

Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne¹⁾

Von Gernot Rabeder (Wien)

Vorwort

Es mag manchen verwunderlich erscheinen, daß man vom Höhlenbären, den man die bestbekannte Art unter den ausgestorbenen Säugetieren des Eiszeitalters nennt, und über den eine Unzahl von Artikeln, darunter umfangreiche Monographien, verfaßt worden sind, heute noch etwas wirklich Neues herausfinden kann. Diese Skepsis hätte ich noch vor einem halben Jahr geteilt, als ich begann, das Material aus der Ramesch-Knochenhöhle zu sichten und für einen kurzen Vorbericht zu dokumentieren. Es ging mir dabei zunächst darum, zu untersuchen, ob die Höhlenbären der Ramesch-Knochenhöhle der von K. Ehrenberg so genannten „Hochalpinen Kleinform“ angehören, wie sie ursprünglich von der Schreiberwandhöhle am Dachstein (Kat.-Nr. 1543/27) und von der Salzofenhöhle im Toten Gebirge beschrieben wurde, oder ob hier Vertreter der „Normalform“, d. h. der großwüchsigen Tieflandform, vorliegen. Als Vergleichsmaterial diente mir dazu das reiche Material aus der Drachenhöhle bei Mixnitz, soweit es im Institut für Paläontologie der Universität Wien aufbewahrt wird.

Schon die ersten Vergleichsstudien zeigten, daß die Höhlenbären-Reste aus der Ramesch-Knochenhöhle einem wesentlich anderen Evolutionsniveau angehören als jene der Drachenhöhle. Daher habe ich auch andere repräsentative Höhlenbären-Materialien in die Untersuchung einbezogen. Als besonders aufschlußreich erwies sich das in jüngster Zeit von J. Th. Groiss und Mitarbeitern ausgegrabene Material der Zoolithenhöhle in der Fränkischen Schweiz (Bundesrepublik Deutschland). Die Ergebnisse dieser ersten Vergleiche, die sich nur auf die Backenzähne beschränkten, sind im folgenden zusammengefaßt. Sie zeigen, daß der Höhlenbär einer viel stärkeren und rascher verlaufenden Evolution unterworfen war, als bisher angenommen wurde.

Zu besonderem Dank bin ich Herrn Prof. Dr. J. Th. Groiß (Institut für Paläontologie der Universität Erlangen) für die Erlaubnis verpflichtet, das neue, noch unpublizierte Höhlenbären-Material aus der Zoolithenhöhle zu untersuchen. Herr Dir. Dr. H. Kollmann und Herr Dr. O. Schultz ermöglichten mir freundlicherweise die Durchsicht der am Naturhistorischen Museum Wien aufbewahrten Höhlenbärenreste. Herr Dr. K. Mais (Naturhistorisches Museum Wien) machte mir einen Teil des Materials aus der Salzofenhöhle zugänglich.

Der Ausgangspunkt dieser Untersuchung ist das Material aus der Ramesch-Knochenhöhle, das bei den nun seit vier Jahren laufenden Grabungen des Ober-

¹⁾ Nach einem Vortrag von der Österreichischen Paläontologischen Gesellschaft in Wien am 17. Mai 1983.

österreichischen Landesmuseums zu Tage kam. Ich danke auch hier sehr herzlich dem Direktor des Museums, Herrn Hofrat Dr. Hermann Kohl, sowie Herrn Dr. Bernhard Gruber nicht nur für die finanzielle und ideelle Förderung dieses Grabungsprojektes, sondern auch für die tatkräftige Unterstützung und Mitarbeit bei den Grabungen selbst.

Fundstellen und Material

Ein für statistische Untersuchungen repräsentatives Material lag mir aus folgenden Höhlen vor:

Ramesch-Knochenhöhle (Kat.-Nr. 1636/8), Warscheneck (Oberösterreich)

Der Höhleneingang öffnet sich in der Nordwand des Ramesch im östlichen Teil des Warscheneck in rund 2000 Meter Höhe. Seit dem Jahre 1979 werden alljährlich Grabungen unter der Leitung des Verfassers sowie von Dr. Karl Mais (Institut für Höhlenforschung am Naturhistorischen Museum Wien) durchgeführt. Sie werden vom Oberösterreichischen Landesmuseum finanziert.

Das bisher geborgene Zahn- und Kiefermaterial bildet den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchung. Dazu wurden je 100 Exemplare der Prämolaren (P_7^d , P_4^d), der Molaren M_1^1 , M_2^2 und M_3 , sowie je 50 Exemplare der M_7 und M_2 vermessen und morphologisch untersucht.

Ein Vorbericht über den Verlauf der Grabungen und die bisher erzielten Ergebnisse wird vorbereitet.

Drachenhöhle bei Mixnitz (Kat.-Nr. 2839/1), Steiermark

Die Höhle liegt im Rötelstein (Grazer Bergland), etwa 40 Kilometer nördlich von Graz, östlich des Murtales. Ihr Eingang öffnet sich in 950 m Seehöhe (s. Abel & Kyrle 1931).

Das für diese Arbeit untersuchte Material besteht aus Kiefern und isolierten Zähnen, die am Institut für Paläontologie der Universität Wien aufbewahrt werden. Zum Vergleich mit dem Material aus der Ramesch-Knochenhöhle wurden je 100 Exemplare der Prämolaren P_4^d und P_7^d , sowie der Molaren M_1^1 , M_2^2 und M_3 , sowie je 50 Molaren M_7 und M_2 verwertet.

Merkensteinhöhle (Kat.-Nr. 1911/32) im Hohen Lindkogel, Niederösterreich

Die Höhle liegt im südlichen Wienerwald, etwa 8 Kilometer westlich von Bad Vöslau. Sie öffnet sich am Fuße des Burgfelsens von Merkenstein in 441 Meter Seehöhe.

Die Merkensteinhöhle ist nicht nur wegen ihrer Höhlenbärenfunde, sondern auch durch eine reiche Mikrovertebraten-Fauna bekannt (Wettstein & Mühlhofer 1938, Hütter 1955). Das Fossilmaterial der Merkensteinhöhle wird im Naturhistorischen Museum Wien aufbewahrt. Für die vorliegende Untersuchung wurde zunächst nur die Morphologie der P_4^d ausgewertet; es lagen 44 P_4^d und 43 P_7^d vor.

Salzofenhöhle (Kat.-Nr. 1624/31) im Toten Gebirge, Steiermark

Die Bärenreste dieser in 2000 m Seehöhe liegenden Höhle wurden durch zahlreiche Publikationen von K. Ehrenberg (1941, 1942, 1969, 1973) bekannt. Leider lag mir für die vorliegende Studie nur ein vergleichsweise kleines Material vor, weil der Großteil der Funde aus dieser Höhle im Heimatmuseum Bad Aussee (Steiermark) aufbewahrt wird.

Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth, Oberfranken

Die Zoolithenhöhle liegt in der Fränkischen Schweiz, 455 m ü. d. M.

Nachdem sich beim Vergleich der Bärenreste vom Ramesch mit denen von Mixnitz eklatante Unterschiede herausgestellt hatten, drängte sich die Frage auf, wie sich andere Höhlenbären-„Populationen“ in den untersuchten Merkmalen verhalten. Während eines Studienaufenthaltes in Erlangen ergab sich die Möglichkeit, die Höhlenbärenreste aus der berühmten Zoolithenhöhle zu studieren. Dies ist für die untersuchte Fragestellung einerseits aus historischen Gründen interessant, da die Zoolithenhöhle der *Locus typicus* des *Ursus spelaeus* ist (vgl. Heller 1972), andererseits aber auch deshalb, weil neue Grabungen, die in verschiedenen Höhlenteilen von Groiss und Mitarbeitern durchgeführt wurden, reiches Material aus ungestörten Sedimenten erbrachten (s. Groiss 1972).

Bei den neuen Fundstellen handelt es sich um Spalten- oder Schachtfüllungen, die bei den früheren Grabungen und Plünderungen nicht angetastet worden waren. Repräsentative Mengen an Höhlenbärenzähnen liegen bisher aus folgenden Fundkomplexen vor:

1. *Spalte und Knochenschacht*. Die knochenführenden Schichten der Fundkomplexe „Spalte“ und „Knochenschacht“ hängen zusammen (vgl. Groiss 1972, Abb. 3) und werden hier zusammen behandelt. Die Fundschicht „Spalte“ lieferte bisher 93 P_4 und 39 P^d , während aus dem „Knochenschacht“ 21 P_4 und 57 P^d (isoliert oder im Kiefer) geborgen wurden. Zusammen ergibt das die beachtliche Menge von 114 P_4 und 96 P^d . Die eigenartige Verteilung der Häufigkeiten von Ober- und Unterkiefer-Molaren könnte mit der besonderen Art der Fossilanhäufung erklärt werden (vgl. Groiss 1972: 85).

2. *Bärenkammer*. Als Bärenkammer wurde ein kleiner Seitenteil der neuentdeckten Zaunikhalle bezeichnet. Auch dort fällt die ungleiche Häufigkeit der oberen und unteren Prämolaren auf: 32 P^d stehen nur 12 P_4 gegenüber; die Unterkiefer-Prämolaren wurden wegen ihrer nicht repräsentativen Menge beim Frequenz-Vergleich (Abb. 9) nicht berücksichtigt.

3. *Guloloch*. Ein schachtförmiger Raum im vorderen Teil der Höhle erhielt diesen Namen auf Grund eines fast kompletten Vielfraß-Skelettes. Auch hier diskrepante Mengen: 80 P^d und nur 48 P_4 .

Die Unterscheidung dieser Fundkomplexe bei der morphologischen Analyse der Prämolaren war wichtig, wie die Ergebnisse zeigen. Offensichtlich wurden diese relativ kleinen Räume zu sehr verschiedenen Zeiten und relativ rasch gefüllt.

Methodik

Zur Beantwortung der zentralen Frage nach der Evolutionshöhe des Rameschbären im Vergleich zu anderen Höhlenbären wurden repräsentative Mengen von Backenzähnen nach zwei Methoden analysiert.

Als erstes wurden die Längen und Breiten der Zähne ermittelt und die Mittelwerte mit den entsprechenden Werten anderer Höhlen verglichen. Dabei erbrachte die von Schütt (1968) eingeführte und von Bishop (1982) übernommene Methode des prozentualen Längen-Vergleiches überraschende Ergebnisse (vgl. Abb. 2). Noch bessere Resultate ergaben sich durch die morphologische Untersuchung der Prämolaren. Die „Morphotypen-Analyse“ benannte Methode brachte bei Kleinsäufern gute Erfolge (vgl. Rabeder 1981); sie besteht aus der Erstellung eines „morphogenetischen Schemas“ und aus der Ermittlung der „Morphotypen-Frequenzen“. Die Evolution ist als Verschiebung dieser Frequenzen erkennbar.

Längenvergleich der Backenzähne

Auch beim Bären der Ramesch-Knochenhöhle ist die für *Ursus spelaeus* charakteristische Variabilität festzustellen. Nach den Mittelwerten der Kronenlängen liegen die Backenzähne des Ramesch-Bären zwischen den typischen *Ursus-splaeus*-Vertretern und den *Ursus-deningeri*-Formen, wie sie in repräsentativen Mengen aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld im Harz (Schütt 1968) und aus Westbury (Bishop 1982) publiziert werden.

Im Vergleich mit dem „typischen“ *Ursus spelaeus* (Werte nach Rode 1935) aus diversen Fundstellen sowie mit *Ursus deningeri* und dem Mixnitzer Höhlenbären ergeben sich erstaunliche Abweichungen. Nach dem prozentualen Längenvergleich, wobei die *splaeus*-Werte nach Rode (1935) mit 100% gleichgesetzt wurden, zeigt sich, daß der Ramesch-Bär in den Längen des P_4^d , M_1^1 , M_1 , M_2 und P_4 um 3 bis 4% hinter den typischen *splaeus*-Werten zurückbleibt, daß er hingegen nach den Mittelwerten der M_2^2 und M_3^3 dem *Ursus deningeri* sehr nahekommmt.

Noch um vieles stärker sind die Differenzen zum Mixnitzer Bären. Dieser hat sich vom *Ursus spelaeus*-Querschnitt durch einn allgemeine Vergrößerung um 1 bis 3% in der Verlängerung des M_3 jedoch um fast 10% abgesetzt, gegenüber dem Ramesch-Bären gibt es jedoch Differenzen von 13% für den M_3 , fast 10% für den M_2^2 und 4 bis 5% für die übrigen Molaren (Abb. 1 und 2).

Die Prämolaren – und der P_4 mehr als der P_4^d – liegen in den Längenwerten dichter beisammen. Das kann folgendermaßen zusammengefaßt, bzw. gedeutet werden: Der Mixnitzer Bär hat sich gegenüber dem *splaeus*-Querschnitt durch die Verlängerung der distalen Molaren – besonders des M_3 – weiterentwickelt, während der Ramesch-Bär in dieser Hinsicht das *deningeri*-Niveau nicht überschritten oder es durch Reduktionen wieder erreicht hat. Dies drückt sich auch im Verhältnis der M_3 -Länge zur M_2 -Länge aus; dieses beträgt

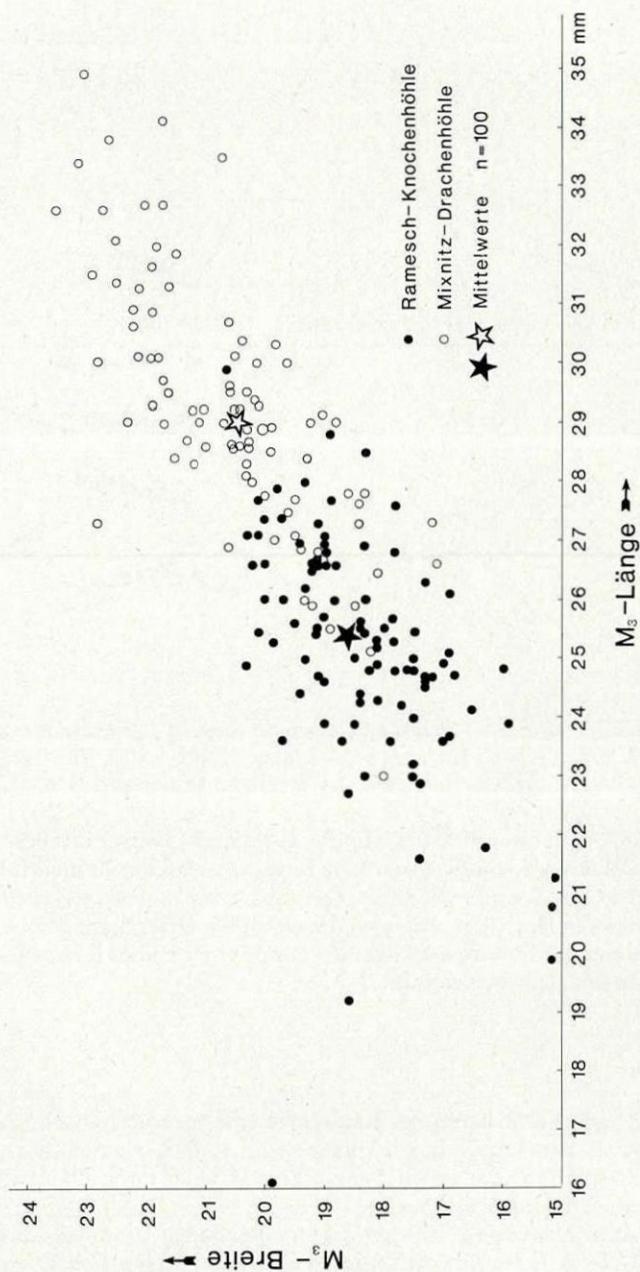


Abb. 1: Längen-Breiten-Diagramm der M_3 aus der Ramesch-Knochenhöhle und aus der Drachenhöhle bei Mixnitz.

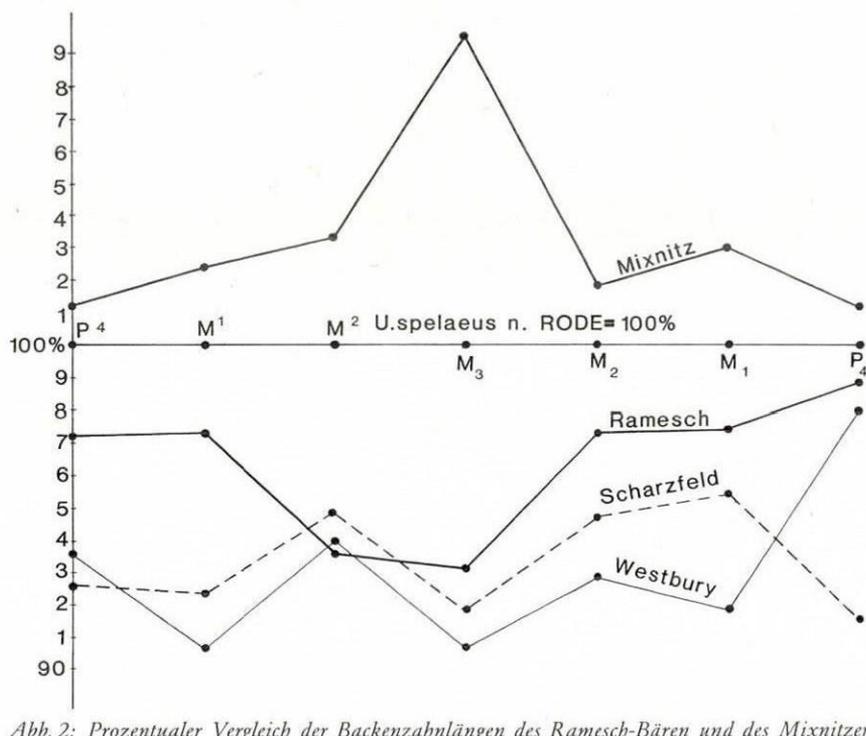


Abb. 2: Prozentualer Vergleich der Backenzahlängen des Ramesch-Bären und des Mixnitzer Bären sowie des *U. deningeri* aus Schwarzfeld und Westbury mit den von Rode (1935) angegebenen Werten von *Ursus spelaeus*. Nach Schütt (1968) und Bishop (1982).

in Ramesch 0,86, in Schwarzfeld 0,87, im *Ursus spelaeus*-Querschnitt 0,90 und in Mixnitz 0,94. Wenn wir von der Annahme ausgehen, daß der Ramesch-Bär zur gleichen Zeit wie der Mixnitzer Bär lebte (es gibt derzeit keine dagegensprechenden Argumente oder Daten), können wir die gezeigten Diskrepanzen nur phylogenetisch deuten. Der Ramesch-Bär gehört damit einer anderen Entwicklungsrichtung an als der Bär von Mixnitz.

P_4 -Morphologie

Während sich die Molaren des Ramesch-Bären morphologisch kaum anders verhalten als beim typischen *Ursus spelaeus*, sind an einem statistischen Material der dem Höhlenbär verbliebenen Prämolaren (P_4 und P_4^d) signifikante Unterschiede zu erkennen.

Die Variabilität des P_4 ist, insbesondere was die Anzahl und Anordnung der Höcker betrifft, beim Material von Ramesch ebenfalls beträchtlich, doch gibt es

so große Unterschiede zum P_4 von Mixnitz, daß eine morphologische Analyse angebracht erscheint. Unterschiede von ganz ähnlicher Art hat Ehrenberg (Ehrenberg & Sickenberg 1929: 345) bei der Bearbeitung der Bärenreste aus der Schreiberwandhöhle (Dachstein) festgestellt: „Ein Unterschied besteht nicht bloß insoferne, als beim Dachsteinbären einerseits Größe wie Gestalt der Zahnkrone nicht in so weiten Grenzen schankt, andererseits die Zahl der primitiveren P_4 eine größere ist und die höchste Entwicklungsstufe mit mehr als drei großen Höckern, und außerdem mit Sekundär-Höckern, überhaupt fehlt“.

Auch am Ramesch-Material fällt schon bei einer ersten Durchsicht auf, daß P_4 mit vier oder fünf Haupthöckern fehlen, während solche beim Mixnitzer Höhlenbären mit einer Häufigkeit von über 40% auftreten. Eine Übersicht der auftretenden Morphotypen gibt Abb. 3.

Morphogenetik

Das Ziel von morphogenetischen Überlegungen ist es, die auftretenden morphologischen Einheiten (Morphotypen) nach einem Schema zu ordnen, das möglichst der Evolution entspricht. Dazu ist es notwendig, die Evolutionsrichtung zu erkennen und eine funktionsmorphologische Deutung der evolutiven Veränderungen zu versuchen.

Wenn wir von der einfachsten Form ausgehen, wie sie auch bei allen primitiven Bären (z. B. *Ursus etruscus*, *Ursus deningeri*, *Ursavus* etc.) zu finden ist, und dazu die immer komplizierter werdenden Morphotypen vergleichen, erkennen wir eine progressive Entwicklung des P_4 , die wir als Molarisierung ansehen können. Rückläufige Entwicklungen – z. B. Reduktionen von Höckern – wie an den M_3 und M_2^2 , sind nicht zu beobachten. Daß die Evolution des P_4 von der einhöckerigen Form zum vielhöckerigen Stadium nicht geradlinig, sondern auch auf Umwegen erfolgte, soll die folgende Beschreibung der auftretenden Morphotypen (Abb. 3. und 4) darlegen:

Morphotyp A (Abb. 3, Fig. 1): Kronen-Grundriß eiförmig, lingual meist etwas eingedellt. Nur ein Haupthöcker (Protoconid); dieser kann eine mehr oder weniger ausgeprägte Metaconid-Kante haben. Am Talonid kann eine mediane Kante angedeutet sein.

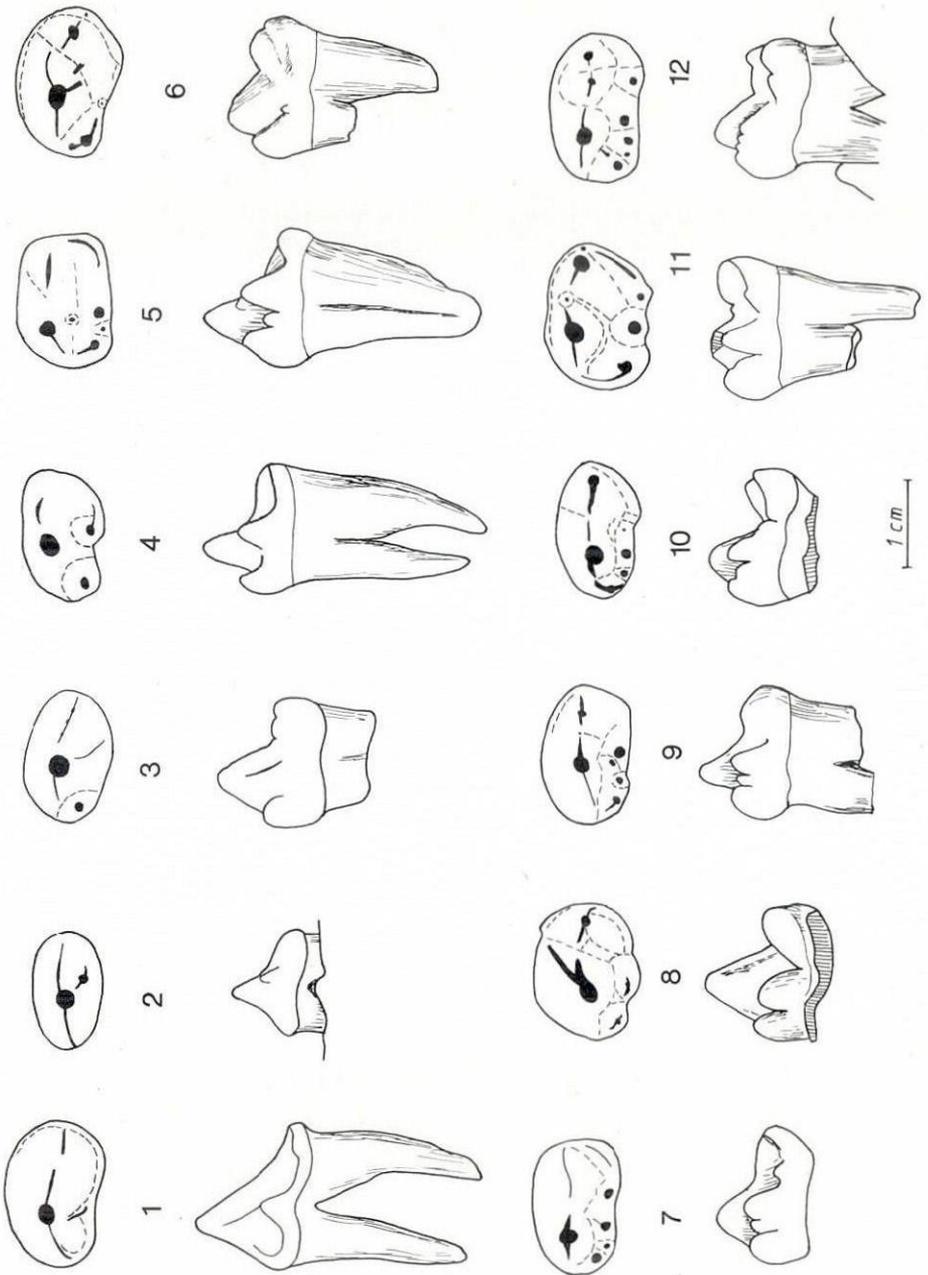
Morphotyp b1 (Abb. 3, Fig. 2): wie A, aber mit Metaconid, das als kleiner Höcker der Metaconid-Kante entspringt.

Dieser Morphotyp tritt beim Höhlenbären äußerst selten auf, ist aber charakteristisch für *Ursus arctos*.

Morphotyp B1 (Abb. 3, Fig. 3): wie A, aber mit deutlichem mesio-lingualen Höcker (= Paraconid).

Morphotyp C1 (Abb. 3, Fig. 4): wie B1, aber zusätzlich mit einem Metaconid. Das Größenverhältnis von Paraconid und Metaconid schwankt.

Morphotyp D1 (Abb. 3, Fig. 5): wie C1, aber zwischen dem Paraconid und dem Metaconid ist ein weiterer Höcker entstanden, meist durch Abspaltung von einem der beiden Höcker. Es können auch zwei Höckerchen entwickelt sein. Die zusätzlichen Höcker können die Größe von Paraconid oder Metaconid erreichen und mit ihnen zu einem Wall verschmelzen.



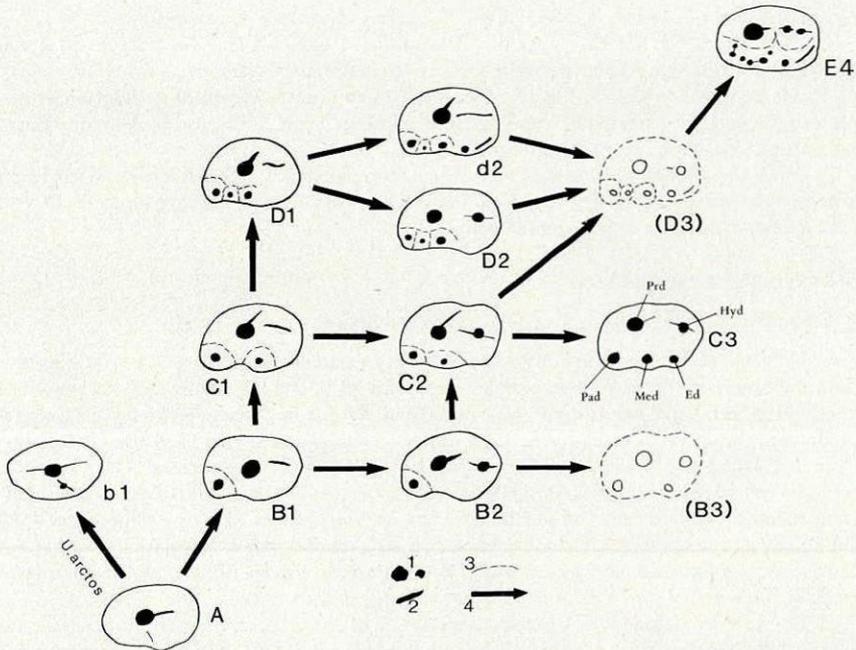


Abb. 4: Morphogenetisches Schema der P_3 -Höcker-Anordnung bei *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos*. — Abkürzungen: Ed-Entoconid, Hyd-Hypoconid, Med-Metaconid, Pad-Paraconid, Prd-Protoconid. — Signaturen: 1=Höcker; die unterschiedliche Größe der Punkte entspricht der jeweiligen Größe und Höhe, 2=Kante, 3=Furche, 4=Vermutliche Evolutionsrichtung (durch Zwischenformen belegt).

Morphotyp B 2 (Abb. 3, Fig. 6): wie B 1, aber mit einem deutlichen Talonidhöcker=Hypoconid. Kein Metaconid.

Morphotyp C 2 (Abb. 3, Fig. 8): wie C 1, aber mit deutlichem Hypoconid. Vom Morphotyp B 2 unterscheidet sich C 2 durch den Besitz eines Metaconids.

Morphotyp D 2 (Abb. 3, Fig. 10): wie D 1, aber mit Hypoconid.

Morphotyp d 2 (Abb. 3, Fig. 7): wie D 1, aber mit einem lingualen Talonidhöcker=Entoconid. Kein Hypoconid.

Abb. 3: Die wichtigsten Morphotypen der P_3 -Morphogenese bei *Ursus spelaeus* aus der Ramesch-Knochenhöhle und aus der Drachenhöhle bei Mixnitz sowie bei *Ursus arctos*, rezent.

Schematisch dargestellt ist der P_3 dext. in Occlusal- und Lingual-Ansicht, Fig. 1: Morphotyp A, Ramesch RK 163/1. — Fig. 2: Morphotyp b 1, *Ursus arctos*, rezent. — Fig. 3: Morphotyp B 1, Ramesch RK 127/1. — Fig. 4: Morphotyp C 1, Ramesch RK 134/1. — Fig. 5: Morphotyp D 1, Ramesch RK 114/1 (invers). — Fig. 6: Morphotyp B 2, Mixnitz. — Fig. 7: Morphotyp d 2, Mixnitz. — Fig. 8: Morphotyp C 2, Mixnitz. — Fig. 9: Übergangsform zwischen den Morphotypen D 1 und D 2. Dieser Zahn zeigt das am deutlichsten entwickelte Hypoconid unter allen 100 P_3 aus der Ramesch-Knochenhöhle, RK 178/1. — Fig. 10: Morphotyp D 2, Mixnitz. — Fig. 11: Morphotyp C 3, Mixnitz. — Fig. 12: Morphotyp E 4, Mixnitz.

Morphotyp C 3 (Abb. 3, Fig. 11): wie C 2, aber mit einem Entoconid.

Morphotyp D 3: wie D 2, aber mit Entoconid. Dieser Morphotyp tritt im Material bisher nicht auf, seine Existenz ist jedoch theoretisch anzunehmen.

Morphotyp E 4 (Abb. 3, Fig. 12): Der höchste evoluierte Morphotyp zeigt nicht nur eine vermehrte Höckeranzahl am Trigonid, sondern auch 3 Talonidhöcker: das Entoconid und das zweigeteilte Hypoconid.

Übergangsformen: Die meisten der hier unterschiedenen Morphotypen sind durch Übergangsformen verbunden, bei welchen die entsprechenden Höcker noch nicht voll entwickelt, sondern nur angedeutet sind.

Morphotypen-Frequenzen

P_4 -Morphotypen des Ramesch- und des Mixnitz-Bären

Der dreihöckerige Morphotyp C 1 herrscht in beiden Faunen vor: im Material von Ramesch sogar mit 50%, beim Mixnitzer Bären mit 38%. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Bären-„Populationen“ liegt nun darin, daß beim Ramesch-Bären die Morphotypen mit einem voll entwickelten Hypoconid *völlig fehlen*; es gibt bloß die Übergangsformen C 1/C 2 und D 1/D 2, bei denen ein Hypoconid nur angedeutet ist. Das Exemplar mit dem am stärksten entwickelten Hypoconid ist auf Abb. 3, Fig. 9 skizziert. Diese Übergangsformen machen zusammen nur 12% aus, während beim Mixnitzer Bären bei 45% der P_4 ein gut ausgeprägtes Hypoconid vorhanden ist. Bei vier Exemplaren ist sogar ein Entoconid entwickelt. Der Morphotyp E 4 hat sogar ein so hohes Evolutionsniveau erreicht, daß man von einer vollen Molarisierung sprechen kann.

Die so unterschiedlichen Frequenzen der P_4 -Morphotypen können nur so gedeutet werden, daß der Bär aus der Ramesch-Knochenhöhle im Bezug auf die Molarisierung des P_4 *primitiver* ist als der Mixnitzer Bär (Abb. 5).

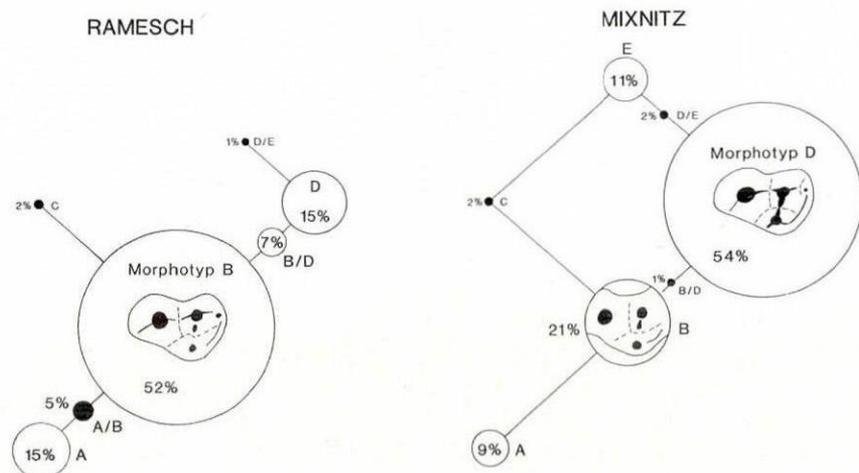


Abb. 5: Frequenzvergleich der P_4 -Morphotypen des Höhlenbären vom Ramesch und von Mixnitz, geordnet nach dem morphogenetischen Schema der Abb. 4.

P_3 -Morphotypen der Merkensteiner Höhle

Das Evolutionsniveau des Mixnitzer Bären wird nicht ganz erreicht: Der Morphotyp C1 dominiert noch mit fast 50%, während die progressiven Typen C2 und E4 nur 20% ausmachen. Vom Ramesch-Bären ist der Merkenstein-Bär morphologisch und metrisch weit entfernt.

P_4 -Morphotypen der Zoolithenhöhle

Für die größte Überraschung der ganzen Untersuchung sorgten die Prämolaren der Zoolithenhöhle. Es zeigte sich, daß die einzelnen Fundkomplexe z. T. völlig verschiedene Morphotypen-Frequenzen aufweisen. Während die P_3 der Bärenkammer dem Mixnitzer Bären am nächsten stehen und sich die P_3 aus dem Guloloch an die Merkensteiner Bären anschließen, haben sich die P_4 aus dem Komplex Spalte und Knochenschacht nur wenig über das Niveau des Ramesch-Bären hinaus entwickelt.

Nun kann keine Rede davon sein, daß der Ramesch-Bär in engen Beziehungen zum Höhlenbären stand, der in der Zoolithenhöhle zur Zeit der Füllung von „Spalte und Knochenschacht“ gelebt hat. Dieser zeigt weder die geringen Dimensionen noch die relativ stark verkürzten M^2 und M_3 . Die Unterschiede zwischen den Bärenresten aus dem Komplex „Spalte und Knochenschacht“ einerseits und aus dem Guloloch, bzw. der Bärenkammer andererseits können nur zeitlich gedeutet werden. Die Zoolithenhöhle war offensichtlich wesentlich länger bewohnt, als man bisher annahm. Die verschiedenen Evolutionsniveaus lassen keine andere Erklärung zu.

P^4 -Morphologie

Die Variabilität des Oberkiefer-Prämolaren ist in noch stärkerem Maße als beim P_3 vom Einbau zusätzlicher Höcker geprägt. Ehrenberg (1931) hat ausführlich alle Möglichkeiten geschildert, wo accessorische Höcker auftreten können. Ordnet man die auftretenden Varianten der Ramesch-Knochenhöhle und jene von Mixnitz in ein morphogenetisches Schema (Abb. 7), so läßt sich erkennen, daß die sogenannte „spelaeoide“ Entwicklung — ausgehend von den Verhältnissen bei *Ursus etruscus* — einerseits in der Vergrößerung des Paraconus und andererseits im Aufbau einer Protocon-Metacon-Schneide besteht.

Diese Schneide wird schrittweise aufgebaut, indem zunächst ein kleiner Höcker (Metaconulus) in der Lingualwand des Metaconus auftritt. Durch eine fortschreitende Kantenbildung wird nun eine Schneide gebildet, die den Metaconus mit dem Protoconus verbindet, der dazwischen liegende Einschnitt wird zu einer seichten Kerbe reduziert. Diese Schneide wird nach mesio-lingual verlängert, indem in die vom Protoconus nach vorne abfallende Kante ein accessorischer Höcker eingebaut wird. Die zwei zusätzlichen Höckerchen, welche zwischen dem Protoconus und dem Paraconus auftreten können, erlangten funktionell keine Bedeutung und werden daher bei der Aufstellung der Morphotypen nicht berücksichtigt. Reduktionen sind auch hier nicht feststellbar.

Wenn wir den P^4 von *Ursus etruscus* der Morphogenese zugrunde legen, sehen wir, daß die *Ursus-arcos*-Formen zu einer Verbreiterung der Kaufläche, die *Ursus-splaeus*-Typen jedoch auch zu einer Verlängerung neigen.

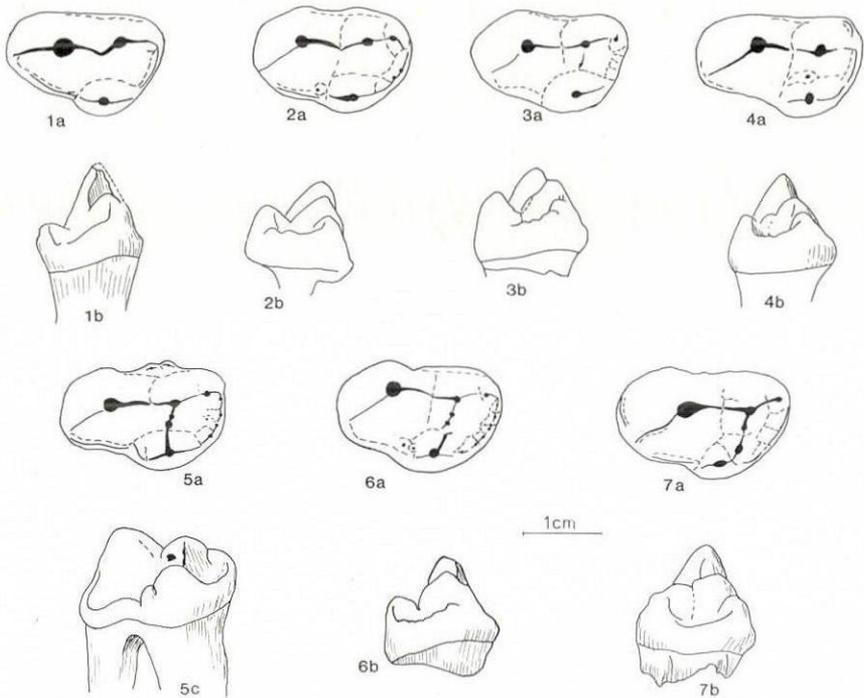


Abb. 6: Die wichtigsten Morphotypen der P^2 -Morphogenese bei *Ursus spelaeus* aus der Ramesch-Knochenhöhle und aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. — Dargestellt ist der P^2 sin. in a: Occlusal-, b: Distal- und z. T. c: in Lingual-Ansicht.

Fig. 1: Morphotyp *etruscus*, Deutsch-Altenburg 4 B, Allpleistozän. — Fig. 2: Morphotyp A, Ramesch RK 19/5. — Fig. 3: Morphotyp A/B, Übergangsform zwischen A und B, Ramesch RK 64/4. — Fig. 4: Morphotyp B, Ramesch RK 80/11. — Fig. 5: Morphotyp C, Mixnitz. — Fig. 6: Morphotyp D, Ramesch RK oN/2. — Fig. 7: Morphotyp E, Mixnitz.

Folgende Morphotypen seien innerhalb der Braunbärengruppe unterschieden:

Morphotyp etruscus (Abb. 6, Fig. 1): Die Kaufläche hat einen gerundet dreieckigen Umriß, neben den drei Haupthöckern Paraconus, Metaconus und Protoconus kann ein kleines Metastyl entwickelt sein, das mit der Basis des Protocon durch das Distalcingulum verbunden ist. Ein Verbindungsgrat vom Protocon zum Paracon kann durch ein kleines Höckerchen an der Paraconbasis sowie durch eine Kante am Protocon angedeutet sein.

Morphotyp a (arctos): Gegenüber dem *etruscus*-Typ ist die Kaufläche verbreitert (a 1). Zusätzliche Höcker werden am Mesial- und am Distal-Arm des Protoconus angelegt (Morphotyp a 2), nicht aber zwischen Proto- und Metaconus (Abb. 7).

Morphotyp maritimus: Der P^2 des Eisbären ist einerseits von der Vergrößerung des Paraconus (Parallelerscheinung zum *spelaeus*-Typ), andererseits durch die Reduktion des Protoconus geprägt (Abb. 7).

Morphotyp A (Abb. 6, Fig. 2): Wie „etruscus“, aber der Paraconus ist vergrößert v. a. verlängert, sodaß die Grundfläche des P^2 unsymmetrisch in die Länge gezogen ist und der Protoconus distal der Zahnmitte situiert ist. Keine zusätzlichen Höcker.

Morphotyp B (Abb. 6, Fig. 4): Wie Morphotyp A, aber mit einem mehr oder weniger deutlichen Metaconulus auf der Lingualwand des Metacon. Zwischen Protocon und Metacon gibt es noch keine Kantenbildung.

Morphotyp C (Abb. 6, Fig. 5): Wie Morphotyp B, aber mit einem zusätzlichen Höcker lingual am Fuß des Protoconus.

Morphotyp D (Abb. 6, Fig. 6): Wie Morphotyp B, die Höcker Metaconus, Metaconulus und Protoconus sind jedoch zu einer durchgehenden Kante verbunden, der Protoconus entsendet außerdem eine deutliche Kante nach mesio-lingual.

Morphotyp E (Abb. 6, Fig. 7): Wie Morphotyp D, aber mit einem zusätzlichen Höcker lingual am Fuß des Protoconus, der ebenfalls in die „Metaloph-Schneide“ einbezogen ist. Aus dem Morphotyp C entsteht dieser Typ durch die Kantenbildung an den vier Höckern.

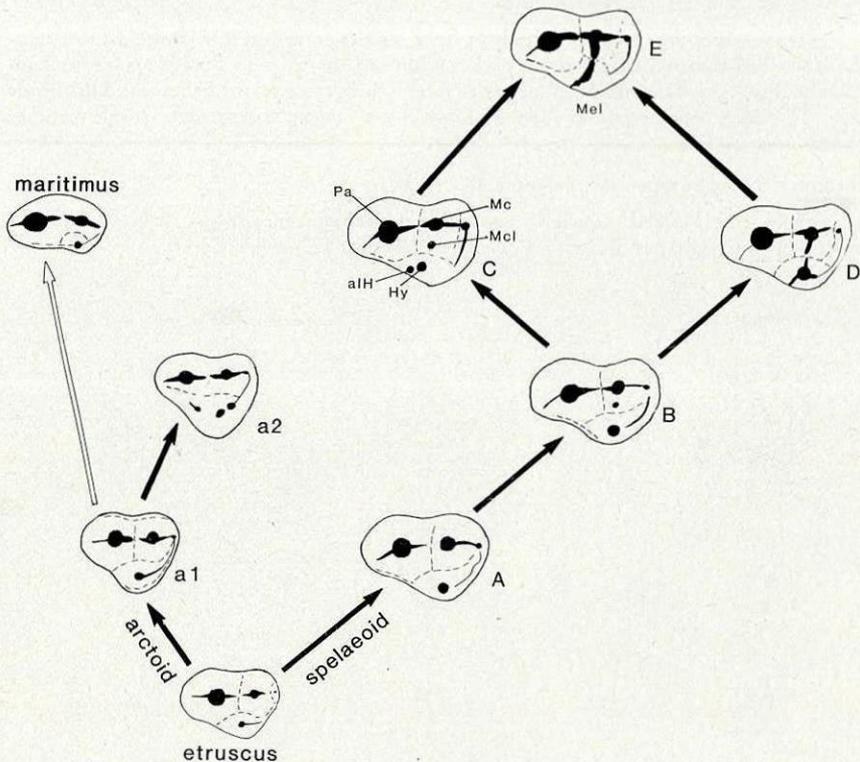


Abb. 7: Morphogenetisches Schema der P^2 -Höcker-Anordnung bei *Ursus spelaeus*, *U. arctos* a1 und a2 und *U. maritimus*. — Abkürzungen: alH = accessorischer lingualer Höcker, Mcl = Metaconulus, Mc = Metaconus, Mel = Metaloph, Pa = Paracon, Pr = Parotocon. — Signaturen wie auf Abb. 4.

Morphotypen-Frequenzen

P^d -Morphotypen des Ramesch- und des Mixnitz-Bären

Die beträchtlichen Unterschiede in den Häufigkeiten der P^d -Morphotypen sind in Abb. 8 dargestellt. Während im Material aus der Ramesch-Knochenhöhle der Morphotyp B absolut dominiert, ist es am Mixnitzer Material der fortgeschrittene Typ D, der hier die absolute Mehrheit innehat. Das höchstevolierte Stadium E, das in Mixnitz immerhin 11% erreicht, ist am Ramesch nur mit einer Übergangsform (D/E) angedeutet. Zusammenfassend sei festgestellt: Auch das P^d -Material weist darauf hin, daß der Ramesch-Bär odontologisch *primitiver* war als der Bär aus der Mixnitzer Drachenhöhle.

P^d -Morphotypen der Merkensteinhöhle

Nach den Oberkiefer- P^d schließt der Bär von Merenstein ganz dicht an die Mixnitzer Form an, sodaß von einem gleichen Evolutionsniveau gesprochen werden kann.

P^d -Morphotypen der Zoolithenhöhle

Das aus der prozentualen Verteilung der P_3 gewonnene Bild wird durch die Frequenzen der P^d -Morphotypen noch verstärkt. Während die P^d aus „Spalte und Knochen-schacht“ nicht einmal ganz das Niveau des Ramesch-Bären erreicht haben, sind die P^d aus dem Guloloch entsprechend den P_3 -Frequenzen etwas hinter den Merkensteiner Exemplaren gereiht.

P_3 - und P^d -Morphotypen des Salzofen-Bären

Das kleine Material von je 12 Exemplaren erlaubt keine gültige Aussage. Die auftretenden Morphotypen passen jedoch in das Bild des Ramesch-Bären.

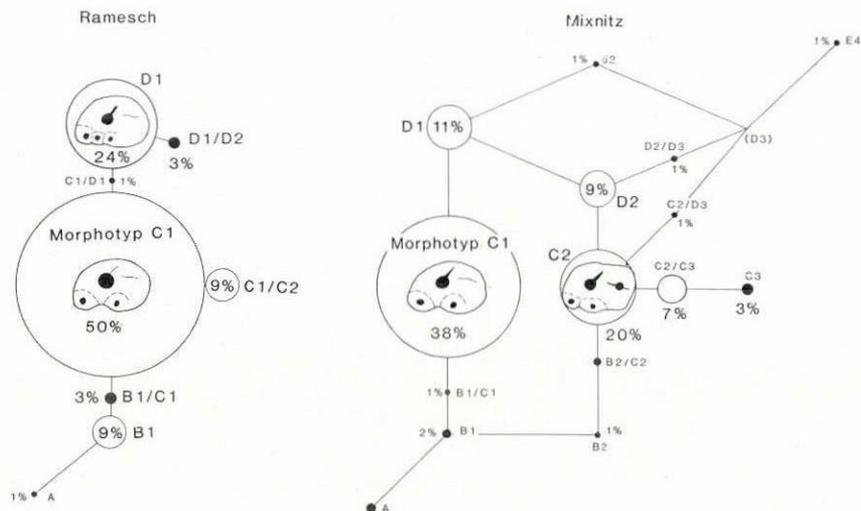


Abb. 8: Frequenzvergleich der P^d -Morphotypen des Höhlenbären vom Ramesch und aus Mixnitz, geordnet nach dem morphogenetischen Schema der Abb. 7.

Funktionsmorphologische Deutung der P_4^- und P_4^+ -Evolution (Abb. 10)

Die Entwicklung eines ein- oder zweihöckerigen P_4^- -Talonids sowie einer Metaloph-Schneide am P_4^+ sind in ähnlicher Weise als Verstärkung des vorderen Backenzahnbisses zu sehen. Das Hypoconid des P_4^- hat als Gegenspieler im Oberkiefergebiss den Paraconus des P_4^+ und die Metaloph-Schneide des P_4^+ bildet mit den Trigonid-Höckern (Protoconid, Paraconid und Metaconid) des M_1 eine Schere.

Die beiden Stellen, an denen die Evolution am deutlichsten erkennbar ist, stehen nicht direkt in Zusammenhang: Der Entwicklung eines Hypoconids am P_4^- steht der Paraconus des P_4^+ gegenüber, an dem keine Veränderung zu erkennen

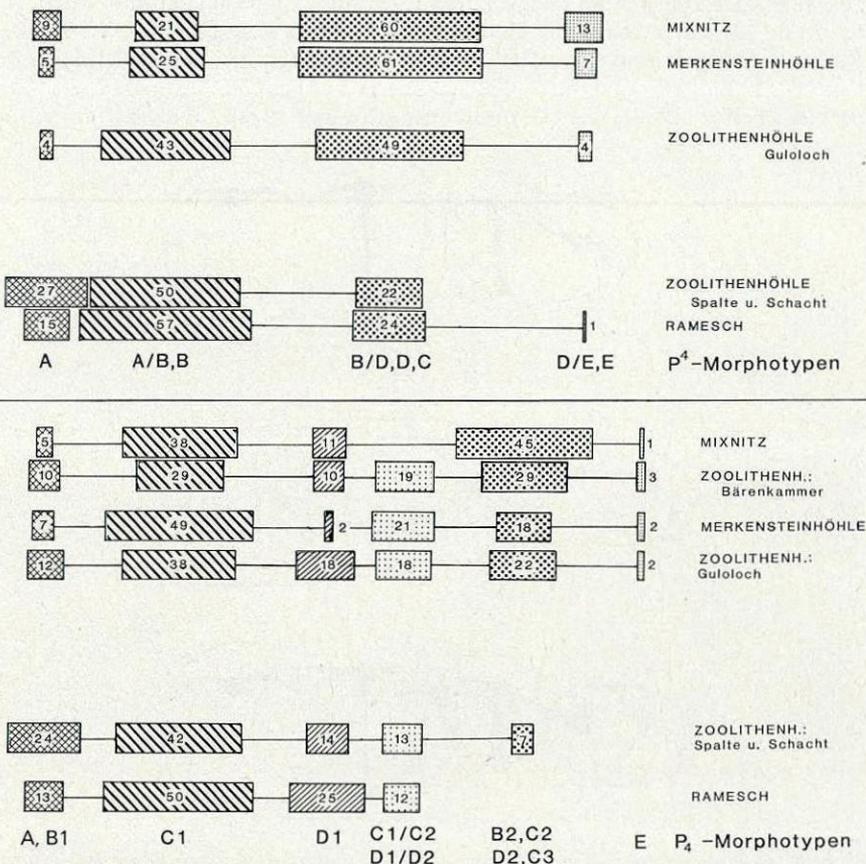


Abb. 9: Vergleich der Morphotypen-Frequenzen der P_4^+ (in Prozent, vereinfacht) der untersuchten Höhlenbären-Materialien. Geordnet nach der Evolutionshöhe.

ist; die Metaloph-Schneide hingegen wirkt auf eine Kerbe im Trigonid des M_7 ein, die ebenfalls schon vorgegeben ist.

Der Einbau zusätzlicher Trigonis-Höcker am P_4 ist hingegen funktionsmorphologisch schwierig zu deuten, weil der Gegenspieler im Oberkiefer fehlt. Tatsächlich ist eine Zunahme der D-Typen (D 1 und D 2) parallel zur Evolution des Hypoconids nicht feststellbar.

Phylogenetische Deutung

Das niedrige Evolutionsniveau, welches der Ramesch-Bär an den Prämolaren und an den distalen Molaren im Verhältnis zum Mixnitzer Bären zeigt, kann nicht auf die verschiedene chronologische Stellung zurückgeführt werden; absolute Daten verwehren dies: Es liegen sowohl Werte nach der Radiokarbonmethode als auch nach der Uran-Serien-Methode vor. Die Knochenprobe RK 80/II/D7/3 stammt aus der obersten knochenführenden Schicht und wurde nach der Radiokarbonmethode (Kollagenverfahren) mit 34.900 (+ 1800, - 1500) datiert (Felber 1982); die Uran-Serien-Datierung ergab übereinstimmende

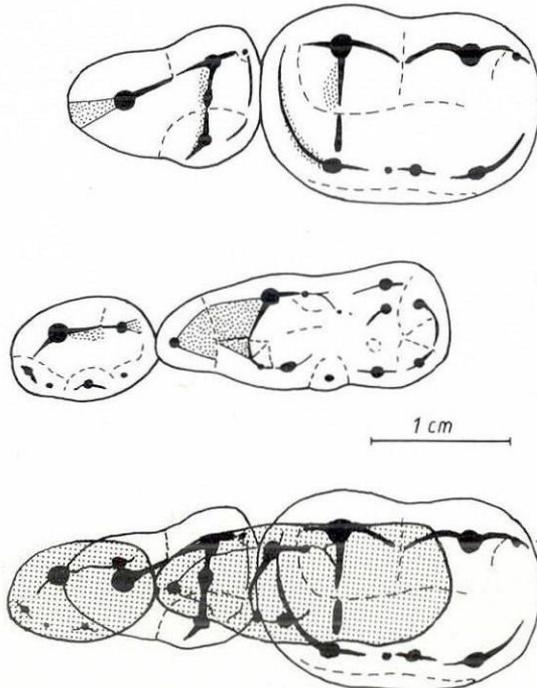


Abb. 10: Funktionsmorphologische Deutung der P_3 -Evolution, schematisch dargestellt an den Occlusalflächen der P^2 und M^1 (sin., oberes Bild), der P_3 und M_7 (dext., mittleres Bild) und übereinandergezeichnet (unteres Bild).

Werte (36.100 ± 3000 und 42.000 ± 5000 , Hille & Wild, pers. Mitteilung), sodaß ein Mittelwert von 37.000 Jahren für diese Schicht angenommen wurde (Abb. 11).

Damit bleibt aber für die Höhlenbären der Mixnitzer Drachenhöhle nicht genug Zeit, die eine so deutliche Evolution erklären könnte, selbst wenn die Drachenhöhle bis zum Beginn des Würm-Hauptstadials (bei etwa 21.000 Jahren) vom Höhlenbären bewohnt gewesen wäre. Der Mixnitzer Bär, von dem noch keine absoluten Daten vorliegen, kann daher nicht als „Nachfahre“ des Ramesch-Bären gedeutet werden, was auch nach den Dimensionen unwahrscheinlich wäre.

Aus der Annahme, daß die Ramesch-Knochenhöhle und die Mixnitzer Drachenhöhle zur gleichen Zeit bewohnt waren und aus der Tatsache, daß diese beiden Populationen morphologisch zu weit auseinanderliegen, als daß ein genetischer Austausch zwischen den beiden Gruppen möglich erscheint, ist der Schluß zu ziehen, daß der Ramesch-Bär einem phylogenetischen Seitenzweig angehört.

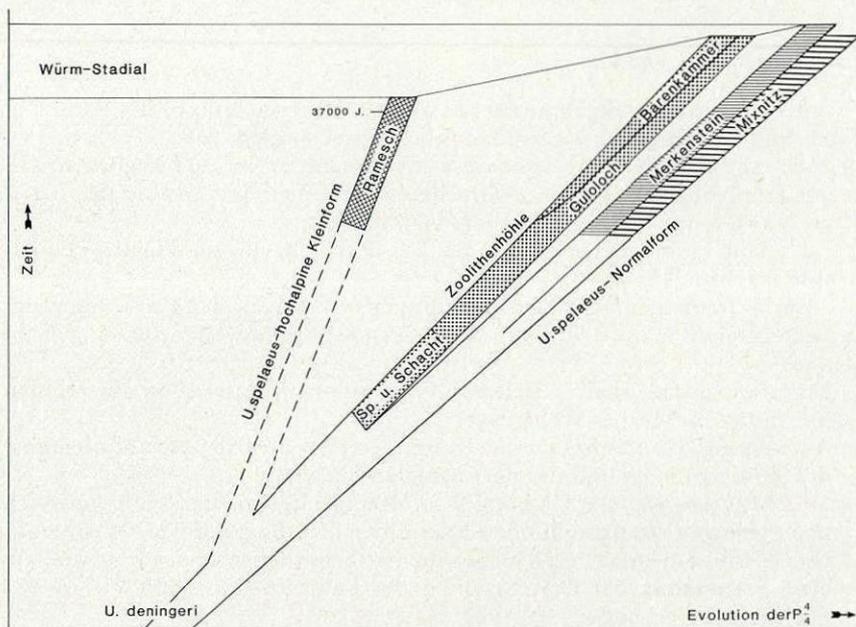


Abb. 11: Deutungsversuch der phylogenetischen Beziehungen zwischen dem Ramesch-Höhlenbären („hochalpine Kleinform“) und der Normalform des Höhlenbären. Die Unterschiede in der P₄-Evolution bei den Bären der Zoolitbenhöhle werden chronologisch gedeutet.

Der Hauptvorstoß der Würm-Eiszeit beendete die Besiedlung der Ramesch-Knochenhöhle früher als die der tiefer gelegenen Höhlen.

Dieser Seitenzweig entspricht höchstwahrscheinlich der „hochalpinen Kleinform“ (Ehrenberg 1942) aus der Salzofenhöhle und aus der Schreiberwandhöhle (Ehrenberg 1930, 1955); er bewohnte zunächst die Hochflächen des Toten Gebirges und des Dachsteingebirges, wahrscheinlich aber auch andere Hochplateaus der Nördlichen Kalkalpen (Tennengebirge, Steinernes Meer etc.). Wir müssen der „hochalpinen Kleinform“ den Status zumindest einer Unterart zubilligen; es bedarf weiterer Untersuchungen, um diese Frage zu klären. In diesem Zusammenhang wäre die Auswertung der Höhlenbärenfunde der Schlenken-Durchgangshöhle (Ehrenberg & Mais 1972) von Interesse, weil diese Bärenhöhle (Kat.-Nr. 1524/20) mit einer Höhe von 1500 Meter über NN zwischen den Hochgebirgs- und den Mittelgebirgshöhlen vermittelt.

Die verschiedenen Evolutionsniveaus der Zoolithenhöhle können jedoch schon mit chronologischen Unterschieden erklärt werden. Die Bärenreste des Fundkomplexes „Spalte und Knochenschacht“ haben normale Dimensionen und könnten daher von den zeitlichen Vorläufern der „Guloloch“- und „Bärenkammer“-Bären stammen (Abb. 11).

Damit sind nur einige Probleme angedeutet, für deren Lösung umfangreiche Untersuchungen angestellt werden müssen.

Zusammenfassung und Ausblick

Als wesentliches Ergebnis der vorläufigen Untersuchungen des Ramesch-Bären und der Vergleichsfaunen kann behauptet werden, daß

1. auch innerhalb der Art *Ursus spelaeus* eine rasche Evolution belegbar ist, daß
2. der Höhlenbär der Ramesch-Knochenhöhle einem Seitenzweig der *Ursus spelaeus*-Gruppe angehört und schließlich, daß
3. auch beim Höhlenbären eine graduelle – und nicht eine punktuelle – Evolution festzustellen ist.

Zur Untermauerung dieser Behauptungen sowie zur Beantwortung vieler angeschnittener Fragen sind für die Zukunft folgende Untersuchungen zu planen:

- Morphologische Analyse weiterer repräsentativer Materialien aus Höhlen mit unterschiedlicher Höhenlage.
- Ausweitung der metrischen und morphogenetischen Analyse auf Elemente des Vordergebisses und des postcranialen Skelettes.
- Durchführung weiterer Grabungen im Hochgebirge wie im Voralpenbereich nach strengen stratigraphischen Maßstäben. Zur Bergung von repräsentativen Fossilmenen aus verschiedenen stratigraphischen Niveaus ist deshalb eine Fortsetzung der Grabungen in der Ramesch-Knochenhöhle in den nächsten Jahren notwendig.
- Fortführung des Datierungsprogrammes nach der Radiokarbon- und der Uran-Serien-Methode sowie nach neuen erst auszuarbeitenden Isotopenmethoden. Besonders aussagekräftig wären absolute Daten für die Höhlenbärenreste aus Mixnitz, aus der Zoolithenhöhle und aus den tieferen Schichten der Ramesch-Knochenhöhle.

Literatur

- Abel, O., und Kyrle, G. (eds.) (1931): Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. 7–9: 1–953, Wien.
- Bishop, M. J. (1982): The mammal fauna of the Early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-sub-Mendip, Somerset. Spec. pap. Palaeont. 28: 1–108, London.
- Ehrenberg, K. (1930): Neue Ausgrabungen in österreichischen Höhlen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 79 (Jg. 1929): 71–75, Wien.
- Ehrenberg, K. (1931): Die Variabilität der Backenzähne beim Höhlenbären. In: Abel, O., und Kyrle, G.: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monographien 7–9: 535–573, Wien.
- Ehrenberg, K. (1941): Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. I. Über bemerkenswerte Fossilvorkommen in der Salzofenhöhle. Palaeobiologica VII, 4: 325–348, Wien.
- Ehrenberg, K. (1942): Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. II. Untersuchungen über umfassende Skelettfunde als Beitrag zur Frage der Form- und Größenverschiedenheiten zwischen Braunbär und Höhlenbär. Palaeobiologica VII, 5/6: 531–666, Wien.
- Ehrenberg, K. (1955): Über Höhlenbären und Bärenhöhlen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 95: 19–41, Wien.
- Ehrenberg, K. (1969): Ergebnisse und Probleme der Erforschung der Salzofenhöhle. Akten d. 4. Int. Kongr. f. Speläologie (Ljubljana) 4–5: 315–319, Ljubljana.
- Ehrenberg, K. (1973): Ein fast vollständiges Höhlenbärenneonatenskelett aus der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. Ann. Naturhist. Mus. Wien 77: 69–113, Wien.
- Ehrenberg, K., und Mais, K. (1972): Bericht über die Schlenkendurchgangshöhlen-Expedition 1972. Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Jg. 1972, 14: 1–14, Wien.
- Ehrenberg, K., und Sickenberg, O. (1929): Eine pliozäne Höhlenfauna aus der Hochgebirgsregion der Ostalpen. Palaeobiologica 2: 303–364, Wien und Leipzig.
- Felber, H. (1982): Altersbestimmungen nach der Radiokohlenstoffmethode am Institut für Radiumforschung und Kernphysik XVIII. Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Jg. 1982: 133–141, Wien.
- Groiss, J. Th. (1972): Paläontologische Untersuchungen in der Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth. In: Heller, F. (ed.): Die Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth/Ofr. Erlanger Forsch. B. 5: 79–93, Erlangen.
- Heller, F. (ed.) (1972): Die Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth/Ofr. 200 Jahre wissenschaftlicher Forschung 1771–1971. Erlanger Forsch. B. 5: 1–131, Erlangen.
- Hütter, E. (1955): Der Höhlenbär von Merkenstein. Ann. Naturhist. Mus. Wien 60: 122–168, Wien.
- Rabeder, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beitr. Paläont. Österr. 8: 1–373, Wien.
- Rode, K. (1935): Untersuchungen über das Gebiß der Bären. Monogr. Geol. Paläont. 7: 1–162, Leipzig.
- Schütt, G. (1968): Die cromerzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld. Mitt. Geol. Inst. TH Hannover 7: 1–21, Hannover.
- Wettstein, O., und Mühlhofer, F. (1938): Die Fauna der Höhle von Merkenstein in NÖ. Arch. Naturgesch. N.F. 7, 4: 514–558, Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Die Höhle](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [034](#)

Autor(en)/Author(s): Rabeder Gernot

Artikel/Article: [Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne 67-85](#)