

STUDIO MORFOMETRICO E MORFODINAMICO DI RESTI CRANIALI, DENTALI E MANDIBOLARI DI *URSUS SPELAEUS* DALLA GROTTA DEL BUCO DEL FRATE E DALL'ALTOPIANO DI CARIADEGHE (BRESCIA) NEL QUADRO EVOLUTIVO DEGLI ORSI DELLE CAVERNE

MARIO ROSSI¹ E GIUSEPPE SANTI²

Parole chiave – *Ursus spelaeus*, morfometria, morfodinamica, Grotta del Buco del Frate, Pleistocene Superiore.

Riassunto – Gli Autori propongono una prima analisi morfometrica e morfodinamica su resti cranio-mandibolari e dentali di *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 provenienti dalla Grotta del Buco del Frate e dall'Altopiano di Cariadeghe in Provincia di Brescia. Questa popolazione rientra nel range di variabilità tipico dell'orso delle caverne ma presenta, analogamente ad altre popolazioni italiane, un mosaico di caratteri evoluti e primitivi. In particolare, la morfodinamica dei P4/4 ha dimostrato un grado d'evoluzione medio del tutto simile a quello di altre popolazioni speleane italiane, ma inferiore a quello che caratterizza le popolazioni d'oltralpe. Questi elementi confermano la possibilità che in Italia le popolazioni di orso delle caverne siano andate incontro ad una evoluzione di tipo conservativo.

Key words – *Ursus spelaeus*, morphometry, morphodynamic, Buco del Frate cave, Upper Pleistocene

Abstract – Morphometric and morphodynamic study on the cranial, dental and mandibular remains of *Ursus spelaeus* from the Buco del Frate cave and the Altopiano of Cariadeghe (Brescia) in the evolutionary frame of the cave bears. A first morphometric and morphodynamic analysis of some cranial, mandibular and dental remains of *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 from the Grotta del Buco del Frate and the Altopiano di Cariadeghe (Brescia Province) is proposed. These bears fall within the range of variability typical of the cave bear, but show, like other Italian populations, a mosaic of primitive and advanced features. Especially, the morphodynamic study of the P4/4 shows an intermediate evolutionary degree similar to that of other Italian speleian populations, but lower than that of the populations beyond the Alps. These elements confirm the possibility that the Italian cave bears had been a conservative evolution.

INTRODUZIONE

Negli ultimi anni gli studi relativi agli orsi delle caverne (*Ursus gr. deningeri-spelaeus*) hanno avuto un notevole impulso, particolarmente sui tratti evolutivi di questo plantigrado. Le ricerche si sono concentrate soprattutto sugli aspetti genetici e morfodinamici (RABEDER *et al.*, 2004, 2006, 2008, 2010; RABEDER, 2007, 2011, KNAPP *et al.*, 2009; BOCHERENS *et al.*, 2011), meno frequentemente su quelli morfometrici, di cui esisteva una ricca bibliografia. Fra i più recenti lavori va in particolare ricordato lo studio eseguito da MÜNZEL & ATHEN (2009), volto a individuare una correlazione fra i dati morfometrici e quelli genetici utile a confermare la presenza di più specie all'interno del gr. *deningeri-spelaeus* (*Ursus ingens*, *U. ladinicus*, *U. eremus*) e quello di WHITALM (2011) relativamente ai metapodi dalla grotta di Ajdovska jama in Slovenia. Il quadro finale delineatosi è ancora oggetto di forti discussioni e vede sostanzialmente l'affermarsi di due diversi approcci: da una parte la scuola che sostiene l'unicità della specie (BARYSHNIKOV, 2006; ROSSI & SANTI, in progress; TSOUKALA, com. pers), pur se caratterizzata da un forte politipismo geografico e stratigrafico, come suggerito da BARYSHNICOV (2006), dall'altra i sostenitori, sulla base fondamentalmente dei dati genetici e

morfodinamici, dell'esistenza di più specie ed individua eventi di speciazioni in corrispondenza delle prime e delle ultime fasi evolutive (KNAPP *et al.*, 2009; RABEDER *et al.*, 2006, 2010). A conferma di questa forte variabilità, le popolazioni italiane hanno evidenziato alcune e, a nostro parere, importanti differenze sia, in alcuni casi, a livello dimensionale, sia, soprattutto, a livello morfodinamico (ROSSI & SANTI, 2001a, b, 2007; ROSSI *et al.*, 2006; SANTI & ROSSI 2001, 2006; GALLI *et al.*, 2005; STOPPINI *et al.*, 2007; SANTI *et al.*, 2011): tali differenze sembrano riconlegabili ad un modello evolutivo differente, di tipo conservativo, vicino a quello segnalato per alcune popolazioni del Caucaso (BARYSHNIKOV, 2008). Nel quadro di queste ultime osservazioni si inserisce questo studio sui fossili di orso provenienti dalla Grotta del Buco del Frate e dall'Altopiano di Cariadeghe (in provincia di Brescia). I reperti sono conservati presso il Museo Civico di Storia Naturale di Brescia.

Provenienza dei fossili

I resti studiati, già oggetto in passato di una prima nota pubblicata da AGOSTI (1969), provengono dalla Grotta del Buco del Frate (Prevalle) e dall'Altopiano di Cariadeghe (Fig.1).

Grotta del Buco del Frate (Prevalle) – E' posizionata fra il Monte Budellone ed il Monte Paitone in prossi-

¹Museo Civico di Storia Naturale, Lungadige di Porta Vittoria 9, 37127 Verona (Italia)

²Dipartimento di Scienze della Terra e dell'Ambiente, Via Ferrata 1, 27100 Pavia (Italia). E-mail: gsanti@unipv.it

mità di Prevalle ed è considerata la più importante grotta del cosiddetto "Carso Bresciano". Il più ampio e il più basso di quota dei due distinti ingressi immette in una grande sala discendente tramite una dolina di crollo il cui suolo è occupato, nel tratto iniziale, da enormi massi frantinati dalla volta e verso il fondo da un deposito di forte spessore di argilla rosso che ha restituito numerosi reperti di interesse paleontologico fra cui molti appartenenti all'orso delle caverne. Da questo salone si dipartono due rami di cui quello di sinistra è il "ramo del fango", formato da una serie di piccole nicchie abbondantemente riempite dall'argilla.

Cariadeghe (Omber en banda al Büs del Zel) – La grotta è lunga 20 Km con un dislivello di 430 m: i reperti, come già notato da Agosti (1969), provengono dalla cavità n. 247. La sua apertura è posta a 850 m s.l.m. e l'esplorazione compiuta nel 1967 a quota -75 ha portato alla scoperta di fossili di orsi delle caverne.

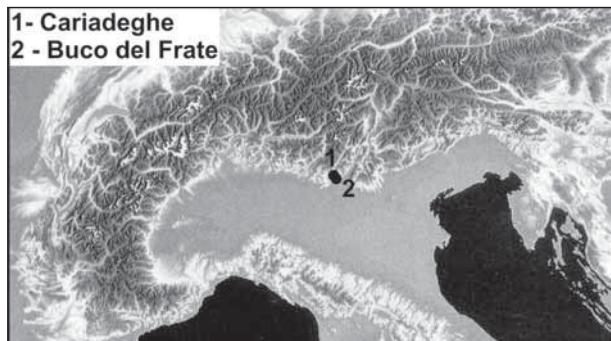


Fig. 1 – Posizione geografica della grotta del Buco del Frate e della località di Cariadeghe.

MATERIALE E METODI

I fossili studiati sono costituiti da n. 9 crani e n. 20 mandibole (Tab. 1) e sono stati catalogati con il prefisso "Q" seguito da un numero progressivo. Sui resti craniali, mandibolari e dentali è stata compiuta l'analisi morfometrica utilizzando i parametri codificati da Torres (1988a, b, e, f) e sui P4/4 e M₁ è stata svolta un'ulteriore indagine morfodinamica secondo gli schemi codificati da RABEDER (1999) e da GRANDAL D'ANGLADE & LÓPEZ GONZÁLEZ (2004). L'obiettivo di queste analisi è l'inserimento, mediante il confronto con diverse popolazioni, sia italiane, sia straniere, del materiale studiato nel più ampio quadro evolutivo della specie in Italia ed in Europa.

DISCUSSIONE DEI DATI MORFOLOGICI, MORFOMETRICI E MORFODINAMICI

I caratteri morfologici, sia craniali, sia mandibolari, ed in particolare la presenza della glabella, la debole convessità del neurocrano, l'innalzamento del condilo mandibolare, la forte riduzione della porzione conica dello

stesso e la morfologia complessiva del ramo mandibolare ascendente, fortemente addossata al ramo orizzontale, rendono possibile assegnare questi reperti al gruppo dell'orso delle caverne. I caratteri morfodinamici, particolarmente di P₄, potrebbero far pensare alla presenza nel giacimento di forme primitive di *U. spelaeus* o addirittura della specie *U. deningeri* Von Reichenau, 1906, ma la taglia complessiva dei reperti, la mancanza quasi totale fra i premolari inferiori di morfotipi tipicamente deningeriani (morfotipo bicuspidato B1) (RABEDER, 1992) ed i caratteri di M₁ suggeriscono, in assenza di dati stratigrafici, l'attribuzione alla specie *U. spelaeus*.

Vengono di seguito analizzati più approfonditamente i caratteri morfometrici tramite il confronto con popolazioni italiane e straniere.

Cranio

Il grafico di Fig. 2 mette in relazione il diametro del canino con la lunghezza basale, evidenziando il forte dimorfismo sessuale che caratterizza le due specie *U. arctos* e *U. spelaeus*. I reperti analizzati appartengono tutti ad esemplari maschili e rientrano all'interno del range dimensionale tipico di *U. spelaeus*. L'aspetto, però più interessante, riguarda il livello di dimorfismo sessuale evidenziato dalle popolazioni delle diverse aree geografiche prese in esame (Spagna, Italia, Europa continentale): esso è infatti particolarmente accentuato nelle popolazioni spagnole, meno in quelle dell'Europa continentale e ancor meno, seppure di poco rispetto a queste ultime, in quelle italiane, che presentano il livello più basso di dimorfismo sessuale.

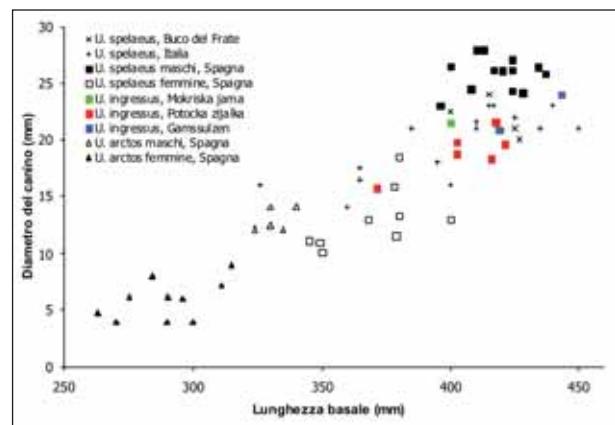


Fig. 2 – Relazione fra il "Diametro del canino" e la "Lunghezza basale" in crani di ursidi da grotte italiane e straniere.

Il grafico di Fig. 3 mette in relazione la lunghezza della fila dentaria e la lunghezza basale, ed evidenzia per i reperti studiati un'ampia variabilità dimensionale compresa comunque entro il range tipico di *U. spelaeus*. Nel complesso, le popolazioni italiane e spagnole sembrano presentare una maggior variabilità dimensionale del cranio rispetto a quelle dell'Europa continentale, il cui campione statistico è comunque meno rappresentativo

rispetto a quello delle altre zone geografiche considerate, mentre il range dimensionale della fila dentaria è simile in tutte le popolazioni. Ciò significa anche che le dimensioni relative dei denti e quindi della superficie tritante presentano una differente distribuzione nelle due diverse macroaree (Europa insulare ed Europa peninsulare): questo potrebbe riflettere abitudini alimentari differenti, a loro volta legate alle caratteristiche degli ambienti occupati dalle popolazioni considerate.

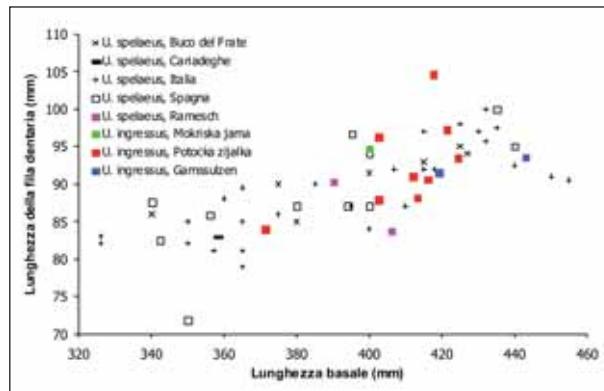


Fig. 3 – Relazione fra la “Lunghezza della fila dentaria” e la “Lunghezza basale” in crani di ursidi da grotte italiane e straniere.

Mandibole

Il grafico di Fig. 4 mette in relazione il diametro del canino con la lunghezza dei molariformi, evidenziando come per il cranio un forte dimorfismo sessuale all'interno delle due specie. I reperti studiati rientrano nel range tipico di *U. spelaeus*. A differenza di quanto riscontrato nei crani, il livello di dimorfismo sessuale manifestato dalle diverse popolazioni è simile.

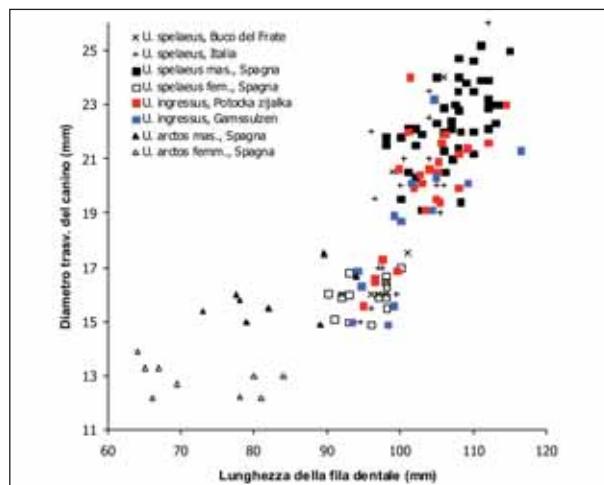


Fig. 4 – Relazione fra il “Diametro trasversale del canino” e la “Lunghezza della fila dentale” in mandibole di ursidi da località italiane e straniere.

Il grafico di Fig. 5 mette in relazione l'altezza della mandibola sotto P_4 e la sua lunghezza. I reperti studiati rientrano all'interno del range tipico di *U. spelaeus*.

Complessivamente il grafico evidenzia proporzioni simili nelle popolazioni italiane d'oltralpe e altezze maggiori nelle popolazioni spagnole.

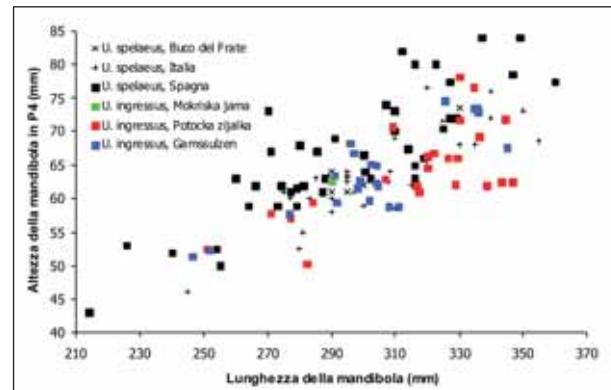


Fig. 5 – Relazione fra l’“Altezza della mandibola in P4” e la “Lunghezza della mandibola” in mandibole di ursidi da località italiane e straniere.

Il grafico di Fig. 6 mette in relazione la larghezza della mandibola fra il secondo ed il terzo molare e la lunghezza della mandibola. Anche in questo caso i reperti studiati rientrano nel range di variazione tipico della specie. Come evidenziato nel grafico precedente di Fig. 5, anche in questo caso le popolazioni spagnole sono caratterizzate da un ramo mandibolare orizzontale più massiccio, come dimostrano i valori assoluti della larghezza, maggiori rispetto a quelli rilevati sia nelle popolazioni italiane, sia in quelle dell'Europa continentale. Inoltre a differenza del precedente, in questo grafico si nota un maggior incremento relativo della larghezza del ramo orizzontale nelle popolazioni spagnole rispetto a quelle italiane e d'oltralpe.

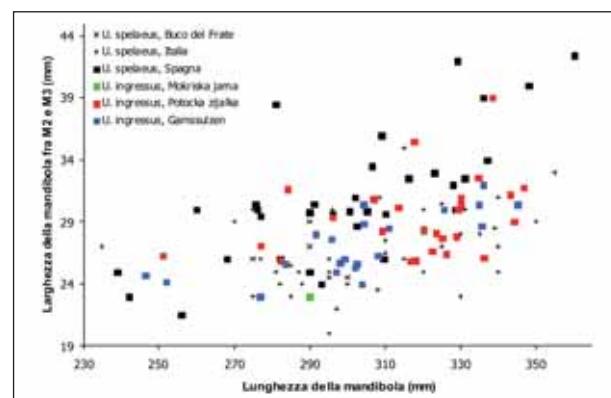


Fig. 6 – Relazione fra la “Larghezza della mandibola fra M2 e M3” e la “Lunghezza della mandibola” in ursidi da località italiane e straniere.

Denti

Il grafico di Fig. 7 mette in relazione la lunghezza totale di M_1 con l'indice di convergenza del talonide. I molari dei reperti studiati evidenziano un valore medio corrispondente a quelli tipici delle popolazioni del Pleistocene superiore.

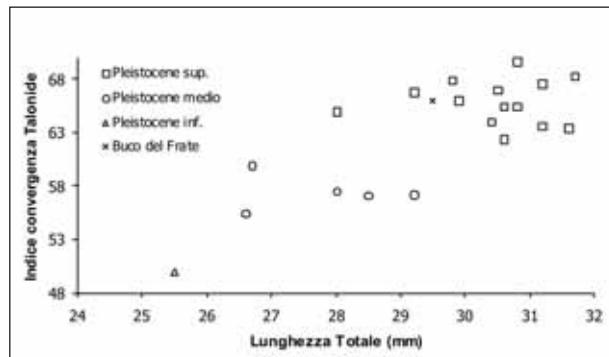


Fig. 7 – Relazione fra l’“Indice di convergenza del talonide” e la “Lunghezza totale” in del Pleistocene europeo.

In Fig. 8 vengono messi in relazione gli indici morfodinamici dei premolari superiore ed inferiore. Nel grafico sono stati evidenziati quali utili elementi di confronto, anche i punti relativi ai giacimenti di Repolust ad *U. deningeri* (forme primitive) e di Gamssulzen ad *U. ingressus* (forme evolute). I valori degli indici morfodinamici rilevati per i reperti provenienti dal giacimento del Buco del Frate sono prossimi a quelli rilevati per la specie *U. deningeri* che non a quelli indicativi di *U. ingressus*, ad indicare un certo grado di arcaicità conservato dalla popolazione del Buco del Frate.

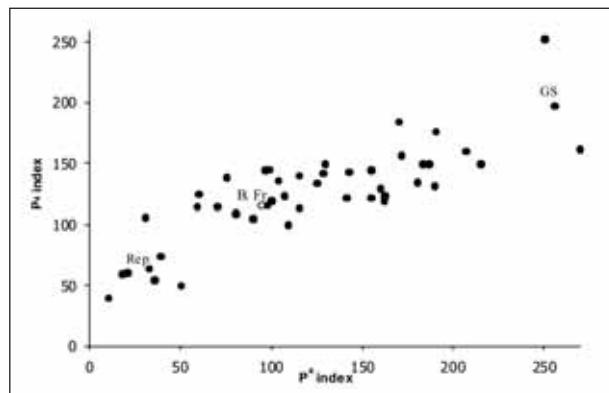


Fig. 8 – Relazione fra P4/4 index fra ursidi di località italiane e straniere (dati da Torres, 1988 e, f; Pacher, 2004 a, b e Rabeder et al., 2003).

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

I reperti studiati presentano complessivamente un mosaico di caratteri sia evoluti, sia arcaici. Il range dimensionale, i caratteri morfologici craniali, mandibolari e del primo molare inferiore corrispondono a quelli tipici delle forme evolute di fine Pleistocene, mentre i caratteri dei premolari ed in particolare del quarto premolare superiore corrispondono a quelli tipici delle forme meno evolute. Particolarmente interessante risulta proprio il dato relativo al quarto premolare: 1) nel caso del premolare inferiore la frequenza dei morfotipi multicuspidati, pienamente o parzialmente sviluppati, è piuttosto bassa (30% circa), mentre quella dei morfotipi bicuspidati (tipici della spe-

cie *U. deningeri*) e tricuspidati (comparsi per la prima volta nel Pleistocene medio) (RABEDER, 1992) è decisamente più alta (circa il 70%); nel caso del premolare superiore i morfotipi più complicati, corrispondenti alle forme più evolute, sono ancora meno rappresentati (solo il 18% circa), mentre le forme più semplici, tricuspidate, tipiche della specie *U. deningeri* (TORRES, 1988e), o con una sola cuspide accessoria, rappresentano più dell’80% circa della totalità dei morfotipi riscontrati.

I caratteri morfodinamici della popolazione proveniente dal Buco del Frate corrispondono, quindi, ad un livello evolutivo piuttosto basso, relativo alle forme deningeriane o a quelle immediatamente successive, ma sono affiancati nel contempo da caratteri evoluti, sia a livello dentale, sia a livello morfologico e morfometrico. In particolare, il range dimensionale corrisponde a quello tipico delle forme di fine Pleistocene e le dimensioni assolute raggiungono quelle rilevate anche per la specie *U. ingressus*. Il primo molare inferiore presenta un indice di convergenza del talonide corrispondente a quello rilevato per le forme del Pleistocene superiore e morfologia dell’entoconide (doppio con una cuspidina accessoria) comune alle forme dell’Europa centrale del Pleistocene superiore (GRANDAL D’ANGLADE & LÓPEZ GONZÁLEZ, 2004), ma un’alta percentuale di paraconidi con morfologia acuta, comune nei giacimenti dell’Europa centrale, ma soprattutto in quelli più antichi (Grandal d’Anglade & López González, 2004).

Complessivamente, i caratteri morfometrici e morfologici della popolazione del Buco del Frate confermano quanto evidenziato dallo studio di altre popolazioni italiane (ROSSI e SANTI, in progress). In particolare è stato possibile confermare la presenza contemporanea di caratteri evoluti (le dimensioni craniali, mandibolari e dentali e la morfologia complessiva del primo molare inferiore) e di caratteri arcaici (la morfologia dei premolari superiore ed inferiore), condizione questa comune a tutte le popolazioni italiane da noi esaminate (ROSSI & SANTI, in progress).

Rispetto alle popolazioni d’Oltralpe è interessante notare in particolare alcuni elementi:

- 1) la taglia delle popolazioni italiane in generale e del Buco del Frate in particolare corrispondono a quelle tipiche delle forme di fine Pleistocene, con l’eccezione di poche (Buco dell’Orso, Grotta del Ceré e Grotta delle Conturines), caratterizzate da minori dimensioni;
- 2) i caratteri morfologici del primo molare inferiore corrispondono a quelli tipici delle popolazioni dell’Europa centrale, ma si osserva un’alta frequenza di paraconidi a morfologia acuta, maggiormente rappresentati nelle popolazioni più antiche (GRANDAL D’ANGLADE & LÓPEZ GONZÁLEZ 2004);
- 3) i caratteri morfologici dei premolari inferiori e superiori presentano tratti arcaici, come dimostra anche il “P4/4 index”, il cui valore è vicino a quello riscontrato

nelle popolazioni più antiche.

Questi dati ben si prestano ad alcune considerazioni generali intorno alla questione, sorta recentemente (RABEDER *et al.*, 2004; RABEDER *et al.*, 2006; KNAPP *et al.*, 2009; RABEDER *et al.*, 2010), sulla possibilità che il gruppo dell'orso delle caverne comprenda in realtà cinque specie distinte e che siano avvenuti eventi di speciazioni in corrispondenza delle prime e delle ultime fasi della sua evoluzione. È possibile complessivamente, ricondurre le diverse posizioni assunte dagli studiosi a due modelli profondamente differenti fra loro, figli di una diversa interpretazione dei dati morfodinamici, morfologici e genetici. In particolare, sulla base di quest'ultimi (ORLANDO *et al.*, 2000; RABEDER *et al.* 2004; KNAPP *et al.*, 2009), RABEDER *et al.* (2004, 2006, 2008, 2010), RABEDER (2007), KNAPP *et al.* (2009) ritengono che la grande variabilità che caratterizza le diverse popolazioni di orso delle caverne corrisponda in realtà all'esistenza di più linee evolutive distinte. Per contro, altri autori (ROSSI e SANTI, in progress; TSOUKALA, com. pers.) interpretano questi dati come la manifestazione di una grande variabilità intra-specifica, accogliendo in questo senso il suggerimento di Baryshnikov (2006), secondo il quale tutti gli orsi delle caverne appartengono ad un'unica specie politipica (*U. spelaeus*), caratterizzata da una pronunciata variabilità stratigrafica e geografica.

A nostro parere, questi modelli evolutivi contengono ambedue elementi che, considerati unitamente, potrebbero sfociare in una nuova, condivisibile interpretazione dei dati. Infatti, il modello evolutivo sostenuto da Rabeder ed altri autori sopravvaluta a nostro parere i dati morfodinamici e genetici, ma ha il pregio di mettere in luce il carattere regionale che l'evoluzione dell'orso delle caverne sembra avere nel suo complesso e che in parte era già stato rilevato per le popolazioni del Caucaso (BARYSHNIKOV, 1998). Per contro, il modello che sostiene l'esistenza di un'unica linea evolutiva a nostro parere non sottolinea sufficientemente il carattere regionale che caratterizza la fase evolutiva successiva alla transizione *U. deningeri-U. spelaeus*, ma valuta più correttamente i dati morfodinamici. Un modello più corretto potrebbe essere allora quello che sostenga sia l'unicità della linea filetica, interpretando la variabilità dei caratteri come indice di una notevole variabilità stratigrafica e geografica, sia l'esistenza di tendenze regionali legate a particolari condizioni di semi-isolamento nello spazio e nel tempo di alcune popolazioni.

Una prima analisi sui caratteri morfodinamici ha infatti messo in luce una diversa distribuzione nella frequenza dei morfotipi relativi ai quarti premolari superiore ed inferiore (Rossi e Santi, in progress):

– Caucaso e Italia: queste aree sono abitate da popolazioni caratterizzate dal mantenimento di alcuni caratteri arcaici. I dati relativi alla popolazione del Buco del Frate confermano questo schema. È possibile che una situazione simile si sia verificata anche in Spagna, ma non siamo

in possesso di dati di riferimento;

- Europa occidentale: area abitata da forme più evolute rispetto alle precedenti;
- Europa orientale: area abitata dalle forme più evolute di orso delle caverne (*U. ingressus*);
- Alpi: area in cui coesistono forme con differenti gradi evolutivi.

La netta divisione degli areali delle forme che RABEDER *et al.* (2010) identificano come *U. spelaeus* e *U. ingressus*, la presenza delle forme più evolute nelle sole regioni orientali e la presenza nelle regioni alpine di popolazioni caratterizzate dalla preservazione di caratteri arcaici accanto ad altri più evoluti potrebbero essere indicativi di movimenti migratori non molto estesi dall'Europa orientale verso le regioni più occidentali. Questa ipotesi era stata inizialmente considerata anche da RABEDER (1995) ma era stata poi abbandonata in favore dell'ipotesi della speciazione. A nostro parere è invece preferibile la prima ipotesi, considerando che:

- 1) la bassa differenziazione morfologica fra le due forme (*spelaeus* ed *ingressus*), non superiore a quella conosciuta per le popolazioni recenti di *U. arctos* (BARYSHNIKOV, 2008) non supporta l'ipotesi di una separazione a livello specifico dei due gruppi;
- 2) anche i recenti lavori di biometria (MÜNZEL *et al.*, 2010) non evidenziano differenze sufficienti a supportare una separazione di queste forme a livello di specie;
- 3) il dato genetico, riferendosi al mtDNA, non rappresenta una prova definitiva, fornendo esclusivamente indicazioni sulla storia genetica degli esemplari femminili e non essendo, come già detto, supportato dal dato morfologico: in questo senso, è auspicabile che future ricerche comprendano lo studio del DNA nucleare.

La variabilità dimensionale e morfologica – la quale si riflette prevalentemente nella dentizione – è più probabilmente collegata a fattori ambientali e climatici, come suggeriscono anche MÜNZEL *et al.* (2010). In questo senso, è possibile che in alcune regioni le condizioni ambientali, complice un maggior isolamento patito dalle popolazioni durante le oscillazioni climatiche del Quaternario, abbiano determinato un modello evolutivo di tipo conservativo. Sembra, questo, essere il caso dell'Italia, raggiungibile durante questo periodo unicamente attraverso la costa ligure e la Slovenia centrale (SALA & LOCATELLI, 2009). In conseguenza a ciò, sia la prima penetrazione all'interno dell'Italia da parte delle forme più primitive (*U. deningeri*), sia i successivi movimenti verso e fuori dalla penisola italiana furono probabilmente costituiti da flussi migratori ridotti e/o non continui. Ciò potrebbe aver a sua volta determinato una variabilità iniziale più bassa (una sorta di “effetto del fondatore”, che potrebbe aver in parte condizionato alcuni aspetti fra cui la taglia, in alcuni casi piccola rispetto alle popolazioni d'Oltralpe anche nelle forme successive; questa ipotesi può considerarsi valida soprattutto se l'estrema scarsità

di ritrovamenti di forme primitive in Italia non è solo dovuta a fatti casuali ma corrisponde ad una effettiva scarsa presenza di tali forme) ed un ridotto flusso genetico successivo fra le popolazioni italiane e quelle d'Oltralpe, con conseguente isolamento almeno parziale delle popolazioni. Il trend evolutivo di queste popolazioni potrebbe anche essere stato condizionato da un ritardo nella transizione *U. deningeri-U. spelaeus*, che avrebbe impedito di fatto la comparsa delle forme più evolute, complice anche lo scarso afflusso di forme d'Oltralpe. Già GRANDAL D'ANGLADE & LÓPEZ GONZÁLEZ (2004) avevano evidenziato come tale transizione sia effettivamente avvenuta indipendentemente nelle differenti aree.

Una situazione simile, come già accennato, potrebbe essersi verificata anche in Spagna e i dati morfometrici ed i caratteri morfologici del primo molare inferiore sembrano in qualche misura suggerirlo. Il trend evolutivo potrebbe anche in questo caso ricalcare quello già evidenziato per le popolazioni italiane (ritardo nella transizione *U. deningeri-U. spelaeus* e/o successiva evoluzione conservativa) e potrebbe essere stato ancora più spinto se la mancata penetrazione in Europa occidentale delle forme più evolute suggerito dallo schema evolutivo di RABEDER *et al.* (2010) dovesse essere confermata anche in futuro. In questo senso sarebbe importante conoscere le caratteristiche morfodinamiche delle popolazioni spagnole ma non sembra, al momento, un filone di ricerca seguito da questa scuola.

L'individuazione di una tendenza regionale nell'evoluzione degli orsi delle caverne ed il suo riflesso in una separazione degli areali delle forme meno evolute (*U. spelaeus*) e più evolute (*U. ingens*), potrebbe essere condizionata ed almeno in parte essere il frutto di una lacuna nei ritrovamenti di queste forme negli opposti

areali, lacuna che potrebbe essere in futuro parzialmente riempita da nuovi ritrovamenti. D'altronde, questi elementi potrebbero riflettere, almeno parzialmente, precisi schemi migratori, legati al deterioramento climatico di fine Pleistocene. Recenti studi, infatti (PACHER & STUART, 2008) individuano in questo fattore il principale responsabile dell'estinzione dell'orso delle caverne. Per confermare questo schema sarebbe utile che il criterio morfodinamico *sensu* Rabeder venisse utilizzato anche nello studio delle popolazioni delle altre regioni europee al fine di arrivare ad un'esauriente conoscenza dei caratteri dentali e della loro evoluzione nel tempo, oltre che ad una visione più omogenea e completa di tutte le popolazioni conosciute appartenenti a questa specie. Tali caratteri, infatti, sembrano essere gli unici a mostrare un grado maggiore di modificazione durante la storia evolutiva di *U. spelaeus*, mentre per quanto riguarda la taglia e, soprattutto, la morfologia l'orso delle caverne è rimasto fondamentalmente uguale a se stesso, senza manifestare variazioni di rilievo.

Occorrerà quindi in queste successive fasi di studio, completare innanzitutto il confronto con i diversi giacimenti europei, nella speranza che aumentino i dati morfodinamici di riferimento e che ne possano venire alla luce dei nuovi, in attesa di poter intraprendere scavi sistematici in quelli che già si conoscono e che conservano ancora quantitativi integri dei reperti.

Ringraziamenti – Gli Autori desiderano ringraziare in modo particolare il Dr. Schirolli Paolo (Museo Civico di Storia Naturale di Brescia) per la grande disponibilità nello studio dei resti di orsi.

La ricerca è stata compiuta con fondi FAR.

CRANI																					
Località	N. cat.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
B. d. Fr.	6123	454	415		198		255	128	192	84	35	270	81	129	106	64	98.5	138	93	70	24
B. d. Fr.	6128				172												130	95		83	
B. d. Fr.	6130	475	425		202	117	260	128	187		40.5		85	140	108	62	86.5	155	95	73	21
B. d. Fr.	6133	456	400		197	93	245	113	183	81	29		78	147	93	60	89.5	136.5	91.5	73.5	22.5
B. d. Fr.	6134	380	340	230	167		204	102	100	74	31		75	97	89	61	71	124	86	67	
B. d. Fr.	6137	408	380		175				173		34.5				129	95	62	76	134.5	85	67
B. d. Fr.	6138	430	375	265	176		227	113	187	80	28.5	257		127	100	60	73.5	131.5	90	69.5	
B. d. Fr.	6143	476	427	315	194	90.5	255	120	209	83	37.5	282	88	157.5	107	70	82	139	94	71.5	20
Cariadeghe	6144	400	358		166		215		167	75	29.5	244	74	122	87	62.5	83	122	83		

“Tab. 1 - Morfometria e morfodinamica sui resti craniali, mandibolari e dentali di *Ursus* dal Buco del Frate e Cariadeghe.”

MANDIBOLE Buco del Frate															
N. cat.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1000		54.5	59	59	61	20	24	155.5	102	84.5	14				
1001		52	63	60.5	64.5	20	30.5	158	103	85	17				
1002		54	67	69	68.5	22	25.5	161.5	106	93	13			22	
1003		43	56	56.5	58	19.5	24.5	136	92	78.5	12			16	135
1005		42	54	56	57.5	19	23.5	133.5	93	77	16				
1006		40		61	62.5	20	22	145.5	105	90	15			20.5	
1007	290	54	64	63	62	21.5	27	154	101	84	15	60	30	17.5	
1008		58	67	68	67.5	20	27	153.5	98	80	13			16	
1010		43	56.5	50	57	19	24	140.5	100	84	15.5				148.5
1011				64	68		27.5					64*	27.5		178
1012		33	55	56	58	21	27.5								
1013	330	53	73.5	71	76.5	24	30	159	106	88	14	73*	30	24	186*
1014	43				57		24	139	97		12.5			16	
1015	275	46		51	54	20	26	147.5	101			50*	24.5		
1018		41				20.5	24	136	96	87.5				16	
1019				73	76	23.5	31.5								
1021	295	50	61	60.5	61.5	23	24.5	149	99	83	13		29	20.5	
1022				68	69	72	23	29		109	90	15.5			
1024	300*	52	62	62	64	20	24.5	151	97.5	83	12				
1025	290		61	63.5	63	22.5	29		98	79		59.5*	25.5		

*misura parziale

DENTIZIONE INFERIORE*				
N. cat.	Tipo	Lato	Lunghezza	Larghezza
1000	M1	DX	29.5	15
1001	M1	DX	18	14
1002	PM4	DX	15	10
1003	PM4	DX	13	9
1006	M1	DX	31	15
1007	PM4	DX	15.5	11.5
1007	M1	DX	29	15
1008	PM4	DX	14.5	10
1008	M1	DX	27	12.5
1010	M1	DX	29	14
1013	PM4	DX	16	11
1013	M1	DX	28	15
1014	PM4	SX	14	10
1015	M1	SX		13.5
1018	M1	SX	29	13.5
1021	PM4	SX	15	10.5
1021	M1	SX	29	14
1024	PM4	SX	14	9
1024	M1	SX	29.5	14
1025	M1	SX	28	13
1177	PM4	DX	13.5	10
2027	PM4	DX	17	11
2028	PM4	DX	16	11.5
2029	PM4	DX	17.5	11.5
2030	PM4	SX	16	11
2031	PM4	SX	14	11
2032	PM4	SX	18	11.5
2193	PM4	SX	13	9
5539	PM4	SX	15	10
5540	PM4	SX	16	10

* Provenienza unicamente dal Buco del Frate

DENTIZIONE SUPERIORE *									
N. cat.	Tipo	Lato	Lunghezza	Larghezza	N. cat.	Tipo	Lato	Lunghezza	Larghezza
6123	PM4	DX	20	15	1662	PM4	DX	22	15.5
6123	PM4	SX	21	16	1663	PM4	DX	20	13.5
6128	PM4	SX	18.5	13	1667	PM4	DX	19	14
6130	PM4	DX	21	15	2017	PM4	DX	21	15
6130	PM4	SX	21	15	2018	PM4	DX	19	12.5
6133	PM4	DX	19.5	15	2019	PM4	DX	23	18
6133	PM4	SX	19	17	2020	PM4	DX	21	16.5
6134	PM4	DX	19	14	2021	PM4	DX	21	15.5
6137	PM4	SX	17.5	12	2022	PM4	DX	20	18
6138	PM4	DX	19	13	2023	PM4	SX	23	15
6138	PM4	SX	20	14	2024	PM4	SX	23	16
6143	PM4	DX	21	15	2025	PM4	SX	19	13
6143	PM4	SX	21	15.5	2026	PM4	SX	21.5	15
1642	PM4	DX	18	12.5	5542	PM4	DX	21	15
1642	PM4	SX	18	12.5	5543	PM4	DX	22	15
1643	PM4	DX	19.5	13.5	5544	PM4	SX	20	16
1643	PM4	SX	19	13.5	5545	PM4	DX	20	15.5
1645	PM4	SX	23.5	15.5	5546	PM4	DX	20	14
1646	PM4	SX	20	14					
1647	PM4	SX	19	14					
1648	PM4	SX	20	15					
1649	PM4	SX	20	16					
1650	PM4	SX	21	14.5					
1651	PM4	SX	20	15.5					
1652	PM4	SX	20	15					
1653	PM4	SX	21	15					
1657	PM4	SX	20	14					
1659	PM4	SX	20	15					

* Provenienza unicamente dal Buco del Frate

N. cat.	Dente	N.	Morfotipo	Indice	Prodotto
2193	P ₄	1	A/B1	0.25	0.25
1013	P ₄	1	A/C1	0.5	0.5
1002	P ₄		C1	1	
1003	P ₄		C1	1	
1014	P ₄		C1	1	
1024	P ₄		C1	1	
1177	P ₄		C1	1	
2027	P ₄		C1	1	
2028	P ₄		C1	1	
2029	P ₄		C1	1	
2031	P ₄		C1	1	
2032	P ₄	10	C1	1	10
1007	P ₄		C1/C2	1.5	
5539	P ₄	2	C1/C2	1.5	3
1008	P ₄		C2	2	
2030	P ₄		C2	2	
5540	P ₄	3	C2	2	6
Totale		17			19.75

P₄ index = 116.18

N. cat.	Dente	N.	Morfotipo	Indice	Prodotto	N. cat.	Dente	N.	Morfotipo	Indice	Prodotto
6128	P ⁴		A	0		1651	P ⁴		A/D	1	
1642 dx	P ⁴		A	0		1663	P ⁴		A/D	1	
1642 sx	P ⁴		A	0		2020	P ⁴		A/D	1	
1650	P ⁴		A	0		5543	P ⁴		A/D	1	
1652	P ⁴		A	0		6133 dx	P ⁴		B	1	
1667	P ⁴		A	0		6133 sx	P ⁴		B	1	
2019	P ⁴		A	0		6138 dx	P ⁴		B	1	
2022	P ⁴		A	0		6138 sx	P ⁴		B	1	
5544	P ⁴		A	0		1648	P ⁴		B	1	
5545	P ⁴		A	0		1657	P ⁴		B	1	
5546	P ⁴	11	A	0	0	1662	P ⁴		B	1	
1643 dx	P ⁴		A/A/D	0.5		2018	P ⁴		B	1	
1643 sx	P ⁴		A/A/D	0.5		5542	P ⁴	20	B	1	20
1646	P ⁴		A/A/D	0.5		2017	P ⁴		B/C	1.5	
1659	P ⁴	4	A/A/D	0.5	2	2021	P ⁴	2	B/C	1.5	3
6123 dx	P ⁴		A/D	1		1649	P ⁴		C	2	
6123 sx	P ⁴		A/D	1		2023	P ⁴		C	2	
6130 dx	P ⁴		A/D	1		2026	P ⁴	3	D	2	6
6130 sx	P ⁴		A/D	1		1645	P ⁴	1	C/E	2.5	2.5
6143 dx	P ⁴		A/D	1		2025	P ⁴	1	E	3	3
6143 sx	P ⁴		A/D	1		2024	P ⁴	1	F	4	4
1647	P ⁴		A/D	1		Totale		43			40.5

P⁴ index = 94.16

P⁴/₄ ind. = 104.60

N. cat.	1	2	3	4	5	6	7	PadCl	TrdCl	TadCl	Trig.	Tal.	pad	prd	med	end	hyp
1000			11														
1001	18		11.5	14													
1002	32	19	12	15	11	8	10	57.9	66.7	66.7	A2	B2	1		12	14	
1003	27.5	15.5	11	14	9	7	9	58.1	63.9	64.3	A2	B2	1	4	12	14	
1006	31	20	12	15	9	8		45	66.7		A2	B2	1		10	14	18
1007	29		12	15													
1008			11														
1010	29	19	11	14	9	6		47.4	54.5		A2	B2	1		9	doppio	
1013	28	17	11	15							A2	B2	2		9		
1014				13.5													
1015			11	13.5													
1018	29	17	11.5	13.5	9	7.5	9	52.9	65.2	66.7	A2	B2	1	4	9	14	18
2021	29	17	11	14	8	7		47.1	63.6		A2	B2	2	6	10	13	
1024	29.5		11	14													
1025	28		10	13													
Media								52.2	65.2	65.9							

BIBLIOGRAFIA

- AGOSTI F., 1969. L'orso fossile dell'altipiano di Cariadeghe (prov. di Brescia). *Natura Bresciana*, 6, 95-112.
- BARYSHNIKOV G., 1998. Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus. In: Saunders, J.J., Styles, B.W. & Baryshnikov, G.F. (eds): Quaternary paleozoology in the northern hemisphere. Illinois State Museum Scientific Papers, 27: 69-118, Springfield.
- BARYSHNIKOV G., 2006. Morphometrical variability of cheek teeth in cave bears. *Scientific Annals, School of geology Aristotle University of Thessaloniki*, spec. vol. 98, 81-102.
- BARYSHNIKOV G., 2008. Taxonomical diversity of Pleistocene bears in northern Eurasia. 6th meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists in Spisská Nová Ves. Volume of abstracts, p. 9-10.
- BOCHERENS H., STILLER M., HOBSON K.A., PACHER M., RABEDER G., BURNS J.A., TÜTKEN T., HOFREITER M., 2011. Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingens*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International*, 245: 238-248.
- GALLI C., ROSSI M., SANTI G., 2005. *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 from the Venetian region of Northern Italy: preliminary notes on its evolutionary path. *GeoAlp*, 2, 107-113.
- GRANDAL D'ANGLADE A., LÓPEZ-GONZÁLEZ, F. 2004. A study of the evolution of the Pleistocene cave bear by a morphometric analysis of the lower carnassial. *Oryctos*, 5, 83-94.
- KNAPP M., ROHLAND N., WEINSTOCK J., BARYSHNIKOV G., SHER A., NAGEL D., RABEDER G., PINHASI R., SCHMIDT H. A., HOFREITER M., 2009. First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogenetic patterns. *Molecular Ecology*, 18, 1225-1238.
- MÜNZEL S.C., ATHEN C., 2009. Correlating genetic results with biometric analysis on metapodial bones: the case of *Ursus spelaeus* and *Ursus ingens*. *Slovenský kras acta Carsologica slovaca*, 47 (1), 47-56.
- MÜNZEL S., STILLER M., PACHER M., ATHEN K., 2010. Genetic Results versus Morphological and Biometrical Analysis – the Case of *Ursus spelaeus* (sensu lato). ICAZ 2010 Paris, Session 5-3.
- ORLANDO L., PATOU-MATHIS M., PHILIPPE M., TABERLET P., HÄNNI C., 2000. European bears radiation during the Pleistocene: the problem of *Ursus deningeri*. 5th International ancient DNA conference, Manchester Conference Centre Umist., Manchester, England 12-14 July 2000.
- PACHER M., 2004 A. Metrical and palaeobiological Investigations of Cave bear Crania from Potocka zijalka (Slovenia). In Pacher, M., Pohar, V. & Rabeder, G. (eds.): Potocka zijalka - palaeontological and archaeological results of the excavation campaigns 1997-2000. *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 13: 115-122.
- PACHER M., 2004 B. Metrical and palaeobiological Investigations of Cave bear Mandibles from Potocka zijalka (Slovenia). In Pacher, M., Pohar, V. & Rabeder, G. (eds.): Potocka zijalka - palaeontological and archaeological results of the excavation campaigns 1997-2000. *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 13: 123-140.
- PACHER M., STUART A. J., 2008. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas*, 38, 189-206.
- RABEDER G., 1992. Gli orsi spelèi delle Conturines: scavi paleozoologici in una caverna delle Dolomiti a 2800 metri, *Athesia*, Bolzano, 124 pp.
- RABEDER G., 1995. Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 9, 1-133.
- RABEDER G., 1999. Die evolution des Höhlenbärengebisses. *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 11, 1-102.
- RABEDER G., 2007. Evolution, migration und klimgeschichte in den alpen am beispiel der bären (Ursidae, Mammalia). *Zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen*, Neue Serie 66, 745-752.
- RABEDER G., 2011. Evolutionary Level and Metric Data of Bear Teeth from Ajdovska jama near Krško (Slovenia). *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 20:31-42.
- RABEDER G., HOFREITER M., NAGEL D., WITHALM G., 2004. New taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). *Cahiers Scientifiques, Hors série*, 2, 49-67.
- RABEDER G., TSOUKALA E., KAVCIK N., 2006. Chronological and systematic position of cave bears from Loutrá Aridéas (Pella, Macedonia, Greece). *Scientific Annals, School of geology Aristotle University of Thessaloniki*, 98, 69-73.
- RABEDER G., DEBELJAK I., HOFREITER M., WITHALM G., 2008. Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats. *Die Höhle*, 59 (1-4), 59-72.
- RABEDER G., PACHER M., WITHALM G., 2010. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria). *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 17, 135.
- ROSSI M., SANTI G., 2001 A. La fauna pleistocenica della Grotta del Cerè (Verona). 1 – Prime osservazioni sui resti craniali e mandibolari di ursidi. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, sez. di Geologia, Paleontologia e Preistoria*, 25, 59-72.
- ROSSI M., SANTI G., 2001 B. Archaic and recent *Ursus spelaeus* forms from Lombardy and Venetia region (North Italy). 6th Cave Bear Symposium (2000), *Cadernos Laboratorio Xeológico de Laxe Coruña*, 26, 317-323.
- ROSSI M., SANTI G., 2007. Differentiation between *Ursus deningeri* Von Reichenau and *Ursus spelaeus* Rosenmüller based on mandibles from caves of the Veneto Region (Northern Italy). An overview. *Grzybowski Foundation Special Publication*, 12, 73-78.
- ROSSI M., ZORZIN R., SANTI G., 2006. Morphometric observations about the *Ursus* fossils from Cerè cave (Venetia region, N. Italy). *Proceedings of the 10th International Cave Bear Symposium, Mas d'Azil (Ariège, France)* 29/9-03/10 2004. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouze et de Midi-Pyrénées*, 141 (1), 47-49.
- SALA B., LOCATELLI E., 2009. The Plio-Pleistocene access of terrestrial mammals to the Italian Peninsula. International Conference on Vertebrate Palaeobiogeography and continental bridges across Tethys, Mesogeia, and Mediterranean Sea. Bologna 28-29 September 2009. Abstract Book, 81-84.
- SANTI G., ROSSI M., 2001. Bears from the Buco dell'Orso Cave (Laglio-Como, Lombardy-Northern Italy). I: Morphome-

- tric study of the cranial and mandibular fossil remains. *Atti Ticinensi di Scienze della Terra*, Pavia, 42, 75-100.
- SANTI G., ROSSI M., 2006. New evidence from the bears of the Veneto region (Northern Italy) in the evolutionary picture of the italyan cave bears. *Scientific Annals of the School of Geology*, special vol. 98, 179-183.
- SANTI G., ROSSI M., DELLANTONIO E., 2011. *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 from the “Buse di Bernardo” (Tesi, Trento Province, Northern Italy): morphometric, morphodynamic and evolutionary frame. *Revue de Paléobiologie, Genève*, 30 (1), 223-249.
- STOPPINI M., BONIN M., GIRONI B., ROSSI M., SANTI G., 2007. Morphodynamic analysis of *Ursus spelaeus* dentition from caves of the Lombardia and Veneto Regions caves (North Italy): preliminary data on $P^4/4$ an lower carnassials (M_1). *Grzybowski Foundation Special Publication*, 12, 93-103.
- TORRES P. H., 1988 A. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistocene Ibérico: Filogenia; Distribución estratigráfica y geográfica. Estudio anatomico y metrico del cráneo. *Boletín Geológico y Minero*, 99 (1), 3-46.
- TORRES P. H., 1988 B. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistocene Ibérico: Estudio anatomico y metrico de la mandibula, hioideas atlas y axis. *Boletín Geológico y Minero*, 99 (II): 220-249.
- TORRES P. H., 1988 E. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistocene Ibérico: Dentición decidual, formula dentaria y dentición superior. *Boletín Geológico y Minero*, 99 (V): 660-714.
- TORRES P. H., 1988 F. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistocene Ibérico: Dentición inferior. *Boletín Geológico y Minero*, 99 (VI): 886-940.
- WHITALM G., 2011. Analysis of Cave Bear Metapodial Bones from Ajdovska jama near Krško (Slovenia). *Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 20, 65-71.