ISSN 1211-8796

Acta Mus. Moraviae, Sci. geol.
CV (2020): 1, 153–178, 2020

MORFOMETRICKÁ ANALÝZA DENTÁLNÍHO MATERIÁLU MEDVĚDA JESKYNNÍHO Z BAROVÉ JESKYNĚ V MORAVSKÉM KRASU

MORPHOMETRICAL ANALYSIS OF THE CAVE BEAR DENTAL MATERIAL FROM THE BAROVÁ CAVE IN THE MORAVIAN KARST

ALEŠ PLICHTA, MARTINA ROBLÍČKOVÁ, VLASTISLAV KÁŇA

Abstract

Plichta, A., Roblíčková, M., Káňa, V., 2020: Morfometrická analýza dentálního materiálu medvěda jeskynního z Barové jeskyně v Moravském krasu. – Acta Musei Moraviae, Scientiae geologicae, 105, 1, 153–178 (with English summary).

Morphometrical analysis of the cave bear dental material from the Barová Cave in the Moravian Karst

The Barová Cave is located in the central part of the Moravian Karst and is a outflow part of the Rudické propadání and Býčí skála cave system. The Barová Cave was a typical bear cave, where over 90 % of all bones belongs to cave bears. Material from all the researches – Sobol and Strnad, Musil, Bartoň, Seitl and Svoboda, Roblíčková, Káňa and Plichta was used. Almost 450 teeth were measured. The basic measurements of length and width of the teeth and the morphology of the fourth premolars were analysed. The obtained data were subsequentely compared to previously published results from different caves. The biggest similarity was found with the Pod hradem Cave and with other caves in which the population of cave bear *Ursus ingressus* have been found, based on either morphometrical or mtDNA analyses. Based on the canines measurements, a ratio of males and females is about 1:3. The morphometric analyses carried out on the material indicate the bears from Barová Cave belong to *Ursus ingressus*. Results of morphodynamic analyses performed on fourth premolars correspond to those known for lowland populations of *U. ingressus*.

Key words: Late Pleistocene, Moravian Karst, Barová Cave, cave bear, *Ursus ingressus*, morphometrical analysis, teeth, Czech Republic

Aleš Plichta, Masaryk University, Department of Geological Sciences of Faculty of Science, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic; plichta.ales@mail.muni.cz

Martina Roblíčková, Moravian Museum, Historical Museum, Anthropos Institute, Zelný trh 6, 659 37 Brno, Czech Republic; mroblickova@mzm.cz

Vlastislav Káňa, Muzeum Blanenska, p. o., Zámek 1, 678 01 Blansko, Czech Republic; kanabat@email.cz

ÚVOD

Barová jeskyně leží v pravém svahu Křtinského údolí ve střední části Moravského krasu v nadmořské výšce 343 m. Byla objevena roku 1947 Dr. A. Sobolem a skupinou jeho studentů při patě Krkavčí skály. Barová jeskyně představuje vývěrovou část rozsáhlého jeskynního systému Rudického propadání a Býčí skály. Už během objevných prací byly nalezeny kosti holocenní fauny (Strnad 1949) a zanedlouho i první kosti sobů ze závěru posledního glaciálu (Seitl 1988). Typické společenstvo medvědí jeskyně pak bylo nalezeno hlouběji v jeskyni v „Komínovém dómu“. Jeskyně byla následně zkoumána několika badateli – Musilem (1959), Svobodou a Seitlem (Seitl 1988) a od roku 2011 dodnes trvá výzkum

Roblíčkové, Káni a Plichty (např. Roblíčková *et* Káňa 2013a, b; Roblíčková *et al.* 2017, 2018).

Pleistocenní jeskynní medvědy ve střední Evropě lze rozdělit do dvou chronologicky na sebe navazujících taxonů – pro střední pleistocén to je *Ursus deningeri* s. l., pro svrchní pleistocén *Ursus* ex gr. *spelaeus* (problematiku taxonomického zařazení některých nálezů z konce spodního pleistocénu ponecháváme stranou). Zatímco kosti střednopleistocenních jeskynních medvědů jsou poměrně vzácné – v České republice je známo jen několik málo lokalit (např. jeskyně C 718 a Koněpruské jeskyně v Českém krasu, jeskyně Za hájovnou v Javoříčském krasu nebo Medvědí jeskyně na Stránské skále v Brně), tak kosti svrchnopleistocenních jeskynních medvědů patří v jeskyních mezi vůbec nejčastěji nalézané kosterní pozůstatky velké fauny (Musil 2014).

Medvědi jeskynní pravděpodobně nejčastěji žili v krasových oblastech, kde měli k dispozici dostatek jeskyní k zimnímu spánku. Žili jak v nížinných, tak vysokohorských oblastech, přičemž životu v odlišných prostředích byli specificky přizpůsobeni (Rabeder *et al.* 2004).

Zuby speleoidních medvědů vykazují řadu znaků, které byly interpretovány jako důsledek vyššího podílu rostlinné stravy (na rozdíl např. od medvěda hnědého). Nicméně tradičně jsou medvědi jeskynní považováni za všežravce, stejně jako ostatní druhy medvědů. Na základě studia stabilních izotopů dusíku a uhlíku však bylo prokázáno, že byli v podstatě výhradně býložraví (Bocherens *et al.* 2011). Tato interpretace byla později částečně zproblematizována studiem mikroobrusu zubů z některých lokalit. Výsledky totiž naznačovaly, že před zimováním mohli medvědi jeskynní svoji stravu doplňovat i výraznějším podílem živočišné stravy (Peigné *et al.* 2009, Ramiréz-Pedraza 2019). Avšak interpretace mikroobrusů nejsou v tuto chvíli zcela jednoznačné a v současnosti tedy převládá názor, že byli téměř výhradně býložraví (Naito *et al.* 2016).

Rozdíly mezi jednotlivými populacemi medvědů z posledního glaciálu byly podle Rabedera *et al.* (2004) na základě morfometrických analýz zubů, metapodií a analýz mtDNA natolik významné, že do té doby uznávaný druh *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 rozdělili do dvou druhů a několika poddruhů. Pro druh *U. spelaeus* byly vedle nominotypického poddruhu vyčleněny 2 poddruhy nové *U. s. ladinicus* a *U. s. eremus*. Druhým, nově popsaným druhem byl *U. ingressus*. Poddruh *U. s. spelaeus* je nejlépe doložen v západní Evropě – Belgii, Francii nebo Španělsku. Poddruhy *U. s. ladinicus* a *U. s. eremus* byly popsány jako vysokohorské formy medvědů vázané na oblast Alp. Samostatný druh *U. ingressus* byl popsán jako převážně nížinná forma pro střední Evropu a podhůří Alp, ale byl popsán i z nadmořské výšky 1300 m – z Gamssulzen höhle, která je typovou lokalitou tohoto druhu. Později byl tento druh prokázán i ve východní Evropě (Baryshnikov 2006). Tyto formy medvědů jeskynních z posledního glaciálu jsou často souborně označovány jako *Ursus* ex gr. *spelaeus*.

Novější DNA analýzy Stillera *et al.* (2014) rozdělují speleoidní medvědy do dvou samostatných vývojových linií – *Ursus spelaeus* ze západní Evropy a *U. ingressus* z východní části Evropy včetně Západních Karpat a nížinných poloh střední Evropy.

Taxon *Ursus* ex gr. *spelaeus* je v Evropě doložen od začátku posledního glaciálu, přičemž o době vzniku není shoda, uvažuje se o konci posledního interglaciálu, a mizí přibližně před 25 tisíci lety. Poslední populace byly popsány z jeskyně Stajnia v Polsku a italské jeskyně Sopra Fontana Marella (Mackiewicz *et al.* 2017). Jako důvod vymizení je nejpravděpodobnější příchod posledního ledového náporu viselského glaciálu (např. Rabeder *et al.* 2000).

Rabeder *et al.* (2004) dále upozorňují, že taxonomická příslušnost medvědů by neměla vycházet pouze z analýz mtDNA, ale musí být kombinací metod morfometrické a morfologické analýzy zubů a metapodií.

Zároveň se ukazuje, že analýzy mtDNA nejsou pro druhové rozlišení vhodné. Jsou proto vyvíjeny metody analýz jaderné DNA, která je izolována ze skalní kosti (pars petrosa ossis temporalis). Na této metodě pracuje tým vedený Michaelem Hofreiterem z univerzity Postdam v Německu (Barlow 2017; Hofreiter 2019). Díky těmto novým metodám

bude možné vytvořit nové genomické modely vzájemné příbuznosti jednotlivých skupin speleoidních medvědů i jejich vztah k medvědům hnědým.

Baryshnikov a Puzachenko (2018) synonymizují na základě metrické analýzy metapodií *U. kanivetz* a *U. ingressus* (*U. kanivetz* z Uralu, *U. ingressus* ve zbytku areálu druhu). Roku 2018 publikují další rozsáhlou studii tentokrát zaměřenou na horní zuby (téměř 5000 zubů ze 123 lokalit od pliocénu po svrchní pleistocén). Výsledná topologie kladogramů se zde (Baryshnikov *et* Puzachenko 2018) mírně liší od kladogramů publikovaných dříve v pracích prof. Rabedera.

Morfometrickým analýzám medvědích pozůstatků z Moravského krasu byla věnována pozornost již v minulosti. Dentální materiál podrobně zpracovával například Musil (1959, 1962; Musil *et al.* 1965) z jeskyně Barové, Švédova stolu a z jeskyně Pod hradem. Některé z Moravských lokalit do svých výzkumů zahrnul i Rabeder (1989). Vzhledem k novým poznatkům a přístupům, které v poslední době zásadně mění náš pohled na taxonomii a biologii medvědů jeskynních, je žádoucí a nezbytné dostupný materiál nově revidovat a zhodnotit podle současných interpretačních přístupů. První takto revidovanou lokalitou je právě Barová jeskyně.

MATERIÁL A METODY

Do předkládané studie byl zahrnut dentální materiál medvědů jeskynních z Barové jeskyně. Byl znovu analyzován materiál ze záchranného výzkumu Musila (1959) a zpracován i dosud neměřený materiál z výzkumů Bartoně, Seitla a Svobody a nejnovějšího výzkumu Roblíčkové, Káni a Plichty. S výjimkou malé části materiálu zapůjčeného ze soukromých sbírek, je veškerý materiál uložený v depozitářích Ústavu Anthropos Moravského zemského muzea v Brně.

Materiál je poměrně fragmentární, z odhadovaných asi 200 jedinců bylo nalezeno například jen několik málo kusů celých nebo snadno rekonstruovatelných lebek (příloha 5).

Z dentálního materiálu byly kromě řezáků studovány všechny zuby. Celkem bylo zpracováno 442 kusů zubů, pravých i levých a provedeno asi 8600 měření. Jednalo se o tyto zuby: ze spodní čelisti 59 ks p4 (31 ks dex., pravých, 28 sin., levých), 48 ks m1 (21 dex., 27 sin.), 42 m2 (23 dex., 19 sin.), 58 ks m3 (30 dex., 28 sin.). Z horní čelisti 66 ks P4 (32 dex., 34 sin.), 52 ks M1 (25 dex., 27 sin.) a 74 ks M2 (45 dex., 29 sin.). V neposlední řadě bylo také změřeno 44 dolních špičáků (20 dex., 24 sin.). Horní špičáky nebyly měřeny kvůli malému počtu nepoškozených kusů.

Definice rozměrů jsou převzaty z Rodeho (1935). Pojmenování zubních hrbolů dle Rabedera (1999; viz také obr. 1). Horní zuby jsou označovány velkými písmeny, spodní malými.

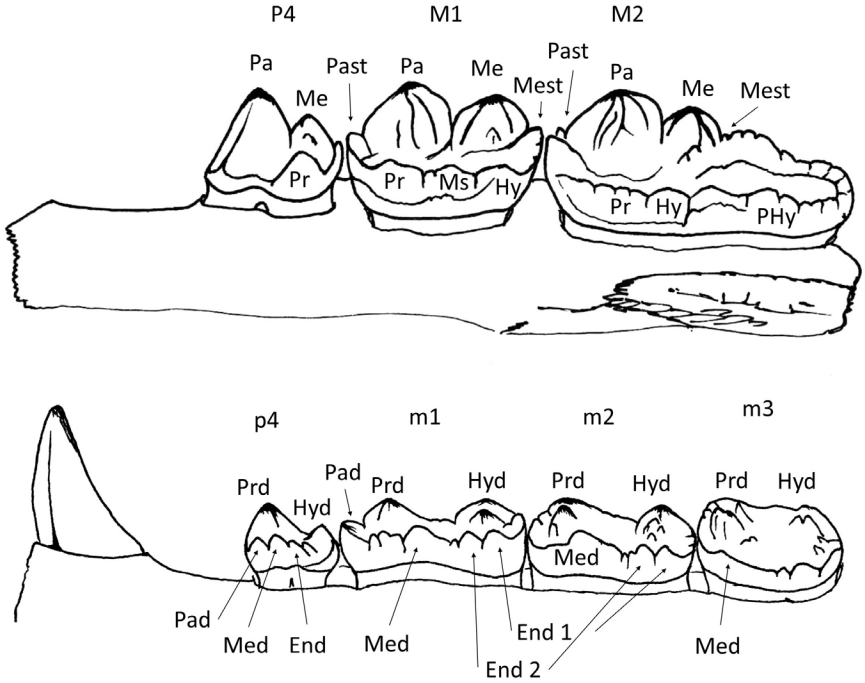
Naměřené hodnoty byly vyhodnocovány podle minimálního počtu jedinců, tedy byla vyhodnocena ta anatomická strana, ze které pocházelo více zubů. Výjimku tvořilo pohlaví jedinců a P4/4 index, kde byly všechny zuby, pravé i levé, vyhodnoceny dohromady.

Pro rozlišení pohlaví jedinců byly použity špičáky, na kterých je pohlavní dimorfismus nejlépe patrný (Rode 1935). Měřena je délka a šířka báze korunky.

Cílem tohoto předběžného sdělení je v první řadě diskuse taxonomické příslušnosti medvědů z Barové jeskyně. Proto jsou prezentované výsledky zaměřeny především na srovnání hlavních morfometrických charakteristik taxonomicky významných zubů. Pro spodní a horní čtvrté premoláry jsou zde prezentovány pouze výsledky morfodynamické analýzy (viz níže). Výsledky studia třetích spodních molárů zde prezentovány nejsou. Pro grafické znázornění byly použity pouze základní rozměry jako délka a šířka jednotlivých zubů, které nejlépe umožňují srovnání s publikovanými daty.

Morfologická variabilita horních a spodních čtvrtých premolárů byla vyhodnocena za použití morfodynamické metody (P4/4 indexy) Rabedera (1983, 1989, 1992), která charakterizuje evoluční pokročilosti daného dentálního souboru (a potažmo tedy dané popu-

lace). Rabederovo (1983) původní rozdělení morfotypů bylo později lehce pozměněno a je používáno dodnes. Rabeder (1992) redefinoval 15 morfotypů pro spodní čtvrté premoláry a 6 morfotypů (se 2 přechodnými morfotypy) pro horní premoláry P4. Každému z těchto morfotypů byla přidělena hodnota – morfodynamický faktor. Podle frekvence jednotlivých morfotypů v dostupném materiálu se vypočítá výsledný P4/4 index. Čím je P4/4 index vyšší, tím je daná populace evolvovanější (evolučně pokročilejší). Určení morfotypů jednotlivých zubů bylo konzultováno s prof. G. Rabederem a upraveno dle jeho korekcí.



Obr. 1. Názvosloví hlavních hrbolů zubů horní (P4–M2) a dolní čelisti (p4–m3). Horní čelist: Pa – parakon, Me – metakon, Pr – protokon, Past – parastyl, Mest – metastyl, Ms – mesokon, Hy – hypokon, PHy – posthypokon. Dolní čelist: Prd – protokonid, Pad – parakonid, Med – metakonid, End – Entokonid, Hyd – hypokonid.

Fig. 1. Names of main cusps of upper (P4–M2) and lower teeth (p4–m3). Upper jaw: Pa – paracone, Me – metacone, Pr – protocone, Past – parastyle, Mest – metastyle, Ms – mesocone, Hy – hypocone, PHy – posthypocone. Lower jaw: Prd – protoconid, Pad – paraconid, Med – metaconid, End – entoconid, Hyd – hypoconid.

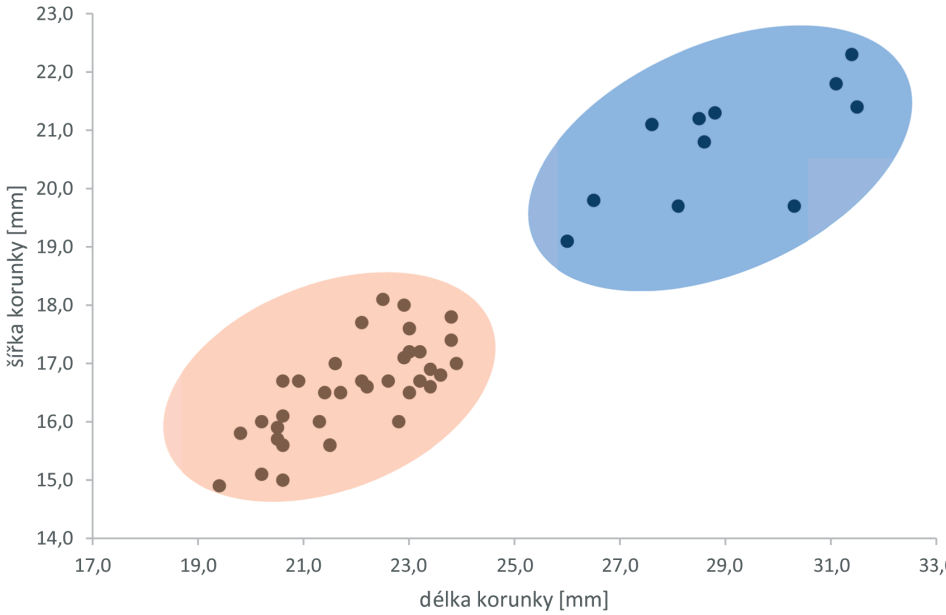
VÝSLEDKY

Pohlaví jedinců

Tabulka 1. Základní metrická charakteristika c sin. a dex. z Barové j.
Table 1. Metric characteristic of c sin. and dex. from the Barová cave.

rozměr	min–max	průměr	SD	n
délka báze korunky [mm]	19,4–31,5	23,7	3,4	44
šířka báze korunky [mm]	14,9–22,3	17,6	2,0	44

Celková průměrná délka báze korunky levých i pravých špičáků činí 23,7 ± 3,4 mm s rozsahem 19,4–31,5 mm. Průměrná šířka je rovna 17,6 ± 2,0 mm v rozsahu 14,9–22,3 mm (tab. 1). Z obr. 2 je patrné rozdělení mezi samce a samice v poměru asi 1:3 (samci:samice).

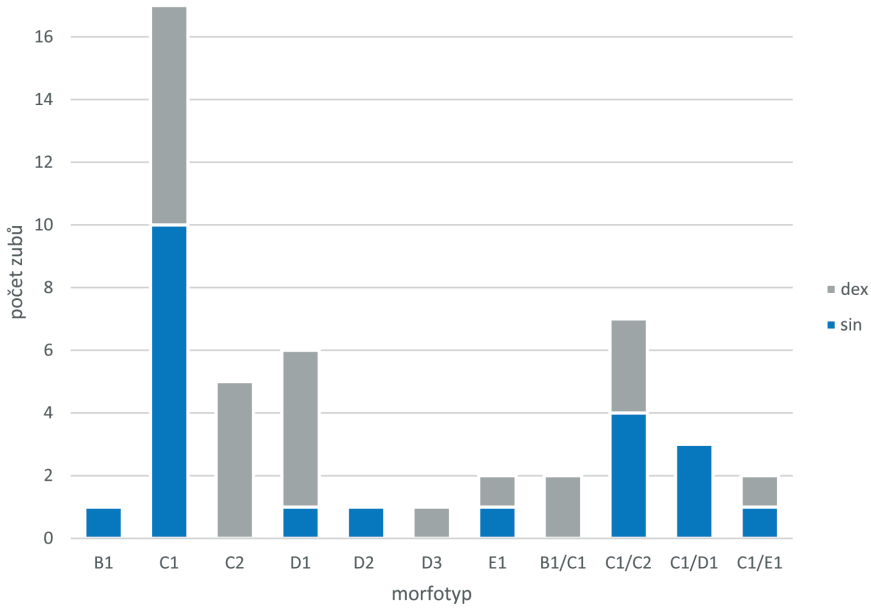


Obr. 2. Znázornění poměru délky a šířky báze korunky dolních levých a pravých špičáků. Červeně vyznačeny samice, modře samci.

Fig. 2. Lenght-width ratio of the lower canine crown basis (for both dex. and sin.). Females in red, males in blue.

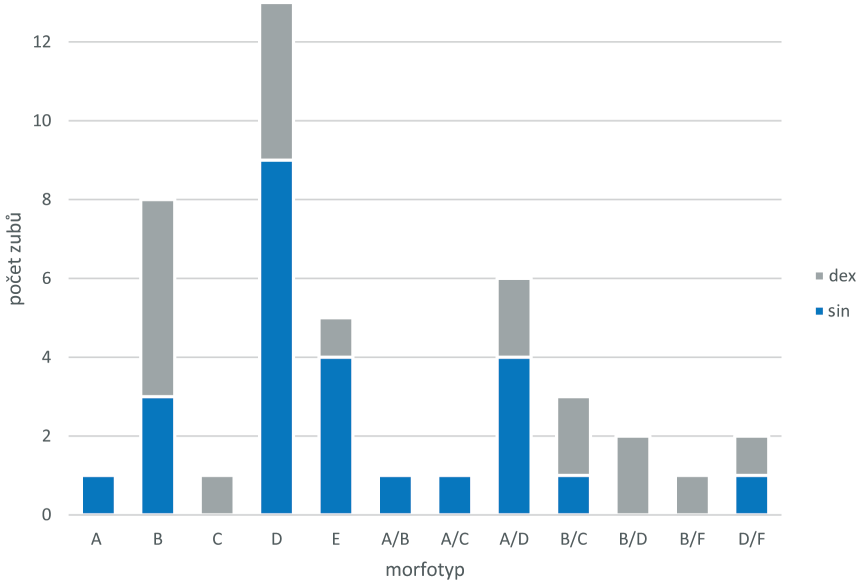
P4/4 index

Nejvíce zastoupeným morfotypem p4 je morfotyp C1, který patří mezi evolučně jednodušší morfotypy. Celkem jako C1 bylo určeno 17 zubů (tj. 36,2 %). Do první desítky zastoupených kusů patří také přechodný morfotyp C1/C2 (7 ks, tj. 14,9 %) a pokročilé morfotypy C2 (5 ks, tj. 11,9 %) a D1 (6 ks, 12,8 %). V jednotkách kusů jsou zastoupeny i nejodvozenější morfotypy D2, D3 a E (obr. 3, příloha 3). Hodnota p4 indexu za levou i pravou stranu je 137,9.



Obr. 3. Zastoupení jednotlivých morfotypů p4.
Fig. 3. Distribution of p4 morphotypes.

V případě P4 je nejvíce zastoupen morfotyp D (13 ks, tj. 29,5 %), který patří mezi pokročilé morfotypy. Následován je málo evolvovaným morfotypem B (8 ks, 18,2 %), přechodný typ A/D byl určen u 6 zubů (13,6 %) a k pokročilému morfotypu E náleží 5 kusů (11,4 %). Ostatní morfotypy jsou zastoupeny jen v několika málo kusech (obr. 4, příloha 1). Hodnota P4 indexu pro levou i pravou stranu je 169,1.



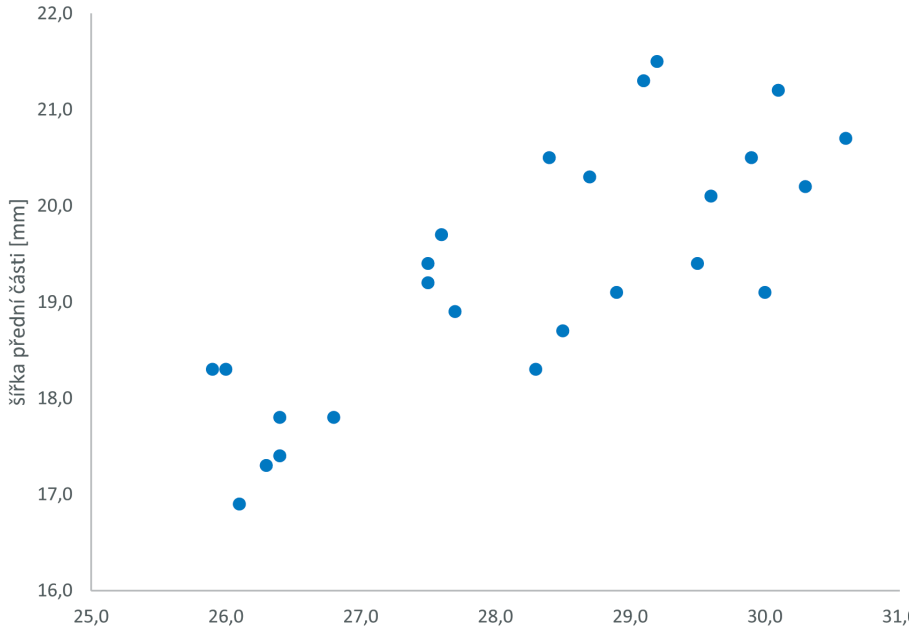
Obr. 4. Zastoupení jednotlivých morfotypů P4.
Fig. 4. Distribution of P4 morphotypes.

M1

Z naměřených dat (tab. 2) je patrná poměrně velká variabilita. Maximální délka je v rozsahu 25,9–30,6 mm, průměrně 28,1 ± 1,5 mm při počtu 27 ks M1. Přední část zubu je širší než zadní část zubu (68,3 % resp. 66,8 % délky). Větší šířka přední části zubu než zadní byla změřena na 75 % zubů (Plichta 2019). Z poměru délky a šířky přední části zubu na obr. 5 je zřetelné rozdělení do dvou skupin. Vzhledem k malým rozměrům zubů v menší skupině 7 jedinců se dá předpokládat, že se jedná o zuby samic, v případě velké skupiny jedinců pak o samce.

Tabulka 2. Základní metrická charakteristika vybraných rozměrů M1.
Table 2. Metric characteristic of M1.

rozměr	min–max [mm]	průměr [mm]	SD	n
maximální délka	25,9–30,6	28,1	1,5	27
šířka přední části	16,9–21,5	19,3	1,3	25
šířka zadní části	16,9–20,6	18,7	1,0	26
délka přední části	9,8–15,3	13,6	1,1	27
délka zadní části	12,8–16,4	14,3	1,0	26
poměr šířky přední části a max. délky [%]	63,7–73,6	68,3	2,8	25
poměr šířky zadní části a max. délky [%]	67,3–72,7	66,8	2,1	26



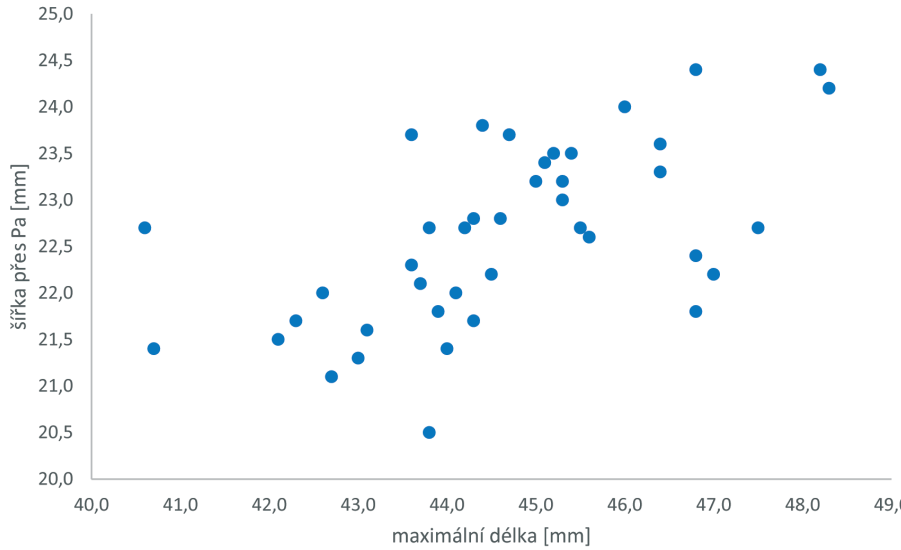
Obr. 5. Délkošířkový poměr M1.
Fig. 5. Lenght and width of M1.

M2

Maximální délka zubu se pohybuje v rozmezí 40,6–48,3 mm s průměrnou hodnotou 44,7 ± 1,8 mm. Průměrná šířka přední části zubu (měřeno přes vrchol parakonu) je 22,7 ± 1,0 mm v rozpětí 20,5–24,4 mm (tab. 3). M2 je morfologicky velmi variabilní, což dokazuje i značná variabilita při vyjádření šířky zubu v % jeho délky. Ta nabývá hodnot 46,6–55,9 % s průměrnou hodnotou 50,7 ± 1,9 %. Z poměru délky a šířky přední části na obr. 6 je patrná již zmíněná vysoká variabilita M2. Pohlavní dimorfismus, tedy rozdělení mezi samce a samice, lze na základě M2 jen těžko sledovat.

Tabulka 3. Základní metrická charakteristika vybraných rozměrů M2.
Table 3. Metric characteristic of M2.

rozměr	min-max [mm]	průměr [mm]	SD	n
maximální délka	40,6–48,3	44,7	1,8	45
přední šířka (měřeno přes Pa)	20,5–24,4	22,7	1,0	43
zadní šířka (měřeno přes Me)	20,8–23,9	22,4	0,8	41
poměr přední šířky a max délky [%]	46,6–55,9	50,7	1,9	43
poměr zadní šířky a max délky [%]	45,3–53,6	50,3	1,9	41



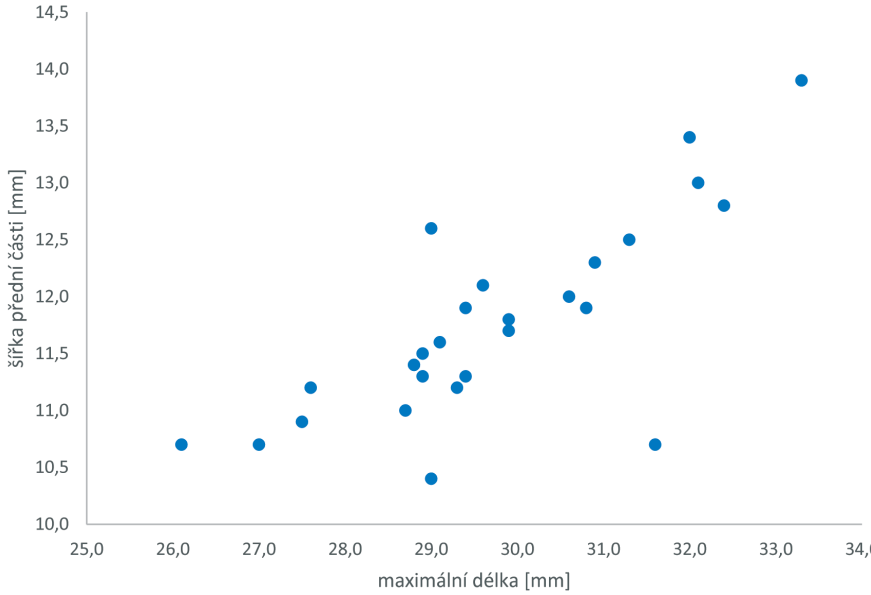
Obr. 6. Poměr délky a šířky přední části M2.
Fig. 6. Lenght and width of frontal part of M2.

m1

Průměrná maximální délka činí 29,7 ± 1,6 mm v rozpětí 26,1–33,3 mm. Šířka přední části m1 kolísá od 10,3 po 13,9 mm, v průměru 11,8 ± 0,8 mm, tj. 39,6 ± 1,8 % celkové délky zubu. Šířka talonidu je, vzhledem k distálně se rozšiřujícímu tvaru m1 (příloha 3), větší než v případě šířky trigonidu, a to 14,5 ± 0,9 mm v rozmezí 12,9–16,8 mm (tab 4.). Entokonid 2 je v průměru delší než entokonid 1, avšak je tomu tak asi u 60 % měřených zubů, u zbylých 40 % je tomu naopak. Při vynesení poměru délky a šířky na obr. 7 se body dělí do 4 skupin. V levé dolní části se podle velikosti nachází zuby samic, naopak v pravém horním rohu zuby samců. Všechny body jsou však, i když méně zřetelně, rozděleny do dvou skupin podle pohlaví, kdy poměr samic a samců je přibližně 2:1.

Tabulka 4. Základní metrická charakteristika vybraných rozměrů m1.
Table 4. Metric characteristic of m1.

rozměr	min–max [mm]	průměr [mm]	SD	n
maximální délka	26,1–33,3	29,7	1,6	27
šířka zúžení	9,9–13,5	11,4	0,7	26
délka entokonidového komplexu	7,4–15,1	11,5	1,6	27
entokonid 1	2,4–7,2	5,5	1,1	27
entokonid 2	4,4–7,0	6,0	1,3	26
šířka trigonidu	10,3–13,9	11,8	0,8	26
šířka talonidu	12,9–16,8	14,5	0,9	24
poměr šířky trigonidu a max délky [%]	33,9–43,4	39,6	1,8	26
poměr šířky talonidu a max délky [%]	44,9–52,8	48,7	1,7	24



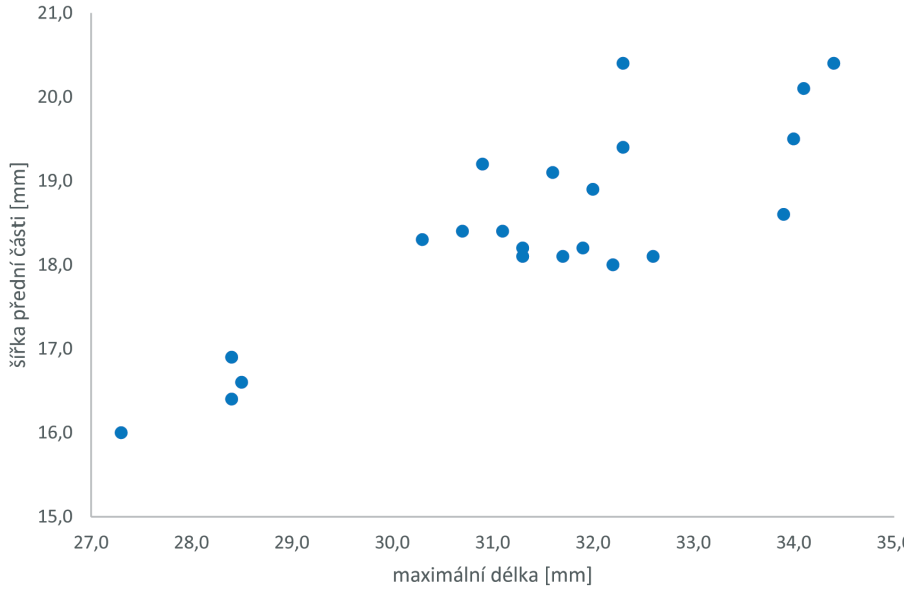
Obr. 7. Poměr délky a šířky přední části m1.
Fig. 7. m1 lenght and width od frontal part.

m2

Průměrná maximální délka m2 činí 31,2 ± 2,2 mm s rozmezím hodnot 27,3–34,4 mm. Šířka trigonidu je v průměru nepatrně užší než šířka talonidu. Entokonid 1 je poněkud delší než End 2 – 5,7 resp. 5,0 mm (tab. 5). Na obr. 8 (poměru maximální délky m2 a šířky trigonidu) jsou výsledné body (jednotliví jedinci) rozděleny do 3 skupin. První se 4 exempláři v levé dolní části grafu patří samicím, zbytek s největší pravděpodobností samcům. Fotografie několika vybraných zubů jsou v příloze 4.

Tabulka 5. Základní metrická charakteristika vybraných rozměrů m2.
Table 5. Metric characteristic of m2.

rozměr	min–max [mm]	průměr [mm]	SD	n
maximální délka	27,3–34,4	31,2	2,1	23
šířka zúžení	14,3–18,4	16,5	1,0	22
minimální šířka	14,6–18,7	16,3	1,1	22
délka entokonidového komplexu	9,3–14,4	11,6	1,4	22
entokonid 1	4,2–7,6	5,7	0,7	22
entokonid 2	3,0–6,6	5,0	1,1	22
šířka trigonidu	16,0–20,4	18,3	1,3	23
bukální délka trigonidu	16,9–20,9	19,0	1,3	22
lingvální délka trigonidu	13,7–19,8	16,9	1,7	22
šířka talonidu	16,6–21,4	18,9	1,3	22
bukální délka talonidu	9,8–14,0	12,2	1,1	22
lingvální délka talonidu	12,6–15,8	14,2	1,0	22
vzdálenost Prd-Med	8,8–13,3	11,4	1,2	18
poměr šířky trigonidu a max délky [%]	54,9–63,2	58,7	2,0	23
poměr šířky talonidu a max délky [%]	56,7–64,2	60,2	2,2	22



Obr. 8. Poměr délky a šířky přední části m2.
Fig. 8. Lenght and frontal part width of m2.

DISKUSE

P4/4 index

Na základě výsledků a zastoupení jednotlivých morfotypů p4 a P4 lze populaci medvěda jeskynního z Barové jeskyně zařadit mezi evolučně pokročilé. Jsou sice zastoupeny především méně evolvované morfotypy, nicméně přítomnost evolučně nejodvozenějších morfotypů, byť v nízké frekvenci, je důkazná pro druh *U. ingressus*. Při porovnání populace Barové j. s ostatními evropskými lokalitami na obr. 9 lze konstatovat, že P4/4 index odpovídá nížinným populacím druhu *Ursus ingressus*.

Obr. 9. P4/4 indexy druhů *U. ingressus* a *U. eremus* z různých lokalit střední Evropy: RA = Rameschknochenhöhle (*U. eremus*, Rakousko, 1960 m n. m.), CE = Čertova díra (ČR, kolem 450 m n. m.), HH = Herdengenhöhle (Rakousko, 878 m n. m.), ME = Medvědí jeskyně (Slovensko, 905 m n. m.), PH = Pod hradem (ČR, 425 m n. m.), WB = Wiedenerbärenhöhle (Rakousko, 150 m n. m.), HG = Hartelsgrabenshöhle (Rakousko, 1230 m n. m.), LL = Liegloch (Rakousko, 1290 m n. m.), DB = Divje Babe (Slovinsko, 450 m n. m.), DH = Drachenhöhle (Rakousko, 949 m n. m.), GS = Gamssulzenhöhle (Rakousko, 1300 m n. m.), NI = Nixloch (Rakousko, 770 m n. m.). Podle Rabeder *et* Tsoukala 1990; Rabeder 1992; Rabeder *et al.* 2004).

Fig. 9. P4/4 indexes of *U. ingressus* and *U. eremus* from some localities in Central Europe: RA = Rameschknochenhöhle (*U. eremus*, Austria, 1960 m above sea level), CE = Čertova díra (CZ, aprox. 450 m a. s. l.), HH = Herdengenhöhle (Austria, 878 m a. s. l.), ME = Medvedia jaskyňa (Slovakia, 905 m a. s. l.), PH = Pod hradem (CZ, 425 m a. s. l.), WB = Wiedenerbärenhöhle (Austria, 150 m a. s. l.), HG = Hartelsgrabenshöhle (Austria, 1230 m a. s. l.), LL = Liegloch (Austria, 1290 m a. s. l.), DB = Divje Babe (Slovenia, 450 m a. s. l.), DH = Drachenhöhle (Austria, 949 m a. s. l.), GS = Gamssulzenhöhle (Austria, 1300 m a. s. l.), NI = Nixloch (Austria, 770 m a. s. l.). Based on Rabeder *et* Tsoukala 1990; Rabeder 1992; Rabeder *et al.* 2004).

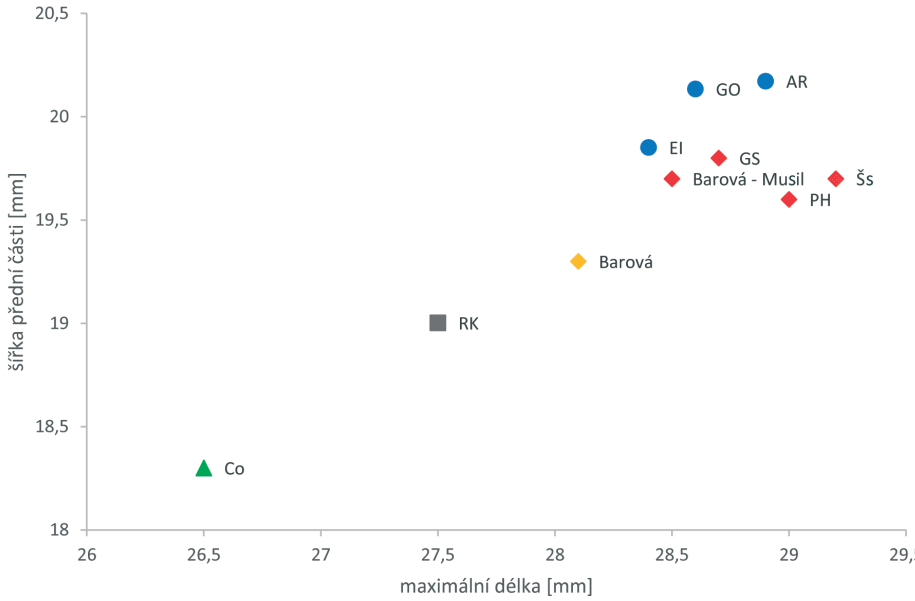
M1

První horní molár je nápadný svým téměř obdélníkovým obrysem, kdy přední i zadní část jsou podobně široké (příloha 1). Poměr šířky přední a zadní části je pak dobrým evolučním ukazatelem. Pro druh *Ursus arctos* je typická širší zadní část zubu než přední – přibližně o 4–7 % (viz tab. 6) U střednopleistocenního druhu *Ursus deningeri* je tento rozdíl ještě patrnější. Naopak u svrchnopleistocenních jeskynních medvědů je typicky přední část zubu širší než zadní. Za plesiomorfní (archaický) znak lze považovat právě přítomnost M1, které mají zadní část širší než přední. V případě M1 z Barové tento plesiomorfní znak bylo možno sledovat u 25 % zubů. Hodnoty, které na M1 z Barové j. naměřil Musil (1959) se nepatrně liší od zde prezentovaných a lze to pravděpodobně vysvětlit poměrně malým počtem zubů, které měl k dispozici (n = 13). Na obr. 10 si nelze nevšimnout na první pohled nejasného postavení populace z Barové vůči ostatním druhům. Nicméně M1 z Barové j. jsou v průměru jen nepatrně kratší než M1 z ostatních lokalit s výskytem druhu *Ursus ingressus*. Největší podobnost vykazují M1 z Barové s populací jeskyně Pod hradem a s populací z jeskyně Gamssulzen, které jsou při zachování přibližně stejného délkošířkového poměru jen nepatrně delší (tab. 6, obr. 10).

Tabulka 6. Srovnávací rozměry M1 vybraných druhů svrchnopleistocenních medvědů z různých lokalit Evropy a recentních hnědých medvědů.

Table 6. M1 comparative dimensions of some species of late pleistocene bears from various localities in Europe and present day brown bears.

druh, lokalita	max. délka [mm]	šířka v % délky M1	
		přední části	zadní části
Ursus ingressus, Barová (PLICHTA 2019)	28,1	68,3	66,8
Ursus ingressus, Gammsulzen (RABEDER 1995)	28,7	69,0	–
Ursus ingressus, Pod hradem – komplex II (MUSIL *et al.* 1965)	29,0	68,2	67,5
Ursus ingressus, Barová (MUSIL 1959)	28,5	68,9	67,9
Ursus cf. *ingressus*, Švédův stůl – hnědé hlíny (MUSIL 1962)	29,2	67,8	67,9
Ursus spelaeus, Arcy-sur-Cure (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	28,9	69,8	–
Ursus spelaeus, Eiros (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	28,4	69,9	–
Ursus spelaeus, Goyet (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	28,6	70,4	–
Ursus s. ladinicus, Conturines (RABEDER *et al.* 2004)	26,5	71,4	–
Ursus s. eremus, Ramesch RK1 (RABEDER *et al.* 2004)	27,5	69,1	–
Ursus arctos, Karpaty, recent (RODE 1935)	20,9	71,8	75,3



Obr. 10. Délkošířkový poměr M1 pro druhy *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *Ursus ladinicus* Δ z různých lokalit. Co = Conturines, Itálie, RK = Rameschknöchenhöhle, Rakousko, PH = Pod hradem, ČR, EI = Eirós, Španělsko, Šs = Švédův stůl, ČR, GS = Gamssulzenhöhle, Rakousko, GO = Goyet cave, Belgie, AR = Arcy-sur-Cure, Francie. Podle Musil 1959, 1962; Musil *et al.* 1965; Rabeder 1995, Rabeder *et al.* 2004; Baryshnikov *et al.* 2003.

Fig. 10. M1 lenght-width ratio of *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *Ursus ladinicus* Δ from various localities. Co = Conturines, Italy, RK = Rameschknöchenhöhle, Austria, PH = Pod hradem, CZ, EI = Eirós, Spain, Šs = Švédův stůl, CZ, GS = Gamssulzenhöhle, Austria, GO = Goyet cave, Belgium, AR = Arcy-sur-Cure, France. Based on Musil 1959, 1962; Musil *et al.* 1965; Rabeder 1995, Rabeder *et al.* 2004; Baryshnikov *et al.* 2003.

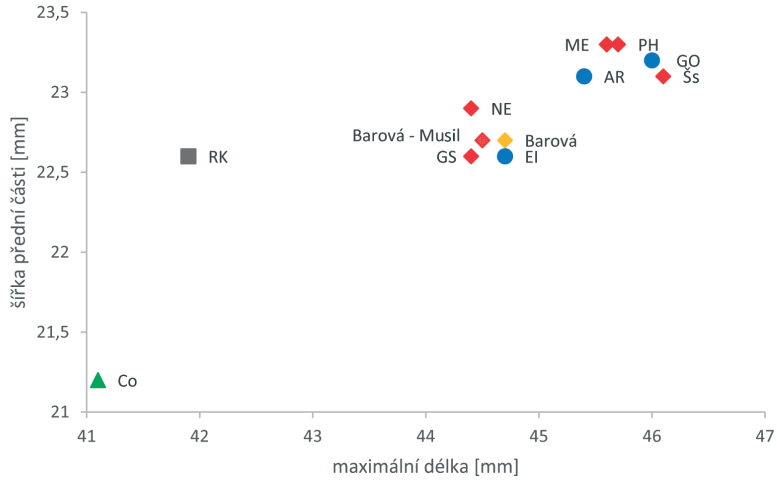
M2

Druhý horní molár je velmi variabilní a poněkud problematický. Měření je většinou prováděno v ose trigonu, ze které pak talon může zcela vybočovat. Největší variabilita je patrná zejména v morfologii zadní části zubu (příloha 2). Srovnání výsledků publikovaných jinými autory tak může být problematické, jelikož již lehce odlišná metodika (resp. orientace při měření) znamená ve výsledku zcela jiné rozměry i o celé milimetry. Získané hodnoty z Barové se téměř shodují s daty ostatních autorů z jiných evropských lokalit s potvrzeným druhem *U. ingressus*. Zvláštní je překryv variační šíře druhu *U. ingressus* a *U. spelaeus*. Nabízí se tedy otázka, zda jsou tyto rozměry, které Rabeder *et al.* 2004 považují u M2 za vůbec nejdůležitější, vhodné pro druhové rozlišení. Největší podobnost naměřených dat z Barové je patrná s populací z jeskyní Gamssulzen a Niedzwiedzie. Velmi podobné rozměry vykazuje také populace z jeskyně Eiros s druhem *U. spelaeus* (tab. 7, obr. 11). Zde by bylo vhodné odlišit tyto dvě populace na základě jiných rozměrů, nicméně použitelná srovnávací data nejsou k dispozici.

Tabulka 7. Srovnávací rozměry M2 vybraných druhů svrchnopleistocenních medvědů z různých lokalit Evropy a recentních hnědých medvědů.

Table 7. M2 comparative dimensions of some species of late pleistocene bears from various localities in Europe and present day brown bears.

druh, lokalita	max. délka [mm]	šířka přední části v % délky
Ursus ingressus, Barová (PLICHTA 2019)	44,7	50,7
Ursus ingressus, Gammsulzen (RABEDER 1995)	44,4	50,8
Ursus ingressus, Pod hradem – kompl. II (MUSIL *et al.* 1965)	45,7	50,9
Ursus ingressus, Barová (MUSIL 1959)	44,5	51,1
Ursus ingressus, Medvedia (LAUGHLAN 2012)	45,6	51,3
Ursus ingressus, Niedzwiedzia (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	44,4	51,6
Ursus cf. *ingressus*, Švédův stůl – hnědé hlíny (MUSIL 1962)	46,1	49,6
Ursus spelaeus, Arcy-sur-Cure (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	45,4	50,9
Ursus spelaeus, Eiros (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	44,7	50,6
Ursus spelaeus, Goyet (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	46,0	50,4
Ursus ladinicus, Conturines (RABEDER *et al.* 2004)	41,1	51,6
Ursus eremus, Ramesch RK1 (RABEDER *et al.* 2004)	41,9	51,4
Ursus arctos, Karpaty, recent (RODE 1935)	33,5	52,8



Obr. 11. Délkošířkový poměr M2 pro druhy *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *U. ladinicus* Δ z různých lokalit. Co = Conturines, Itálie, RK = Rameschknöchenhöhle, Rakousko, PH = Pod hradem, Moravský kras, EI = Eirós, Španělsko, Šs = Švédův stůl, Moravský kras, GS = Gamssulzenhöhle, Rakousko, NE = Niedzwiedzia, Polsko, ME = Medvedia, Slovensko, GO = Goyet cave, Belgie, AR = Arcy-sur-Cure, Francie. Podle LAUGHLAN 2012, MUSIL 1959, 1962; MUSIL *et al.* 1965; RABEDER 1995; RABEDER *et al.* 2004; BARYSHNIKOV *et al.* 2003.

Fig. 11. M2 lenght-width ratio of *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *Ursus ladinicus* Δ from various localities. Co = Conturines, Italy, RK = Rameschknöchenhöhle, Austria, PH = Pod hradem, CZ, EI = Eirós, Spain, Šs = Švédův stůl, CZ, GS = Gamssulzenhöhle, Austria, GO = Goyet cave, Belgium, AR = Arcy-sur-Cure, France. Based on LAUGHLAN 2012, MUSIL 1959, 1962; MUSIL *et al.* 1965; RABEDER 1995; RABEDER *et al.* 2004; BARYSHNIKOV *et al.* 2003.

m1

Naměřené hodnoty jsou srovnatelné s hodnotami MUSILA (1959). Populace z Barové vykazuje největší podobnost s populací z jeskyně Gamssulzen. Průměrné hodnoty spadají do variační šíře druhu *U. ingressus* (obr. 12). Nápadná je poměrně velká šířková variabilita jednotlivých druhů, kdy opět dochází k částečnému překryvu hodnot různých druhů. Celkově nízká průměrná hodnota maximální délky m1 může být způsobena vyšším podílem samic než samců.

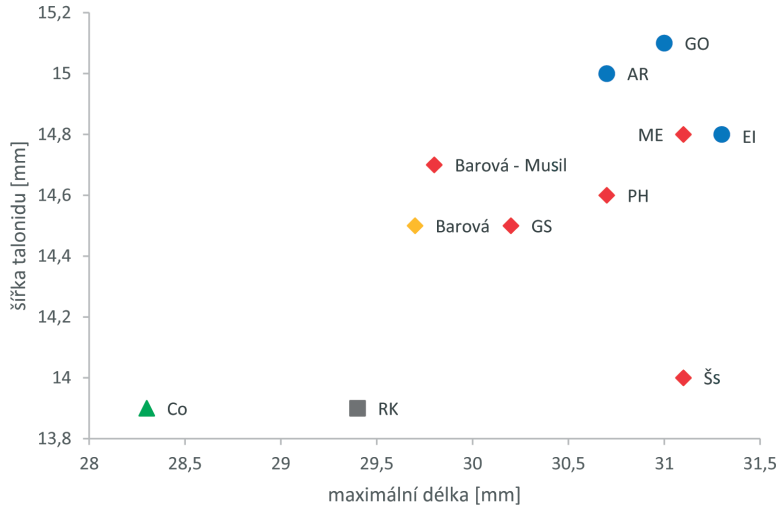
Jedním z rozdílů mezi „arktoidní" a „speleoidní" m1 je dle RODEHO (1935) větší rozdíl v šířce trigonidu a talonidu, zub se tedy distálním směrem více rozšiřuje a především „speleoidní" m1 má výraznější zúžení mezi trigonidem a talonidem. Nejužším místem „speleoidních" m1 je tak centrální zúžení, zatímco u arktoidních to bývá šířka trigonidu. Podle RODEHO (1935) dosahuje zúžení u skupiny medvěda jeskynního hodnoty 85–86 % šířky talonidu. Naměřená hodnota z Barové dosahuje 79 % šířky talonidu (tab. 8). Dalším rozdílem je celková šířka, kdy m1 „arktoidních" medvědů jsou relativně širší (RODE 1935).

Při pohledu na m1 a m2 z Barové j. je nápadná zajímavá skutečnost – u m1 je hlavní hrbol End 2 delší než hlavní hrbol End 1, u m2 je tomu naopak a End 1 je delší. Poměr velikosti End 1 a End 2 je dobrým evolučním ukazatelem, kdy délka End 2 vyšší než End 1 je důkazem evoluční pokročilosti. U m1 59,3 % zubů má End 2 delší. Zatímco u m2 je tomu naopak, entokonid 2 je delší pouze u 27,3 % zubů. Jak odůvodnit tuto skutečnost není doposud jasné, klíč by mohlo přinést studium morfotypů m1 a m2 podle RABEDERA (1999).

Tabulka 8. Srovnávací rozměry m1 vybraných druhů svrchnopleistocenních medvědů z různých lokalit Evropy a recentních hnědých medvědů.

Table 8. m1 comparative dimensions of some species of late pleistocene bears from various localities in Europe and present day brown bears.

druh, lokalita	max. délka [mm]	šířka talonidu v % délky
Ursus ingressus, Barová (PLICHTA 2019)	29,7	48,7
Ursus ingressus, Gammsulzen (RABEDER 1995)	30,2	48,1
Ursus ingressus, Pod hradem – komplex II (MUSIL *et al.* 1965)	30,7	47,9
Ursus ingressus, Barová (MUSIL 1959)	29,8	49,4
Ursus ingressus, Medvedia (LAUGHLAN 2012)	31,1	47,6
Ursus cf. *ingressus*, Švédův stůl – hnědé hlíny (MUSIL 1962)	31,1	45,0
Ursus spelaeus, Arcy-sur-Cure (Baryshnikov *et al.* 2003)	30,7	48,9
Ursus spelaeus, Eiros (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	31,3	47,3
Ursus spelaeus, Goyet (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	31,0	48,7
Ursus ladinicus. Conturines (RABEDER *et al.* 2004)	28,3	49,1
Ursus eremus, Ramesch RK1 (RABEDER *et al.* 2004)	29,4	47,3
Ursus arctos, Karpaty, recent (RODE 1935)	22,7	49,0



Obr. 12. Délkošířkový poměr m1 pro druhy *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *U. ladinicus* Δ z různých lokalit. Co = Conturines, Itálie, RK = Rameschknöchenhöhle, Rakousko, PH = Pod hradem, Moravský kras, EI = Eirós, Španělsko, Šs = Švédův stůl, Moravský kras, GS = Gamssulzenhöhle, Rakousko, ME = Medvedia, Slovensko, GO = Goyet cave, Belgie, AR = Arcy-sur-Cure, Francie. Podle Laughlan 2012, Musil 1959, 1962; Musil *et al.* 1965; Rabeder 1995; Rabeder *et al.* 2004; Baryshnikov *et al.* 2003.

Fig. 12. m1 lenght-width ratio of *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *Ursus ladinicus* Δ from various localities. Co = Conturines, Italy, RK = Rameschknöchenhöhle, Austria, PH = Pod hradem, CZ, EI = Eirós, Spain, Šs = Švédův stůl, CZ, GS = Gamssulzenhöhle, Austria, GO = Goyet cave, Belgium, AR = Arcy-sur-Cure, France. Based on Laughlan 2012, Musil 1959, 1962; Musil *et al.* 1965; Rabeder 1995; Rabeder *et al.* 2004; Baryshnikov *et al.* 2003.

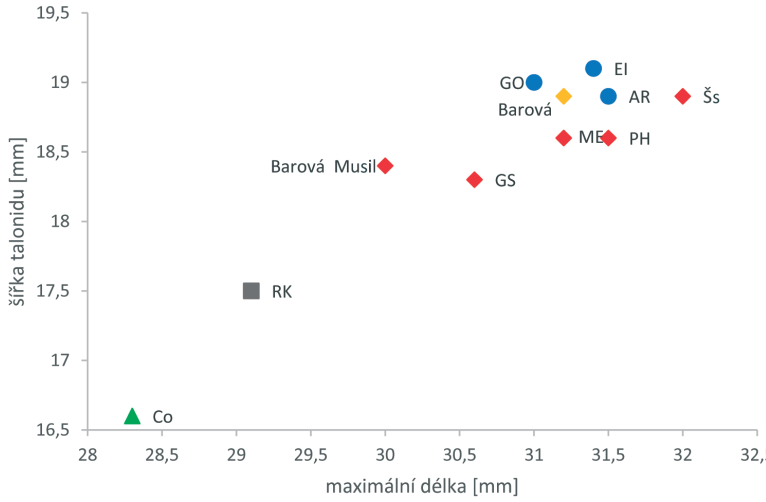
m2

Na první pohled spadají naměřené hodnoty na okraj variační šíře pro *U. ingressus* a mohly by být považovány již za hodnoty pro druh *U. spelaeus* (obr. 13). Největší podobnost pak populace z Barové vykazuje s populacemi z j. Pod hradem a Medvědí j. (Tab. 9). Byl zjištěn velký rozdíl oproti hodnotám publikovaných Musilem (1959), nicméně z přiložené fotodokumentace je zřejmé, a upozorňuje i sám Musil (1959), že některé zuby byly značně abradované, což mohlo ovlivnit výsledné hodnoty. V porovnání s materiálem *U. ingressus* z typové lokality j. Gamssulzen jsou zuby z Barové poněkud větší, což by mohlo souviset s tvrzením Rabedera *et al.* (2008), že čím vyšší nadmořská výška, tím menší rozměry zubů – dá se říct, že zuby se s rostoucí nadmořskou výškou zmenšují. Tato závislost však byla doložena pouze pro m2.

Tabulka 9. Srovnání rozměrů m2 vybraných druhů svrchnopleistocenních medvědů z různých lokalit Evropy a recentních hnědých medvědů.

Table 9. m2 comparative dimensions of some species of late pleistocene bears from various localities in Europe and present day brown bears.

druh, lokalita	max. délka [mm]	šířka talonidu v % délky
Ursus ingressus, Barová (PLICHTA 2019)	31,2	60,6
Ursus ingressus, Gamssulzen (RABEDER 1995)	30,6	59,8
Ursus ingressus, Pod hradem – komplex II (MUSIL *et al.* 1965)	31,5	59,0
Ursus ingressus, Barová (MUSIL 1959)	30,0	61,3
Ursus ingressus, Medvedia (LAUGHLAN 2012)	31,2	59,6
Ursus cf. *ingressus*, Švédův stůl – hnědé hlíny (MUSIL 1962)	32,0	59,1
Ursus spelaeus, Arcy-sur-Cure (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	31,5	60,0
Ursus spelaeus, Eiros (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	31,4	60,8
Ursus spelaeus, Goyet (BARYSHNIKOV *et al.* 2003)	31,0	61,3
Ursus ladinicus, Conturines (RABEDER *et al.* 2004)	28,3	58,7
Ursus eremus, Ramesch RK1 (RABEDER *et al.* 2004)	29,1	60,1
Ursus arctos, Karpaty, recent (RODE 1935)	23,1	62,7



Obr. 13. Délkošířkový poměr m2 pro druhy *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *U. ladinicus* Δ z různých lokalit. Co = Conturines, Itálie, RK = Rameschknöchenhöhle, Rakousko, PH = Pod hradem, Moravský kras, EI = Eirós, Španělsko, Šs = Švédův stůl, Moravský kras, GS = Gamssulzenhöhle, Rakousko, ME = Medvedia, Slovensko, GO = Goyet cave, Belgie, AR = Arcy-sur-Cure, Francie. Podle LAUGHLAN 2012, MUSIL 1959, 1962; MUSIL *et al.* 1965; RABEDER 1995; RABEDER *et al.* 2004; BARYSHNIKOV *et al.* 2003.

Fig. 13. m2 lenght-width ratio of *U. ingressus* ◊, *U. spelaeus* ○, *U. eremus* □ a *Ursus ladinicus* Δ from various localities. Co = Conturines, Italy, RK = Rameschknöchenhöhle, Austria, PH = Pod hradem, CZ, EI = Eirós, Spain, Šs = Švédův stůl, CZ, GS = Gamssulzenhöhle, Austria, GO = Goyet cave, Belgium, AR = Arcy-sur-Cure, France. Based on LAUGHLAN 2012, MUSIL 1959, 1962; MUSIL *et al.* 1965; RABEDER 1995; RABEDER *et al.* 2004; BARYSHNIKOV *et al.* 2003.

ZÁVĚR

Tento příspěvek zpracovává dentální materiál medvědů jeskynních z Barové jeskyně a doplňuje tak znalosti o jeskynních medvědech z Moravského krasu. Předchozí morfometrické analýzy z Barové jeskyně byly provedeny pouze na malém množství materiálu získaném prof. R. Musilem v roce 1958.

Barová je další z řady medvědích jeskyní na území Moravského krasu, která byla používána především jeskynními medvědy pro hibernaci. Z poměru samců a samic, přibližně 1:3, zjištěného na základě metrické analýzy špičáků, vyplývá, že jeskyni Barovou využívaly k hibernaci především samice (a rodily zde i mláďata, jejichž kosti byly v Barové rovněž v nemalém množství nalezeny).

Morfodynamická analýza horních a dolních čtvrtých premolárů medvědů z Barové j. ukázala, že P4/4 index odpovídá nížinným populacím druhu *U. ingressus* a je srovnatelný například s výsledky z jeskyní Pod hradem, Čertova díra nebo s několika jeskyněmi z podhůří rakouských Alp (Rabeder 1992).

Také získaná metrická data podporují přiřazení populace medvědů z Barové jeskyně k druhu *U. ingressus*. Medvědi z Barové j. se nejvíce podobají populacím z jeskyně Pod hradem a to jak metricky, tak morfologicky – zejména při srovnání prvních a druhých spodních molárů a druhých horních molárů. Velká podobnost metrických dat je zřejmá také s jeskyní Gamssulzen, což je poměrně překvapivé, neboť obě tyto jeskyně se nacházejí v odlišných nadmořských výškách a zuby z Gamssulzen by tedy měly být poněkud menší. Velká podobnost je patrná také s populací z jeskyně Švédův stůl, kdy v největší míře ji lze sledovat na zubech dolní čelisti. Taxonomická příslušnost populace ze Švédova stolu není dosud zcela vyjasněna, nicméně na základě dostupných metrických analýz (Musil 1962) ji lze přiřadit nejpravděpodobněji rovněž k druhu *U. ingressus*.

Celkově je populace z Barové jeskyně evolučně pokročilá, a to jak na základě morfologických dat ze čtvrtých premolárů, tak podle řady metrických charakteristik.

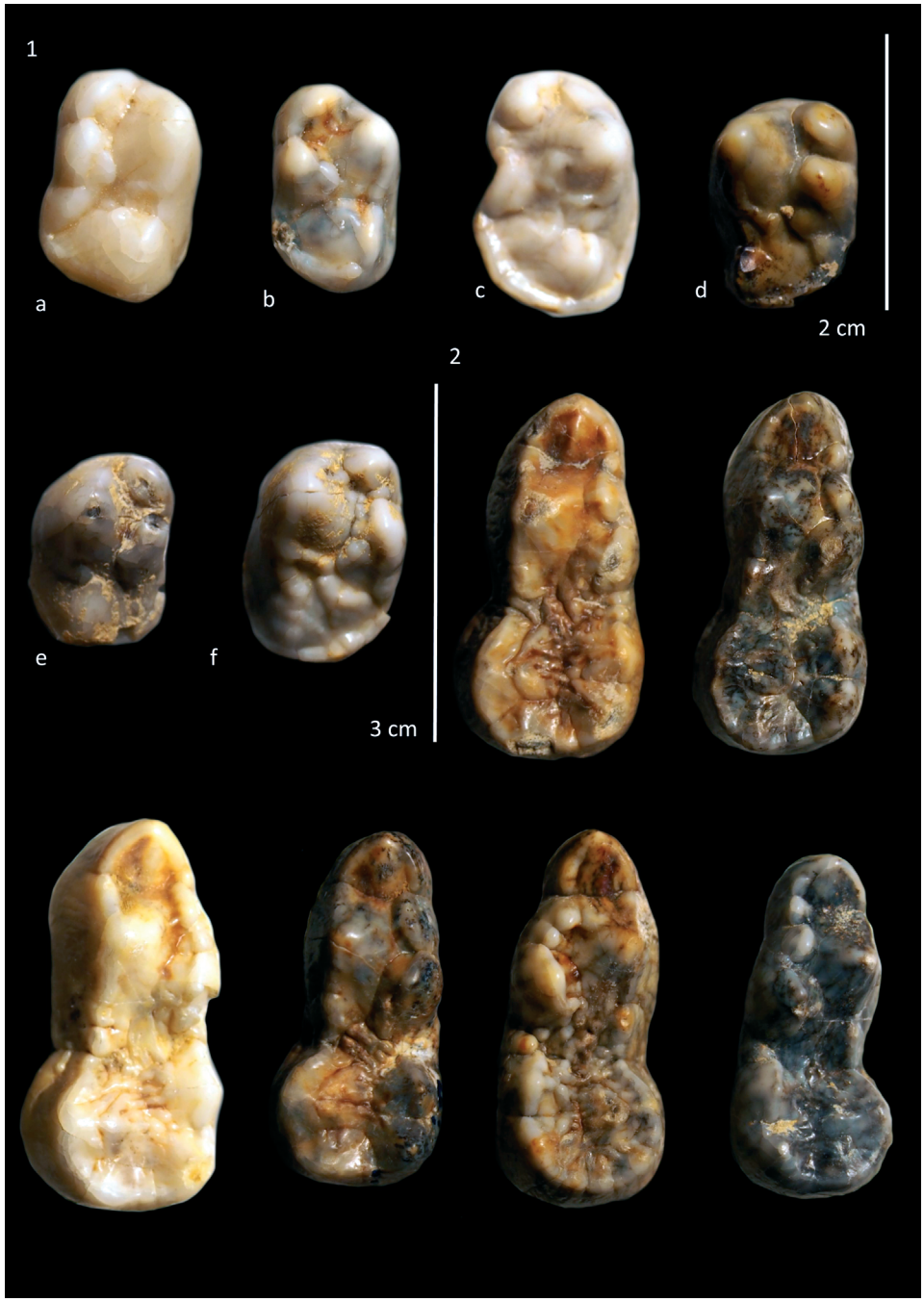
PODĚKOVÁNÍ

Autoři by rádi poděkovali za pomoc s určením morfologických typů prof. Gernotu Rabederovi z vídeňské univerzity a kolegyni Sivii Černocké za pomoc s restaurováním a konzervováním materiálu. Autoři dále děkují oběma recenzentům za cenné rady a připomínky. Předložená práce vznikla za finanční podpory Ministerstva kultury v rámci institucionálního financování na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace Moravské zemské muzeum (DKRVO, MK000094862; 2019–2023).

Příloha 1 1 – čtvrté horní premoláry P4: a, b, d – morfotyp E; c – morfotyp A/D; e – morfotyp B/D; f – morfotyp D/F; 2 – horní první moláry M1.

Appendix 1 1 – fourth upper premolars P4: a, b, d – morphotype E; c – morphotype A/D; e – morphotype B/D; f – morphotype D/F; 2 – first upper molars M1.

Příloha 2 Horní druhé moláry.
Appendix 2 Second upper molars.



Příloha 3 1 – čtvrté dolní premoláry p4: a – morfotyp C1/C2, b, c – morfotyp C2; d, e, f – morfotyp C1; 2 – spodní první moláry.

Appendix 3 1 – lower fourth premolar p4: a – morphotype C1/C2; b, c – morphotype C2; d, e, f – morphotype C1; 2 – lower first molars.

Příloha 4 Druhé spodní moláry.
Appendix 4 Second lower molars.

Příloha 5 Nejlépe zachované lebky z Barové jeskyně, sonda Pod žebříkem – nahoře poškozená lebka samce medvěda jeskynního, dole téměř kompletní lebka velkého samce medvěda jeskynního včetně dolní čelisti. Všechny zuby jsou poškozeny a pro metrické analýzy nepoužitelné.

Appendix 5 The best preserved skulls from the Barová cave, Pod žebříkem test pit – upper is damaged male cave bear skull, lower is almost complete male cave bear skull with lower jaw. Unfortunatelly all teeth are too damaged for any measurements.

LITERATURA

Barlow, A., 2017: Recent advances in cave bear genomics. – In: Bella, P. (ed.): Aragonit. 22, 1, 9. Bratislava.

Baryshnikov, G., 2006: Morphometrical variability of cheek teeth in cave bears. – Scientific Annals, School of Geology, Aristotle University Thesaloniki. 98, 81–102.

Baryshnikov, G. F., Puzachenko, A. Y., 2018: Morphometry of upper cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae). – Boreas. 48, 1.

Baryshnikov, G., Gernonpré, M., Sablin, M., 2003: Sexual dimorphism and morphometric variability of cheek teeth of the cave bear (*Ursus spelaeus*). – Belg. J. Zool., 133, 2, 111–119.

Bocherens, H., Stiller, M., Hobson, K. A., Pacher, M., Rabeder, G., Burns, J. A., Tütken, T., Hofreiter, M., 2011: Niche partitioning between two sympatric geneticaly distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones. – Quarternay International. 245, 238–248.

Hofreiter, M., 2019: 20 years of ancient DNA research on cave bears. – In: Kavcik-Graumann, N. (ed.): 25th International Cave Bear Symposium, s. 6.

Laughlan, L., 2012: Metrik und Evolutionsniveau der Höhlenbärenzähne aus der Medvedia-Höhle im Slovenský raj (Slowakei). MS, Diplomarbeit. Universität Wien, Wien 96 s.

Mackiewicz, P., Baca, M. Popović, D., Socha, P., Stefaniak, K., Marciszak, A., Nadachowski, A., 2017: Estimating the extinction time of two cave bears, *Ursus spelaeus* and *U. ingressus*. – Acta zoologica cracoviensia. 60, 2, 14 s.

Musil, R., 1959: Jeskynní medvěd z jeskyně Barové. – Acta Mus. Morav., Sci. nat. 44 (1959), 89–114.

Musil, R., 1962: Die Höhle „Švédův stůl", ein typischer Höhlenhyänenhorst. In Erforshung der Höhle Švédův stůl *1953–1955*. – Anthropos. Brno, 13, N. S. 5, 97–260.

Musil, R., 2014: Morava v době ledové: prostředí posledního glaciálu a metody jeho poznávání. – Masarykova univerzita, Brno. 228 s.

Musil, R, Valoch, K., Ondruš, V, Pelíšek, J., Dvořák, J., Panoš, V. Opravil, E., 1965: Die Erforshung der Höhle pod Hradem 1956–1958. – Anthropos 18, N. S. 10. Brno.

Naito, Y. I., Gernonpré, M., Chikaraishi, Y., Ohkouchi, N., Drucker, D., G., Hobson, K., A., Edwards, M. A., Wißing, Ch., Bocherens, H., 2016: Evidence for herbivorous cave bears (*Ursus spelaeus*) in Goyet Cave, Belgium: implications for palaeodietary reconstruction of fossil bear using amino acid $\delta^{15}N$ approaches. – Journal of Quarternary Science. 31, 6, 598–606.

Peigné, S., Goillot, C., Gernonpré, M., Blondel, C., Bignon, O., Merceron, G., 2009: Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106, 36, 15 390–15 393.

Plichta, A., 2019: Morfometrická analýza populací medvědů z Barové jeskyně v Moravském krasu. MS, diplomová práce, Masarykova univerzita, Brno. 111 s.

Rabeder, G., 1983: Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne. – Die Höhle. 34, 67–85.

Rabeder, G., 1989: Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution. – Schriftenreihe d. Vereins zur Verbreitung naturwiss. Kentnisse in Wien. 127, 105–126.

Rabeder, G., 1992: Das Evolutionsniveau des Höhlenbären aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O. Ö.). Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichishen Akademie der Wissenschaften, Wien. 8, 133–141.

Rabeder, G., 1995: Evolutionsniveau und Chronologie der Höhlenbaren as der Gamssulzen-Hohle im Totes Gebirge (Oberösterreich). – Mitteilungen der Kommission für Quatärforschung Wien. Band: 11, 102 s.

Rabeder, G., 1999: Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung Wien. Band: 11. 102 s.

Rabeder, G., Debeljak, I., Hofreiter, M., Withalm, G., 2008: Morphometrical responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to hight-alpine habitats. – Die Höhle. 59, 1–4, 59–72.

Rabeder,, G., Hofreiter, M., Nagel, D., Withalm, G., 2004: New taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). – Cahiers Stientifiques. Lyon. Hors série no. 2, 49–67.

Rabeder, G., Nagel, D., Pacher, M., 2000: Der Höhlenbär. Thorbecke SPECIES Band 4. Stuttgart

Rabeder, G., Tsoukala, E., 1990: Morphodynamic analysis of some cave-bear teeth from Petralona cave (Chalkidiki, North-Greece). Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Wien. 16, 103–109.

Ramírez-Pedraza, I., Münzel, C. S., Pacher, M., Bocherens, H., Tornero, C., Rivals, F., 2019: Comparing the cave bear diet through tooth microwear analysis from several Late Pleistocene sites in Southwest and Central Europe. – In: Kavcik-Graumann, N. (ed.): 25th International Cave Bear Symposium.

Roblíčková, M., Káňa, V., 2013A: Předběžná zpráva o novém paleontologickém výzkumu v jeskyni Barové (Sobolově), Moravský kras. – Acta mus. Moraviae, Sci. geol. 98, 1, 111–127.

Roblíčková, M., Káňa, V., 2013B: Pokračování paleontologického výzkumu – sonda Pod žebříkem. – Acta mus. Moraviae, Sci. geol. 98, 2, 155–177.

Roblíčková, M., Káňa, V., Nývltová-Fišáková, M., 2017: Savčí společenstvo posledního glaciálu z jeskyně Barové – nové poznatky. – Acta Mus. Morav., Sci. Geol. 102, 1–2, 119–142.

Roblíčková, M., Plichta, A., Káňa, V., 2018: Jeskyně Barová ve srovnání s dalšími „medvědími" jeskyněmi Moravského krasu. – Acta Mus. Morav., Sci. Geol., 103, 2, 109–143

Rode, K., 1935: Untersuchungen über das Gebis der Bären. – Monographien zur Geol. und Paleont., ser 2, 7, 1–162. Leipzig.

Seitl, L., 1988: Jeskyně Barová (Sobolova), její osídlení a savčí fauna ze závěru posledního glaciálu. – Acta Mus. Moraviae, Sci. nat. 73, 89–95.

Stiller, M., Molak, M., Prost, S., Rohland, N., Pacher, M., Rabeder, G., Baryshnikov, G., RosendaHL, W., Münzel, S., Bocherens, H., Grandal-D'anglade, A., Hilpert, B., Germonpré, M., Stasyk, O., Pinhasi, R., Tintori, A., Ho, S. Y. W., Hofreiter, M., Knapp, M., 2014: Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex. Quaternary International 339–340, s. 224–231.

Strnad, V., 1949: Fauna Barové jeskyně pod Krkavčí skálou u Adamova. – Československý kras. 2, 123–127.