> — C <sub>5</sub>		
C <sub>2</sub> — C <sub>6</sub> (juvenil)		
T <sub>8</sub> — T <sub>14</sub>		
T <sub>1,2</sub> — T <sub>1,4</sub>		
C <sub>3</sub> — T <sub>7</sub>	Schreiberwandhöhle am Dachstein	}
T <sub>4</sub> — L <sub>6</sub>	Bärenhöhle bei Winden (Burgenländisches Landesmuseum, Eisenstadt) <sup>4)</sup>	
T <sub>1,2</sub> — L <sub>4</sub> + L <sub>6</sub>	Pokalahöhle (Wiener Naturhistorisches Museum)	

Da nun auch diese Abschnitte, ebenso wie der aus der Caverne de Goyet, nicht durchgehends vollständig waren, ließen sie sich nicht zu einer Wirbelsäule ergänzen, da man ja von vornherein nicht beurteilen konnte, durch wie viele Wirbel eine vorhandene Lücke ausgefüllt werden sollte.

Um über den Aufbau und die Wirbelzahlen der einzelnen Wirbelsäulenregionen Klarheit zu schaffen, schien es mir am naheliegendsten, von einer Untersuchung der Verhältnisse bei den rezenten Bären auszugehen. Bezüglich der Wirbelzahlen fand ich bei diesen folgendes:

	C	T	L	S	Ca
<i>Ursus arctos</i> (87) <sup>5)</sup>	7	14	6	6	
<i>Ursus arctos</i> (982)	7	14	6	6	

<sup>2)</sup> Aus dieser Serie fehlt nur der 10. Brustwirbel.

<sup>3)</sup> Hier und später sind hiebei folgende Abkürzungen gebraucht: C für Hals-(Cervical-)wirbel, T für Brust(Thoracal-)wirbel, L für Lenden-(Lumbal-)wirbel, S für Kreuzbein-(Sacral-)wirbel, Ca für Schwanz-(Caudal-)wirbel. Die Indices bezeichnen die Stellung in der betreffenden Region; C<sub>3</sub> z. B. ist der dritte Halswirbel, T<sub>2</sub> der zweite Brustwirbel usw.

<sup>4)</sup> Dieser Abschnitt ist jedoch nicht ganz lückenlos erhalten, es fehlen vielmehr zwei Wirbel aus dieser Serie.

<sup>5)</sup> Im II. Zoologischen Institut der Wiener Universität, die übrigen befinden sich im Wiener Naturhistorischen Museum.

	C	T	L	S	Ca
<i>Ursus arctos</i> <sup>5)</sup>	7	14	6		
<i>Ursus arctos</i>	7	14	6		
<i>Ursus arctos syriacus</i>	7	14	6		
<i>Ursus arctos japonicus</i>	7	14	6		
<i>Ursus maritimus</i>	7	14	6		
<i>Ursus maritimus</i>	7	14	6		
<i>Ursus horribilis</i>	7	15	5		
<i>Ursus (Tremarctos) torquatus</i>	7	14	6		
<i>Ursus (Melursus) labiatus</i>	7	15	5		
<i>Ursus (Melursus) labiatus</i>	7	15	5		
<i>Ursus (Helarctos) malayanus</i> <sup>5)</sup>	7	15	5		

Das recht einheitliche Bild dieser Tabelle erhält jedoch ein weniger einfaches Gepräge, wenn man diese durch Angaben aus der Literatur ergänzt:

	C	T	L	S	Ca	
<i>Ursus arctos</i>	7	14	6	6	9	LECHE (7)
<i>Ursus arctos</i>	7	14	6	?	?	VIRCHOW (8)
<i>Ursus arctos</i>	7	14	6	5	8	STROMER (9)
<i>Ursus arctos</i>	7	15	5	?	?	STROMER (9)
<i>Ursus maritimus</i>	7	14	6	5 (6)	12	STROMER (9)
<i>Ursus maritimus</i>	7	13	6	7	?	STROMER (9) n. CUVIER
<i>Ursus maritimus</i>	7	14	6	6	13	LECHE (7)
<i>Ursus maritimus</i>	7	14	6	?	?	RETZIUS (10)
<i>Ursus americanus</i>	7	14	6	?	?	VIRCHOW (11)
<i>Ursus americanus</i>	7	14	6	6	6	VIRCHOW (11)
<i>Ursus americanus</i>	7	14	6	6	10	LECHE (7)
<i>Melursus ursinus</i>	7	15	5	5	11	STROMER (9)
<i>Helarctos malayanus I</i>	7	16	4	?	?	VIRCHOW (8)
<i>Helarctos malayanus II</i>	7	15	5	?	?	VIRCHOW (8)

Aus diesen Zusammenstellungen geht hervor: Die Halswirbelsäule zählt durchgehends 7 Wirbel, die Zahl der Brustwirbel schwankt zwischen 13 und 16 (BLAINVILLE und STROMER bezweifeln die Richtigkeit der Angabe CUVIER's bei *U. maritimus*), ist aber fast immer 14 oder 15. Die Zahl der Lendenwirbel ist entweder 5 oder 6, nur in zwei Fällen wurden bei *Helarctos malayanus* 4 Lendenwirbel gezählt. Die Zahl der Schwanzwirbel schwankt ganz

<sup>5)</sup> Im II. Zoologischen Institut der Wiener Universität, die übrigen befinden sich im Wiener Naturhistorischen Museum.

besonders, ist aber mehr oder minder belanglos, ebenso wie die Zahl der Sakralwirbel, mit denen stets einige Schwanzwirbel verschmelzen.

Während also einerseits die Zahl der Halswirbel wie bei der Mehrzahl der Säugetiere konstant ist, andererseits die der Kreuzbeinwirbel hauptsächlich dadurch variiert, daß mehr oder weniger Wirbel des funktionslosen Schwanzes mit diesen verschmelzen, treten in der Zahl der Rumpfwirbel Schwankungen auf, und zwar derart, daß die Summe der Rumpfwirbel konstant 20 beträgt, ihre Aufteilung auf die Brust- und Lendenregion aber verschieden erfolgt. Die Summe 20 der Rumpfwirbel stimmt auch mit der der meisten Carnivoren überein (O. ABEL 12), ist also für die Carnivoren und für die Bären im besonderen typisch. In der Verteilung dieser Summe auf die Brust- und Lendenregion treten aber Schwankungen auf, sowohl innerhalb der Ordnungen als auch innerhalb der Arten, ja, es kann vorkommen, daß selbst bei einem Individuum sich die rechte Seite anders verhält als die linke, derart, daß der Grenzwirbel auf einer Seite als letzter Brustwirbel, auf der anderen aber als erster Lendenwirbel entwickelt ist.

Trotz dieser Schwankungen aber habe ich im Laufe meiner Untersuchungen den Eindruck gewonnen, daß unter den Bären für die Arctos-Gruppe die Summe  $16 + 4$ , für die Melursus- und Helarctos-Gruppen aber die Summe  $15 + 5$  als typisch gelten darf. Über die Verhältnisse beim Grizzly kann ich mir kein Urteil erlauben, da mir nur ein Skelett zur Beobachtung zur Verfügung stand; für die Behandlung der Wirbelsäule des Höhlenbären ist diese Form auch relativ wenig von Bedeutung. Wichtig hingegen ist der allem Anscheine nach vorhandene Unterschied in der Wirbelsäule der Braun- und Lippenbären, da *Ursus spelaeus* einerseits in die Braunbärengruppe eingereiht werden muß (EHRENBERG 13), andererseits aber in Hand- und Fußwurzel funktionelle Ähnlichkeiten mit dem Lippenbären festgestellt wurden (W VON SIVERS 14).

Die Rumpfwirbelsumme 20 ist bei allen Bären wie bei sämtlichen Carnivoren eine derart allgemeine, daß man sie ohne Bedenken auch für *Ursus spelaeus* annehmen darf. Schwieriger aber war es, zu entscheiden, wie sich diese Summe beim Höhlenbären auf Brust und Lendenregion aufteilte.

Als ich anfänglich nur auf das Mixnitzer Material angewiesen war, fehlte es mir an genügend im Verbande stehenden Wirbeln, um daraus auf die Gliederzahl der Brustwirbelsäule sofort schlie-

ßen zu können. An Lendenwirbeln hatte ich überhaupt nur isoliert gefundenes Material. Bei der Konstanz der Summe war es natürlich gleichgültig, ob ich bei der Bestimmung der Zahlenverhältnisse von den Brust- oder Lendenwirbeln ausging. Doch schien es mir günstiger, erst die Zahl der Lendenwirbel festzustellen, da die Brustwirbelsäule in Anbetracht der größeren Zahl ihrer Glieder auch eine größere Fehlermöglichkeit bot.

Der Versuch, aus der Form einzelner Lendenwirbel ihre Platzziffer und daraus wieder die Zahl der Lendenwirbel zu bestimmen, führte zu keinem ganz eindeutigen Ergebnis. Denn so leicht es auch fällt, die Wirbel einer Wirbelsäule ihrer Reihenfolge nach zu ordnen, so schwierig wird der gleiche Versuch mit einer größeren Zahl einzelner Wirbel. Wohl sind einzelne Wirbel — in diesem Fall der erste und der letzte Lendenwirbel — auf den ersten Blick als solche zu erkennen. Die meisten übrigen aber sind nicht in einem derartigen Maße charakterisiert, daß man sie sofort als z. B.  $L_2$  oder  $L_3$ , als  $L_3$  oder  $L_4$  bestimmen könnte. Denn bei der hochgradigen Freizügigkeit der Knochenformen des Höhlenbären, bei der Mannigfaltigkeit in der Ausbildung ihrer Fortsätze und Dimensionen tritt nur zu häufig der Fall ein, daß man beispielsweise einen Lendenwirbel mit demselben Recht als  $L_3$  wie auch als  $L_4$  bestimmen möchte. Die meisten Wirbel unterscheiden sich nur in gradueller Hinsicht und diese Unterschiedsgrade sind in sich nicht scharf umgrenzt — also sprunghaft zwischen zwei aufeinanderfolgenden Wirbeln —, sondern es treten alle Grade von Übergängen auf. So wäre es z. B. ohne Schwierigkeit möglich, zwischen einem typischen  $L_3$  und einem typischen  $L_4$  mehrere Übergangsformen einzuschalten. Damit ist es auch zu erklären, daß ich, um einen Fall herauszugreifen, bei einem aufgestellten Höhlenbärenskelett einer Schausammlung die Lendenwirbelsäule aus einem  $L_2$ , vier  $L_4$  und einem  $L_6$  zusammengesetzt fand, wobei sich die vier  $L_4$  recht gut untereinander abstufen und den Eindruck einer kontinuierlichen Reihe machten. Bei einer Sortierung zahlreicher loser Lendenwirbel wäre es ohne Schwierigkeit möglich, zehn oder mehr Gruppen verschiedener Wirbel aufzustellen.

Ich suchte deshalb weiter nach Anhaltspunkten für die Beurteilung der Lendenwirbelzahl. Solche fand ich bei der Durchsicht der Wirbel aus der Pokala-Höhle. Es gelang mir dort, aus dem wenig reichen Material einige Wirbel herauszufinden, die, obwohl

sie nicht als im Verband gefunden bezeichnet waren, zweifellos einem Individuum angehörten. Diese Zusammengehörigkeit folgt aus der Art der Ausbildung der Exostosen an der Ventralseite der Wirbelkörper (BAUDOIN 15, BREUER 16, VIRCHOW 8), besonders aber aus den Formen der Gelenkflächen und aus den Maßverhältnissen. Diese Wirbelserie umfaßte die drei letzten Brustwirbel und fünf Lendenwirbel, wobei der letzte Wirbel einen letzten Lendenwirbel darstellte. Die Gelenkflächen dieses Wirbels paßten jedoch nicht in die des vorhergehenden, obwohl nach der Ausbildung der Exostosen auf der Ventralseite der Wirbelkörper kein Zweifel bestehen konnte, daß dieser Wirbel derselben Wirbelsäule angehörte. Diese Erscheinung konnte nur so erklärt werden, daß zwischen der geschlossenen Serie  $T_{12}$ — $L_4$  und dem letzten Lendenwirbel ein Wirbel fehlte. Mehr als einen fehlenden anzunehmen, lag jedoch kein Grund vor, da es sich ja nach dem oben Gesagten nur darum handelte, zu sehen, ob dem Höhlenbären fünf oder sechs Lendenwirbel zuzusprechen sind. Die Annahme von mehr als sechs Wirbeln würde den Höhlenbären in diesem Punkte außerhalb aller rezenten Bären stellen, was meiner Ansicht nach ein etwas gezwungener Vorgang wäre. Bei Annahme eines fehlenden Wirbels ( $L_5$ ) aber ergibt sich auch hier eine Zusammensetzung der Lendenwirbelsäule aus sechs Wirbeln.

Weitere Beweise für die Annahme von sechs Lendenwirbeln beim Höhlenbären kamen später noch dazu, als mir die Bilder der in Brüssel befindlichen Wirbelsäule aus der Caverne de Goyet und die Wirbelsäule aus der Windener Höhle zur Verfügung gestellt wurden. Beide sprechen für das Vorhandensein von sechs Lendenwirbeln beim Höhlenbären und bestätigen also die von mir gefundenen Ergebnisse.

Steht es somit einerseits fest, daß die Rumpfwirbelsäule des Höhlenbären zwanzig Wirbel umfaßt, andererseits, daß davon sechs auf die Lendenregion entfallen, so folgt daraus weiter, daß die Brustregion aus vierzehn Wirbeln bestehen muß. Dieses Ergebnis zeigt eine vollständige Übereinstimmung mit den für die Braunbären typischen Verhältnissen.

Ich habe hier Brust- und Lendenwirbel stets im üblichen Sinne unterschieden, das heißt, jene Wirbel der Brustregion zugezählt, welche Rippen tragen. LECHE (7) wendet jedoch die Termini Brust- und Lendenwirbel in einem anderen Sinne an und unterscheidet

sie nach der Stellung der Gelenkflächen. Er bezeichnet jene Rumpfwirbel als Brustwirbel, deren Zygapophysen-Gelenkflächen zur Sagittalebene mehr oder minder senkrecht liegen, als Lendenwirbel jene, deren Gelenkflächen mehr oder minder parallel zu dieser stehen. Diese Trennungsweise stimmt überein mit VIRCHOW's Unterscheidung der Wirbel mit Gelenkflächen von „Radiustypus“ (Radialstellung) und solchen von „Kreisbogentypus“ (Tangentialstellung). Den Übergang zwischen beiden Regionen bildet meist ein Wirbel — bei Monotremen erfolgt der Übergang ganz allmählich —, dessen vordere Gelenkflächen mehr oder minder senkrecht, dessen hintere mehr oder minder parallel zur Sagittalebene eingestellt sind. Diesen Wirbel bezeichnet LECHE als den „diaphragmatischen“, VIRCHOW als „Wechselwirbel“. Da mir aus verschiedenen Gründen der VIRCHOW'sche Terminus als der bessere erscheint, will ich ihn in der Folge ebenfalls für diesen Übergangswirbel anwenden, wobei ich aber betone, daß innerhalb der Wirbelsäule noch ein zweiter „Wechselwirbel“ liegt, und zwar in der vordersten Thorakalregion. Es ist klar, daß die Stellung des hinteren Wechselwirbels innerhalb der Brustwirbelsäule von Bedeutung sein muß, ob man nun wie VIRCHOW (8) seine Stellung mit der Ausbildung der Musculi rotatores in Zusammenhang bringt oder nicht (vgl. auch KRÜGER 17). Je weiter vorne der Gelenkflächenwechsel erfolgt, um so größer wird die auf ihn folgende Stützregion aus den letzten Brustwirbeln und den Lendenwirbeln; rückt er weiter nach hinten, so vergrößert sich dadurch die mit starker Drehungsmöglichkeit ausgestattete vordere Brustwirbelsäule.

Es war daher nötig, auch die Stellung des Wechselwirbels innerhalb der Wirbelsäule des Höhlenbären festzustellen.

Unter den Carnivoren findet man bei der Mehrzahl der Formen zehn vordere Brustwirbel entwickelt, auf welche als T<sub>11</sub> sodann der Wechselwirbel folgt. Auffallenderweise machen GIEBEL und LECHE (7) über die Stellung des „diaphragmatischen“ Wirbels bei Bären Angaben, die durchwegs von meinen eigenen Beobachtungen abweichen. Nach ihnen bildet den diaphragmatischen Wirbel bei

<i>Ursus arctos</i>	der T <sub>13</sub>
<i>Ursus americanus</i>	der T <sub>12</sub>
<i>Ursus maritimus</i>	der T <sub>13</sub>

Ich fand als Wechselwirbel bei:

<i>Ursus arctos</i> (87)	T <sub>11</sub>	<i>Ursus horribilis</i>	T <sub>11-12</sub>
<i>Ursus arctos</i> (982)	T <sub>11</sub>	<i>Ursus maritimus</i>	T <sub>11</sub>
<i>Ursus arctos syriacus</i>	T <sub>11</sub>	<i>U. labiatus (Melursus ursinus)</i>	T <sub>12</sub>
<i>Ursus arctos japonicus</i>	T <sub>11</sub>	<i>U. (Helarctos) malayanus</i>	T <sub>12</sub>
<i>U. (Tremarctos) torquatus</i>	T <sub>11-12</sub>		

Um nun die Stellung des Wechselwirbels beim Höhlenbären zu bestimmen, ging ich wieder von dem Wirbelsäulenteil aus der Pokala-Höhle aus. Dieser Abschnitt umfaßt wie erwähnt die Region vom T<sub>12</sub> bis L<sub>6</sub> (ohne L<sub>5</sub>). In diesem Abschnitt ist der Wechselwirbel nicht enthalten; er kann daher nur die Stelle des T<sub>11</sub> oder eines vorhergehenden Wirbels eingenommen haben. Ein anderer Wirbelsäulenabschnitt, der sieben Brustwirbel eines Individuums umfaßt, befindet sich im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut in Wien. Der letzte dieser Wirbel entspricht dem letzten, also dem 14. Brustwirbel. Der gesamte Abschnitt umfaßt also die Region vom 8. bis 14. Brustwirbel; der vierte in dieser Reihe, der T<sub>11</sub> also, stellt den Wechselwirbel dar.

Drei im Verband gefundene thorakolumbale Wirbel (T<sub>12</sub>—T<sub>14</sub>) enthalten nicht den Wechselwirbel in ihrer Reihe. Dieser muß sich also auch hier vor dem T<sub>12</sub> befunden haben.

Die Abbildung der in Brüssel befindlichen Wirbelsäule (Abbildung 5) zeigt ebenfalls den 11. Brustwirbel als Wechselwirbel. Es sprechen also alle jene Fälle, welche zur Beurteilung der Stellung des Wechselwirbels herangezogen werden konnten, dafür, daß dieser die Stelle des elften Brustwirbels einnahm. Man findet also auch hierin eine vollständige Übereinstimmung des Höhlenbären mit den heute lebenden Braunbären.

Damit war die Zusammensetzung der praesakralen Wirbelsäule des Höhlenbären gegeben; die Zahl der Sakralwirbel stand durch zahlreiche Funde von Kreuzbeinen fest und die Zahl der Schwanzwirbel war ja kaum sicher feststellbar und auch mehr oder minder belanglos. Es ergab sich also folgende Zusammensetzung der Wirbelsäule des Höhlenbären:

- 7 Halswirbel
- 10 vordere Brustwirbel
- 1 Wechselwirbel
- 3 hintere Brustwirbel

- 6 Lendenwirbel
- 2 echte Sakralwirbel
- 3—4 Pseudosakralwirbel
- 8—12 Schwanzwirbel.

## 2. Die Form der Wirbel.

Die Art, wie ich im folgenden eine Beschreibung der Wirbel des Höhlenbären gebe, erscheint mir selbst derart eingehend, daß sie einer gewissen Begründung bedarf. Die große Ähnlichkeit der Wirbel verwandter Formen erfordert große Genauigkeit, wenn man die Wirbel einer Form zu charakterisieren beabsichtigt. Eine Beschreibung, wie sie z. B. DELBOS (18) von den Wirbeln des Pyrenäen-Braunbären gibt, ist nicht geeignet, die Eigentümlichkeiten der Wirbel einer Art erkennen zu lassen, da diese Beschreibung nicht allein auf alle Bären passen würde, sondern darüber hinaus noch auf manche andere Carnivoren.

Wenn ich versucht habe, die Unterschiede der einzelnen Wirbel innerhalb einer Wirbelsäule möglichst klar herauszuarbeiten, so geschah dies deshalb, weil — wie mich die Erfahrung lehrte — in öffentlichen Sammlungen die seltsamsten Wirbelkombinationen an aufgestellten Höhlenbärenskeletten zu beobachten sind. Benachbarte Wirbel sind nie so deutlich voneinander verschieden, daß diese Unterschiede mit kurzen Worten, etwa in Form einer Bestimmungstabelle, umschrieben werden könnten. Soll durch diese Arbeit jedem, der versucht, Wirbel des Höhlenbären bezüglich ihrer Stellung im Skelett zu bestimmen, eine Hilfe an die Hand gegeben werden, so müssen wohl alle Detailformen der Wirbel auf das genaueste beachtet werden. Wir werden sehen, daß es trotz der zuversichtlichen Bemerkung CUVIER's (19) mitunter schwer fällt, einem Wirbel seinen ehemaligen Platz innerhalb der Wirbelsäule genau nachzuweisen.

Atlas: Die ventrale Spange (arcus ventralis) des Atlasringes bildet ventral einen in sagittaler und transversaler Richtung schwach konvexen, dorsal stärker konkaven Bogen, der nur in sehr frühem Alter vom übrigen Atlas getrennt ist (Abb. 1). Ihre Oberseite wird ganz von der Fovea dentis epistrophei eingenommen und läuft kaudalwärts mit der unteren Fläche in eine Kante aus. Kranial ist die ventrale Spange abgeflacht und verbindet hier die beiden Gelenkflächen für die Hinterhauptkondylen.

Diese kranialen Gelenkflächen bilden zusammen eine tiefe Gelenkgrube von ovalem Umriß, deren horizontaler Durchmesser mehr als zweimal so lang ist wie der darauf senkrechte. Die Gelenkflächen selbst haben ohrenförmigen Umriß; sie sind in ihrem dorsalen Abschnitt ziemlich breit, werden ventralwärts schwächer und gehen schließlich in die vordere Fläche der ventralen Spange über.

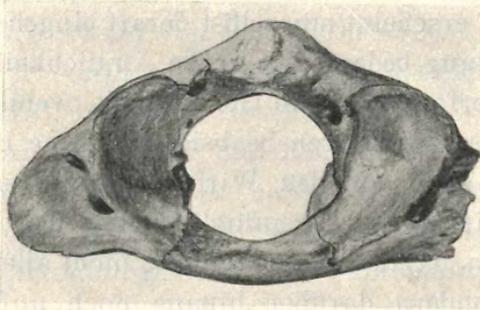


Abb. 1. Atlas eines juvenilen Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Kranialansicht.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

In der Form sind die kranialen Gelenkflächen somit deutlich verschieden von denen des Braunbären, wo sie ventralwärts eher breiter als schmaler werden und wo eine ventrale und eine laterale Gelenkflächenkante zu einer unteren Außenecke zusammenstoßen. Diese Ecke fehlt beim Höhlenbären.

Die kaudalen Gelenkflächen haben die Form breiter Ellipsen, deren längere Durchmesser kranial- und medianwärts konvergieren. Durch den Neuralkanal aber erscheint der proximalste Teil der Ellipse mehr oder minder gerade abgeschnitten. Die Flächen sind gewöhnlich in medio-lateraler wie in dorsoventraler Richtung fast eben, bei starken Exemplaren etwas konkav. Sie stehen, wenn der Atlas auf einer Ebene ruht, fast senkrecht und bilden dann mit der Sagittalebene einen Winkel von  $45^\circ$ , indem sie sich seitwärts und kaudalwärts erstrecken.

Der Neuralbogen ist dorsalwärts stark gewölbt, stärker als beim Braunbären, wodurch der Neuralkanal beim Höhlenbären höher erscheint. An seiner dorsalen Oberfläche ist ein dem Dornfortsatz entsprechender Höcker (Spinalhöcker) entwickelt, der beim Braunbären und bei den übrigen lebenden Formen gewöhnlich ganz oder fast fehlt. Der Spinalhöcker erreicht in der kranialen Hälfte des Neuralbogens seine größte Höhe und richtet sich entweder

kranial- oder dorsalwärts. Zwischen den kranialen und kaudalen Gelenkflächen ist der Neuralbogen verhältnismäßig lang (breit), verkürzt sich im Ansteigen etwas, so daß er sowohl vorne als auch hinten durch konkave Linien begrenzt erscheint (Tafel VII, Fig. 1).

Der *Processus transversus* („Atlasflügel“) setzt fast entlang der ganzen Außenseite des Neuralbogens an, nur dessen vorderer, die kranialen Gelenkflächen tragender Teil ragt etwas gegen den Atlasflügel vor. Dieser erstreckt sich kaudal- und seitwärts, weniger abwärts als beim Braunbären. Seine Umgrenzungslinie ist ziemlich gleichmäßig gekrümmt, es fehlen also gerade Kanten und Ecken, wie sie der Braunbär besitzt. Im kaudalen Teil ist der Flügel dicker als im vorderen und von einem *Foramen costotransversarium* durchbohrt. Durch dieses zieht der Kanal der Halsarterie, welche seitlich von den kaudalen Gelenkflächen in den Flügel eintritt, ungefähr in der Mitte des Flügels an der Unterseite wieder austritt, dann in einer Furche etwas seitlich ausbiegend weiterzieht und nach einer abermaligen Durchbrechung des Flügels an der dorsalen Fläche erscheint. Dann läuft sie auf ihr fast genau medianwärts und tritt durch den Neuralbogen knapp über den vorderen Gelenkflächen in den Neuralkanal ein.

Das *Foramen vertebrale* ist annähernd kreisrund, der transversale Durchmesser ist beim erwachsenen Tier gewöhnlich kleiner als der dorsoventrale.

Es ergeben sich also im Höhlenbärenatlas eine Reihe von Besonderheiten gegenüber dem Braunbären (EHRENBERG 20), welche mit ebensolchen im *Epistropheus* in Zusammenhang stehen. Sie sind in ihrer Gesamtheit Folgen einer Änderung der Schädelhaltung, wie bereits ausführlich dargelegt wurde (BÜRGL 21).

*Epistropheus*. Der *Dens* hat stets die Form eines kurzen, stumpfen Zapfens mit annähernd kreisförmigem Querschnitt. Er ist etwas dorsalwärts gerichtet und trägt an seiner Ventralseite eine konvexe Fazette, die seitlich in die kranialen Gelenkflächen des *Epistropheus* übergeht. Dorsal bildet ein flacher breiter Rücken den Übergang zum Wirbelkörper.

Der *Wirbelkörper* ist bedeutend breiter als hoch. An seiner Dorsalfläche befinden sich median eine größere Grube oder auch zwei kleinere Grübchen zu beiden Seiten eines niederen Längskammes, der Ansatzstelle des *Ligamentum longitudinale dorsale*. An der Ventralfläche des *Corpus* ist eine niedere Medianleiste entwickelt.

die von der kaudalen Epiphyse bis zur Mitte des Körpers oder bis nahe an den Dens zieht. Seitlich dieser Medianleiste entspringen an der kaudalen Epiphyse zwei ähnliche Leisten, welche nach vorne zu konvergieren und sich in der Mitte der Ventralfläche verflachen. Diese Fläche ist in sagittaler Richtung konkav. Nahe der Ursprungsstelle des Dens befindet sich häufig jederseits der Medianleiste ein flaches Grübchen, welches ich bei rezenten Bären nicht beobachten konnte. Die kaudale Epiphyse des Wirbelkörpers ist breit-oval mit einer seichten Vertiefung am Dorsalrand. Sie bildet mit der Ventralfläche des Körpers einen spitzen Winkel.

Der Neuralkanal hat die Form eines breiten Spitzbogenfensters und ist etwas höher als breit.

Die Pediculi des Neuralbogens entspringen vom Körper entlang einer Linie, die von den kranialen Gelenkflächen bis nahe der kaudalen Epiphyse reicht, steigen gegen die Medianebene zu konvergierend an und gehen allmählich in den Processus spinosus über. Dieser unterscheidet sich in der Form deutlich von der des Braunbären (vgl. BÜRGL 21).

Die kraniodorsale Kante des Processus spinosus bildet einen abgestumpften Kamm, der kaudalwärts gerade oder schwach konvex gekrümmt ansteigt. Nahe seinem kaudalen Ende verbreitert er sich, oder er spaltet sich in zwei mehr oder minder deutlich geschiedene Teile. Der Kaudalrand des Dornfortsatzes fällt entweder geradlinig wie bei den rezenten Bären zu den Postzygapophysen ab, oder in Form einer stark konkaven Kurve, wodurch die Postzygapophysen deutlicher hervortreten. Letztere sind ziemlich kräftig. Die Gelenkflächen sind ventral-, etwas lateral- und schwach kaudalwärts gerichtet, haben ovale Form und sind in transversaler, ein wenig auch in sagittaler Richtung konkav. Die schwach ventralwärts geneigte Kaudalfläche des Neuralbogens ist in transversaler Richtung stets mehr oder minder stark konkav und bildet median eine flache Leiste.

Etwas über der Ursprungsstelle des Neuralbogens am Wirbelkörper entspringt die Diapophyse, welche von dem mit dem Wirbelkörper verwachsenen Teil des Neuralbogens ausgeht. Etwa in der Mitte der Seitenfläche des Körpers entspringt die Pleurapophyse, die lateral und ein wenig dorsalwärts verläuft, sich mit der Diapophyse vereinigt und mit ihrem distalsten Teil nach unten umbiegt.

Die kraniale Gelenkfläche ist lateral halbkreisförmig, medial konkav und — ausgenommen den Übergang zum Dens — stets deutlich abgegrenzt. Im allgemeinen haben diese Gelenkflächen dieselbe Krümmung wie beim Braunbären (dorsoventral und medio-lateral ziemlich stark konvex), reichen aber mit ihrem dorsalen Teil höher am Neuralbogen hinauf als bei letzterem. Die Inkongruenz der kranialen Gelenkflächen des Epistropheus mit den kaudalen Gelenkflächen des Atlas ist — sowohl was Form als auch Krümmung betrifft — sehr beträchtlich.

3. Halswirbel. Der Wirbelkörper ist hier breiter als hoch und ungefähr so lang wie breit. Sowohl seine ventrale wie seine dorsale Fläche ist in sagittaler Richtung konkav. An der Ventralfläche befinden sich nahe der kaudalen Epiphyse zwei paarige Höcker, welche kranialwärts in flache, konvergierende Kämme übergehen, die in der Mitte der kranialen Epiphyse verflachen. Oft zieht auch ein weit schwächerer Mediankamm von einer Epiphyse zur anderen. Die vordere Epiphyse ist höher als die an sie schließende Partie des Wirbelkörpers, weshalb sich die Ventralfläche zum Rand der Epiphyse aufwulstet. Dadurch entstehen an den Außenseiten der ventralen Kämme tiefe Gruben, welche auch auf die Ventralflächen der Querfortsätze übergreifen und dem Ansatz des *Musculus longus colli* dienen. Die dorsale Fläche des Corpus zeigt einige in sagittaler Richtung verlaufende Rillen; in der Mitte der Fläche liegen zwei oft zu einer Grube verschmolzene Grübchen.

Die kraniale Epiphyse ist nierenförmig; der dorsale mediane Ausschnitt ist durch das dort verlaufende *Lig. longitudinale dorsale* hervorgerufen. Die Epiphyse ist sowohl in horizontaler wie in dorsoventraler Richtung relativ stark konvex, was dem Wirbelkörper ein opisthozöles Aussehen verleiht. Die Stelle, wo sich beim lebenden Tier der *Nucleus pulposus* befindet, ist deutlich ausgeprägt und vertieft. Die kaudale Epiphyse ist breitelliptisch, in horizontaler Richtung konkav, auch ohne Berücksichtigung der durch den *Nucleus pulposus* gebildeten Vertiefung. Die hintere Epiphyse bildet mit der Wirbelkörperachse einen spitzeren Winkel als die vordere (Tafel VII, Fig. 1 und 2).

Die basalen Teile des Neuralbogens reichen von der vorderen Epiphyse nach hinten bis über die Mitte der Wirbelkörperseitenfläche; gegen oben verbreitern sie sich bald und gehen in die

Zygapophysen über. Das Dach des Neuralbogens ist rechtwinklig gegen die Pediculi abgebogen und bildet eine horizontale Fläche, in deren Mitte sich der breite, sehr niedrige, jedoch nicht kammförmige Dornfortsatz erhebt. Er ist etwas höher als beim Braunbären.

Die Praezygapophysen springen an den Winkeln zwischen dem horizontal liegenden und den aufrecht stehenden Teilen des Neuralbogens kranialwärts vor, sind fast plan, haben breitovale Form und ihre Gelenkflächen sind dorsal-, etwas medial- und kranialwärts gerichtet.

Die Postzygapophysen-Gelenkflächen sind schwach konvex und blicken nach unten und außen und etwas nach hinten. Über ihnen erheben sich zwei gewöhnlich in derselben Stärke wie beim Braunbären, manchmal aber ganz außergewöhnlich stark entwickelte Muskelfortsätze, die kaudodorsal gerichtet sind und oft die Postzygapophysen kaudalwärts beträchtlich überragen (Tafel VII, Fig. 2).

Der Neuralkanal ist breiter als hoch und hat die Form eines rund überdachten Gewölbes.

Seitlich seiner unteren Rundercken geht vom Neuralbogen und der Praezygapophyse aus die Diapophyse schräg seitlich abwärts. Ihre sagittale Ausdehnung ist ungefähr halb so groß wie die des Wirbelkörpers. Sie vereinigt sich bald mit der von der Mitte der Seitenfläche des Wirbelkörpers ausgehenden, horizontal verlaufenden Pleurapophyse; zwischen den beiden Querfortsätzen, dem Wirbelkörper und dem Neuralbogen, liegt das Foramen costotransversarium. In ihrem weiteren Verlaufe trennen sich Diapophyse und Pleurapophyse wieder voneinander; die erstere biegt etwas dorsal- und kaudalwärts und endet als stumpfer Zapfen, letztere aber krümmt sich etwas ventral und endet als schmale Lamelle. Diese ist fast stets beim Höhlenbären abgebrochen, scheint aber nicht so lang gewesen zu sein wie beim Braunbären.

Wichtig für die Erkennung dieses Wirbels sind die große sagittale Länge des Neuralkanaldaches, die starken Muskelfortsätze über den Postzygapophysen und besonders die Tatsache, daß die Mittelpunkte der Postzygapophysen-Gelenkflächen voneinander größeren Abstand haben als die der Praezygapophysen.

4. Halswirbel. Der vierte Halswirbel schließt sich in seiner Gestalt eng an den vorigen an.

Gegenüber  $C_3$  nimmt die Länge des Wirbelkörpers im allgemeinen ganz wenig ab, die Breite etwas zu. Die Höhe bleibt gleich. Die auf der Ventralfläche des Körpers entwickelten Höcker und Kämme nehmen im allgemeinen im Grade ihrer Ausbildung ab. Der Winkel, den die Wirbelkörperepiphysen mit der Wirbelkörperachse einschließen, bleibt in den meisten Fällen gleich. Sowohl die vorderen als auch die hinteren Epiphysen nehmen ein wenig an Breite zu, bewahren aber die nieren- und breitelliptische Form wie am  $C_3$ .

In der Form des Neuralbogens tritt eine kleine Änderung dadurch ein, daß sich der ganze Bogen gegenüber  $C_3$  etwas kranial über den Wirbelkörper schiebt. Dadurch rücken die Praezygapophysen etwas vor und gleichzeitig etwas nach außen, die Postzygapophysen hingegen in den Bereich über den Wirbelkörper. Gleichzeitig stellen sich die vorderen Gelenkflächen etwas steiler, das heißt sie drehen sich mehr medianwärts. Die Postzygapophysen wenden sich dementsprechend mehr lateralwärts. Die sagittale Länge des Neuraldaches verringert sich etwas gegenüber  $C_3$ . Diese Neuraldachlänge ist hier wie bei allen Carnivoren ein recht charakteristisches Merkmal und wohl geeignet, zur Positionsbestimmung der Wirbel einer Wirbelsäule herangezogen zu werden. Beim  $C_4$  ist der mediane Abstand der Mittelpunkte der vorderen Gelenkflächen gleich dem der hinteren. Die Muskelfortsätze (Hyperapophysen) über den Postzygapophysen sind kleiner als am  $C_3$ . Unterhalb des Außenrandes der Praezygapophysen treten stets seitlich gerichtete knotige Fortsätze auf, welche am dritten Halswirbel kaum angedeutet sind. Beim Braunbären sind sie meist bereits am  $C_3$  deutlicher entwickelt, am  $C_4$  jedoch nicht so stark wie beim Höhlenbären (Tafel VII, Fig. 2).

Der Dornfortsatz nimmt bald nach seinem Ursprung vom Neuraldache an sagittaler Ausdehnung ab, an transversaler hingegen zu. Seine Richtung ist anfangs dorsal, dann krümmt er sich schwach kaudalwärts. Die kraniale Kante ist somit mehr oder minder konvex, die kaudale konkav. Die Höhe des Dornfortsatzes ist bei schwachen Tieren ungefähr so wie bei einem kräftigen Braunbären, bei starken Tieren hingegen bedeutend größer.

Die Diapophyse ist ähnlich geformt wie am  $C_3$ , doch liegt sie gegenüber dem Wirbelkörper etwas weiter kranialwärts als dort. Bei schwächeren Tieren biegt sie bald nach der Vereinigung mit

der Diapophyse wieder von dieser ab und ragt als schmale Lamelle seitwärts und abwärts. Der kraniale Rand ist dann ziemlich stark konkav, die kraniale Ecke weit vom Wirbelkörper entfernt. Bei starken Tieren hingegen bleiben Diapophyse und Pleurapophyse sehr lange vereinigt und treten erst im distalsten Teil auseinander. Der seitlich abwärts und etwas vorwärts ragende Teil der Pleurapophyse hat die Form einer breiten Lamelle, die kraniale Ecke liegt dadurch sehr nahe dem Wirbelkörper. Starke Braunbären nehmen in dieser Hinsicht ungefähr die Mitte zwischen beiden Extremen ein.

Der Querschnitt des Neuralkanal's ähnelt einem Rechteck mit abgerundeten Ecken.

5. Halswirbel. Ähnlicher als der  $C_4$  dem  $C_3$  ist der  $C_5$  dem  $C_4$ . Im allgemeinen kann man sagen, daß alle jene Merkmale, welche den vierten Halswirbel vom dritten unterscheiden, im fünften noch deutlicher werden.

Der Wirbelkörper und mit ihm die Epiphysen nehmen an Breite etwas zu. Auch der Neuralkanal ist etwas breiter als an den vorhergehenden Wirbeln. Das Dach des Neuralkanal's nimmt weiter an sagittaler Ausdehnung ab. Die Praezygapophysen sind sehr ähnlich denen des  $C_4$ , die an ihrer Außenseite auftretenden Fortsätze in der Regel etwas schwächer oder ebenfalls gleich.

Die Gelenkflächen der Postzygapophysen hingegen stehen etwas mehr abwärts und die an ihrer Dorsalseite befindlichen Hyperapophysen sind schwächer als am vierten Halswirbel, aber stets vorhanden.

Die Höhe des Dornfortsatzes ändert sich nicht, er ist aber entweder dorsalwärts gerichtet oder etwas kranial- oder kaudalwärts gekrümmt.

Die Diapophysen sind wenig verändert, ebenso die Pleurapophysen, doch liegen letztere etwas stärker ventralwärts.

6. Halswirbel. Bei diesem Wirbel nimmt der Wirbelkörper wieder etwas an Breite ab. Die an den Ventralflächen der vorhergehenden Wirbel befindlichen Tuberositäten sind hier kaum vorhanden. Die Ventralfläche des  $C_6$  ist somit ziemlich flach, ein wenig konvex in transversaler Richtung, in sagittaler konkav. Die kraniale wie die kaudale Epiphyse ist gegenüber  $C_5$  etwas verschmälert, die Breite dadurch ungefähr wie bei  $C_4$  (Abb. 2).

Der Neuralkanal hingegen erscheint etwas verbreitert dadurch, daß die Pediculi des Neuralbogens mehr an den Seitenflächen des Wirbelkörpers entspringen. Das Dach des Neuralkanals ist weiter sagittal verkürzt, der mittlere, den Dornfortsatz tragende Teil ragt mehr oder minder kranialwärts vor. Der mediane Abstand der Praezygapophysen ist größer als der der Postzygapophysen. Die zwischen Postzygapophyse und Dornfortsatz kaudalwärts gerichteten Hyperapophysen sind sehr klein, oft nur als kleine Wülste ausgebildet, manchmal auch kaum vorhanden.

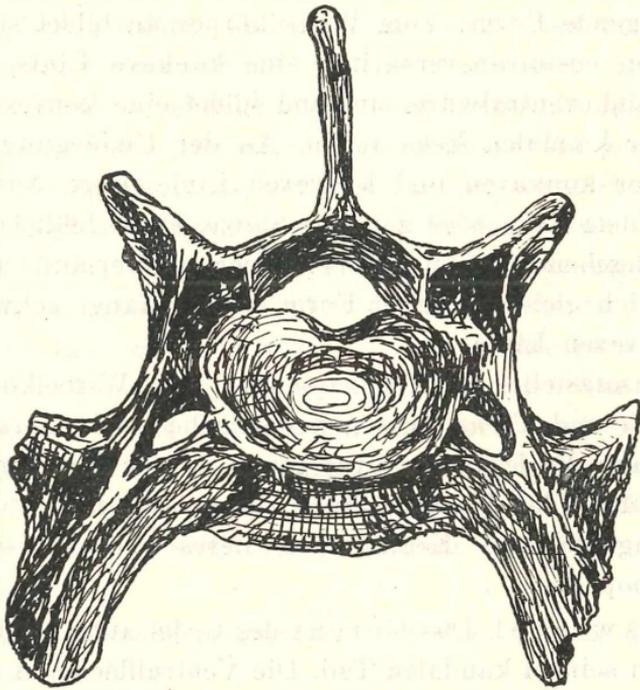


Abb. 2. Sechster Halswirbel eines Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Kranialansicht.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

Die Gelenkflächen der Praezygapophysen richten sich mehr aufwärts, die der Postzygapophysen noch stärker abwärts.

Der Dornfortsatz steht gewöhnlich aufrecht und wird gegen die Spitze zu schmaler als bei  $C_5$  und  $C_4$ . Seine Länge dürfte (die Spitze ist ja fast immer abgebrochen) mit der der beiden vorhergehenden Wirbel übereinstimmen.

Typisch für den  $C_6$  ist die Form des Querfortsatzes (Abb. 2). Die Diapophyse ist relativ kurz. Die von ihr zur Praezygapophyse ziehende Leiste tritt stärker hervor, aber nicht so

stark wie bei rezenten Bären. Der distale Teil der Diapophyse krümmt sich stärker dorsalwärts als bei C<sub>3</sub> bis C<sub>5</sub>. Die Pleurapophyse ist hier im Vergleich zu den anderen Halswirbeln am stärksten ausgebildet. Sie biegt bald nach ihrem Ursprung am Wirbelkörper ventralwärts und bildet eine lateral-ventralwärts gerichtete Lamelle. Der distale Teil biegt stärker kaudalwärts. Gegenüber rezenten Bären ist die Pleurapophyse recht verschieden. Ihre Länge, das heißt der Abstand ihres distalen Endes vom Wirbelkörper ist im Verhältnis bedeutend größer, ihre Breite (sagittale Ausdehnung) aber geringer. Bei rezenten Bären hat die kraniale Kante der Pleurapophyse folgende Form: Vom Wirbelkörper an bildet sie unterhalb des Foramen costotransversarium eine konkave Linie, biegt dann plötzlich kaudo-ventralwärts um und bildet eine konvexe Linie, die bis zu einer kaudalen Ecke reicht. An der Umbiegungsstelle, also zwischen der konkaven und konvexen Linie, liegt stets eine nach vorne gerichtete Ecke oder gar eine Spitze. Diese fehlt beim Höhlenbären durchgehends. Vom Wirbelkörper an verläuft die kraniale Kante ziemlich gleichmäßig in Form einer anfangs schwach, später stärker konvexen Linie.

Die Ansatzstelle der Pleurapophyse am Wirbelkörper rückte schon bei C<sub>4</sub> und C<sub>5</sub> an dessen Seitenfläche etwas herab; beim C<sub>6</sub> entspringt nun die Pleurapophyse genau an der Übergangsstelle der lateralen Fläche des Wirbelkörpers zur ventralen.

Das augenfälligste Kennzeichen dieses Wirbels ist die Form der Pleurapophyse.

7. Halswirbel. Das Corpus des C<sub>7</sub> ist auffallend verbreitert, besonders in seinem kaudalen Teil. Die Ventralfläche ist vollkommen glatt, Leisten oder Höcker treten nicht auf. Die Epiphysen schließen mit der Wirbelkörperachse einen weniger spitzen Winkel ein als die der bereits besprochenen Wirbel, besonders aber die kaudale, an deren lateralen Rändern die Katapophysen<sup>6)</sup> für die ersten Rippen liegen.

Auch der Neuralkanal ist etwas verbreitert. Sein Dach, der horizontal liegende Teil des Neuralbogens, behält die Form, die uns am C<sub>6</sub> entgegentrat, gewöhnlich bei. Hyperapophysen treten nicht auf. Der Dornfortsatz ist länger als an den vorhergehenden

<sup>6)</sup> Den Terminus „Katapophyse“ verwende ich in Anlehnung an O. ABEL (12, S. 226), welcher ihn von P. ALBRECHT (1879) übernimmt. Katapophyse = Facies costalis caudalis (STROMER) = Fovea costalis inf.

Wirbeln, aber nicht beträchtlich. Seine Breite (sagittale Ausdehnung) hingegen nimmt zu, ein wenig auch seine Dicke. Er ist jedoch wie bei den vorderen Wirbeln im Gegensatz zu den folgenden Brustwirbeln stets seitlich flachgedrückt. Gewöhnlich steht er aufrecht, doch kann er auch kranial oder kaudal gerichtet oder gekrümmt sein.

Die Gelenkflächen der Praezygapophysen sind breitoval, fast kreisförmig und richten sich etwas mehr dorsal; die der Postzygapophysen hingegen stehen ein wenig steiler, blicken also mehr medianwärts. Der mediane Abstand der vorderen Gelenkflächen ist bedeutend größer als der der kaudalen. Die an der Außenseite der Praezygapophysen befindlichen knotigen Auswüchse sind verhältnismäßig schwach.

Sehr deutlich verschieden vom Braunbären ist die Form des Querfortsatzes. Der der Pleurapophyse entsprechende Teil ist weitgehend reduziert. Es verbleibt dadurch ein fast nur von der Diapophyse gebildeter Querfortsatz, der in den Dimensionen seines Querschnittes weit hinter denen des Braunbären zurücksteht. Ein Foramen costotransversarium fehlt. Der Querfortsatz entspringt an der kranialen Ecke der Seitenfläche des Wirbelkörpers und an der Unterseite der Praezygapophyse, erstreckt sich dann fast genau lateralwärts, nur wenig ventralwärts und verbreitert sich in seinem distalen Teil, der aus einem dorsalen, der Diapophyse, und zwei ventralen, der Pleurapophyse zuzurechnenden Fortsätzen besteht. Die dorsale Fläche des Querfortsatzes ist stark, die ventrale ein wenig konkav.

Das kennzeichnendste Merkmal ist das Fehlen des Foramen costotransversarium.

1. Brustwirbel. Der Wirbelkörper ist ungefähr ebenso lang und hoch wie der von C<sub>7</sub>, aber noch breiter als dieser durch die Parapophyse und Katapophyse. Diese Teile sind zwar nicht zum eigentlichen Wirbelkörper zu rechnen, aber doch nicht genau von diesem zu trennen. Somit hat der Wirbelkörper relativ breite ovale Form. Die Länge ist etwas größer als die Höhe, dabei an der Dorsalseite etwas geringer als an der Ventralfläche, wodurch der Wirbelkörper etwas keilförmig wird. Die kraniale Epiphyse bedeckt die vordere Fläche des Wirbelkörpers und etwa ein Drittel der Gelenkfläche der Parapophyse. Der den Wirbelkörper bedeckende Teil hat die Form eines abgerundeten Quadrates. In der Mitte der Dorsalkante befindet sich eine runde Einkerbung, in welcher das

Ligamentum longitudinale dorsale lag. Diese Einkerbung ist etwas schmaler und tiefer als an den Halswirbeln. Die kraniale Epiphyse ist etwas konvex, die kaudale hingegen schwach konkav. Letztere deckt die hintere Fläche des Wirbelkörpers und die gesamte Katapophysenfläche. Sie ist etwas breiter als die vordere Epiphyse, ungefähr gleich hoch, trägt aber in der Mitte der Dorsalkante keinen oder einen nur ganz undeutlichen Einschnitt. Der obere Rand der Katapophysen liegt in gleicher Höhe wie der Dorsalrand des mittleren Teiles der Epiphyse oder etwas tiefer.

Der Neuralkanal hat den Querschnitt eines breiten Gewölbes oder eines breitbasigen Dreieckes mit abgerundeten Ecken. Er ist somit etwas breiter als hoch.

Die Pediculi des Neuralbogens gehen vom obersten Teil der Seitenfläche des Wirbelkörpers aus, steigen, sich etwas kaudalwärts richtend, schräg gegen die Mitte zu an und gehen allmählich in den Processus spinosus über. Dieser ist bedeutend länger als der des  $C_7$  und stimmt, was Gestalt und Dimensionen anlangt, weitgehend mit dem des Braunbären überein. So wie dort ist der Dornfortsatz etwa dreimal so hoch wie der Wirbelkörper. Nahe der Basis hat sein Querschnitt die Form einer in sagittaler Richtung länglichen Ellipse, doch sind sowohl seine vordere wie hintere Kante sehr scharf. In seinem distalen Drittel verbreitert sich der Dornfortsatz und bildet seitliche Leisten aus. Er ist stets gerade gestreckt und etwas kaudalwärts gerichtet; von der Basis angefangen nimmt er gegen sein distales Ende zu etwas, aber nur sehr wenig, an sagittaler Ausdehnung ab.

Die Diapophyse ist hier von allen T am kräftigsten entwickelt. Sie erstreckt sich ziemlich gerade lateral- und ventralwärts. Ihre kaudo-dorsale Fläche ist fast ganz eben. Vorne bildet sie eine nach oben gerichtete Kante mit der schwach konvexen Ventrokranialfläche. An diese schließt ventralwärts eine konvex gerundete Fläche, welche die Diapophyse ventral und kaudal begrenzt und dann mit einer stumpfen Kante an die kaudo-dorsale Fläche grenzt. Am distalen Ende liegt die nach unten und etwas nach außen und vorne gerichtete Fovea pro tuberculo costae. Über dieser Gelenkfläche liegt ein dorso-kaudalwärts gerichteter höckeriger Fortsatz, der als Anapophyse zu bezeichnen ist. Dieser Fortsatz ist an den vorderen T recht unscheinbar, gewinnt aber an den hinteren Brustwirbeln (thorakolumbalen) und an den ersten Lendenwirbeln grö-

ßere Bedeutung und Ausbildung. Dasselbe gilt für die Metapophyse. Diese ist hier noch ein relativ kleiner Fortsatz an der Grenze zwischen der kranio-dorsalen Kante der Diapophyse und der Gelenkfläche der Praezygapophyse (Tafel VIII, Fig. 1).

Die *Postzygapophyse* ist als eigener Fortsatz des Neuralbogens entwickelt, doch greift die Gelenkfläche zum Teil schon auf das eigentliche Neuraldach über. Die Gelenkfläche ist elliptisch oder auch ganz kreisförmig. Ihre Lage ist nicht konstant. Meist liegt sie horizontal, also senkrecht zur Sagittalebene, bei ganz geringer Neigung von hinten oben nach vorne unten, doch sind Abweichungen recht häufig. In Extremfällen kann die Gelenkfläche unter  $45^\circ$  zur Sagittalebene geneigt sein, das heißt nach unten außen, oder aber auch etwas nach unten innen gerichtet sein. Das hängt damit zusammen, daß im  $T_1$  gewöhnlich der Übergang aus der Radiusstellung der Gelenkflächen in die Kreisbogenstellung erfolgt (VIRCHOW, 8). Es kann aber auch der Fall eintreten, daß erst  $T_2$  den Übergangswirbel darstellt (vgl. S. 71); dann stehen die kaudalen Gelenkflächen des  $T_1$  so wie die der C, nämlich nach unten außen gerichtet. Zwischen den beiden Extremfällen, daß nur der  $T_1$  oder nur der  $T_2$  den Wechsel in der Gelenkstellung vollzieht, gibt es zahlreiche Übergänge und damit auch sehr verschiedene Stellungen der hinteren Gelenkflächen des  $T_1$  und der vorderen Gelenkflächen des  $T_2$ .

Die *Praezygapophysen* stellen die proximalen Enden der Diapophysen dar. Die Gelenkflächen sind annähernd kreisrund, eben und hauptsächlich nach innen, weniger nach oben, sehr wenig nach vorne gerichtet.

Die *Parapophyse* (Fovea costalis anterior) liegt im Winkel zwischen Diapophyse und Wirbelkörper; die Gelenkfläche steht relativ stark vom Körper ab und sieht nach vorne, unten und seitwärts.

Die *Katapophysen* hingegen stehen fast senkrecht zur Sagittalebene und richten sich nur ganz wenig nach außen.

2. *Brustwirbel*. Der *Wirbelkörper* ist etwas kürzer, schmaler und höher als der des  $T_1$ , sonst in der Form sehr ähnlich. Die Länge des Wirbelkörpers ist an der Ventralseite wieder etwas größer als an der Dorsalseite. Die vordere wie die hintere Epiphyse zeigen weitgehende Ähnlichkeit mit  $T_1$ , doch sind beide flacher als bei jenem.

Der Neuralkanal nimmt an Höhe zu, ist im allgemeinen gerundeter als bei  $T_1$ , fast kreisrund. Die Breite wird dadurch vermindert, daß die Pediculi des Neuralbogens von der Seitenfläche des Wirbelkörpers mehr auf dessen Dorsalfläche rücken. Der Dornfortsatz ist höher, an der Spitze wieder seitlich verdickt, geradegestreckt und ebenso wie der des  $T_1$  oder etwas stärker kaudalwärts geneigt. Zuweilen kann auch die kraniale Kante ganz schwach konkav sein. Die sagittale Dimension bleibt in manchen Fällen von der Basis bis zur Spitze des Dornfortsatzes dieselbe, manchmal nimmt sie in distaler Richtung etwas ab.

Die Diapophyse steht ziemlich genau seitwärts von der Seitenfläche des Neuralbogens ab. Ebenso wie diese nimmt sie nur den kranialen Teil des oberhalb des Wirbelkörpers befindlichen Raumes ein, während der kaudale Teil dieses Raumes als Teil des Foramen intervertebrale ausgespart bleibt. Die gesamte Diapophyse ist kleiner als am vorigen Wirbel. Die Fovea pro tuberculo costae ist weniger nach vorne, mehr abwärts gerichtet, ihr kaudaler Rand springt ein wenig fortsatzartig vor. An ihrer Dorsalseite befindet sich die Anapophyse in ähnlicher Entwicklung wie am  $T_1$ . Anders ist es mit der Metapophyse. Diese hat sich von der Praezygapophyse entfernt und ist an das distale Ende der Diapophyse gerückt. Sie liegt hier kranial und etwas medial von der Anapophyse, eine Lage, die sie im großen und ganzen bei den folgenden Wirbeln beibehält. Sie ragt als deutlicher Fortsatz am Übergang zwischen kranialer und dorsaler Fläche der Diapophyse nach vorne (Tafel VIII, Fig. 1).

Der mediane Abstand der rechten und linken Praezygapophyse ist geringer als am  $T_1$ , scheint aber beim Höhlenbären geringer zu sein als beim Braunbären. Ihr Umriß ist länglich-oval bis kreisförmig, ihre Fläche plan oder schwach konkav. Bezüglich ihrer Stellung wäre das zu wiederholen, was oben über die Stellung der Postzygapophysen des  $T_1$  gesagt wurde.

Die Postzygapophysen rücken mehr auf die Ventralfläche des Neuraldaches, stehen aber noch ziemlich weit voneinander entfernt. Die Gelenkflächen sind schwach konkav. Sie sind hauptsächlich abwärts, dabei etwas nach hinten und mehr oder minder stark nach innen gerichtet. Ihre Neigung in sagittaler Richtung wird gegenüber  $T_1$  etwas stärker, das heißt der Winkel, den sie vorne mit der Wirbelkörperachse bilden, wird größer.

Die *Katapophyse* unterscheidet sich kaum von der des  $T_1$ , doch liegt sie an der Seitenfläche des Wirbelkörpers ein wenig höher als beim  $T_1$ . Die *Parapophyse* legt sich stärker an den Wirbelkörper zurück, sieht also mehr nach außen.

Auffallend ist am  $T_2$  das späte Verwachsen der kaudalen Wirbelkörperepiphyse. Während der ganze übrige Wirbel bereits voll ausgebildet ist, ist die kaudale Epiphyse noch getrennt und fehlt daher bei fossilem Material meistens. Dies gilt übrigens im schwächeren Grade auch von den anderen vorderen  $T$ .

3. bis 10. *Brustwirbel*. Die auf den  $T_2$  folgenden acht Wirbel,  $T_3$  bis  $T_{10}$ , sind am besten gemeinsam zu behandeln. Ihre Gestalt ist in weitgehendem Maße ähnlich und die unter ihnen bestehenden Unterschiede sind nur gradueller Natur. Da sich jeder Wirbel zu dem ihm vorangehenden so verhält wie der darauf folgende zu ihm selbst, so müßte man eigentlich, um die Unterschiede herauszuarbeiten, fast bei jedem Wirbel die beim vorigen gemachten Angaben wiederholen. Außerdem ist die Charakteristik der einzelnen Wirbel dieses Abschnittes nicht ganz leicht, weil bei der Mannigfaltigkeit der Formgestaltung die Unterschiede zwischen gleichen Wirbeln von zwei Individuen oft größer sind als die Unterschiede zwischen zwei aufeinanderfolgenden Wirbeln eines Individuums. Aus diesem Grunde wäre auch eine Beschreibung jedes einzelnen Wirbels nicht von besonderem Wert. Wesentlich erscheint es mir, jene Merkmale hervorzuheben, welche sich innerhalb der Reihe der vorderen Brustwirbel im Grade ihrer Ausbildung ändern. Beachtet man diese graduellen Unterschiede, wird man die Position eines jeden hierhergehörigen Wirbels wenigstens annähernd bestimmen können.

Die Längen der Wirbelkörper ändern sich wenig; wenn dies der Fall ist, dann ist — von kleinen Unregelmäßigkeiten abgesehen — ein ganz allmähliches Ansteigen der Wirbelkörperlängen zu bemerken. Stärker ändern sich die Dimensionen von Höhe und Breite. Beide Maße nehmen zu, die Höhe jedoch mehr als die Breite.  $T_3$  hat geringere Breite als  $T_2$  infolge der Stellungsänderung der Parapophyse. Dadurch, daß die Höhe am stärksten zunimmt, geht die Form des Wirbelkörperquerschnittes aus einer breitovalen mehr in die eines Kreises über (Abb. 3). Die Ventralfläche des Körpers ist stets gleichmäßig gerundet, die Dorsalfläche hingegen trägt ungefähr vom  $T_5$  an eine mediane, längs verlaufende Einkerbung

(Lig. long. dors.). Diese beeinflusst auch die Form der Epiphysen, besonders der kaudalen. Während deren Dorsalrand bisher mehr oder minder gerade war, zeigt er vom  $T_6$  an eine mediane Vertiefung. Bis zum  $T_5$  ist diese kaum merkbar. An der kranialen Epiphyse ist diese mediane Einkerbung schon an den Halswirbeln vorhanden und sie ändert auch hier wenig ihre Form, wird nur etwas breiter. Die

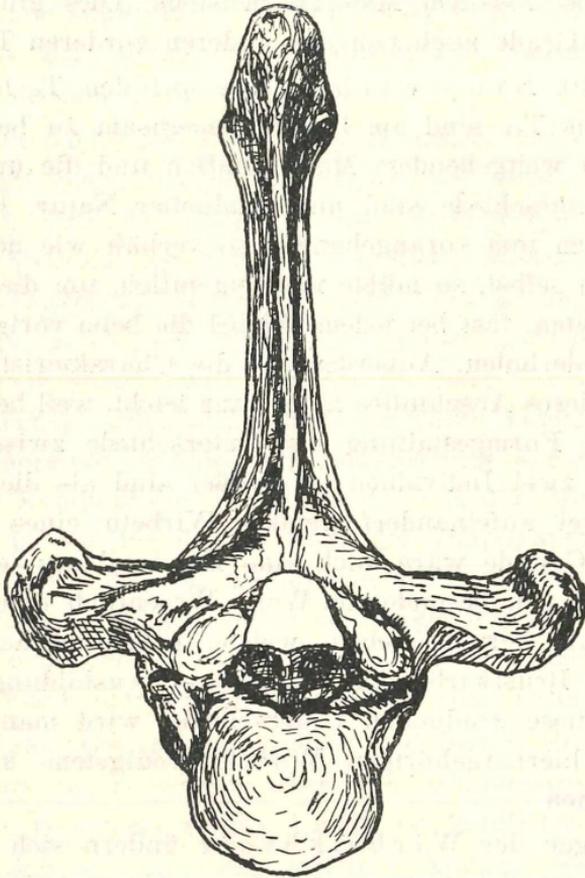


Abb. 3. Vierter Brustwirbel eines Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Kranialansicht.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

Epiphysen sind ziemlich gleichmäßig eben, in der Mitte um den Chordakanal ein wenig vertieft. Die kraniale Epiphyse ist annähernd kreisrund, in ihrem dorso-lateralen Teil etwas eingebuchtet durch die angrenzenden Parapophysen. Die kaudalen Epiphysen, die ja auch die Katapophysen zur Gänze bilden, sind an den ersten Wirbeln dieser Region ( $T_3$ ,  $T_4$ ) ziemlich genau halbkreisförmig, an den letzten ( $T_6$ ,  $T_{10}$ ) mehr verkehrt-spitzbogenförmig.

Die Form des Neuralkanales ändert sich wenig; er wird ventral durch die Vertiefung des Lig. long. dors. etwas ausgerundeter. Die Pediculi des Neuralbogens rücken in zunehmendem Maße auf die Dorsalseite des Wirbelkörpers, doch ist diese Änderung innerhalb  $T_3$  bis  $T_{10}$  gering, weil sie schon am  $T_3$  fast ganz auf der Dorsalfläche aufsitzen. Bedeutend ändern sich Form und Stellung der Dornfortsätze. Der des  $T_3$  ist wenig von dem des  $T_2$  verschieden, meist ein wenig länger und gegen vorne etwas stärker konkav. Am längsten dürfte der des  $T_4$  sein. Die im distalen Teil des Dornfortsatzes auftretende seitliche Verdickung rückt allmählich gegen die Spitze zu und ist vom  $T_6$  an auf das distale Ende beschränkt. Am  $T_5$  reicht sie noch etwas auf die Seitenfläche des Dornfortsatzes herab. Die kaudale Neigung des Processus spinosus nimmt allmählich zu, und zwar ist die Abweichung von der Senkrechten (in bezug auf die Wirbelkörperachse) beim  $T_3$  ungefähr  $30^\circ$ , beim  $T_{10}$  ungefähr  $40^\circ$ . Die Form des Dornfortsatzes kann dabei recht verschieden sein; er kann geradegestreckt oder kranialwärts konkav sein, er kann gleichmäßig breit (sagittal) sein oder sich distalwärts verjüngen. Die Dornfortsätze des  $T_5$  bis  $T_8$  sind gewöhnlich nach vorne zu etwas gekrümmt. Die Länge nimmt in der zweiten Hälfte der Region gegen den  $T_{10}$  zu gleichmäßig ab (Taf. VIII, Fig. 1).

Typisch für diese Wirbelregion ist auch die Änderung in der Stellung der Diapophyse. Letztere steht im  $T_3$  noch ziemlich senkrecht zur Sagittalebene. An den folgenden Wirbeln richtet sie sich mehr und mehr aufwärts und verkürzt sich gleichzeitig, das heißt ihr distales Ende (mit der Gelenkfläche) rückt dem Ursprung am Neuralbogen immer näher (Taf. VIII, Fig. 1). Die vorderen Wirbel ( $T_3$ ,  $T_4$ ) haben also lange, gerade abstehende, die hinteren Wirbel ( $T_9$ ,  $T_{10}$ ) haben kurze, schräg nach oben gerichtete Querfortsätze. Die Form der Gelenkflächen ist wenig charakteristisch. Meist sind sie an dem vorderen Wirbel deutlich konkav, an dem hinteren mehr plan. Die über den Gelenkflächen liegenden Anapophysen nehmen an Größe zu, die kranial- und etwas medianwärts von ihnen befindlichen Metapophysen hingegen ändern sich wenig. Sie haben stets die Form einer kurzen, schräg zur Fovea pro tuberculo costae ziehenden Leiste. Zwischen Anapophyse und Metapophyse liegt ein glatter rillenartiger Sattel.

Die Parapophyse hat stets Eiform, legt sich mehr und mehr der Seitenfläche des Wirbelkörpers an und rückt dabei etwas dorsalwärts. Ebenso verhält sich im letzten Punkte die Katapophyse. Ihre Stellung zum Wirbelkörper bleibt zwar immer dieselbe, auch bildet sie stets einen ohrförmigen Anhang der kaudalen Epiphyse, doch rückt sie in der Reihe vom  $T_3$  zum  $T_{10}$  ständig etwas in die Höhe (Taf. VIII, Fig. 1). Am  $T_3$  liegt ihr dorsaler Rand in derselben Höhe wie der des Hauptteiles der Epiphyse; am  $T_{10}$  hingegen ragt sie mit einem Drittel oder mit der Hälfte ihrer Fläche über den Epiphysenrand hinaus.

Der mediane Abstand der Zygapophysen nimmt allmählich ab. Dadurch engen diese den Neuralkanal etwas ein, doch nur sehr wenig, weil sich ihre Form mit dem Zusammenrücken ändert. Sind sie am  $T_1$ ,  $T_2$  und zuweilen am  $T_3$  noch breit oval oder kreisrund, so verschmälern sie sich an den folgenden Wirbeln und werden meist halbkreisförmig oder langelliptisch, wobei ihr großer Durchmesser der Sagittalebene parallel liegt. Die Umrisse der Gelenkflächen sind übrigens sehr verschieden. Nach deren Lage sind diese Wirbel als Kreisbogenwirbel zu bezeichnen, mit Ausnahme des  $T_{10}$ , dessen Gelenkflächen sich häufig der Radiusstellung nähern, also gewissermaßen eine Vorstufe zu  $T_{11}$ , dem Wechselwirbel, darstellen. Die kaudalen Gelenkflächen der übrigen Wirbel blicken abwärts, etwas kaudalwärts und ganz wenig nach innen. Die Gelenkflächen der Praezygapophysen sehen somit nach oben, etwas nach vorne und außen. Die Neigung der Praezygapophysen nach vorne, die der Postzygapophysen nach hinten nimmt in der Richtung vom  $T_3$  zum  $T_{10}$  zu, was für die in dieser Region auftretende (ventral-konkave) Krümmung der Wirbelsäule von Bedeutung ist.

11. Brustwirbel. Das kennzeichnendste Merkmal dieses Wirbels ist der Wechsel in der Stellung der Zygapophysen-Gelenkflächen. Während die kranialen Gelenkflächen eine Stellung ähnlich der der vorhergehenden  $T$  einnehmen, also dem Kreisbogentypus angehören, haben die kaudalen die für thorakolumbale und lumbale Wirbel typische Radiusstellung.  $T_{11}$  ist mithin jener Wirbel, den VIRCHOW (8) als zweiten Wechselwirbel (der erste ist der  $T_1$  oder  $T_2$ ) bezeichnet, während GIEBEL-LECHE (7) seine Eigenart noch stärker betonen und ihn als „diaphragmatischen“ Wirbel zum Grenz-  
wirbel zwischen Brust- und Lendenregion machen. Bei der üblichen Einteilung bezeichnet der Wechselwirbel die Grenze zwischen der

vorderen und hinteren Brustregion. Seine Eigenart als Grenzwirbel zeigt er nicht nur in der Stellung der Gelenkflächen, sondern auch in der Form des Querfortsatzes, des Dornfortsatzes und der Rippen-gelenke.

Die Dimensionen des Wirbelkörpers gliedern sich vollständig in die durch die vorhergehenden und nachfolgenden Wirbel dargestellte Reihe ein. Die Länge ist etwas größer als beim  $T_{10}$ , die Höhe ebenso wie bei diesem oder etwas größer. Ein wenig nimmt auch die Breite zu. Die Gesamtform des Wirbelkörpers zeigt sich gegenüber  $T_{10}$  nur dadurch verändert, daß die Katapophysen (Fovea pro capitulo costae post.) von diesem Wirbel an fehlen. Dies beeinflusst besonders die Form der kaudalen Epiphyse, welche dadurch herzförmig wird, während die kraniale durch die großen Parapophysen stärker eingeengt erscheint.

Die basalen Teile des Neuralbogens divergieren von ihrem Ursprung an den dorsalen Kanten des Wirbelkörpers an etwas stärker nach außen als bei  $T_{10}$ . Das Neuraldach ist ziemlich flach. Bemerkenswert ist die Form des Dornfortsatzes. Während dessen vordere Kante stärker kaudalwärts geneigt ist als bei  $T_{10}$ , fällt die kaudale bedeutend stärker ab als bei letzterem; dadurch erhält der Dornfortsatz in der seitlichen Ansicht die Form eines dreieckigen Segels, das charakteristische Merkmal des antiklinischen Dorns (Grenzdorn, VIRCHOW 8, vgl. auch GOTTLIEB 22).

Dies ist deshalb bemerkenswert, weil der Dorn des  $T_{11}$  eigentlich nicht den antiklinischen darstellt, also den Grenzdorn zwischen den kaudal und den kranial geneigten Dornfortsätzen.

In der Neigung der auf  $T_{11}$  folgenden Wirbel findet man unter den rezenten Bären große Schwankungen, die auch folgende Aufstellung zeigt:

#### Antiklinischer Wirbel

<i>Ursus arctos</i> 87	$T_{14}$
<i>Ursus arctos</i> 982	$T_{12}$
<i>Ursus arctos syriacus</i>	$T_{13}$
<i>Ursus arctos japonicus</i>	$L_1$
<i>Ursus labiatus</i> ( <i>Melursus ursinus</i> )	$T_{13}$
<i>Ursus labiatus</i> ( <i>Melursus ursinus</i> )	$L_1$
<i>Ursus ferox</i> ( <i>horribilis</i> )	$L_1$
<i>Ursus</i> ( <i>Helarctos</i> ) <i>malayanus</i>	$T_{13}$

<i>Ursus (Tremarctos) torquatus</i>	alle Rumpfwirbeldorne kaudad geneigt
<i>Ursus maritimus</i>	alle Lendendorne stehen aufrecht.

In dieser Zusammenstellung habe ich als antiklinischen Wirbel jenen bezeichnet, dessen Dorn tatsächlich eine Mittelstellung zwischen vorangehenden kaudad geneigten und folgenden kranial gerichteten Dornen darstellt. Fehlt ein solcher Gegensatz wie bei *Tremarctos* oder *Ursus maritimus* in der Richtung der Rumpfdorne, so kann man natürlich kaum von einer Antiklinie oder einem antiklinischen Dorn sprechen. Wenn man aber jene Fälle betrachtet, bei denen eine gegensätzliche Neigung der Dorne vorhanden ist, so treten einem hier große Schwankungen entgegen, indem der Übergang am T<sub>12</sub>, T<sub>13</sub>, T<sub>14</sub>, (T<sub>15</sub>) und L<sub>1</sub> erfolgen kann, also an allen zwischen T<sub>11</sub> und L<sub>2</sub> liegenden Wirbeln. Niemals aber bildet der 11. Brustdorn wirklich den antiklinischen.

Sieht man aber von der Richtung des Dornfortsatzes ab, so kennzeichnet den antiklinischen Dorn noch ein anderes Merkmal, nämlich seine Form. Bei allen jenen Formen, welche einen deutlich ausgeprägten und funktionell-antiklinischen Dorn besitzen, sind die Dorne vor diesem stets bedeutend höher als breit, die nachfolgenden Dorne aber relativ breit und niedrig. Die vorderen Dornfortsätze werden gegen ihr distales Ende zu meist schmaler, die hinteren meist breiter. Zwischen diesen beiden Regionen liegt der antiklinische Dorn, der sich nach seiner Form weder zu den vorangehenden noch zu den folgenden zählen läßt. Er ist meist dreieckig, indem er von einer breiten Basis am Neuraldach ausgehend sich gegen das distale Ende zu stark verschmälert, seine kraniale und seine kaudale Kante also stark konvergieren. Außerdem stellt er meist den kürzesten Dorn der Rumpfregeion dar. Indem sich sein kranialer Teil stark, sein kaudaler wenig oder gar nicht kaudalwärts neigt, vereinigt er in sich sozusagen die Merkmale beider Dornfortsatzregionen.

Untersucht man nun die Dornfortsätze der Rumpfwirbel bei den Bären bezüglich ihrer Form, so sieht man, daß stets der 11. Brustwirbel (beim Malayenbären aber der 12.) dem antiklinischen entspricht, ganz unabhängig von der Richtung der Dorne und der Stelle des Richtungswechsels. Diese Tatsache zeigt, daß nicht die Neigung der Dornfortsätze den jeweiligen antiklinischen Dorn be-

stimmt, sondern daß die morphologischen Merkmale des antiklinischen Dorns unabhängig von der Richtung der Dornfortsätze stets am  $T_{11}$  ( $T_{12}$ ) auftreten.

Beim Höhlenbären allein treten uns bezüglich der Stellung der Dornfortsätze wieder alle jene Fälle entgegen, welche wir bei den verschiedenen Arten der rezenten Bären realisiert fanden. Besonders in der Region zwischen  $T_{11}$  und  $L_2$  finden wir diese gewisse Freizügigkeit in der Stellung der Dornfortsätze. Diese können aufrecht stehen, kaudad oder kranial gerichtet sein. Die Tatsache, daß wir beim Höhlenbären, einer zweifellos spezialisierten Type unter den Bären, dieser Verschiedenheit in der Stellung der Dorne begegnen, macht es unwahrscheinlich, daß die Stellung der Dornfortsätze ein Artmerkmal darstellt. Viel wahrscheinlicher hingegen scheint mir, daß dieses Schwanken bei allen Bären anzutreffen wäre, wenn man nur eine genügend große Zahl von Wirbeln daraufhin untersuchen würde.

Kennzeichnend für  $T_{11}$  ist, wie erwähnt, auch die Stellung der Gelenkflächen (Abb. 4). Die der *Praezygapophysen* liegen meist vor dem Neuraldach, median vom kranialen Teil des Querfortsatzes. Bei dieser Lage sind sie schwach konvex und die in ihrer Mitte errichtete Normale ist aufwärts und etwas vorwärts gerichtet. Der mediane Abstand ihrer Mittelpunkte ist in diesem Falle nicht viel größer oder ebenso groß wie am  $T_{10}$ . Es tritt jedoch — wie ich oben bereits erwähnte — häufig der Fall ein, daß der Gelenkwechsel zum Teil schon am  $T_{10}$  erfolgt. Dann rücken die kranialen Gelenkflächen des  $T_{11}$  weiter auseinander und auf die Innenseite des Querfortsatzes, und zwar auf jenen Teil, den wir als Metapophyse bezeichnen müssen. Dann sind die Gelenkflächen plan oder schwach konkav und konvergieren ventralwärts. Die kaudalen Gelenkflächen hingegen zeigen stets typische Radiusstellung. Sie können plan, konkav oder konvex sein, und sind meist parallel zur Sagittalebene gestellt, können aber auch etwas nach unten konvergieren.

Die medio-laterale Ausdehnung des Querfortsatzes ist gegenüber  $T_{10}$  bedeutend vermindert. Das distale Ende mit der *Fovea pro tuberculo costae* ist dem medianen Wirbelteil sehr genähert. Hand in Hand mit dieser Verkürzung des Querfortsatzes erfolgt ein deutlicheres Hervortreten jener Fortsätze, welche sich bisher an den distalen Enden der Querfortsätze befanden. Die eigentliche *Diapophyse*, also der mit dem *Tuberculum costae* artikulier-

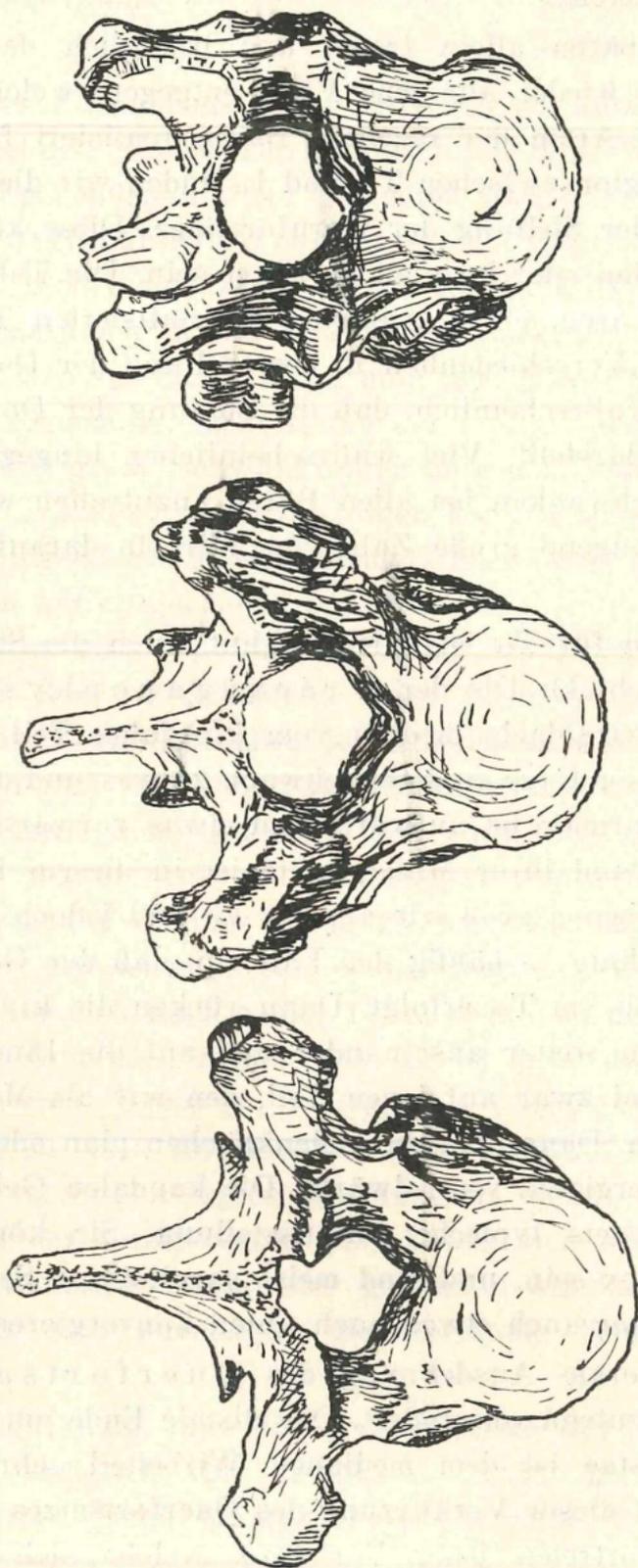


Abb. 4. Zehnter bis zwölfter Brustwirbel eines im Verband gefundenen Wirbelsäulenabschnittes aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Die vorderen Gelenkflächen zeigen den Übergang von der Kreisbogenstellung in die Radiusstellung.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

rende Teil des Querfortsatzes, hat die Form eines kreisrund bis völlig unregelmäßig begrenzten niederen Hügels an der ventrolateralen Fläche des Querfortsatzes. Sie nähert sich hier bereits stark der Parapophyse. Median des Dorsalrandes der Diapophyse ragt als stumpfer, kurzer Zapfen die Anapophyse kaudalwärts. Zwischen letzterer und dem Rande der Fovea pro tuberculo costae befindet sich ein unregelmäßiger, niedriger Höcker, der zuweilen auch als kaudal gerichteter Vorsprung entwickelt sein kann, so daß es den Anschein erweckt, als bestünde die Anapophyse aus zwei Teilen. Dieser niedrige Höcker stellt jedoch keinen eigentlichen Fortsatz oder Teil eines solchen dar, sondern bildet bei den folgenden Wirbeln den schräg von der Anapophyse zur Parapophyse ziehenden Kamm. Median vom Dorsalrand der Diapophyse erstreckt sich die Metapophyse als breiter Fortsatz kranial- und dorsalwärts. Sie ist von der Anapophyse durch einen platten Sattel getrennt (Abb. 5).

Die Parapophyse (Fovea pro capitulo costae) unterscheidet sich von der des  $T_{10}$  durch ihre bedeutendere Größe. Sie ist in dorsaler Richtung stark verlängert und berührt fast die Diapophyse<sup>7)</sup>.

12. bis 14. Brustwirbel.  $T_{12}$  bis  $T_{14}$  stellen die thorakolumbalen Wirbel dar, das sind jene rippentragenden Wirbel, deren Gelenkflächen Radialstellung einnehmen.

Die Wirbelkörper nehmen hier weiter an Länge zu, dabei sind sie aber in ihrem dorsalen Teil länger als an der Ventral-kante. Somit divergieren die Epiphysen dorsalwärts. Die Seitenflächen der Körper sind ventral etwas eingedrückt; dadurch entsteht ein relativ breiter Ventralkamm, der gegen die Lendenwirbel zu stärker hervortritt. Die dorsale Fläche des Wirbelkörpers zeigt eine tiefe mediane Längsfurche für das Ligamentum longitudinale dor-

<sup>7)</sup> Wir sehen mithin, daß sich der Querfortsatz, der bei den vorderen T eine gut umrissene Einheit darstellte, am  $T_{11}$  in vier Elemente auflöst, nämlich in Diapophyse (als die Fovea pro tuberculo costae tragender Fortsatz), Anapophyse, Metapophyse und den zwischen Anapophyse und Metapophyse liegenden Höcker. Ich glaube, daß diese vier Elemente eine gewisse Selbständigkeit in ihrer Entwicklung besitzen. Ich konnte nämlich an der Wirbelsäule eines jungen Seehundes (*Phoca hispida sibirica* Gm.), der ganz ähnliche Verhältnisse am Querfortsatz zeigte, beobachten, daß jedes dieser Elemente eine eigene Epiphyse trug (die Gelenkfläche für das Tuberculum costae trug sogar deren zwei). Diese fünf Epiphysen waren an allen Brustwirbeln entwickelt und stützen damit die Annahme einer Homologie jener Querfortsatzelemente der Brustwirbel.

sale. Die vordere Epiphyse nimmt bei fast gleichbleibender Höhe an Breite zu, zum Teil infolge der zunehmenden Kaudalrichtung der Parapophyse, deren Vorderrand stärker nach außen rückt, wodurch die durch die Parapophysen bedingte Einschnürung der Epiphysen allmählich verschwindet. Am  $T_{14}$  ist diese Einschnürung nur mehr sehr gering, am  $T_{12}$  hingegen noch relativ groß. Die kaudalen Epiphysen sind sehr ähnlich der des  $T_{11}$ , herzförmig, mitunter stärker gerundet. Ihre Dimensionen ändern sich wenig.

Der Neuralkanal ist fast kreisrund, doch ist meist der transversale Durchmesser größer als der dorsoventrale.

Die Länge des Neuraldaches und damit die Basis des Dornfortsatzes nimmt mehr oder minder gleichmäßig an Länge zu. Die Form der Dornfortsätze ist in dieser Region ziemlich ungleichmäßig, ebenso wie ihre bereits (S. 91 ff.) besprochene Neigung. Meist haben sie, seitlich betrachtet, mehr weniger die Form eines einem Quadrat oder Rechteck ähnlichen Trapezes, das heißt die vordere und hintere Kante konvergieren dorsalwärts in stärkerem oder geringerem Maße. Ihre dorsale Kante ist meist unregelmäßig knotig oder wulstig verdickt. Der vordere und hintere Rand des Neuraldaches sind dammartig erhöht, wodurch mitunter zu beiden Seiten des Processus spinosus nach vorne divergierende Gruben entstehen. Sie sind jedoch nicht immer vorhanden, manchmal auch nur einseitig entwickelt.

Die Außenseite jenes Neurapophysenteiles, der den Neuralkanal seitlich begrenzt, wird von den Elementen des Querfortsatzes gebildet, also von Diapophyse, Metapophyse und Anapophyse.

Am  $T_{12}$  sind diese folgendermaßen geformt (Abb. 5) die Diapophyse ist weitgehend reduziert. Die Fovea pro tuberculo costae liegt auf einer knotigen Erhöhung als dorsaler Anhang der Parapophyse, oder sie ist von letzterer getrennt und bildet eine etwa erbsengroße elliptische Fläche auf der zur Anapophyse ziehenden Leiste. In dieser Reduktion der Diapophyse findet man alle Übergänge von einer gewissen Selbständigkeit bis zur weitgehenden Vereinigung mit der Parapophyse. Letztere ist auffallend groß; ihr kranio-kaudaler Durchmesser ist etwa halb so groß wie der des Wirbelkörpers, der dorsoventrale noch größer. Die Parapophyse (Fovea pro capitulo costae) ist konkav und sieht lateralwärts.

Über ihr erhebt sich die Metapophyse. Diese hat die Form eines breiten, dorsad und kranial gerichteten Fortsatzes, dessen ab-

gerundetes distales Ende sich etwas lateralwärts krümmt. Ein schmaler, sattelförmig gekrümmter Kamm verbindet sie mit der Anapophyse. Diese ist im Vergleich zu den folgenden Wirbeln recht kurz, nach hinten und ein wenig seitlich gerichtet. An ihrem ventralen Teil liegt der knotige Höcker, der uns bereits am  $T_{11}$  entgegentrat. Ist die Diapophyse in stärkerem Maße bereits mit der Parapophyse vereinigt, dann trennt sie eine tiefe Furche von diesem Höcker; ist sie dagegen noch selbständig, so liegt sie auf einer ziemlich unregelmäßigen Leiste, welche von der Parapophyse zu jenem unter der Anapophyse liegenden Höcker zieht.

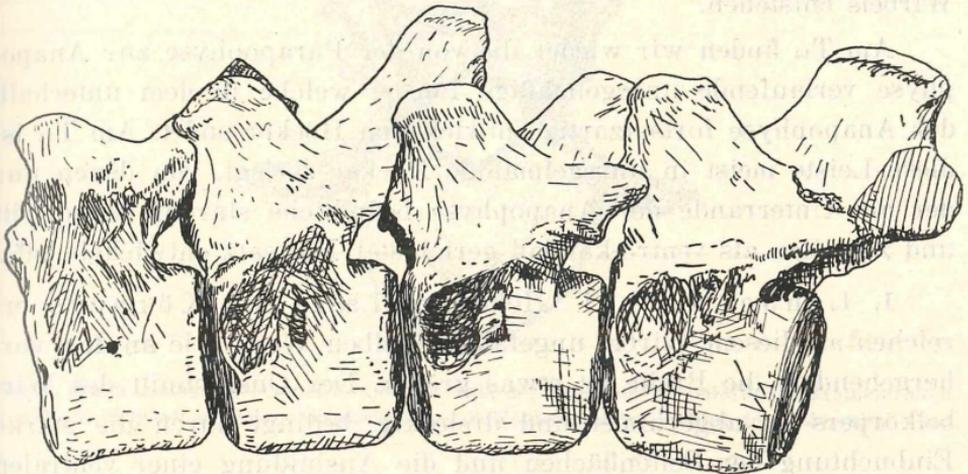


Abb. 5. Elfter bis vierzehnter Brustwirbel eines Höhlenbären aus der Caverne de Goyet in Belgien. Verkleinert. Original im Mus. roy. d'Hist. nat. Belg. in Brüssel.

An die Innenseiten der Metapophysen legen sich die Praezygapophysen an. Die Gelenkflächen sind konkav, stehen mehr oder minder parallel der Sagittalebene, wobei sie meist nach vorne zu etwas divergieren. Die Postzygapophysen liegen beiderseits des kaudalen Teiles der Dornfortsatzbasis. Die Gelenkflächen sind plan oder schwach konvex, nach außen gerichtet und etwas nach unten und hinten zu konvergent.

$T_{13}$  und  $T_{14}$  unterscheiden sich vom  $T_{12}$  am besten noch in der Form der aus dem Querfortsatz hervorgegangenen Elemente. Die Diapophyse verliert vollends ihre Selbständigkeit. Am  $T_{13}$  ist sie mitunter als dorsale Ausbuchtung der Parapophyse noch erkennbar, häufig jedoch, am  $T_{14}$  fast immer, in der Parapophyse vollkommen aufgegangen. Die Parapophyse ist am  $T_{13}$  kleiner als am  $T_{12}$ , stärker konkav und nicht nur seitlich, sondern auch ein wenig

kaudad gerichtet. Dasselbe gilt für die des  $T_{14}$ , nur in noch stärkerem Grade.

Die *Metapophyse* ändert ihre Form gegenüber  $T_{12}$  wenig. Am  $T_{13}$  ist sie bisweilen etwas größer. Eine deutlich stärkere Entwicklung erfährt die *Anapophyse*. Sie ist am  $T_{13}$ , mehr noch am  $T_{14}$  länger als am  $T_{12}$  und fast kaudad, nur etwas laterad gerichtet. Die Anapophysen des  $T_{13}$  und  $T_{14}$  umfassen, gemeinsam mit den Postzygapophysen, die Praezygapophysen und die Metapophysen des folgenden Wirbels, zuweilen sogar derart eng, daß neue Gelenkflächen zwischen Anapophyse und der Metapophyse des folgenden Wirbels entstehen.

Am  $T_{13}$  finden wir wieder die von der Parapophyse zur Anapophyse verlaufende unregelmäßige Leiste, welche in dem unterhalb der Anapophyse fortsatzartig entwickelten Höcker endet. Am  $T_{14}$  ist diese Leiste meist in unregelmäßige Höcker zerlegt, von denen nur der am Unterrande der Anapophyse befindliche stärker hervortritt und zuweilen als ventro-kaudad gerichteter Fortsatz entwickelt ist<sup>6)</sup>.

1. *Lendenwirbel*. Höhe und Länge des Körpers erreichen an diesem Wirbel ungefähr dieselben Werte wie an dem vorhergehenden, die Breite ist etwas größer. Der Querschnitt des Wirbelkörpers ist abgerundet und dreieckig, bedingt durch die starke Einbuchtung der Seitenflächen und die Ausbildung einer ventralen Crista (Abb. 6). An der Dorsalseite, also an der im Neuralkanal liegenden Fläche, zeigt der Körper eine mediane Längsfurche für das Lig. long. dors. Im kranialen Teil ist der Körper höher als im kaudalen, im dorsalen Teil länger als im ventralen. Dies gibt dem Wirbelkörper eine doppelte Keilform, wobei die ventralgerichtete, die für die sagittale Bewegung dieses Wirbels gegenüber seinen Nachbarn von Bedeutung ist, deutlicher ausgeprägt ist.

Sowohl die kraniale wie die kaudale Epiphyse haben die Form eines stilisierten Herzens, doch ist die kaudale unten gerundeter als die kraniale. Letztere ist höher aber weniger breit als die kaudale Epiphyse.

<sup>6)</sup> Ich möchte es hier nicht unerwähnt lassen, daß ich an einem montierten Braunbärenskelett des II. Zoologischen Institutes diese Leiste am  $T_{14}$  derart stark entwickelt fand, daß sie den Eindruck eines schräg gestellten kurzen Lendenquerfortsatzes machte. Dieser Ausbildungsgrad der Leiste bildet einen ausgesprochenen formalen Übergang zwischen den Querfortsätzen der Brustwirbel zu denen der Lendenwirbel.

Der Neuralkanal hat annähernd kreisförmigen Querschnitt, doch ist der transversale Durchmesser etwas größer als der dorsoventrale. Das Neuraldach ist etwas länger als am letzten Brustwirbel, ansonsten von diesem recht wenig verschieden. Mit dem Neuraldach wächst auch die sagittale Länge des Dornfortsatzes. Letzterer hat seitlich betrachtet ungefähr quadratischen Umriss,

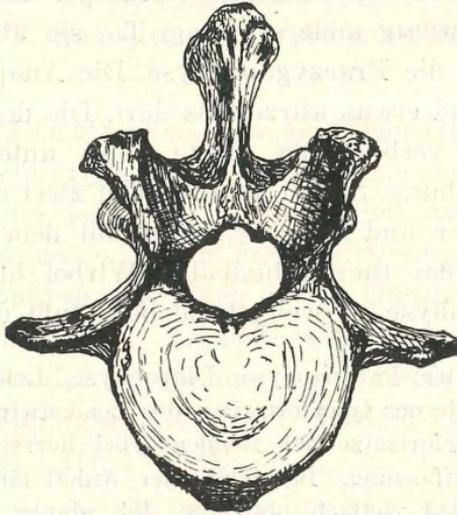


Abb. 6. Erster Lendenwirbel eines Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Kranialansicht.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

meist aber konvergieren die vordere und die hintere Kante gegen das distale Ende zu. Dieses ist gewöhnlich sehr stark verbreitert. Beiderseits der Kaudalkante des Dornfortsatzes sind meist die Ansatzstellen des Lig. interspinale deutlich erkennbar (Tafel VIII, Fig. 2).

Jene Fortsätze, welche ich oben als Elemente des Querfortsatzes bezeichnete, sind an diesem Wirbel weit auseinander gerückt und zeigen bei weitem nicht mehr diese enge Lagebeziehung, wie die ihnen entsprechenden Teile der T. Auch tritt unter ihnen eine sehr bedeutsame Funktionsänderung ein. Jene Elemente, welche im Thorakalabschnitt nur dem Ansatz von Muskeln (*M. multifidus*) und Bändern dienten, also Metapophyse und Anapophyse, stehen, wie auch schon in der thorakolumbalen Region, in inniger Beziehung zu den Gelenkfortsätzen.

Die Diapophyse und jener, zwischen Parapophyse und Anapophyse liegende, leistenartige Fortsatz sind hingegen mit der Parapophyse zu einer Einheit verschmolzen und bil-

den mit einem Rippenrudiment gemeinsam den Querfortsatz. Jene Elemente, welche als Gelenke fungierten, haben diese Eigenschaft durch die Synarthrose mit dem Rippenrudiment gänzlich verloren<sup>9)</sup>.

Der Querfortsatz des  $L_1$  ist recht klein. Er setzt mit elliptischem Querschnitt in der Mitte der oberen Wirbelkörperhälfte an und wird gegen sein distales Ende zu breiter und flacher. Er liegt senkrecht zur Sagittalebene, im Körper also horizontal. Die Metapophyse ist wenig anders als am  $T_{14}$ , sie überragt, sich distal verdickend, etwas die Praezygapophyse. Die Anapophyse ist schlanker als am  $T_{14}$  und etwas kürzer als dort. Die den Querfortsatz mit der Anapophyse verbindende Kante zeigt unterhalb dieser eine schwache Vorwölbung. Sie ist auch an den zwei oder drei folgenden Wirbeln erkennbar und ich möchte sie mit dem Höcker unterhalb der Anapophyse der thorakolumbalen Wirbel homologisieren. Die Form der Anapophyse ist weitgehend beeinflusst durch die der Met-

<sup>9)</sup> Ich habe hier Parapophyse, Diapophyse, Leiste und Rippenrudiment als Bauelemente des Querfortsatzes der Lendenwirbel bezeichnet. Über die Natur der Querfortsätze der Lendenwirbel herrscht jedoch durchaus keine einmütige Auffassung. Besonders der Anteil eines Rippenrudiments am Querfortsatz wird vielfach bestritten. Ich glaube, daß die diesbezüglichen Meinungsverschiedenheiten dadurch bedingt sind, daß man einerseits versucht, die an einigen Säugetieren oder am Menschen gefundenen Ergebnisse auf alle Säuger zu übertragen und dann auch dadurch, daß Morphologen und Embryologen den Wirbel und seine Fortsätze ganz verschieden betrachten. Für diese Arbeit, die sich in der Form der Wirbel und deren Funktion beschäftigen will, ist es aber durchaus nicht von fundamentaler Bedeutung, aus welchen Elementen der Bau des Wirbels ontogenetisch erfolgt. Rein auf Grund von Form und Lage kann ich hier die Teile der Wirbel benennen, und so meine ich hier, wenn ich Parapophyse, Diapophyse, Leiste und Rippenrudiment als Bausteine des Querfortsatzes bezeichne, daß dieser, was Form und Lage betrifft, eben jenen vier Teilen des letzten Brustwirbels entsprechen dürfte.

Auf Grund eingehendster Untersuchungen an den Wirbeln der Eurhinodelphiden von Antwerpen kam O. ABEL (12) zu dem Ergebnis, daß die Querfortsätze der Lendenwirbel der Wale auf ganz verschiedene Weise gebildet werden können. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß auch innerhalb der anderen Säugetiere die Lendenquerfortsätze auf ganz grundverschiedenen Wegen gebildet werden können, somit also häufig nicht homologe, sondern analoge Bildungen darstellen. Was die Bären betrifft, habe ich den Eindruck, daß der Querfortsatz des Lendenwirbels hauptsächlich aus Diapophyse, Leiste (also zwei Elemente des Proc. transversus der Brustwirbel) und aus Rippenrudiment gebildet wird, so daß man ihn so wie beim Menschen als Proc. costotransversarius bezeichnen müßte.

apophyse des folgenden Wirbels und umgekehrt. Zur Bildung richtiger akzessorischer Gelenke kommt es jedoch nicht; es sind meist nur Berührungsflächen ausgebildet, die aber auch nicht so eng über- und ineinandergreifen, wie ich es bei der Wirbelsäule eines sehr starken Braunbären aus dem Schönbrunner Tiergarten beobachten konnte.

Die Prae- und Postzygapophysen sind sehr ähnlich denen der letzten T, nur divergieren sie meist etwas stärker dorsalwärts.

2. bis 6. Lendenwirbel. Die einzelnen Glieder der Lumbalreihe sind recht einförmig. Doch sind immerhin genügend Merkmale vorhanden, die jeden Wirbel bezüglich seiner Position annähernd bestimmen lassen. Solche finden sich vor allem in der Ausbildung der Anapophyse, aber auch in den Dimensionen des Corpus und in den Querfortsätzen. Letztere scheiden allerdings in den meisten Fällen bei einer Beurteilung des Wirbels aus, weil sie nur höchst selten vollständig erhalten sind. Ähnlich ist es auch mit dem Dornfortsatz (Tafel VIII, Fig. 2).

Die Dimensionen der Wirbelkörper ändern sich in ganz verschiedener Weise. Die Länge nimmt stets bis  $L_5$  stufenweise zu, am  $L_6$  wieder ab. Anders die Höhe; diese nimmt bis zum  $L_4$  zu, an  $L_5$  und  $L_6$  wieder ab. Dabei ist die vordere Epiphyse wie auch der an sie grenzende Teil des Wirbelkörpers stets höher als der kaudale Teil und dessen Epiphyse. Die Differenz zwischen den Höhen der Epiphysen erreicht im  $L_4$  ihr Maximum. Die Breite des Körpers ändert sich am wenigsten, sie nimmt bis zum  $L_6$  ein wenig zu.

Daraus ergeben sich nun die verschiedenen Wirbelkörperformen. Während die vier vorderen in der Form recht ähnlich sind und sich nur durch die Gesamtgröße unterscheiden, ist der Körper des  $L_5$  lang, breit und relativ niedrig. Der Körper des  $L_6$  hingegen ist verhältnismäßig kurz, sehr niedrig, erscheint also besonders breit (Abb. 7).

Alle Lendenwirbel, besonders aber die ersten drei sind in ihrem dorsalen Teil länger als im ventralen. Somit konvergieren die Epiphysen eines jeden Wirbels nach unten zu, ein Ausdruck der besonders in diesem Teil deutlichen Lordose der Wirbelsäule und der für diesen Teil bezeichnenden Sagittalbewegung.

Der Neuralkanal ist am Anfang der Lendenwirbelsäule fast kreisrund, nur wenig breiter als hoch, und nimmt sakralwärts an Höhe ab und an Breite zu.

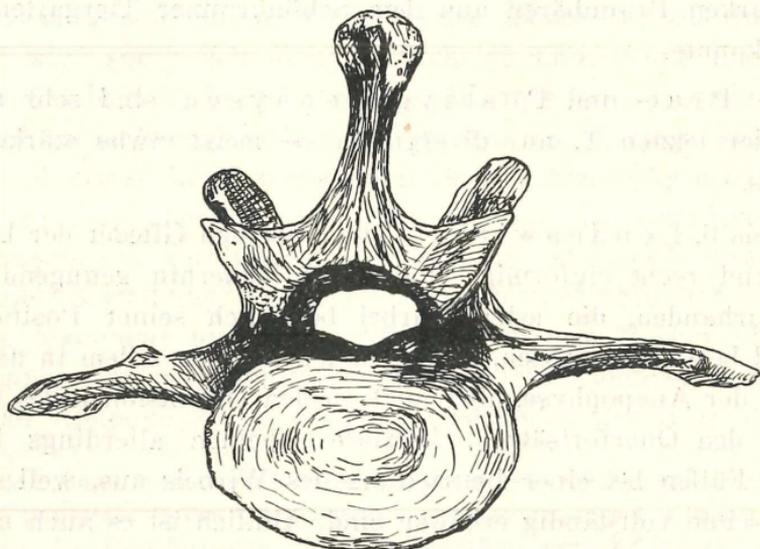


Abb. 7. Letzter Lendenwirbel eines Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Kaudalansicht.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Original im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

Wie bereits erwähnt, ist die Neigung der Dornfortsätze recht schwankend, besonders in der vorderen Lendenregion. Im allgemeinen sind sie vorne mehr oder minder dorsal gerichtet, während sich die der letzten L in zunehmendem Grade kranial neigen. In der Form sind sich die einer Wirbelsäule sehr ähnlich, die entsprechenden Dornfortsätze verschiedener Individuen aber sehr mannigfaltig. Stets aber haben sie, seitlich betrachtet, ungefähr den Umriss eines mehr oder minder hohen Rechteckes. Das distale Ende ist stets lateral verdickt. Sehr häufig springt die kraniodorsale Ecke etwas vor. Innerhalb einer Wirbelsäule nehmen die Lendendorne bis zum vierten oder fünften an Höhe etwas zu; der letzte, mitunter auch der vorletzte praesakrale Dorn hingegen sind wieder niedriger. Die sagittale Ausdehnung der Dornfortsätze nimmt konstant bis zum letzten Lendenwirbel ab (Taf. VIII, Fig. 2).

Während die Metapophyse an allen Lendenwirbeln in derselben Weise entwickelt ist wie am ersten, ändert sich der Ausbildungsgrad der Anapophysen bedeutend und kann deshalb, wenn mehrere Wirbel einer Wirbelsäule vorliegen, gut als Bestim-

mungsmerkmal der L herangezogen werden. Bereits am L<sub>2</sub> erscheint die Anapophyse gegenüber L<sub>1</sub> stark reduziert, noch mehr am L<sub>3</sub>. Ihr Reduktionsgrad — wenn man das Wort hier gebrauchen kann — ist am L<sub>4</sub> schwankend, manchmal ist sie noch als deutlicher zapfenartiger Fortsatz kenntlich, der jedoch nicht mehr mit der Metapophyse durch einen Damm in Verbindung steht wie bei den vorhergehenden Wirbeln. Manchmal aber ist sie so klein, daß sie nur mehr einen kaudad gerichteten Vorsprung der hier die Postzygapophyse mit dem Querfortsatz verbindenden Kante darstellt. In dieser Ausbildung finden wir sie auch am L<sub>5</sub> und L<sub>6</sub>, doch ist sie bei manchen Individuen wieder so schwach entwickelt, daß sie selbst am L<sub>3</sub> kaum noch als Fortsatz anzusprechen ist.

Soweit die Anapophyse deutlich entwickelt ist, befindet sich unterhalb dieser an der zum Querfortsatz ziehenden Kante eine kleine Vorwölbung, die ich mit dem ventral der Anapophyse der thorakolumbalen Wirbel liegenden höckerartigen Fortsatz homologisieren möchte. Wird die Anapophyse selbst zu einem Vorsprung der Kaudalkante des Querfortsatzes, so verschmelzen beide Fortsatzreste miteinander. Es kann jedoch auch jeder seine Selbständigkeit beibehalten, so daß wir zwei kleine Vorsprünge nebeneinander treffen.

Die Querfortsätze stehen meist senkrecht zur Sagittalebene. Ihr proximaler Teil nimmt von L<sub>1</sub> gegen L<sub>4</sub> an Breite (kranio-kaudal gemessen) zu, an L<sub>5</sub> und L<sub>6</sub> hingegen wieder ab. Der distale Teil des Querfortsatzes ist stets breiter als der proximale und dabei etwas kranialwärts gekrümmt. Da der Querfortsatz meist abgebrochen ist, stehen mir zur Beurteilung seiner Gesamtform nur sehr wenige Stücke zur Verfügung. Unter diesen besitzt stets der L<sub>4</sub> den breitesten und längsten Querfortsatz, der des L<sub>5</sub> ist ein wenig kürzer, erscheint aber infolge seiner geringen Breite noch länger; meist sind die der vorderen L wenig, die der hinteren (L<sub>4</sub>—L<sub>6</sub>) etwas stärker kranialwärts gekrümmt, doch ist dieser Unterschied sehr gering.

Bis zum L<sub>4</sub> gleichen die Gelenkfortsätze denen des L<sub>1</sub>. Dann aber rücken sie am L<sub>5</sub> und noch mehr am L<sub>6</sub> auseinander (Abb. 7). Die Postzygapophysen des L<sub>6</sub> sind insofern eigentümlich, als sie sich stärker nach unten richten; sie stehen hier in einem Winkel von ungefähr 45° zur Sagittalebene, blicken also gleichmäßig lateral- und ventralwärts.

**Kreuzbein.** Das eigentliche Os sacrum des Höhlenbären umfaßt zwei Sakralwirbel und drei pseudosakrale Wirbel. Mit diesem eigentlichen Kreuzbein können sich aber noch andere Wirbel der anschließenden Regionen verbinden. Besonders häufig trifft man beim Höhlenbären wie bei den rezenten Bären eine Ankylose zwischen dem letzten Kreuzbeinwirbel und dem ersten Schwanzwirbel. Diese Ankylose ist jedoch keine so feste wie zwischen den Kreuzbeinwirbeln untereinander, sie betrifft hauptsächlich die Querfortsätze, während die Wirbelkörper größtenteils durch die intervertebralen Knorpelscheiben getrennt bleiben. Die dorsalen Partien, also der Neuralbogen mit den Gelenkfortsätzen, können verwachsen oder auch selbständig bleiben, ihre Gelenke sind auch in diesem Falle funktionslos. Bezüglich des Verwachsungsgrades spielt das Alter der Individuen eine entscheidende Rolle, da weitgehende Ankylosen nur bei vollentwickelten Wirbeln auftreten.

Relativ häufig tritt auch der letzte L in innige Verbindung mit dem Sakrum und auch mit dem Ilium. Die Ankylose betrifft auch hier hauptsächlich die lateralen Partien. Die Elemente des Querfortsatzes verschmelzen einerseits mit denen des S<sub>1</sub>, andererseits mit der medianen Fläche des Iliums, und zwar in derselben Weise wie S<sub>1</sub>. Weit weniger betrifft die Ankylose die Wirbelkörper und die Zygapophysen. Zwischen den beiden Körpern bleibt ein Spalt frei, der beim lebenden Tiere von Knorpeln und Bändern ausgefüllt gewesen sein dürfte. Die Zygapophysen sind zwar sehr unregelmäßig gestaltet, aber vollkommen getrennt. Der Gelenksspalt ist allerdings hier wie zwischen den Wirbelkörpern sehr klein, so daß man annehmen kann, daß die Gelenkknorpel und Bänder einer fortschreitenden Reduktion unterworfen waren.

Die Dornfortsätze der mit dem Kreuzbein verbundenen Wirbel sind vollkommen frei, ebenso die Neuraldächer. Stets sind deutliche Fenster, wie sie auch sonst an der Dorsalseite des Neuralkanales auftreten, vorhanden.

Das eigentliche Sacrum bildet in seiner Gesamtheit einen aus fünf Wirbeln aufgebauten einheitlichen Knochen, der nach hinten zu an Breite und an Höhe abnimmt. Das ganze Kreuzbein zeigt eine schwache ventralkonkave Krümmung. In der ventralen Ansicht sieht man mehr oder minder deutlich die Gliederung in fünf Wirbeln, wobei die Verschmelzung der pseudosakralen Wirbel eine innigere ist als die der vorderen. Ventrale Wirbelkörperfortsätze sind nur

in spurenhafte Andeutungen erkennbar. Die Körper sind stets bedeutend breiter als hoch. Die Größenabnahme erfolgt bis zum S<sub>5</sub> sehr rasch, in den pseudosakralen Wirbeln etwas langsamer. Auch der Neuralkanal ist breit und sehr niedrig.

Längs der Dorsalfläche des Kreuzbeines zieht ein medianer Kamm, der aus der Vereinigung der Dornfortsätze hervorgeht. An jenen Stellen, wo sich die Processus spinosi befinden müßten, ist dieser Kamm erhöht und verbreitert; die Verbindungsstellen haben die Form knöcherner bandartiger Lamellen mit konkavem Dorsalrand. Ungefähr seitlich der Dorne befinden sich beiderseits die Rudimente der Praezygapophysen und Metapophysen, im vorderen Kreuzbeinabschnitt mehr als Höcker, im hinteren mehr als Leisten entwickelt. Lateral und etwas kranial sind Foramina, die Reste der zwischen den Querfortsätzen freier Wirbel befindlichen Zwischenräume. Mithin nehmen die den Querfortsätzen entsprechenden Partien einen sehr großen Raum ein und tragen in hohem Maße zur Verfestigung des Os sacrum bei.

Am letzten Sakralwirbel, etwas schwächer am vorletzten, sieht man die Ansatzstellen starker Bänder, welche durch die Foramina intertransversaria hindurch zum Ischium ziehen. Diese Ansatzstellen sind beim Höhlenbären im allgemeinen weitaus stärker ausgebildet als selbst bei sehr kräftigen Braunbären.

Schwanzwirbel. Eine genaue Beschreibung dieser Region ist mir nicht möglich, da ich eine vollkommene Reihe von Schwanzwirbeln nicht zur Verfügung hatte und aus einzelnen Wirbeln kaum etwas Wesentliches herauszulesen ist. Dies ist jedoch auch wenig von Bedeutung, da ja der Schwanz bei den Bären recht funktionslos und stark verkürzt ist. Er umfaßt bei den rezenten Bären meist acht bis zwölf Wirbel, und ich glaube, daß der Höhlenbär hierin seinen rezenten Verwandten gleich.

Der Körper des ersten Schwanzwirbels ist breit und relativ kurz. Die Epiphysen sind breitelliptisch und ungefähr gleich groß. Ein Neuralbogen ist stets vorhanden; meist verdickt er sich median zu einem wulstartigen Dornfortsatz, der sich kaudalwärts etwas über den Körper hinaus verlängert. Praezygapophysen sind stets deutlich entwickelt. Ihre Gelenkflächen sind in transversaler Richtung konkav und richten sich aufwärts und nach innen (Radialstellung). An der Außenseite der Praezygapophysen sind die Metapophysen noch recht gut erkennbar. Der Quer-

fortsatz ist sehr plump, kurz und breit und ein wenig ventralwärts gekrümmt. Postzygapophysen fehlen. Der Neuralkanal ist sehr schmal und niedrig.

An die Form des ersten Schwanzwirbels schließen nun die folgenden insoferne an, als allmählich eine Reduktion aller Teile außer dem Wirbelkörper erfolgt, bis schließlich nur dieser allein noch vorhanden ist. Schon am  $C_2$  verschwindet der mediane Teil des Neuralbogens, so daß der Neuralkanal offen liegt und nur seitlich durch die Pediculi begrenzt wird. Die Pediculi sind in ihrem kranialen Teil verdickt, was jene Stellen bezeichnet, wo sich die Reste der Praezygapophysen und Metapophysen befinden. In den folgenden Wirbeln erfolgt allmählich auch eine Reduktion der Pediculi, von denen vom  $Ca_6$  oder  $Ca_7$  an nur mehr zwei kleine Höcker am Dorsalrande der kranialen Wirbelkörperperiphyse übrig bleiben. Am  $Ca_2$  werden auch die Querfortsätze kleiner, vom  $Ca_4$  an sind sie nur mehr als laterale Leisten der Wirbelkörper erhalten. Vom  $Ca_4$  oder  $Ca_5$  an erfolgt eine Streckung der Wirbelkörper, was aber nur im Verhältnis zu den anderen Wirbelteilen zu verstehen ist. Dadurch nehmen sie die Form von Zylindern an und stehen so im Gegensatz zu den breiten flachen Körpern der vorderen Schwanzwirbel.

### 3. Die Wirbel des Höhlenbären im Vergleich mit denen des Braunbären.

Nach Betrachtung der einzelnen Wirbel des Höhlenbären ergibt sich somit eine weitgehende Übereinstimmung mit denen des Braunbären. Reduziert man die Größe der Höhlenbärenwirbel auf die der Braunbärenwirbel, oder hat man sehr große Braunbärenwirbel und sehr kleine Höhlenbärenwirbel vor sich, so bleibt bei den meisten Wirbeln kaum ein Merkmal übrig, welches die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Art sicher beurteilen läßt. Das darf nicht weiter wundernehmen. Wie ich schon einleitend sagte, stellt die Wirbelsäule einen sehr konservativen Bestandteil des Skelettes dar und Änderungen der Bewegungsart und andere Faktoren, welche die Form des Knochenbaues beeinflussen, werden sich meist in anderen Teilen des Skelettes früher und weit deutlicher manifestieren als in der Wirbelsäule. Allerdings haben wir beim Höhlenbären einen Faktor, der sich recht wohl auch in der Wirbelsäule auswirken könnte, und zwar die Überbauung. Die sowohl im Laufe der Phylogenese als auch der Ontogenese erfolgende relative Verkürzung der

Tibia (23) bewirkte auch eine Senkung des Beckens. Dies müßte wohl weiters zur Folge haben, daß sich in der Profillinie des Rumpfes der Höhlenbär sehr deutlich von den rezenten Bären unterschied. Denn bei letzteren finden wir fast immer einen Anstieg der Körperhöhe vom Nacken an gegen die hintere Brustregion und die Lendenregion hin. Der höchste Punkt des Rückens liegt bei lebenden Bären meist über der Grenze zwischen Brust- und Lendenregion, während die Nackenhöhe, die weniger durch die Form der Wirbelsäule (genauer der Dornfortsätze), als durch die mehr oder minder stark hervortretenden Schulterblätter und deren Muskulatur und durch den besonders im Herbst stark entwickelten Fetthöcker bestimmt wird, geringer ist. Dieses Verhältnis zeigen besonders deutlich *Ursus maritimus*, *Melursus* und *Helarctos*, etwas weniger *Ursus arctos*, während bei *Ursus horribilis* der Höhepunkt der Rückenlinie mehr in der Nackenregion liegt. Zwischen der Nackenhöhe und der hinteren Rückenlinie ist die Rückenlinie der Bären stets mehr oder minder stark konkav.

Im Vergleich zu allen rezenten Bären müßte beim Höhlenbären die Nackenhöhe infolge der Verkürzung der Hinterextremität ganz besonders in Erscheinung treten. Obwohl ich während meiner Untersuchungen diesen Verlauf der Rückenlinie stets im Auge behielt, war es mir nicht möglich, diesbezügliche Unterschiede in der Wirbelsäule zwischen Höhlen- und Braunbär zu finden. Die Ursache hierfür mag darin liegen, daß die durch die Senkung des Beckens bewirkten Formänderungen sich nicht nur auf die Wirbel, sondern auch auf die Intervertebralscheiben auswirkten; 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 (A. FICK, 24), geht hervor, daß diese neben den Bändern für die verschiedenen Krümmungen der Wirbelsäule von größter Bedeutung sind. Mithin entfielen beim Höhlenbären mindestens die Hälfte der durch die Überbauung bedingten Änderungen in der Wirbelsäule auf die Bandscheiben, die naturgemäß ganz meiner Beurteilung entzogen sind. Und derjenige Teil der Änderungen, der die Form der Wirbelkörper betraf, teilte sich gleichmäßig auf alle zwanzig Rumpfwirbel auf und wurde dadurch für den einzelnen Wirbel so klein, daß er unter die Grenze der gewöhnlichen Schwankungsbreite fiel.

Bei der Zusammensetzung einzelner Wirbelsäulen oder einzelner Wirbelsäulenabschnitte war ich wohl manchmal versucht, solche Abweichungen in der Krümmung der Höhlenbärenwirbelsäule gegenüber der Braunbärenwirbelsäule anzunehmen. Solche wären nur dann als Tatsache anzuerkennen, wenn sie sich in einer verschiedenen Form der einzelnen Wirbel nachweisen ließen. Da morphologische Verschiedenheiten zwischen den meisten Wirbeln des Höhlenbären und des Braunbären nicht bestehen, läßt sich vorläufig über die Krümmung der Höhlenbärenwirbelsäule nichts bestimmtes aussagen. Wir haben damit ein Beispiel vor uns, das deutlich zeigt, wie ein die Form des Skelettes bestimmender Faktor in seiner Auswirkung auf die Form der Wirbel so abgeschwächt wird, daß er nicht mehr wahrnehmbar erscheint.

---

**Literatur.**

1. EHRENBERG, K., Vorkommen der Fossilreste; in ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, Speläolog. Monogr. 7—9, S. 295 ff., Wien 1931.
2. HOCHSTETTER, F. v., Die Ergebnisse der Höhlenforschungen im Jahre 1879, II. Bericht. Sitz.-Ber. Ak. d. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Wien 1879.
3. — Die Kreuzberghöhle bei Laas in Krain: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 43, Wien 1881.
4. ABEL, O., und KYRLE, G., Die Drachenhöhle bei Mixnitz, Speläolog. Monogr. 7—9, Wien 1931.
5. EHRENBERG, K., Die Ergebnisse der Ausgrabung in der Schreiberwandhöhle am Dachstein; Pal. Zeitschr. 11, Berlin 1929.
6. — Die bisherigen Ergebnisse der Grabungen in der Bärenhöhle bei Winden im Burgenland, Pal. Zeitschr. 14, Berlin 1932.
7. GIEBEL-LECHE, Säugetiere in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, 5. Abt., Leipzig und Heidelberg 1877.
8. VIRCHOW, H., Wirbelsäule und Rotatoren der Bären. Arch. f. Anat., Leipzig 1913.
9. STROMER v. REICHENBACH, E., Die Wirbel der Landraubtiere, Zoologica 36.
10. RETZIUS, A., Über die richtige Deutung der Querfortsätze an den Rücken- und Lendenwirbeln beim Menschen und bei den Säugetieren; Müller's Arch. f. Anat. 1849.
11. VIRCHOW, H., Die Wirbelsäule von Ursus americanus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1910.
12. ABEL, O., Das Skelett der Eurhinodelphiden usw. III. Teil, Mus. d'Hist. nat. Belg., Mem. 48, Brüssel 1931.
13. EHRENBERG, K., Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Pliozän, Pal. Zeitschr. 11, Berlin 1929.
14. SIVERS, W. v., Struktur der Hand- und Fußwurzel des Höhlenbären von Mixnitz, Palaeobiologica 4, Wien und Leipzig 1931.
15. BAUDOIN, M., Les maladies des animaux préhistoriques. La spondylit déformante chez l'Ours des Cavernes. C. r. Acad. Sci. T. 154, Paris 1912.
16. BREUER, R. Pathologische Befunde am Skelett des Höhlenbären; in ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläolog. Monogr. 7—9, Wien 1931.
17. KRÜGER, W., Musculus multifidus und Musculi rotatores der Haus-säugetiere; Anat. Anz. 63, 1927.
18. DELBOS, J., Recherches sur l'ostéologie de l'Ours brun des Pyrénées. Ann. Sci. nat. 4ième série, Zool., T. IX, S. 155 ff., Paris 1858.
19. CUVIER, G., Recherches sur les ossements fossils, VII, 4ième édition.

20. EHRENBERG, K., Die plistozenen Bären Belgiens, Bull. Mus. roy. d'Hist. nat. Belg., VII, 3, Brüssel 1931.
21. BÜRGL, H., Zur Frage der Schädelhaltung des Höhlenbären. Palaeobiologica 5, Wien und Leipzig 1933.
22. GOTTLIEB, H., Die Antiklinie der Wirbelsäule. Morph. Jahrb. 49, Leipzig 1915.
23. EHRENBERG, K., Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären; in ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz (s. 4), S. 624—710.
24. FICK, A., Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Jena 1904.

---

**Tafelerklärung.**

T a f e l VII.

Lateralsicht der Halswirbelsäule von *Ursus spelaeus* aus der Caverne de Goyet in Belgien.

- a. Dorsalsicht der Halswirbelsäule von *Ursus spelaeus* aus der Caverne de Goyet in Belgien.

T a f e l VIII.

- a. Lateralsicht der Brustwirbelsäule (vorderer Abschnitt) von *Ursus spelaeus* aus der Caverne de Goyet in Belgien.
- b. Lateralsicht der Lendenwirbelsäule von *Ursus spelaeus* aus der Caverne de Goyet in Belgien.

(Die Originale zu Tafel VII und VIII befinden sich im Mus. roy. d'Hist. nat. Belg. in Brüssel.)

---

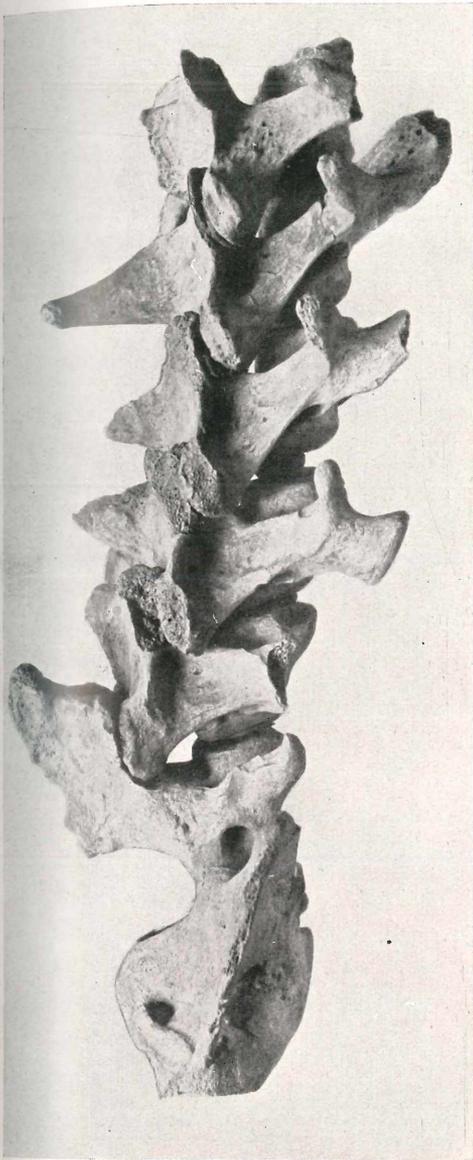


Fig. 1.



Fig. 2.



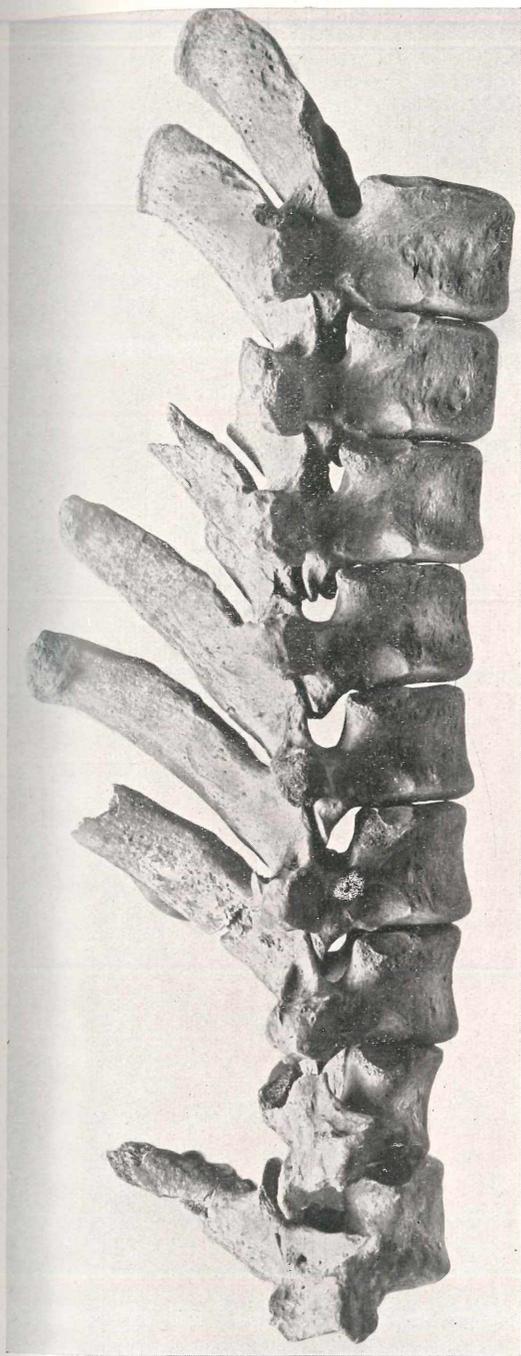


Fig. 1.

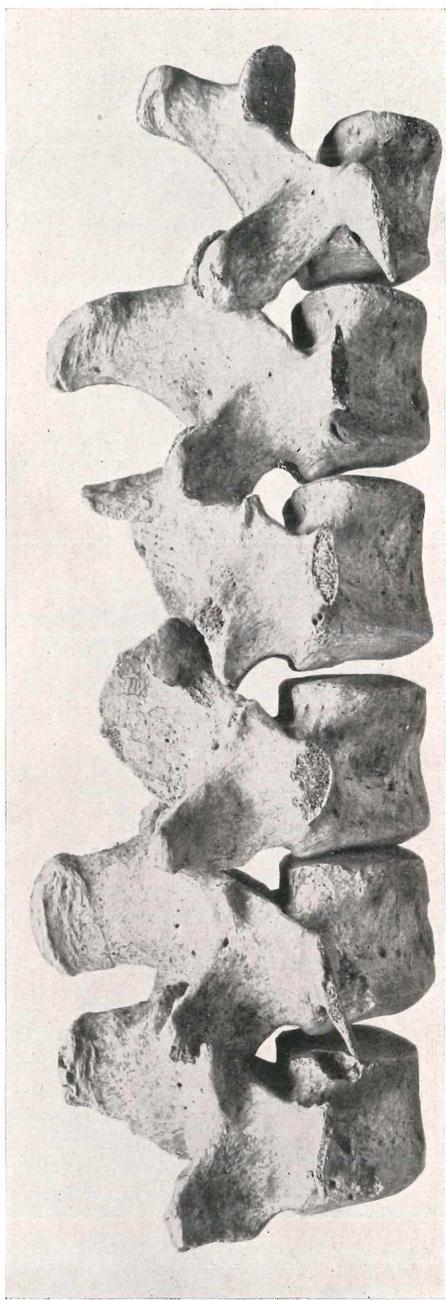


Fig. 2.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [6](#)

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

Artikel/Article: [Merkwürdige Ausschiffe und deren Entstehung an zähnen spelaeoider Bären. 65-110](#)