

EEN SNIJTAND VAN *URSUS* CF. *U. DENINGERI* VON REICHENAU, 1904 VAN MAASVLAKTE 2

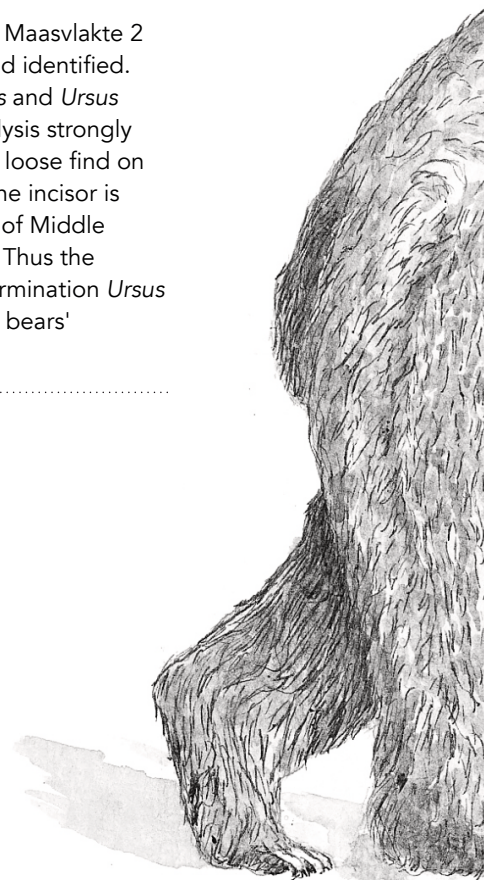
ANDERS SCHINKEL, CITROENGAARD 20, SPIJKENISSE; ANDERSSCHINKEL@TELFORT.NL

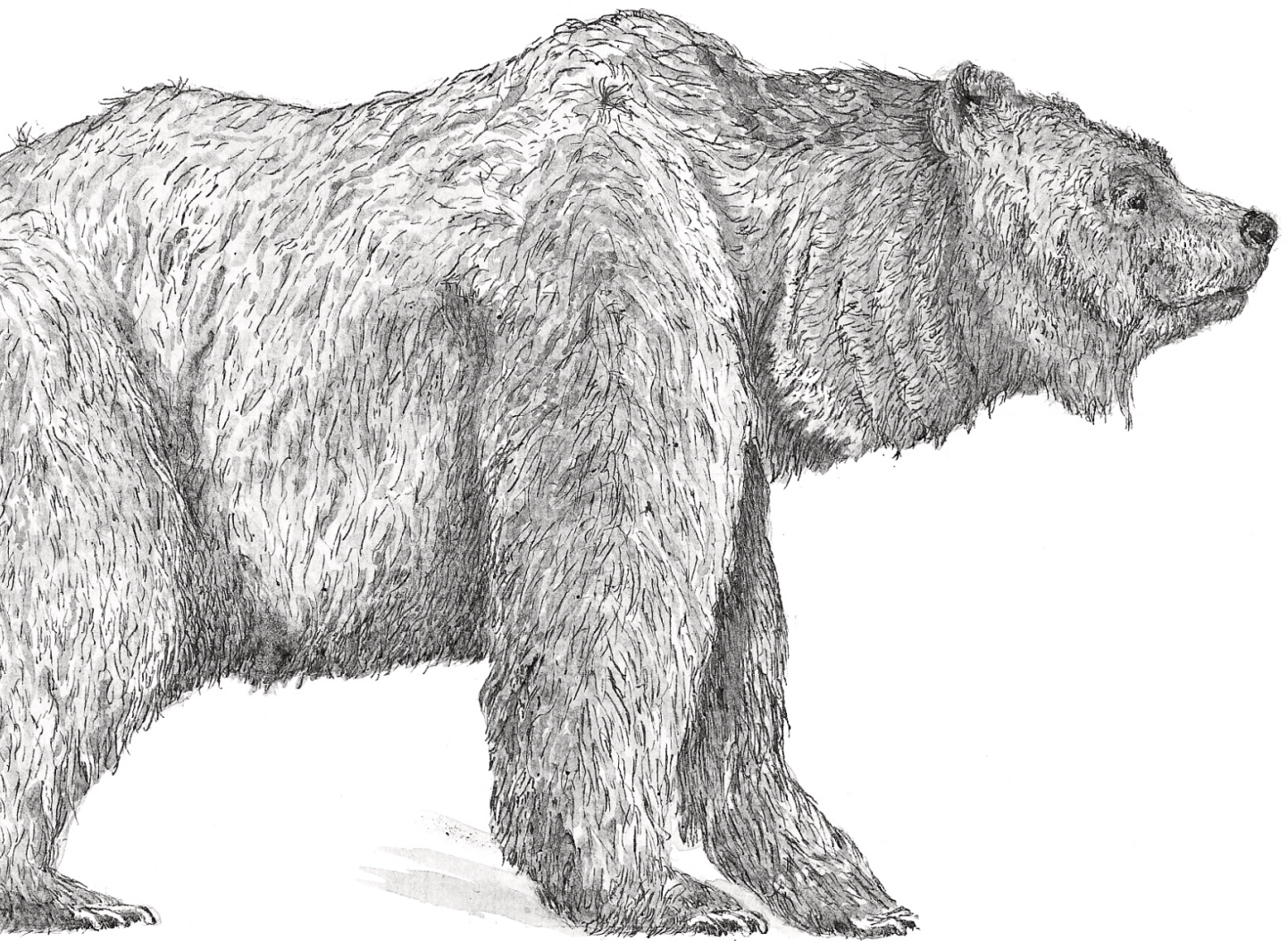
Samenvatting

In dit artikel wordt een bovenkaakse derde snijtand van een beer, door de auteur gevonden op het strand van Maasvlakte 2, beschreven, geanalyseerd en gedetermineerd. Op grond van de morfologie worden allereerst andere grote carnivoren en vervolgens ook *Ursus arctos* en *Ursus maritimus* afgewezen als mogelijke determinaties. Een morfometrische analyse wijst sterk in de richting van *Ursus deningeri*, maar de intraspecifieke variatie maakt het problematisch om de determinatie van een enkele vondst hierop te baseren. Een gedetailleerde morfologische analyse wijst echter uit dat de snijtand een combinatie van arctoïde en speleoïde kenmerken vertoont, wat kenmerkend is voor midden-pleistocene grottenberen, traditioneel aangeduid met de (verzamel)naam *Ursus deningeri*. De tand kan dan ook met enige voorzichtigheid aan deze 'soort' worden toegeschreven, wat leidt tot de determinatie *Ursus* cf. *U. deningeri*. Met dit artikel wordt het belang van de bestudering van de snijtanden – naast de (pre)molaren – van (grotten)beren onderstreept.

Summary

In this article a third upper incisor of a bear, found by the author on the beach of Maasvlakte 2 (North Sea coast, Port of Rotterdam, The Netherlands), is described, analyzed and identified. On morphological grounds other large carnivores, and subsequently *Ursus arctos* and *Ursus maritimus*, are rejected as possible species determinations. A morphometric analysis strongly suggests *Ursus deningeri*, but intraspecific variation makes the identification of a loose find on that basis problematic. A detailed morphological analysis, however, shows that the incisor is characterized by a combination of arctoid and speleoid features, which is typical of Middle Pleistocene cave bears, traditionally subsumed under the name *Ursus deningeri*. Thus the incisor can be assigned, with some caution, to that 'species', leading to the determination *Ursus* cf. *U. deningeri*. This article underlines the importance of studying not just (cave) bears' (pre)molars, but also their incisors.





INLEIDING

Met enige regelmaat worden in Nederland resten van beren gevonden. Bij opgravingen komen ze tevoorschijn, maar ze belanden ook in de netten van vissers en worden gevonden op de opgespoten stranden van (o.a.) de Maasvlakte en de kust van Hoek van Holland tot Kijkduin. Meestal gaat het hier om bruine beren (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), en vaak zijn ze holoceen van ouderdom (Anoniem, z.j. (a); Mol en Langeveld, 2018). Een van de meest spectaculaire recente vondsten is die van een bijna complete linkervoorpoot van een bruine beer, aangetroffen in de Amsterdamse Waterleidingduinen, die uit de 9e of 10e eeuw AD bleek te stammen (Kuijper et al., 2016; Kuijper en Verheijen, 2017).

Pleistocene vondsten zijn zeldzamer, en dat geldt in het bijzonder voor vondsten van andere beren dan de bruine beer. De Etruskische beer (*Ursus etruscus* Cuvier, 1823) is de oudste berensoort die in Nederland gevonden is, voornamelijk in de kleigroeven van Tegelen (Anoniem, z.j. (b); Van den Berge, z.j. (a)). Het is (inmiddels) algemeen geaccepteerd dat uit de Etruskische beer zowel de bruine beer als de laat-pleistocene grottenbeer (*Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794) evolueerden (Torres Pérez-Hidalgo, 1992; Bol, 2002; Musil, 2005a; Rabeder et al., 2009; Rabeder en anderen weerlegden de hypothese van Mazza & Rustioni, 1994, dat de Etruskische beer in Europa zonder evolutionair nageslacht uitstierf en de bruine beer de voorouder was van de grottenbeer). Het is wel mogelijk dat het hierbij om een Europese variant (*U. etruscus* in strikte zin) ging naast een Aziatische variant, sterk op de Etruskische beer gelijkend en mogelijk nauw verwant, en dat de grottenberen zich uit de eerste ontwikkelden, terwijl de bruine beer voortkwam uit de tweede (Kurtén, 1968, 120; Wagner & Čermák, 2012, 486). De Etruskische beer was een omnivoor en waarschijnlijk een 'opportunist' (wat hij at, hing af van wat zijn omgeving te bieden had) (Torres Pérez-Hidalgo, 1992, 636); hetzelfde geldt voor de bruine beer, die morfologisch dan ook veel dichter bij zijn voorouder is gebleven dan de grottenberen (Torres Pérez-Hidalgo, 1992; Baryshnikov et al., 2018; Koufos et al., 2018). Grottenberen daarentegen waren herbivoren, en hoewel een isotopenstudie voor *Ursus deningeri* een omnivoor dieet suggereerde (Stiner et al., 1998), wijzen slijtagepatronen van het gebit, de postcraniale morfologie, de morfologie van de onderkaak en zelfs de verhouding tussen de hoeveelheid mannelijke en vrouwelijke overblijfselen die in grotten zijn gevonden op een sterke herbivore component in het dieet van deze midden-pleistocene beren (Stiner et al., 1998; Stiner, 1999; Van Heteren et al., 2018, 2). Van Heteren et al. (2018, 12) concluderen dan ook dat *U. deningeri* even zeer was aangepast aan een plantaardig dieet als *U. spelaeus*.

Terwijl er in Duitsland, Oostenrijk en andere Europese en Aziatische landen gigantische aantallen resten van grottenberen zijn gevonden (in grotten, waarin ze tijdens een winterslaap overleden), zijn vondsten uit Nederland en de Noordzee uiterst zeldzaam. Mol et al. (2008, 28 en 110) schreven nog dat zich in de collectie van Naturalis zestien in de Noordzee gevonden resten van grottenberen bevinden (waaronder één schedelfragment, in 1931 opgevist nabij Breskens), maar nader onderzoek heeft uitgewezen dat alléén

het laatstgenoemde schedelfragment aan een grottenbeer kan worden toegeschreven – in alle andere gevallen gaat het toch om bruine beren (Charlie Schouwenburg, persoonlijke communicatie; in de tentoonstelling van Naturalis vermeldt het bordje bij de grottenbeer ook dat de vondst uit de Westerschelde de enige Nederlandse vondst van een grottenbeer is).

Eveneens zeer schaars (in Nederland) zijn vondsten van Deningers beer, *Ursus deningeri* Von Reichenau, 1904. Deningers beer is de midden-pleistocene tussenvorm tussen *Ursus etruscus* en *Ursus spelaeus*. De evolutie van *Ursus deningeri* tot *Ursus spelaeus* verliep vloeiend; een duidelijke afgrenzing is niet mogelijk (Rabeder, 1999, 97). Het onderscheid tussen de midden-pleistocene grottenbeer en de laat-pleistocene vorm moet dan ook als een conventie worden beschouwd, een uiteindelijk arbitrair onderscheid tussen twee 'chronospecies', gekoppeld aan tijdvakken binnen een feitelijk ononderbroken evolutionaire ontwikkeling (Van Heteren et al., 2018, 1). De soortnaam is niet onomstreden; Erdbrink pleitte in 1953 al voor de afschaffing van deze soortnaam (Erdbrink, 1953, deel II, 388, 512-515; ook o.a. 1984, 80-81 en 1988, 12) en Musil (2005b, 80) beschouwt de naam als een paraplu waaronder een complex van soorten schuilgaat. Ik kom hier later op terug.

Uit Nederland zijn tot nu toe “naast proximale fragmenten van de tibia en de humerus (...) zeven molaren” beschreven, gevonden op Maasvlakte 1, die zijn geassocieerd met *U. deningeri* (Kerkhoff, 1990, 49). De kiezen lagen qua complexiteit (het aantal knobbeltjes op het kauwvlak) tussen de primitievere kiezen van *U. etruscus* uit Tegelen en verder geëvolueerde kiezen van *U. deningeri* uit Mosbach in en werden daarom gedetermineerd als *Ursus* aff. *deningeri* (dus: 'verwant aan' *U. deningeri*) (Vervoort-Kerkhoff & Van Kolfshoten, 1988, 90-92). Ze werden gerekend tot de laat vroeg-pleistocene en vroeg midden-pleistocene Fauna I van de Maasvlakte (Van Kolfshoten & Vervoort-Kerkhoff, 2010, 60). (Terzijde: strikt genomen had de aanduiding *Ursus* aff. *U. deningeri* moeten zijn, omdat een soort altijd met een dubbele naam wordt geïdentificeerd. Hoewel de kortere formulering veel gebruikt wordt, kies ik om deze reden zelf voor '*Ursus* cf. *U. deningeri*'; zie Lucas, 1986.)

Het is natuurlijk goed mogelijk dat er meer resten van Deningers beer gevonden zijn, bijvoorbeeld op de genoemde stranden, maar dat deze niet tot op soortniveau gedetermineerd zijn of konden worden. Losse vondsten van de verschillende berensoorten zijn immers moeilijk uit elkaar te houden, zelfs als het om (pre)molaren gaat (Anoniem, z.j. (a)). In sommige gevallen is het echter wel degelijk mogelijk om een enkel gebitselement ten minste toe te schrijven aan een beer uit de arctoïde of speleoïde lijn (of in Musils termen: de boreale of mediterrane groep; Musil, 2005b). Dat geldt ook voor de in dit artikel beschreven I³ (derde incisor of snijtand uit de bovenkaak), op 23 december 2019 gevonden op het strand van Maasvlakte 2. De morfologie plaatst hem duidelijk in de lijn van de grottenbeer; de vraag is alleen: wélke grottenbeer?

TERMINOLOGIE

Voordat ik overga tot de beschrijving en analyse van het materiaal is het goed iets over de beschrijvende termen te zeggen, omdat die bij een snijtand mogelijk verwarring kunnen opleveren. Molaren worden nu eenmaal veel meer bestudeerd, dus zijn we daar visueel misschien meer op ingesteld. Net als bij molaren worden de termen 'linguaal' en 'labiaal', 'mesiaal' en 'distaal' gebruikt. De linguale of tongzijde is net als bij molaren de binnenkant van de tand en de labiale of lipzijde de buitenkant. De mesiale zijde is de zijde die naar de middellijn tussen de linker- en rechterkaakhelft toe wijst, de distale zijde is de zijde die ervan af wijst. Het is hierbij belangrijk de positie in de kaak in gedachten te houden; de oriëntatie van de linguaal-labiale lijn en mesiaal-distale lijn door een tand verandert immers wanneer je bij de hoektand de hoek omgaat (zie Grandal-D'Anglade 1993, 42, Fig. 2-2). Daarom kan de mesiale zijde ook wel als de anterieure zijde worden aangeduid, en de distale zijde als de posterieure zijde (zoals Tchernov & Tsoukala, 1997, doen). De anterieure zijde van een snijtand is dus niet wat we intuïtief geneigd zouden zijn de voorzijde te noemen, namelijk niet de kant waar je tegenaan kijkt als de snijtand in de kaak zit, maar de kant die naar de middellijn van de kaak wijst.

Wat verder verwarrend zou kunnen zijn, is dat het gangbaar is om de breedte van de kroon ook bij een snijtand linguaal-labiaal te meten. Dat is opnieuw hetzelfde als bij een molaar, alleen zou je bij een snijtand, die voorin de bek zit, gemakkelijk geneigd kunnen zijn de breedte 'van links naar rechts' op te vatten – mesiaal-distaal dus. Vanzelf

betekent dit ook dat de lengte mesiaal-distaal gemeten wordt, dus van de ene naar de andere zijkant.

MATERIAAL

De in dit artikel beschreven tand is een complete I³ uit de linkerbovenkaak, nummer AS346 in de collectie van de auteur (Fig. 1). De tand is op drie plekken (oppervlakkig) beschadigd: 1) aan de mesiale zijde van de wortel is over een oppervlak van ongeveer een halve bij een halve centimeter het buitenste laagje cement verdwenen; 2) aan de linguale zijde mist net boven de wortel een stukje email van de kroon van ongeveer 9 mm lang en 4 mm hoog; en 3) het uiterste puntje van de kroon is afgebroken.

Zowel het email van de kroon als het cement van de wortel vertonen barstjes. De structuren op de kroon ogen gepolijst. In combinatie met genoemde beschadigingen (met name de eerste twee), zou dit erop kunnen duiden dat de kies 'gerold' is door de activiteit van – en mogelijk verplaatsing door – water. Aan de labiale zijde is een witte plek en oppervlakkige beschadiging van het email te zien. Aan de mesiale zijde, boven de 'fossa lunaris' (die verderop besproken zal worden) en achter het 'cingulum', een rand aan de basis van de kroon die met name aan de mesiaal-linguale zijde verdikt is, is een afgeplat vlakje te zien dat wellicht door contact met de I₃ (uit de onderkaak) te verklaren is, al zou de I³ daar normaal gesproken overheen vallen en slijtage dus eerder aan de andere kant te verwachten zijn.



Figuur 1. AS346 in mesiaal, linguaal, distaal en labiaal aanzicht.
Mesial, lingual, distal, and labial view of AS346.

De wortel is kastanjebruin van kleur, de kroon een combinatie van zwart, grijs, en blauwgroen, meer egaal donker naar het uiteinde toe en meer gemêleerd en gemarmerd naar de wortel toe. De tand is meer gemineraliseerd dan, in mijn ervaring, laat-pleistocene strandvondsten; maar dit is natuurlijk niet meer dan 'circumstantial evidence'.

De totale lengte van de tand is ca. 44,5 mm. (Maten zijn genomen door het gemiddelde te nemen van drie metingen met een digitale schuifmaat met een resolutie van 0,1 mm en een nauwkeurigheid van 0,2 mm, en dit af te ronden op 0,1 mm.) De in tabel 1 weergegeven maten, genomen volgens Rabeder (1999, 71), zijn voor de determinatie echter belangrijker. Door de beschadiging van de kroon aan de linguaal-distale zijde valt de mesiaal-distale lengte enkele tienden millimeters korter uit dan anders het geval zou zijn geweest.

ANALYSE EN DETERMINATIE

De in dit artikel beschreven tand is caniniform, maar duidelijk geen canine. Canines van beren, leeuwen en hyena's zijn een stuk groter, met een veel sterker ontwikkelde wortel; bovendien hebben ze een zijdelings sterk afgeplatte vorm, wat deze tand niet heeft. Canines van kleinere roofdieren komen ook niet in aanmerking, ook weer vanwege de afgeplatte vorm, en verder vanwege het veel meer dolkachtige karakter van die hoektanden: de kroon van de hoektanden van zowel kleinere hondachtigen als kleinere katachtigen sluit vrij vloeiend aan op de wortel (d.w.z.: de kroonbasis is niet veel dikker dan de wortel er direct onder/boven) en de kroon is lang en puntig.

De I³ van grote roofdieren is een tand die caniniform is, dat wil zeggen: *“de kroon is niet spatelvormig of meerknobbelig maar heeft een enkele spits, die zwak naar linguaal gebogen is”* (Rabeder, 1999, 70; dit citaat en alle volgende zijn door mij vertaald). Op grond van het formaat van deze tand komen alleen de grootste roofdieren in aanmerking: bruine beren, ijsberen en grottenberen, grottenleeuwen (en katachtigen van vergelijkbaar formaat) en hyena's. Vergelijking in Hue (1907), Dawkins & Sanford (1866-1872) en Reynolds (1902, 1906) leidde al vrij snel tot de conclusie dat het om een beer moest gaan, maar voor de volledigheid zal ik kort iets zeggen over de I³ van grottenleeuwen, *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810), en grottenhyena's, *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss, 1810).

VERGELIJKING MET GROTTENHYENA EN GROTTENLEEUW

Over de I³ van de grottenhyena schrijft Reynolds (1902, 9): *“P is een veel grotere caniniforme tand (dan de I1 en I2, AS), met een duidelijke rand, in het bijzonder ontwikkeld aan de anterieure externe zijde, waar hij over de rand van de kroon heen valt. De wortel is zeer groot en bijna cilindrisch.”* De afbeelding op Plaat VI toont inderdaad een tand met een in verhouding tot de kroon zeer grote, dikke wortel; de mesiaal-distale lengte van de wortel (ofwel de doorsnede anterieur-posterieur) is veel groter dan die van de kroon. Deze kenmerken heeft de in dit artikel beschreven snijtand niet.

De I³ van grottenleeuwen lijkt in zijn algehele vorm, in de manier waarop de bolle labiale (buiten)zijde en de min of meer holle linguale (binnen)zijde elkaar ontmoeten (Schmid, 1940, 103), en met zijn zwak tot matig ontwikkelde cingulum (Dawkins & Sanford, 1866-1872, 67), al een stuk meer op de I³ van beren dan de I³ van grottenhyena's. Sotnikova & Nikolskiy (2006, 221) rapporteren bij laat-pleistocene grottenleeuwen zelfs *“snijtanden met een goed ontwikkeld linguaal cingulum”*. Maar er zijn enkele opvallende verschillen. Ten eerste is de labiale zijde van de I³ van een (grotten)leeuw sterk gekromd over de gehele lengte van de tand (Schmid, 1940, 103); de kromming van de kroon wordt voortgezet in de wortel. In zij aanzicht vertoont de labiale kant daardoor een sterke boogvorm, een lijn die een deel van een cirkel beschrijft (Fig. 2). Bij beren is deze kromming veel minder sterk aanwezig.

Een tweede opvallend verschil betreft de kroon. Schmid (1940, 105) merkt op dat de I³ van leeuwen behalve in hun veel grotere formaat grotendeels overeenkomt met die van luipaarden (*Panthera pardus* Linnaeus, 1758). Over de I³ van luipaarden schrijft ze dat zich aan de mesiale (binnen)kant van de linguale zijde een klein puntje bevindt, dat geïnterpreteerd kan worden als een structuur die de tegenhanger op de I³ is van de meer ontwikkelde structuur (een extra knobbel) die de andere snijtanden op dezelfde plek hebben (ibid., 103). Bij leeuwen 'tekent het linguale bultje zich slechts als richel van de kroon af' (ibid., 105), maar het blijft duidelijk zichtbaar (zie Fig. 2, vooral het eerste en tweede aanzicht). Bij de I³ van beren is deze structuur niet aanwezig.

BRUINE BEER, IJSBEER, OF GROTTENBEER?

Zojuist sprak ik over een globale overeenkomst tussen de I³ van leeuwen en die van beren. Deze betreft echter wel de ijsbeer en bruine beer, maar niet de grottenbeer (in ruime zin). De snijtanden van ijsberen en bruine beren zijn, net als die van veel andere roofdieren, morfologisch 'primitiever' dan die van grottenberen, die een verdere evolutie hebben ondergaan. Rabeder (1999, 70) schrijft: *“De P van de bruine beer is, het primitieve bouwplan van de meeste carnivoren volgend (bijv. Caniden, Musteliden, Feliden), duidelijk eenvoudiger gevormd dan bij grottenberen. De tandkroon heeft een eivormige omtrek aan de basis, vanaf de naar linguaal gebogen punt lopen twee eveneens gekromde randen naar de basis, waar ze door een onduidelijk linguaalcingulum met elkaar verbonden zijn, de labiale buitenzijde is convex gebogen en heeft geen cingulum. De mesiaalrand is naar de P gericht, de distaalrand naar de hoektand.”* (Zie voor afbeeldingen van recente bruine beren waarop deze simpele morfologie te zien is de foto's op Myers et al., 2020.) Ook Baryshnikov et al. (2018, 12) merken op dat de bovenkaakse snijtanden van bruine beren sterk lijken op die van *U. etruscus*, die een 'primitieve morfologie' hebben; die van grottenberen hebben een 'complexere morfologie'. De I³ van grottenberen wijkt op verschillende punten af van het door Rabeder beschreven 'bouwplan'. Ik zal deze punten hieronder bespreken. Het zal dan al snel duidelijk worden dat AS346 een I³ van een grottenbeer (in ruime zin) is.

Tabel 1. Maten van de beschreven I³ (AS346).Measures of the described I³ (AS346).

Genomen maat	Lengte
Kroonhoogte / mesiale hoogte	13,5 mm
Kroonbreedte (linguaal-labiaal)	13,0 mm
B/H-index (breedte : hoogte x 100)	96,3
Mesiaal-distale lengte	12,4 mm

Figuur 2. Een I³ (dex) van een leeuw, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758), in lingual, mesiaal, distaal en labiaal aanzicht.

Bron: <https://nl.pinterest.com/pin/51791464435583826/>, oorspronkelijk van [blog.azibaza.com](https://nl.pinterest.com/pin/51791464435583826/). Pogingen om rechthebbenden te achterhalen liepen dood.

An I³ (dex) of a lion, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758), in lingual, mesial, distal, and labial view. Source: <https://nl.pinterest.com/pin/51791464435583826/>, originally from [blog.azibaza.com](https://nl.pinterest.com/pin/51791464435583826/). Attempts to discover copyright holders reached a dead end.



Fossiele vondsten van ijsberen zijn extreem zeldzaam, mogelijk omdat ze vaak sterven op het pakijns, waardoor hun overblijfselen zelden bewaard blijven (Ingólfsson & Wiig, 2009, 459). Een ulna gevonden in Kew (Londen) van waarschijnlijk laat-pleistocene ouderdom werd door Kurtén toegeschreven aan (een grote ondersoort van) *Ursus maritimus* Phipps, 1744 (Kurtén, 1964, 16). Ingólfsson & Wiig (2009, 460) rapporteren echter dat nieuw onderzoek door wetenschappers van het Natural History Museum in Londen tot de conclusie heeft geleid dat het om een bruine beer gaat. De oudste gedateerde vondst van een ijsbeer, een op Spitsbergen gevonden onderkaak, is op de grens van het Eemien en Weichselien gedateerd: 130-110 ka (Ingólfsson & Wiig, 2009). Door de zeldzaamheid van oudere vondsten is er relatief weinig bekend over de evolutie van ijsberen, maar algemeen geaccepteerd is dat ze afstammen van bruine beren. Over *wanneer* ze zich daarvan hebben afgescheiden (in het Laat-Pleistoceen, het Midden-Pleistoceen, of zelfs nog eerder), bestaat discussie (Ingólfsson & Wiig, 2009, 460). De afstamming van bruine beren, gecombineerd met hun exclusief carnivore levenswijze, heeft implicaties voor de morfologie van de snijtanden. De verschillen die in de evolutie zijn ontstaan tussen de snijtanden van grottenberen (met hun plantaardige dieet; Baryshnikov et al., 2018, 13) en die van bruine beren, onderscheiden de eerste eveneens of nog sterker van die van ijsberen. Gimranov & Kosintsev (2017) onderzochten de snijtanden van hedendaagse bruine beren en ijsberen; ze concludeerden dat de snijtanden van bruine beren een sterkere variatie in de kroonmorfologie vertoonden, en dat de snijtanden van ijsberen meer aangepast

zijn aan een carnivoor dieet. (Opmerkelijk genoeg bestudeerden zij de I₁, I₂ en I₃ en de I¹ en I², maar niet de I³, die in het geheel niet genoemd wordt; maar er is geen reden om aan te nemen dat deze een uitzondering zou vormen.) De kenmerken van AS346 die ik hieronder zal beschrijven, en die deze tand onderscheiden van de I³ van bruine beren, onderscheiden deze dus ook (minstens zo sterk) van ijsberen.

Voordat ik op deze onderscheidende kenmerken inga, is het goed even op te merken dat tanden en kiezen van bruine beren en grottenberen *niet* simpelweg op grond van hun grootte van elkaar te onderscheiden zijn, waarbij de grottenbeer dan sowieso groter zou zijn dan de bruine beer. Bruine beren variëren zowel in tijd als geografisch sterk in grootte (en ook grottenberen waren niet altijd en overal even groot; zie de conclusie in Rabeder, 1999, 97). Ook in het Laat-Pleistoceen kwamen bruine beren voor die qua grootte vergelijkbaar waren met grottenberen, en waarvoor dan ook wel namen als *U. ferox* en *U. horribilis* gebruikt zijn; Marciszak et al. (2019) duiden deze beren aan als *U. arctos 'priscus'*. (*U. arctos horribilis* is overigens de huidige benaming voor de grizzlybeer, de Noord-Amerikaanse bruine beer.)

In de nu volgende beschrijving van kenmerken die grottenberen onderscheiden van bruine beren volg ik Rabeder (1999), maar maak ik daarnaast gebruik van de in mijn optiek soms meer heldere beschrijvingen van Baryshnikov et al. (2018).

1. Het cingulum

In de hierboven al aangehaalde beschrijving van de I³ van bruine beren zegt Rabeder (1999, 70) dat er sprake is van een 'onduidelijk linguaalcingulum'. Reynolds (1906, 13) merkte al op dat de I³ van arctoïde beren in vergelijking met die van grottenberen een 'weinig ontwikkeld cingulum' kent, en ook Schütt (1968, 20) benoemt het als een arctoïde kenmerk. Dit cingulum is zoals gezegd een enigszins verdikte rand aan de basis van de kroon, aanwezig aan de linguale zijde en doorlopend naar de mesiale zijde, waar het cingulum nog wat dikker wordt of zelfs uitmondt in een 'bultvormige verdikking' (Rabeder, 1999, 70), door Reynolds (1906, 13) aangeduid als een 'slight cusp'. We kunnen dus onderscheid maken tussen een linguaalcingulum en een mesiaalcingulum (dat strikt genomen linguaal-mesiaal gepositioneerd is).

Rabeder zegt niets over de aan- of afwezigheid van een mesiale verdikking bij bruine beren, maar zijn gestileerde afbeelding van een I³ van *U. arctos* (ibid., 71, Afb. 41, 1b en 1c) suggereert wel dat er bij bruine beren aan de (linguaal-) mesiale zijde een verdikking te zien is. Baryshnikov et al. (2018, 12) zijn hier duidelijker over; over bruine beren zeggen ze: “*Het mesiale cingulum is sterk ontwikkeld (has quite a developed morphology) (...)*”. De eveneens gestileerd weergegeven I³ van *U. arctos* in hun Fig. 3 (ibid., 5) toont een heel duidelijke langgerekte en bultvormige verdikking van het cingulum aan de mesiale zijde. Een mesiaal cingulum kan dus ook bij bruine beren aanwezig zijn, zij het dat dit geen opstaande rand vertoont, zoals bij grottenberen vaak (maar niet altijd) het geval is (Baryshnikov et al., 2018, 5, Fig. 3; zie voor voorbeelden van pleistocene bruine beren ook Reynolds, 1906, Plaat VI, waarop het lange, bolle mesiaalcingulum goed te zien is, en Torres Pérez-Hidalgo, 1988, 214, fig. 5.10). Charlie Schouwenburg kon mij echter een foto tonen van een recente bruine beer in de natuurhistorische verzameling van Museum Wiesbaden, waarbij géén sprake was van een verdikt mesiaal cingulum (persoonlijke communicatie); dit is dus een variabel kenmerk). Wanneer het mesiale cingulum bij bruine beren aanwezig is, heeft het dus wel een andere vorm dan bij typische grottenberen: een langgerekte, bultvormige verdikking, die in het midden het dikst is, en geen opstaande rand vertoont.

Een eenduidiger verschil tussen bruine beren en grottenberen (in de zin dat bruine beren noch grottenberen hierin variabel lijken te zijn), wat het cingulum betreft, zit hem echter in het linguaalcingulum; dit is zoals gezegd bij bruine beren veel zwakker ontwikkeld dan bij grottenberen. Bij grottenberen loopt een duidelijk afgetekend linguaalcingulum van de mesiaalrand (langs de linguaalrand, zie punt 2 hieronder) naar de distaalrand.

Kijken we nu naar AS346, dan zien we meteen dat deze tand een duidelijk verdikt, bultvormig mesiaalcingulum heeft, met een vorm zoals die ook bij bruine beren te zien is (Fig. 3). Daarnaast is te zien dat de tand een linguaalcingulum heeft. Helaas is hier midden aan de linguale kant een flink stuk van afgebroken – maar de breuklijn die het dichtst bij de punt van de kroon ligt, loopt precies langs de rand van het cingulum, dat een soort 'natuurlijke' breuklijn vormde voor mechanische schade. En ondanks slijtage is de

wat kronkelige rand van het cingulum aan weerszijden van de beschadiging nog goed te volgen. Maar – al dan niet door slijtage (door rollen) – erg duidelijk is het linguaalcingulum niet, dus op grond hiervan kan AS346 niet van bruine beren worden onderscheiden. Feitelijk is er meer sprake van een 'onduidelijk linguaalcingulum', zoals Rabeder het noemt in zijn beschrijving van de I³ van bruine beren.

2. De linguaalrand

Dat het bij AS346 om een grottenbeer (in ruime zin) gaat, wordt wel duidelijk als we naar een volgend kenmerk kijken: de linguaalrand. Zoals gezegd is de kroon van de I³ van beren in twee helften verdeeld door een lijn gevormd door de distaalrand en de mesiaalrand, die elkaar in de punt van de kroon ontmoeten. Vanaf het verdikte mesiale cingulum, aan de linguale zijde, kort voor de bocht naar mesiaal, loopt bij AS346 echter nog een derde rand naar de punt van de kroon, een rand die door Rabeder (1999, 70) als 'linguaalrand' wordt aangeduid (Fig. 4). Rabeder schrijft: “*Bij de grottenberen in ruimere zin (U. spelaeus en U. deningeri) wordt een derde rand aangemaakt. Deze als linguaalrand aangeduide formatie begint bij een vaak bultvormige verdikking van het cingulum...*” Bij bruine beren is deze rand niet aanwezig (zie ook Reynolds, 1906, Plaat VI). Hieruit is duidelijk dat *Ursus arctos* als determinatie kan worden uitgesloten; AS346 is een I³ van een grottenbeer in ruime zin.

De combinatie van het eerste en tweede hier besproken kenmerk zorgt er bij grottenberen voor dat een min of meer driehoekig linguaal vlak ontstaat, omsloten door de twee randen die van de kroonbasis naar de punt lopen en het linguaalcingulum aan de kroonbasis. Bij AS346 is de linguaalrand een 'hoek' tussen twee vlakken die elkaar snijden, geen opstaande of van het linguale vlak afstaande rand; hetzelfde geldt voor de distaalrand. Bij typische grottenberen zien we opstaande randen, waartussen het linguale vlak dus enigszins verdiept ligt. Grandal-D'Anglade (1993, 103) spreekt van “*een zeer ontwikkelde en scherp afgetekende centrale lob met een driehoekige contour*”; vergelijk de beschrijving van dit typisch speleoïde kenmerk in Tchernov & Tsoukala (1997, 123): “*The inner side of the tooth is almost flat between two distinctive, sharp ridges and the cingulum...*” (“*De binnenzijde van de tand is bijna vlak tussen twee opvallende, scherpe randen en het cingulum...*”). Zij beschrijven dit overigens voor snijtanden met een mogelijke ouderdom van 300.000 jaar, die zij toeschrijven aan *U. deningeri*. Deze verdiepte ligging van het linguale vlak tussen de opstaande randen en het cingulum is goed te zien bij de I³'s van *U. spelaeus* op Plaat 2 in Rabeder (1999, 58), en ook in Frischauf et al. (2014, 49), bij een laat-pleistocene grottenbeer die zij onderscheiden van *U. spelaeus* en aanduiden als *Ursus ingressus* (vgl. Rabeder et al., 2004). (Voor de liefhebber: dit kenmerk is ook al heel duidelijk weergegeven op de prachtige, met de hand ingekleurde gravures van J.A. Eisenmann in het werk van Johan Friedrich Esper uit 1774 waarin de in grotten gevonden skeletresten van grottenberen voor het eerst werden beschreven – Esper noemde ze niet zo, maar vermoedde wel dat het om overblijfselen van een groot soort beer ging. Zie Esper, 1774, Tab. VIII c en d.) Fig. 5 toont dit kenmerk bij een I³ in een schedel uit Sundwig, Hemer, Nordrhein-Westfalen in de collectie van Naturalis (RGM.18450).



Figuur 3. Bultvormig mesiaalcingulum van AS346.

Bulbous mesial cingulum of AS346.

Figuur 4. Linguaalrand van AS346.

Lingual crista of AS346.



Figuur 5. Linguaal aanzicht van een I^3 (sin.) van *Ursus spelaeus* uit Sundwig, Nordrhein-Westfalen, Duitsland (Naturalis Biodiversity Center, RGM.18450).

Lingual view of an I^3 (sin.) of *Ursus spelaeus* from Sundwig, Nordrhein-Westfalen, Germany (Naturalis Biodiversity Center, RGM.18450).

3. De fossa lunaris

Rabeder (1999, 70) legt verder uit dat, in de richting van de punt van de kroon gezien, de linguaalrand naar de mesiaalrand toeloopt, “*zodat tussen beide randen en het korte stuk cingulum tussen hun bases een driehoekige, vaak halvemaanvormige kuil omringd wordt, die wij daarom als fossa lunaris aanduiden*”. Bij AS346 is zo'n fossa lunaris duidelijk te zien; het is bij deze tand een min of meer driehoekige, druppelvormige structuur, met het diepst gelegen punt midden in het breedste deel van de 'druppel' (Fig. 6). Dit is dus een tweede kenmerk van grottenberen dat bij AS346 onmiskenbaar aanwezig is.

4. De distaalrand

Een laatste kenmerk waar Rabeder op ingaat, betreft de distaalrand. Bij grottenberen is op deze rand soms een extra knobbeltje, soms zelfs twee knobbeltjes, te zien. Vaak is het maar klein, een 'knopje', soms groter, een 'bultje'. Zo'n knobbeltje duidt Rabeder aan als de 'kalyx distalis' ('kalyx' is Grieks voor 'knop(je)'). De kalyx distalis is echter alleen zichtbaar bij ongebruikte tanden, want bij gebruik slijt het zeer snel weg (Rabeder, 1999, 70). AS346 heeft geen kalyx distalis.

Zoals gezegd is de distaalrand bij *U. spelaeus* net als de linguaalrand een opstaande of van het linguaalvlak afstaande rand, zodat het linguaalvlak verdiept ligt tussen deze randen en de eveneens enigszins opstaande rand van het linguaalcingulum. Bij AS346 is de distaalrand een hoek, geen opstaande rand.

URSUS DENINGERI OF URSUS SPELAEUS?

Vanwege de duidelijke aanwezigheid van een linguaalrand en een fossa lunaris is zeker dat AS346 niet aan een bruine beer heeft toebehoord, maar aan een beer in de evolutionaire lijn van de grottenbeer. Maar is dat alles wat we kunnen zeggen, of is het mogelijk om de tand aan *U. deningeri* (hoe ruim die categorie ook is) dan wel *U. spelaeus* toe te schrijven? Dat kan alleen als de tand morfologische of morfometrische kenmerken heeft waarvan bekend is dat die tijdsafhankelijk zijn.

“*Vorm en diepte van de fossa lunaris variëren,*” schrijft Rabeder (1999, 70), evenals het aantal en de grootte van de bultjes of knobbeltjes aan de basis van of in het verloop van de linguaalrand. Deze kenmerken zijn echter niet tijdsafhankelijk; dat wil zeggen, er is door de tijd heen geen (evolutionaire) ontwikkeling in te ontdekken. De aanwezigheid van een fossa lunaris plaatst AS346 dus weliswaar duidelijk onder de grottenberen in ruime zin, maar uit de vorm ervan kan niets worden afgeleid waardoor een specifiekere determinatie mogelijk zou zijn.

Een kenmerk dat wél sterk tijdsafhankelijk is, is de vorming van een bultje/knobbeltje in de occlusale helft van de distaalrand, de kalyx distalis. De ontwikkeling hiervan neemt vanaf de midden-pleistocene *U. deningeri* tot aan de laat-pleistocene *U. spelaeus* continu toe. Maar dit kenmerk is zoals gezegd alleen aan onafgesleten tanden te zien, omdat dit deel van de tand onder invloed van contact met de I_3 snel slijt. De afwezigheid van een kalyx distalis bij AS346 vertelt ons dus niets.



Figuur 6. De fossa lunaris van AS346.
The fossa lunaris of AS346.

Een ander tijdsafhankelijk kenmerk is de grootte; door de tijd heen is in het algemeen een vergroting van alle tanden te zien (al zijn er lokaal en in specifieke periodes breuken en zelfs omkeringen in deze tendens waarneembaar; Rabeder, 1999, 71, 80, 97). Bij de I³ is bovendien sprake van een relatieve verbreding (zoals ook al geconstateerd door Paunovic, 1987, 40), wat zichtbaar is in het occlusaal-aanzicht en metrisch tot uitdrukking komt in de B/H-index (breedte : hoogte x 100). Rabeder geeft gemiddelden van breedte en hoogte en B/H-indices weer van vijf Oostenrijkse vindplaatsen, die in ouderdom variëren van midden-pleistoceen tot laat-weichselien. De B/H-indices lopen op van 95,0 tot 106,4 (al is de ontwikkeling in het Vroeg- en Midden-Weichselien niet lineair). Met een kroonbreedte van 13,0 mm en een kroonhoogte van 13,5 mm heeft AS346 een B/H-index van 96,3, iets hoger dus dan de (gemiddelde) B/H-index van de midden-pleistocene exemplaren van *Ursus deningeri* uit de Oostenrijkse Repolusthöhle. Als het topje van de kroon van AS346 niet zou zijn afgebroken, zou de kroonhoogte echter zeker een millimeter groter zijn uitgevallen en de B/H-index dus lager zijn geweest. (Het effect van slijtage van het email door rollen en het effect daarvan op de kroonbreedte zal naar verhouding klein zijn.) De B/H-index van AS346 wijst dus in de richting van *U. deningeri*.

Andere auteurs toonden de relatieve verbreding aan door naar de verhouding tussen lengte en breedte te kijken. Torres Pérez-Hidalgo (1988, 215-216) doet dit bijvoorbeeld voor *U. etruscus*, *U. deningeri* en *U. spelaeus*. En Schütt (1968, 19-20) laat aan de hand van de lengte-breedte-verhouding zien dat de I³'s van *U. deningeri* uit de Einhornhöhle bij Scharzfeld net als die van *U. spelaeus* relatief breed zijn; bij de bruine beren die zij onderzocht was de breedte tussen de 64 en 81 (gemiddeld 70)% van de lengte, bij de beren uit Scharzfeld was dit 77-100 (gemiddeld 89)%. Bij AS346 is de breedte zelfs iets groter dan de lengte (104%).

Toch kunnen we op grond hiervan nog niet concluderen dat *U. deningeri* de juiste determinatie is. Musil (2005b, 69) merkt namelijk op dat metrische analyses ter karakterisering van berenpopulaties goed bruikbaar zijn, maar dat ze weinig bruikbaar zijn voor de taxonomische indeling of determinatie van vondsten. De reden hiervoor is dat de morfologische en morfometrische variatie binnen dezelfde populatie, en zelfs binnen individuen, aanzienlijk is. In zijn studie naar de beren van Bilzingsleben ontdekte hij dat tanden en kiezen in dezelfde kaak soms significant verschilden, waarbij de ene een meer arctoïde morfologie had, de ander een meer speleoïde morfologie; en morfologie hing niet samen met tandgrootte (Musil, 2005b, 69, 81). Helaas wordt uit dit artikel niet duidelijk of ook de B/H-index sterk variabel is; en omdat Musil de kroonhoogte niet heeft gemeten op de manier van Rabeder, laat de B/H-index zich ook niet berekenen voor de snijtanden waarvoor Musil maten geeft. Maar afgaand op Musils constatering met betrekking tot de (on)bruikbaarheid van morfometrische kenmerken voor determinatiedoeleinden, heeft het geen zin om te proberen AS346 op grond van zulke (individuele) kenmerken toe te schrijven aan *U. deningeri* of *U. spelaeus*.

Musil (2005a, 166; 2005b, 80) beschouwt het gecombineerd voorkomen van arctoïde en speleoïde kenmerken (bij één en hetzelfde gebitselement, of bij verschillende gebitselementen van hetzelfde individu) echter wél als kenmerkend voor de midden-pleistocene boreale beren. Zo'n combinatie rapporteert Schütt (1968, 20) bijvoorbeeld in haar bespreking van de I³ van *U. deningeri* uit de Einhornhöhle in Scharzfeld; deze tanden vertonen een (hyper)speleoïde breedte-lengte-verhouding, maar hebben een zwak ontwikkeld cingulum. Dit gecombineerd voorkomen van arctoïde en speleoïde kenmerken is ook wat je zou verwachten, gezien het feit dat grottenberen zich uit *U. etruscus* hebben ontwikkeld, een beer waarvan het gebit 'primitieve' (meer carnivore) kenmerken vertoonde. Bij *U. arctos* zien we geen combinatie van arctoïde en speleoïde kenmerken, want die vertoont alleen arctoïde kenmerken. Bij de laat-pleistocene *U. spelaeus* zien we dit ook niet, want die vertoont alleen speleoïde kenmerken. *U. spelaeus* wordt immers gedefinieerd als de laat-pleistocene vorm die gekenmerkt wordt door een speleoïde morfologie. Of beter gezegd: de term 'speleoïde', afgeleid van de naam voor de laat-pleistocene grottenbeer, duidt een karakter aan dat kenmerkend is voor de laat-pleistocene soort *U. spelaeus* (en hetzelfde geldt natuurlijk voor 'arctoïde' en *U. arctos*) (Musil, 2005b, 80). Maar bij midden-pleistocene beren zien we wisselende combinaties van arctoïde en speleoïde kenmerken.

Deze midden-pleistocene beren worden veelal allemaal als *U. deningeri* aangeduid. Zoals gezegd maakte Erdbrink (1953) hier al bezwaar tegen. In dat werk en nog eens in Erdbrink (1984, 81-82) verdedigde hij het standpunt dat uit *U. etruscus* een 'primitieve' *U. arctos* was ontstaan, die weer de voorouder was van de huidige *U. arctos* en van *U. spelaeus* (en mogelijk *U. maritimus*). In een later artikel merkte hij nogmaals op dat de 'soort' *U. deningeri* gekenmerkt wordt door 'extreem sterke variabiliteit', wat de soort ondefiniceerbaar maakt. En "(b)ij een niet definiceerbare soort is naamgeving zinloos en determinatie onmogelijk. Zoekt u maar eens uit: het dier kan zowel groot als klein zijn, een bolle zowel als een vlakke schedel hebben, met eenvoudig gebouwde, maar ook met gecompliceerde kiezen!" (Erdbrink, 1988, 12). Hij merkte op dat bepaalde populaties van *U. etruscus* (de voorouder van zowel *U. arctos* als *U. spelaeus*) 'spelaeus-achtige individuen' bevatten, terwijl andere populaties 'arctos-achtige individuen' in hun midden hadden. In het Midden-Pleistocene ontstaan dan lokale populaties met sterk variabele kenmerken in beide richtingen. Deze moeten niet allemaal tot één soort worden gerekend; Erdbrink gaf er de voorkeur aan ze als vroege *U. arctos* dan wel vroege *U. spelaeus* te benoemen. Het speelt hem dan ook zeer dat de soortnaam "ingeburgerd dreigt te raken doordat men (vooral Duitse auteurs!) elkaar al te klakkeloos naschrijft" (Erdbrink, 1984, 81). (De herinnering aan de oorlog was kennelijk nog vers, en daarmee ook de neiging om Duitsers neer te zetten als mensen die zich gedachteloos conformeren aan wat anderen doen. Torres Pérez-Hidalgo merkt overigens op dat Duitse auteurs wel van een 'deningeri Formenkreis' spraken – een zeer duidelijke erkenning dus van het probleem met deze 'soort'; Torres Pérez-Hidalgo, 1992, 636; zie bijvoorbeeld Thenius, 1956, 154.)

Musils recentere analyse sluit tot op zekere hoogte aan bij die van Erdbrink. Ook Musil vindt de determinatie *U. deningeri* voor alle midden-pleistocene beren met zowel arctoïde als speleoïde kenmerken te grof, omdat de vondsten van heel verschillende vindplaatsen stammen. Maar hij wijst het streven om zulke vondsten toe te schrijven aan *U. arctos* of *U. spelaeus* juist af als zinloos; we kunnen alleen zeggen dat we te maken hebben met een beer uit de mediterrane groep of uit de boreale groep (genoemd naar het centrum van hun oorsprong). Tot de eerste groep behoort *U. arctos*, en in deze groep zijn volgens Musil vanaf het begin *alleen* arctoïde kenmerken aanwezig geweest; de boreale groep daarentegen heeft steeds een vermenging van arctoïde en speleoïde kenmerken vertoond – behalve in het Laat-Pleistoceen, waar deze groep uitmondt in *U. spelaeus* (Musil, 2005b, 80). Dit noemt Musil het 'wezenlijke' onderscheid tussen beide groepen; en op dit punt staat hij dus regelrecht tegenover Erdbrink, die meende dat ook vroege vormen van *U. arctos* variabele kenmerken konden vertonen. Aangaande *U. deningeri* vermoedt Musil (idem) dat het om een "complex van soorten gaat, die zich onder één benaming verstoppen" en hij stelt daarom: "Deze soort vraagt om een nieuwe moderne monografische bestudering." (Musil, 2005b, 80). Musil (en Erdbrink voor hem) heeft hier ongetwijfeld een punt, maar voorlopig hebben we nog geen preciezere indeling van de midden-pleistocene grottenberen en moeten we het dus met de naam *U. deningeri* doen (tenzij we, zoals Musil, een gehele populatie in kaart kunnen brengen, die we een eigen soortnaam kunnen toebedelen). Ik sluit me dus aan bij de conventie om de midden-pleistocene grottenberen aan te duiden als *U. deningeri*, in het besef dat het problematisch is om deze werkelijk als een 'soort' te beschouwen.

Als we de resultaten van de analyse van AS346 op een rijtje zetten, zien we dat deze tand inderdaad een combinatie van arctoïde en speleoïde morfologische kenmerken vertoont: een mesiaalcingulum dat met zijn bolle vorm aan *U. arctos* doet denken; een zichtbaar maar onduidelijk linguaalcingulum (arctoïde); een linguaalrand (speleoïde), die echter niet opstaat, evenmin als de distaalrand, zodat het speleoïde kenmerk van een tussen de twee randen en het cingulum verdiept liggend linguaalvlak ontbreekt (het linguaalvlak doet dus meer arctoïde aan); een fossa lunaris (speleoïde); en ten slotte geen kalyx distalis, maar dat was gezien de slijtage sowieso niet te verwachten en de afwezigheid daarvan kan dus geen arctoïde kenmerk worden genoemd.

Zelfs als we de B/H index van AS346, die overeenkomt met die van *U. deningeri* uit de Repolusthöhle, negeren, kunnen we op grond van de combinatie van arctoïde en speleoïde kenmerken dus toch voorzichtig concluderen dat we niet met een snijtand van *U. spelaeus* te maken hebben, maar met een tand van een oudere (midden-pleistocene) soort, die traditioneel wordt aangeduid als *U. deningeri*.

CONCLUSIE

De in dit artikel beschreven tand (AS346), een I³ uit de linkerbovenkaak van een groot roofdier, kan op grond van zijn morfologie aan een grottenbeer (in ruime zin) worden toegeschreven. Op grond van morfometrische kenmerken (de

B/H index) lijkt een determinatie als *U. deningeri* het meest aannemelijk, maar vanwege de grote variatie die binnen soorten bestaat, is het problematisch zo'n kenmerk te gebruiken om een losse vondst te determineren. Het feit dat er bij AS346 sprake is van een combinatie van arctoïde en speleoïde morfologische kenmerken levert echter wel sterke ondersteuning voor een determinatie als *U. deningeri*, omdat zo'n combinatie van kenmerken typisch is voor midden-pleistocene soorten die zich evolutionair gezien tussen *U. etruscus* en *U. spelaeus* in bevinden. *U. deningeri* wordt hier dan wel als verzamelnaam gebruikt voor midden-pleistocene grottenberen, een paraplu waar een grote diversiteit onder schuilgaat.

DISCUSSIE

Met betrekking tot de voorzichtige determinatie van AS346 als *Ursus* cf. *U. deningeri* is het goed nog het volgende op te merken: omdat het om een enkele tand gaat en er altijd intraspecifieke variatie bestaat, valt nooit volledig uit te sluiten dat het toch om een tand van een laat-pleistocene in plaats van een midden-pleistocene grottenbeer gaat; vandaar de 'cf.' in de determinatie. De afwezigheid van bepaalde typisch speleoïde kenmerken als de opstaande (of afstaande) linguaalrand en distaalrand, het duidelijke linguaalcingulum, en het daardoor 'verdiept' liggen van het driehoekige linguaalvlak tussen deze drie randen, zal echter niet het gevolg van slijtage door rollen zijn geweest. Enige sporen van de richels tussen de randen en het linguaalvlak zouden ongetwijfeld zichtbaar zijn gebleven; bij deze tand vormen de linguaal- en distaalrand echter alleen een hoek tussen de verschillende vlakken. Verreweg het meest aannemelijk is dat de combinatie van arctoïde en speleoïde kenmerken 'authentiek' is en niet het gevolg van tafonomische processen (zoals transport).

Een 'wildere' mogelijkheid is er natuurlijk ook nog, namelijk dat de combinatie van arctoïde en speleoïde kenmerken het resultaat is van kruising van deze soorten. Dat bruine beren en grottenberen zich met elkaar hebben voortgeplant is wel zeker (Barlow et al., 2018), maar over eventuele fenotypische effecten hiervan is bij mijn weten nog niet gepubliceerd.

Hoe dan ook heeft dit artikel een opmerkelijke determinatie opgeleverd, want of het nu om *U. deningeri* gaat of *U. spelaeus*, elke vondst van een grottenbeer in ruime zin in Nederland is opmerkelijk te noemen. Van *U. spelaeus* is het zeer twijfelachtig of ze hier zijn voorgekomen. Het is mogelijk dat hun verspreiding minder (noord)westelijk was; er zijn ook geen onomstreden laat-pleistocene grottenberenvondsten gedaan in Engeland (Pacher & Stuart, 2008, 190). Overigens heeft Nederland natuurlijk het nadeel dat het geen kalksteengrotten heeft, waarin berenresten zo goed geconserveerd blijven; maar de afwezigheid van die grotten is zelf nog geen reden om aan te nemen dat deze beren hier niet voorkwamen, want het is zeker mogelijk dat grottenberen, net als bruine beren nu, indien nodig ook zelf een hol (nestplaats) creëerden voor hun winterslaap (Stiner, 1999, 46). Van *U. deningeri* zijn wel overtuigende vondsten bekend uit Engeland (idem), dus mogelijk was hun (noord)westelijke verspreiding iets groter. De vondst van de in dit artikel

beschreven tand kan, ook als de determinatie wordt geaccepteerd, echter nog niet als bewijs worden gezien dat de eigenaar ervan ook daadwerkelijk geleefd heeft in of nabij wat nu Nederland is; het is immers ook mogelijk dat de tand met bijvoorbeeld de Oerrijn vanuit het zuid-oosten is aangevoerd. De tand vertoont enige slijtagesporen, mogelijk door transport; anderzijds is hij wel in behoorlijk goede conditie, wat het weer twijfelachtig maakt dat hij over een afstand van honderden kilometers met een rivier is meegevoerd. Deze kwestie moet dus als onopgelost worden beschouwd.

In de studie van het gebit van (grotten)beren is altijd veel aandacht uitgegaan naar de molaren en de (bovenste en onderste) vierde premolaar, omdat deze het meest geschikt zouden zijn voor determinatiedoeleinden en om de evolutie van beren te volgen. Paunovic wijdde in 1987 al een studie aan de voortanden (snijtanden en hoektanden) van grottenberen, maar vooral door het werk van Gernot Rabeder is er inmiddels meer aandacht voor de morfologie van de snijtanden. Het belang hiervan wordt ook door Baryshnikov et al. (2018, 13) benadrukt; zij stellen dat “*de morfologie van de snijtanden niet minder belangrijk en informatief is in termen van de studie naar de afstammingsgeschiedenis van de grottenbeer dan algemener gebruikte skeletdelen en kiezen*”. De analyse van de in dit artikel beschreven snijtand maakt op zeer bescheiden schaal duidelijk dat aan de snijtanden van beren inderdaad veel valt af te lezen, en onderstreept daarmee het belang van de bestudering hiervan.

Het is maar de vraag of alle potentieel informatieve kenmerken van de morfologie van deze snijtanden al in het hedendaagse onderzoek betrokken worden. Grandal-D'Anglade (1993, 103) spreekt bijvoorbeeld van een 'distale lob' (naast de centrale en de mesiale, ofwel het linguale vlak en de fossa lunaris), die “*alleen (kan) worden gezien als een licht afgeronde rand, meer gemarkeerd aan het distale uiteinde van de basis van het occlusale vlak van het stuk*”. En inderdaad is bij AS346 een flauw afgebakend vlakje te onderscheiden aan de distale zijde. Verder is hier te zien dat het linguaalcingulum doorloopt tot voorbij de distaalrand, en dat de distaalrand een flauwe, omgekeerde S-vorm heeft. De vraag is of dit zuiver willekeurig variabele kenmerken zijn, dan wel kenmerken waarin door de tijd heen een duidelijk gerichte ontwikkeling te bespeuren valt. Een ander voorbeeld van een mogelijk relevant kenmerk is de mate van kromming van de (punt van de) kroon; is die misschien sterker bij *U. arctos* en bij oudere grottenberen dan bij *U. spelaeus* (of juist andersom), of zit hier geen duidelijk patroon in? Wellicht liggen hier nog mogelijkheden voor toekomstig onderzoek.

DANKWOORD

Natasja den Ouden en Dennis Nieweg van Naturalis Biodiversity Center bedank ik voor toestemming voor en assistentie bij het fotograferen van de schedel van een grottenbeer in de collectie van Naturalis (RGM.18450). Charlie Schouwenburg ben ik dank verschuldigd voor het kritisch doorlezen van een eerdere versie van dit artikel, voor informatie met betrekking tot de vermeende grottenberen in de collectie van Naturalis, en het delen van fotomateriaal. Tenslotte dank ik Bert de Haar en Bram Langeveld voor hun zorgvuldige redactiewerk.

LITERATUUR

- Anoniem (z.j. (a)) *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 & *U. deningeri* Von Reichenau, 1904, <https://www.geologievannederland.nl/fossielen/zoogdier-register/ursus-arctos-linnaeus-1758-u-deningeri-von-reichenau-1904> (geraadpleegd op 13-08-2020).
- Anoniem (z.j. (b)) *Ursus etruscus* Cuvier, 1823, <https://www.geologievannederland.nl/fossielen/zoogdier-register/ursus-etruscus-cuvier-1823> (geraadpleegd op 13-08-2020).
- Barlow, A., J.A. Cahill, S. Hartmann, C. Theunert, G. Xenikoudakis, G.G. Fortes, J.L.A. Pajmans, G. Rabeder, C. Frischauf, A. Grandal-d'Anglade, A. García-Vázquez, M. Murtskhvaladze, U. Saarma, P. Anijalg, T. Skrbinšek, G. Bertorelle, B. Gasparian, G. Bar-Oz, R. Pinhasi, M. Slatkin, L. Dalén, B. Shapiro, M. Hofreiter (2018) Partial genomic survival of cave bears in living brown bears. *Nature Ecology & Evolution* 2, 1563-1570.
- Baryshnikov, G., D. Gimranov, P.A. Kosintsev (2018) Variability of the upper incisors in the cave bears (Carnivora, Ursidae) from the Caucasus and Urals. *Comptes Rendus Palevol*, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2018.08.001>.
- Bol, J. (2002) De holenbeer. *Cranium* 19-2, 149-155.
- Dawkins, W.B., W.A. Sanford (1866-1872) *A monograph of the British Pleistocene mammalia, Vol. I: British Pleistocene Felidae*. The Palaeontographical Society, London.
- Erdbrink, D.P. (1953) *A review of fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based on their dentition*. (Dissertatie Universiteit van Utrecht). Jan de Lange, Deventer.
- Erdbrink, D.P. Bosscha (1984) Carnivora uit het Pleistoceen in Nederland. *Cranium* 1-2, 66-98.
- Erdbrink, D.P. Bosscha (1988) Drie maal *Ursus*. *Cranium* 5-1, 8-15.
- Esper, J.F. (1774) *Ausführliche Nachricht von neu entdeckten Zoolithen unbekannter vierfüßiger Thiere, und denen sie enthaltenden, so wie verschiedenen andern denkwürdigen Gräften der Obergebürgischen Lande des Marggraffthums Bayreuth*. Georg Wolfgang Knorrs Seel. Erben, Nürnberg. Beschikbaar op <https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:bvb:22-dtl-0000001197>.
- Frischauf, C., P.M. Liedl, G. Rabeder (2014) Revision der fossilen Bären der Drachenhöhle (Mixnitz, Stmk). *Die Höhle* 65-1/4, 47-55.
- Gimranov, D.O., P.A. Kosintsev (2017) Morphotypic variability of the upper incisors of brown (*Ursus arctos*) and polar (*Ursus maritimus*) bears (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskii Zhurnal* 96-5, 547-562 (in het Russisch).
- Grandal-D'Anglade, A. (1993) *El oso de las cavernas en Galicia: El yacimiento de Cova Eirós*. (Dissertatie, Universidade da Coruña). Laboratorio Xeolóxico de Laxe. Area de Xeoloxía e Minería do Seminario de Estudos Galegos, O Castro (A Coruña).
- Hue, E. (1907) *Musée ostéologique: Étude de la faune quaternaire. Ostéométrie des mammifères*, Band 1. Schleicher Frères, Paris.
- Ingólfsson, Ó., Ø. Wiig (2009) Late Pleistocene fossil find in Svalbard: the oldest remains of a polar bear (*Ursus maritimus* Phipps, 1744) ever discovered. *Polar Research* 28-3, 455-462.
- Kerkhoff, N. (1990) Roofdierresten van de Maasvlakte. *Cranium* 7-1, 47-49.
- Koufos, G.D., G.E. Konidaris, K. Harvati (2018) Revisiting *Ursus etruscus* (Carnivora, Mammalia) from the Early Pleistocene of Greece with description of new material. *Quaternary International* 497, 222-239.
- Kuijper, W.J., I.K.A. Verheijen, A. Ramcharan, H. van der Plicht, T. van Kolschoten (2016) One of the last wild Brown bears (*Ursus arctos*) in the Netherlands (Noordwijk). *Lutra* 59-1/2, 49-64.
- Kuijper, W., I. Verheijen (2017) De beer van Noordwijk. *Cranium* 34-2, 28-30.

- Kurtén, B. (1964) The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps. *Acta Zoologica Fennica* 108, 1-30.
- Kurtén, B. (1968) *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, London. Heruitgave door Aldine Transaction, New Brunswick and London, 2009.
- Lucas, S.G. (1986) Proper syntax when using aff. and cf. in taxonomic statements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6-2, 202.
- Marciszak, A., C. Schouwenburg, G. Lipecki, S. Talamo, A. Shpansky, D. Malikov, W. Gornig (2019) Steppe brown bear *Ursus arctos* "priscus" from the Late Pleistocene of Europe. *Quaternary International* 534, 158-170, <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.02.042>, 1-13.
- Mazza, P., M. Rustioni (1994) On the phylogeny of Eurasian bears. *Palaeontographia, Abt. A*, 230-1/2/3, 1-38.
- Mol, D., J. de Vos, R. Bakker, B. van Geel, J.H. Glimmerveen, J. van der Plicht, K. Post (2008) *Kleine encyclopedie van het leven in het Pleistoceen: mammoeten, neushoorns en andere dieren van de Noordzeebodem*. Veen Magazines, Diemen.
- Mol, D., B. Langeveld (2018) Reconstructie van laat-pleistocene en vroeg-holocene fauna's aan de hand van de Zandmotorcollectie van Henk Mulder en de eerste vondst van een phalangette van de wolharige mammoet. *Afzettingen* 39-4, 85-96.
- Musil, R. (2005a) Arctoide en speleoidie Merkmale bei den mittelpleistozänen Bären. In: *Neue Forschungen zum Höhlenbären in Europa, Abhandlungen der naturhistorische Gesellschaft Nürnberg* 45, 163-168.
- Musil, R. (2005b) Die Bärenpopulation von Bilzingsleben – eine neue mittelpleistozäne Art. *Munibe (Antropologia-Arkeologia)* 57, 67-101.
- Myers, P., R. Espinosa, C.S. Parr, T. Jones, G.S. Hammond, T.A. Dewey (2020) *The Animal Diversity Web (online)*. https://animaldiversity.org/accounts/Ursus_arctos/specimens/ (geraadpleegd op 13-08-2020).
- Pacher, M., A.J. Stuart (2008) Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas* 38, 189-206.
- Paunović, M. (1987) Studie der Vorderzähne des *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth aus der Höhle Velika Pečina, NW Kroatien. *Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti, Razred za prirodne znanosti* 22, 31-52.
- Rabeder, G. (1999) *Die Evolution des Höhlenbärengebisses*. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 11.
- Rabeder, G., M. Hofreiter, G. Withalm, D. Nagel (2004) New taxa of Alpine cave bears (Ursidae, Carnivora). *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon Hors-série Vol. 2*, 49-67 (Actes du 9e symposium international sur l'ours des cavernes, Entremont-le-Vieux (Savoie, France), september 2003).
- Rabeder, G., M. Pacher, G. Withalm (2009) *Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) / Die Altpleistozänen Bären von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich)*. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 17.
- Reynolds, S.H. (1902) *A monograph of the British Pleistocene mammalia, Vol. II, Part I: The Cave Hyena*. The Palaeontographical Society, London.
- Reynolds, S.H. (1906) *A monograph of the British Pleistocene mammalia, Vol. II, Part II: The Bears*. The Palaeontographical Society, London.
- Schmid, E. (1940) Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 15-1, 1-179.
- Schütt, G. (1968) *Die cromerzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld*. Institut für Geologie und Paläontologie Universität Hannover, Hannover. Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technische Hochschule Hannover 7.
- Sotnikova, M., P. Nikolskiy (2006) Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based on cranial and dental characters. *Quaternary International* 142-143, 218-228.
- Stiner, M.C. (1999) Cave bear ecology and interaction with Pleistocene humans. *Ursus* 11, 41-58.
- Stiner, M.C., H. Achyuthan, G. Arsebuk, F.C. Howell, S.C. Josephson, K.E. Juell, J. Pigati, J. Quade (1998) Reconstructing cave bear paleoecology from skeletons: a cross-disciplinary study of Middle Pleistocene bears from Yarimbuzaz cave, Turkey. *Paleobiology* 24-1, 74-98.
- Tchernov, E., E. Tsoukala (1997) Middle Pleistocene (Early Toringian) carnivore remains from Northern Israel. *Quaternary Research* 48, 122-136.
- Thenius, E. (1956) Zur Kenntnis der fossilen Braunbären (Ursidae, Mammal.) *Sitzungsberichte der Österreichische Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 165-2/3, 153-172.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de (1988) *Osos (Mammalia, Carnívora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Torres Pérez-Hidalgo, T. de (1992) The European descendants of *Ursus etruscus* C. Cuvier (Mammalia, Carnivora, Ursidae). *Boletín Geológico y Minero* 103-104, 632-642.
- Van den Berge, D. (z.j. (a)) *Etruskische beer, Ursus etruscus*. <https://www.geologievannederland.nl/fossielen/zoogdier-beschrijvingen/etruskische-beer#head7> (geraadpleegd op 13-08-2020).
- Van den Berge, D. (z.j. (b)) *Deningers beer, Ursus deningeri*. <https://www.geologievannederland.nl/fossielen/zoogdier-beschrijvingen/deningers-beer> (geraadpleegd op 13-08-2020).
- Van Heteren, A.H., M. Arlegi, E. Santos, J.-L. Arsuaga, A. Gómez-Olivencia (2018) Cranial and mandibular morphology of Middle Pleistocene cave bears (*Ursus deningeri*): implications for diet and evolution. *Historical Biology* 31-4, 1-15. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1487965>.
- Van Kolschoten, T., Y. Vervoort-Kerkhoff (2010) Maasvlakte 1: Bron van informatie voor paleontologen en archeologen. *Cranium* 27-2, 58-62.
- Vervoort-Kerkhoff, Y., T. van Kolschoten (1988) Pleistocene and holocene mammalian faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands). *Medelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 25-1, 87-98.
- Wagner, J., S. Čermák (2012) Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages. *Bulletin of Geosciences* 87-3, 461-496.